

Capítulo 16

Efectos del mejoramiento genético sobre el rendimiento y sus determinantes

Karina D'Andrea

Ignacio Hisse

Luciana Galizia

María Elena Otegui

16. Efectos del mejoramiento genético sobre el rendimiento y sus determinantes

Karina D'Andrea, Ignacio Hisse, Luciana Galizia y María Elena Otegui

16.1. Ganancia global y progreso genético del rendimiento en grano en maíz.

Según cálculos basados en la información disponible a nivel mundial (FAOSTAT, 2022), ha sido posible mantener una ganancia global de rendimiento de maíz del orden de $66 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (ca. 1,73% anual) durante el período 1961-2020 (Capítulo 1). Esta ganancia es el resultado del mejoramiento sostenido y simultáneo de la genética y el manejo (Tollenaar y Lee, 2002), por lo que la cuantificación correcta de la contribución de cada fuente ha sido siempre objeto de estudio para evitar estancamientos de la ganancia global. Si bien esta ganancia es elevada y permitiría cubrir el requerimiento de aumento global para los cereales de 1,16-1,31% citado por algunos autores (Hall y Richards, 2013), estaría por debajo del crecimiento de 2,4% anual estimado para el período 2008-2050 por otros para evitar incorporar nueva superficie a la producción agrícola (Ray et al., 2013). Éste es un objetivo muy complejo de lograr, ya que la conversión de la ganancia absoluta ($\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) en ganancia porcentual disminuye a medida que el rendimiento medio aumenta (Ray et al., 2013), estableciendo así un desafío cada vez mayor a la mejora del mismo (Hall y Richards, 2013; Otegui et al., 2015). Utilizando los registros públicos disponibles para el período 1970-2021 (SAGyP, 2022), se pueden distinguir tres etapas en la evolución del rendimiento de maíz en Argentina (Capítulo 1). La primera etapa, que se extendió hasta el año 1990, se caracterizó por un rendimiento medio de 3209 kg ha^{-1} y una ganancia global de $63,9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Otegui y Mercau, 2018), equivalente a 1,99 % anual. Esta etapa estuvo dominada por el uso de híbridos de cuatro y tres vías (Luque et al., 2006), predominantemente de tipo colorado duro o flint, un laboreo tradicional del suelo (Nocelli Pac, 2018) y reducido uso de fertilizantes (Grasso y Gonzalez Sanjuan, 2018). La segunda etapa, que tuvo lugar entre 1990 y 2004, fue la de máximo incremento del rendimiento, alcanzó una ganancia global de 3,57 % anual ($194 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y rendimiento medio de 5440 kg ha^{-1}). A lo largo de esta etapa tuvo lugar una fuerte adopción de híbridos simples, con inclusión de eventos transgénicos (Trigo, 2011) y germoplasma dentado, y un aumento importante de la siembra directa (Nocelli Pac, 2018) y el uso de fertilizantes (Grasso y Gonzalez Sanjuan, 2018). Finalmente, a partir del año 2004 se registró una desaceleración del aumento de rendimiento a sólo $52,7 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, que redujo la ganancia porcentual a 0,76% anual respecto a un valor medio para el período de 6914 kg ha^{-1} . Entre los aspectos distintivos de esta última etapa se encuentra la fuerte expansión en área del cultivo de maíz a partir del año 2010, principalmente en áreas por fuera de la zona núcleo tradicional ubicada en la región húmeda templada Central. Esta expansión estuvo acompañada de un aumento de la ocurrencia de fases La Niña (i.e. lluvias por debajo del promedio en la zona central de Argentina) del fenómeno

El Niño Oscilación del Sur (ENOS) y de la superficie destinada a maíz de siembra tardía (Capítulo 12)(Otegui y Mercou, 2018; Otegui et al., 2021).

Numerosos trabajos llevados a cabo en distintos países han buscado cuantificar la contribución de la ganancia genética a la ganancia global de rendimiento de maíz, con estimaciones muy variables (<10% a >70%) según la fuente consultada (Mella et al., 1984; Derieux et al., 1987; Eyhéabide et al., 1994; Eyhéabide y Damilano, 2001; Duvick, 2005; Smith et al., 2015; Zhang et al., 2021; Rizzo et al., 2022). Aunque la mayoría de los autores utiliza la aproximación clásica de evaluar simultáneamente un conjunto de cultivares en función de su año de liberación al mercado, la variación en el nivel estimado de contribución es alta por diversas razones; por ejemplo, distintos trabajos incluyen híbridos de diferente nivel de heterosis (e.g. dobles, simples), las condiciones de crecimiento no son comparables (e.g. ensayos muy distantes en el tiempo y/o con manejo muy contrastante), el ambiente del estudio no es exactamente el ambiente objetivo del programa de mejoramiento de los híbridos evaluados, etc. En un estudio reciente (Curin et al., 2021) se analizaron los efectos del mejoramiento genético sobre el RG del maíz en Argentina, utilizando para ello un conjunto de experimentos (Luque et al., 2006; D'Andrea et al., 2008; Curin et al., 2020) conducidos en un mismo sitio (INTA Pergamino), con híbridos representativos de distintas épocas del mejoramiento (desde 1965 hasta la actualidad) y cuyo ambiente objetivo de selección fue el del ambiente de evaluación (i.e. siembras tempranas en la zona núcleo maicera de Argentina). Al considerar todos los híbridos, se estableció en primer lugar que el mejoramiento genético produjo un progreso porcentual del RG de 1,14% año⁻¹ entre 1965 y 2015. Esta ganancia no difirió sustancialmente (1,12% año⁻¹) al considerar sólo los híbridos simples. Dichos valores de progreso genético fueron superiores a los reportados por Amas et al. (2022; 0,9% año⁻¹ entre 1980 y 2016) y Di Matteo et al. (2016; 0,83% año⁻¹ sin discriminar por nivel de heterosis y 0,55% año⁻¹ al incluir sólo los híbridos simples) para un conjunto similar de híbridos evaluados en Pergamino (Amas et al., 2022) o un ambiente fuera de la zona maicera núcleo (i.e. Balcarce; Di Matteo et al., 2016). Las diferencias podrían explicarse por (i) el menor periodo de mejoramiento explorado (Amas et al., 2022) o (ii) el menor número de híbridos incluidos y el ambiente de evaluación (Di Matteo et al., 2016). En segundo lugar, se estableció que la ganancia global de RG para el partido de Pergamino durante los últimos 50 años (período entre las cosechas de 1970 y 2020) fue de ca. 142 kg ha⁻¹ año⁻¹, siendo la ganancia porcentual de 2,36% año⁻¹ (Figura 16.1a). Se estimó entonces que el mejoramiento genético habría contribuido con ca. 48,3% a la mejora global de RG considerando todos los híbridos. Teniendo en cuenta exclusivamente el período posterior a 1993, en que empezaron a predominar los híbridos simples y rápidamente (desde 1997) los híbridos simples genéticamente modificados, las estimaciones fueron de 2,46% año⁻¹ para la ganancia global y 0,97% año⁻¹ para el progreso genético (Figura 16.1b). Así, la contribución del mejoramiento genético a la ganancia global de RG sería de 39,8%, lo cual representaría una caída de casi 18% en los últimos 27 años. En este periodo toma relevancia la adopción de siembras tardías en el cultivo de maíz, las cuales tuvieron un aumento sostenido a partir de 2008 (Otegui et al.,

2021). Estas siembras exponen al cultivo a condiciones más desventajosas (Bonelli et al., 2016), las cuales aún no son atendidas con igual intensidad que las tempranas por los programas de mejoramiento orientados a la región templada (Curin et al., 2021). Sin embargo, cuando se analizó el progreso genético para RG en fechas de siembra tardías ($0.8\% \text{ año}^{-1}$), el mismo fue similar al progreso reportado para siembras tempranas ($0.9\% \text{ año}^{-1}$; Amas et al., 2022).

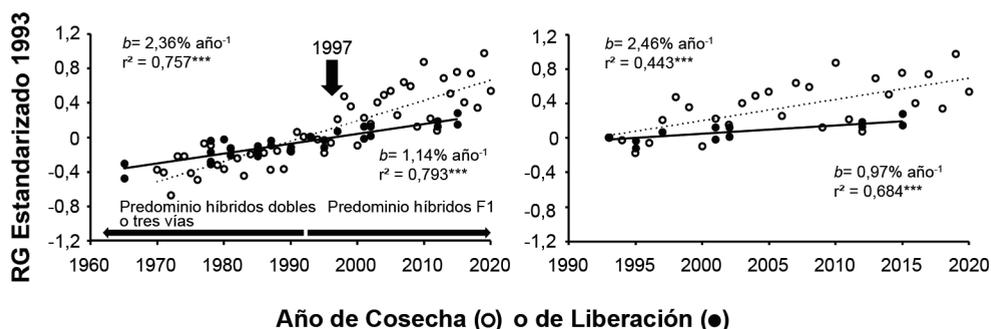


Figura 16.1: Rendimiento en grano (RG) estandarizado correspondiente a (i) el partido de Pergamino (círculos blancos), y (ii) los experimentos incluidos en Luque et al. (2006), D'Andrea et al., (2008) y Curin et al., (2020) (círculos negros). Los datos para Pergamino corresponden a la serie histórica desde 1970 a la actualidad (a) o desde 1993 a la actualidad (b). Los datos experimentales corresponden a (a) todos los híbridos evaluados en todos los experimentos ($n=34$), o (b) sólo a híbridos F1 liberados desde 1993 ($n=17$). Las líneas (punteadas para el partido de Pergamino y llenas para los experimentos) representan los modelos lineales ajustados a cada conjunto de datos, de los cuales se indica la pendiente (b) y el coeficiente de determinación (r^2). En (a), la flecha vertical señala el lanzamiento al mercado de híbridos genéticamente modificados (1997) y las flechas horizontales destacan el tipo de híbrido predominante en el mercado. Extraída de Curin et al. (2021).

16.2. Mejoramiento para rendimiento potencial. Efecto sobre los rasgos ecofisiológicos asociados

La selección en maíz, como en muchos otros cultivos, ha sido hecha principalmente sobre el RG y sobre rasgos morfológicos de fácil observación (vigor de planta, resistencia a enfermedades, tamaño de panoja) o medición (altura de planta y de inserción de espiga, porcentaje de vuelco y quebrado, número de espigas, tipo de grano) (Duvick, 2005). Los segundos se suelen denominar 'rasgos secundarios'. Así, la ganancia sostenida en RG del último siglo estuvo acompañada por modificaciones en múltiples rasgos en los híbridos más modernos. Además de aumentar significativamente la resistencia al vuelco, a enfermedades y a insectos (Duvick, 2005), los cambios más importantes fueron (i) una disminución del tamaño de panojas, reduciéndose la dominancia apical e incrementándose la partición de biomasa a espiga; (ii) una reducción en el intervalo entre antesis y *silking* (ASI), (iii) la reducción de la esterilidad de plantas, (iv) un hábito foliar más erectófilo, otorgando mayor tolerancia

al aumento de la densidad, (v) un aumento de la proporción del ciclo representada por la fase postfloración respecto a la fase prefloración, lo que permitió una mayor acumulación de biomasa durante el período post-floración, resultado de una disminución en la tasa de senescencia foliar y de un mayor *stay green* funcional durante el llenado, y (vi) un incremento del número de granos (NG), principal componente numérico determinante del RG (Capítulo 4). Estos aspectos han sido ampliamente documentados para los EEUU y Canadá (Tollenaar, 1989, 1991; Tollenaar y Aguilera, 1992; Cooper et al., 2004; Duvick, 2005; Fischer y Edmeades, 2010). En algunos estudios conducidos en ambientes templado-fríos (Tollenaar, 1989), el índice de cosecha (IC) parece no haber tenido cambios significativos, sugiriendo que en ellos la ganancia genética observada puede ser atribuida al mejoramiento en la acumulación de materia seca (Tollenaar, 1991). La ganancia en la producción de biomasa final mencionada en los híbridos más recientes se tradujo en incrementos en la relación C:N, tanto en tejidos vegetativos como reproductivos (Evans, 1993). A partir de la década de 1970, el incremento de RG ha sido acompañado por una disminución entre 0,03% y 1% de la proteína y un incremento de la concentración de almidón del grano (Ciampitti y Vyn, 2012; Duvick, 2005).

En estudios recientes se analizaron los rasgos secundarios determinantes de la mejora observada en el RG, integrando aquellos relacionados con la generación y partición de biomasa a estructuras reproductivas con los relacionados con el metabolismo del N (DeBruin et al., 2017; Mueller et al., 2019). Dichos estudios reportan una ganancia en RG entre 100 y 140 kg ha⁻¹ año⁻¹ para el periodo comprendido entre 1930 y 2015. Dicha ganancia estuvo asociada en un primer momento (hasta 1976) al incremento del NG y luego al aumento del peso individual del grano (PG) (DeBruin et al., 2017; Mueller et al., 2019). El incremento en la eficiencia fisiológica de uso del N (EUNf) en función del año de liberación (0,28 kg kg⁻¹ año⁻¹) ocurrió simultáneamente con un aumento en el índice de cosecha de N (ICN; 0,16% año⁻¹) pero con un descenso en la concentración de N en grano de 1,34% en 1958 a 1,07% en 2015. El aumento del RG por unidad de N absorbido fue más que proporcional al aumento en el ICN y, consecuentemente, se produjo la dilución de N en el grano. Adicionalmente, la ganancia estimada para el IC fue de 0.19% año⁻¹. El cambio en ambos índices fue impulsado íntegramente por un incremento del N o la biomasa en el grano, debido a que no hubo ganancias en el contenido de N o biomasa en tallos y hojas. Los cambios mencionados sugieren que la mejora en RG no fue sólo por mayor acumulación de biomasa, sino también por un cambio en la partición del N acumulado en la planta hacia el grano (Mueller et al., 2019). Se demostró que la removilización durante el llenado del grano del N absorbido hasta la floración fue mayor en los tallos que en las hojas en los híbridos más nuevos. Este análisis sugiere que el mejoramiento de la EUNf en híbridos modernos puede ser atribuida a una mayor eficiencia en la removilización del N de tallos para sostener el crecimiento de los granos, permitiendo una mayor retención N en las hojas durante el periodo reproductivo (Mueller et al., 2019). Complementariamente, se estableció (DeBruin et al., 2017) que los híbridos más nuevos tenían (i) una mayor concentración de N foliar en floración, lo cual representa una ventaja significativa para un mayor al-

macenamiento de N de potencial removilización al grano, y una oportunidad para incrementar la tasa fotosintética, y (ii) un incremento en el contenido de N en el grano, resaltando la necesidad de una mejora en la absorción de N en postfloración (Haegele et al., 2013).

En Argentina, la ganancia genética del RG entre 1980 y 2015 estuvo asociada con ambos determinantes fisiológicos (i.e. biomasa total e IC) pero en forma alternada y no simultánea. El IC se incrementó hasta 1993-96 para luego estabilizarse, mientras que la producción de biomasa aumentó recién a partir de 1993 (Curin et al., 2020, 2021). El reemplazo de los híbridos dobles por simples junto con la introducción de germoplasma dentado produjo aumentos en (i) el número de flores por espiga, (ii) la partición de biomasa hacia la espiga durante el período crítico (i.e., hubo incrementos en la tasa de crecimiento de la espiga, pero no de la tasa de crecimiento de partes vegetativas), (iii) el NG, (iv) la radiación interceptada, particularmente durante el período de llenado, (v) la producción de biomasa en postfloración, (vi) la eficiencia de uso de la radiación o de conversión (ec) para producir biomasa, y (vii) la eficiencia del uso del agua (EUA) para producir biomasa y rendimiento, que no estuvieron acompañados por modificaciones en la cantidad de agua evapotranspirada (Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006; Curin et al., 2020, 2021; Cagnola et al., 2021; Amas et al., 2022). Asimismo, el mejoramiento ha aumentado la fotosíntesis de la hoja de la espiga en cultivos creciendo en altas densidades (Cagnola et al., 2021). Esta respuesta se explica en gran medida por el hábito más erectófilo (el coeficiente de atenuación disminuyó a una tasa de 1,1 % año⁻¹ desde 1989 hasta 2012), que aumentó la intercepción de la luz de la hoja de la espiga, y por la reducción de las tasas de respiración de dicha hoja en los híbridos modernos en comparación con los más antiguos (Cagnola et al., 2021; Lacasa et al., 2022). Por consiguiente, el aumento de densidad de plantas (Di Matteo et al., 2016; Cagnola et al., 2021), combinado con un incremento del hábito erectófilo de las hojas (Lacasa et al., 2022), promovieron una mejora en la ec y en el crecimiento durante el período crítico para la determinación del NG (Luque et al., 2006; Amas et al., 2022; Capítulo 4), provocando el aumento sostenido de la biomasa a partir de la década de 1990 (Curin et al., 2020, 2021). En cuanto al IC, la ausencia de ganancia desde la década de 1990 podría atribuirse al hecho de haber alcanzado valores superiores a 0,5 y consecuentemente ya cercanos al que se considera máximo para no incurrir en problemas de quebrado de caña (Hay, 1995), aunque algunos estudios recientes sugieren que aún existiría posibilidad de algún aumento en maíz a través de la reducción de altura asociada a la inhibición de la síntesis de giberelinas (Hütsch y Schubert, 2017).

El mayor RG alcanzado en los híbridos más modernos como resultado de un mayor número de granos no estuvo acompañado por cambios importantes en el PG, ya que diferentes estudios detectaron para este otro componente cierta estabilidad (Di Matteo et al., 2016), un leve crecimiento (Amas et al., 2022) o una leve disminución (Curín et al., 2021). La ausencia de una compensación entre ambos componentes numéricos se debió a que el aumento en la producción de biomasa durante el llenado de los granos (que acompañó al aumento del NG) permitió mantener estable la

relación fuente-destino durante dicha etapa en los híbridos más modernos (Luque et al., 2006; Amas et al., 2022). El comportamiento mencionado del mejoramiento local sobre el PG parece contrastar con los resultados obtenidos en ambientes de mayor latitud del hemisferio norte, en los que sí existió una clara tendencia a mejorar este rasgo (Chen et al., 2016). Sin embargo, la mayor respuesta del PG al mejoramiento detectada en siembras tardías respecto a tempranas en Argentina por Amas et al. (2022) sugiere que las diferencias entre estudios dependerían del grado de limitación por fuente para el llenado de los granos de cada ambiente (Borrás et al., 2004; Bonelli et al., 2016; Capítulo 6). En los más restrictivos por caída en el nivel de radiación incidente durante el llenado (e.g. alta latitud o siembras tardías en latitudes medias) se pone más en evidencia la mejora de la relación fuente-destino producida por el mejoramiento (Luque et al., 2006; Chen et al., 2016) que en aquellos con elevada irradiancia en esa etapa (e.g. siembras tempranas en la región templada de Argentina).

16.3. Mejoramiento para rendimiento en ambientes con estrés

Las contribuciones genéticas a la mejora en el rendimiento pueden dividirse entre aquellas que aumentan el rendimiento potencial y aquellas que confieren una mayor tolerancia al estrés abiótico (Evans y Fischer, 1999). Históricamente, la mejora genética de los cultivos dio lugar a ganancias significativas en la productividad, compensando las pérdidas proyectadas en diferentes ambientes (Smith et al., 2015), incluso enmascarando los efectos negativos del cambio climático incipiente (Rizzo et al., 2022). Sin embargo, la generación de nuevos genotipos representa una inversión a largo plazo, en términos de tiempo y dinero (Ruiz Guirado, 2021). Si bien los avances recientes han reducido el tiempo necesario para desarrollar híbridos (Capítulo 18), aún se requiere un mínimo de seis años para la liberación de uno nuevo al mercado (Masuka et al., 2017). Además, se necesita de inversiones elevadas para el genotipado y el fenotipado a campo, utilizando múltiples localidades para obtener resultados confiables (Cooper et al., 2014). Estudios recientes indicaron que la ganancia genética para ambientes restrictivos como los afectados por sequía, estrés por N y/o enfermedades se relacionó en parte con la inversión realizada y la capacidad de aplicar un correcto fenotipado a campo (Masuka et al., 2017).

El mejoramiento genético de maíz en las últimas décadas ha contribuido a elevar no sólo los rendimientos potenciales (Luque et al., 2006; Fischer y Edmeades, 2010; Fischer et al., 2014; Amas et al., 2022), sino también los alcanzados en condiciones menos favorables (Haegerle et al., 2013; Curin et al., 2020). Los incrementos en el RG potencial condujeron a mejoras en el RG bajo condiciones leves a moderadas de cualquier tipo de estrés, por lo que es común encontrar cultivares que combinan alta potencialidad y alta estabilidad de rendimiento (Tester y Langridge, 2010; Di Matteo et al., 2016). En Argentina, los híbridos modernos de maíz superaron a los más antiguos tanto en ambientes de alta producción como en aquellos con limitada disponibilidad de recursos (Ferreira J.M., 2015; Di Matteo et al., 2016; Curin et al., 2020), lo que implicó una mejora en la adaptación a un amplio rango de am-

bientes. Esto podría estar relacionado con que algunos de los principales rasgos de selección son igualmente ventajosos bajo estrés que bajo condiciones óptimas (Cattivelli et al., 2008). No obstante, existen algunas desventajas de llevar adelante el proceso de mejora en ausencia de restricción de recursos (hídricos, nutricionales), principalmente, en relación a la pérdida de rasgos adaptativos asociados con su capacidad de captura y eficiencia de uso (Lafitte et al., 1997). En consecuencia, resulta necesario que los programas de mejoramiento desarrollen estrategias para aplicar selección en condiciones de baja oferta de nutrientes o agua (Edmeades et al., 2002; Tester y Langridge, 2010). En estos ambientes, donde la heredabilidad del rendimiento es baja, la mejor estrategia para aumentar el RG implica la selección de atributos secundarios que estén correlacionados con el rendimiento (Bänziger y Lafitte, 1997; Badu-Apraku et al., 2011, 2012).

El primer efecto que se observa cuando la disponibilidad de agua es baja es una reducción en la turgencia celular, que afecta directamente la expansión de los tejidos en crecimiento (Sadras y Milroy, 1996; Capítulo 3). La altura de la planta (Nesmith y Ritchie, 1992; Otegui et al., 1995), la expansión foliar (Chenu et al., 2008) y el alargamiento de los estigmas (Bassetti y Westgate, 1993) se encuentran entre los rasgos generalmente estudiados en maíz para cuantificar este tipo de respuesta cuando se producen déficits de agua previos a la floración. Una consecuencia directa del déficit de agua que coincide con la etapa pre silking del período crítico (Otegui y Bonhomme, 1998) es una reducción en el alargamiento del estigma (Bassetti y Westgate, 1993). Esto resulta en un retraso de la floración femenina en relación con la antesis (Hall et al., 1982), con el aumento concomitante en el ASI (Bolaños y Edmeades, 1993). El ASI es un rasgo fácilmente evaluable por los mejoradores y de heredabilidad elevada comparativamente con el rendimiento. Un aumento del ASI en condiciones de estrés hídrico es un indicador indirecto de (i) una disminución del potencial agua de los tejidos, que controla su turgencia y consecuentemente su expansión (Boyer, 1970; Reymond et al., 2003), y (ii) una menor partición de asimilados hacia la inflorescencia femenina en formación, lo que resulta en una lenta tasa de crecimiento de la espiga y sus componentes (Boyle et al., 1991; Monneveux et al., 2006; Edmeades et al., 2013).

Estudios orientados a interpretar las modificaciones introducidas por el mejoramiento en ambientes deficitarios en N indican que se puede obtener ganancia de RG en ambientes limitados, que no estaría necesariamente asociada con pérdidas en el rendimiento potencial (Lafitte y Edmeades, 1994a). Sin embargo, la selección con altos niveles de N favoreció la liberación de genotipos más eficientes en la utilización del N acumulado (Ferreyra, 2015), pero tuvo poca o nula presión de selección para mejorar la eficiencia de absorción, en coincidencia con la observación de poca o nula variabilidad genotípica en la absorción de N (Lafitte et al., 1997). Entre los rasgos sugeridos que indican una mejora en la absorción de N se encuentra el alto contenido de nitratos en la planta y el tallo (Lafitte y Edmeades, 1994a). En la misma línea, rasgos relacionados con la fotosíntesis parecen jugar un rol importante. Se observó que, ante condiciones limitantes de N, la capacidad fotosintética postfloración de los híbridos modernos disminuía a una tasa menor que

la de los híbridos más antiguos debido a un menor decaimiento de la actividad de la PEP carboxilasa y una mayor conservación del contenido de clorofila y proteínas solubles en hoja (Ding et al., 2005). Por otra parte, y como ya fuera mencionado, se demostró que el ASI es un indicador sensible y heredable de partición del crecimiento hacia la espiga en floración y ha sido utilizado como rasgo secundario junto con el rendimiento para selección de tolerancia a bajo contenido de N en el suelo (Edmeades et al., 1993; Lafitte y Edmeades, 1994a; DeBruin et al., 2017). Un mejor RG en condiciones de estrés por N se relacionó con un ASI corto, una prolificidad alta, una menor concentración de clorofila en las hojas inferiores y una senescencia foliar retrasada (Bänziger y Lafitte, 1997). El ASI y la prolificidad son probablemente los rasgos que mejor reflejan la habilidad de la planta (y consecuentemente el genotipo) para producir una espiga con granos bajo déficit de N (Moll et al., 1987). La senescencia foliar y la concentración de clorofila de la hoja, en cambio, indican la capacidad para interceptar una mayor fracción de radiación incidente por mayor tiempo (Wolfe et al., 1988; Sinclair y Muchow, 1995).

Más recientemente, en estudios enfocados en determinar los rasgos que mejoraron la eficiencia de uso del N en ambientes con baja disponibilidad de dicho nutriente, se determinó que las ganancias en RG en los ambientes de bajo N se debieron tanto al NG como al PG, pero destacando que el primer componente había alcanzado un plateau en la última década (DeBruin et al., 2017). Asimismo, no se observaron cambios en la concentración de N foliar en madurez fisiológica; sin embargo, la cantidad de N removilizado se incrementó de 55 a 65% en los últimos 80 años (DeBruin et al., 2017). Estudios previos habían determinado un potencial genético máximo de 63% para removilización desde las hojas (Ciampitti y Vyn, 2013; DeBruin et al., 2013), por lo que los híbridos modernos han alcanzado dicho potencial. En un estudio similar se reportó que, entre 1967 y 2005, el aumento del RG en ambientes con bajo N estuvo sostenido, principalmente, por un incremento en el peso individual de los granos, asociado con un mayor crecimiento de la planta postfloración y con un aumento en la relación fuente-destino durante el llenado de los granos en los híbridos más modernos (Chen et al., 2016).

Por otro lado, en el análisis de algunos atributos relacionados con la captura del N en híbridos de maíz de China, se detectó que el mejoramiento genético promovió una reducción en la densidad de raíces en la capa superficial del suelo, pero ningún cambio en este rasgo a mayor profundidad (Chen et al., 2014). Esta tendencia no tuvo consecuencias ni en la eficiencia de absorción de N ni en el RG. Aparentemente, el ángulo de crecimiento de las raíces se vuelve más pronunciado cuando hay baja disponibilidad de N en el suelo (Trachsel et al., 2013), lo que probablemente contribuye a un cambio relativo en el posicionamiento de las raíces hacia estratos con mayor disponibilidad de N. Estos hallazgos han sido respaldados recientemente por estudios con híbridos de diferentes eras de EEUU, en que se detectó una disminución de la densidad de longitud de raíces en los más modernos sin compromiso de su funcionalidad para la absorción de agua, probablemente como consecuencia de la selección por mayor tolerancia al aumento de la densidad de plantas (Messina et al., 2021). En resumen, toda la evidencia disponible respalda la noción de

efectos positivos del mejoramiento en la eficiencia de uso del N en maíz, sin efectos negativos claros del mejoramiento en la capacidad de absorción de N (Otegui et al., 2015). La falta de efectos negativos muy probablemente esté relacionada con el esfuerzo permanente de los programas de mejoramiento de maíz para aumentar el rendimiento de los cultivos en ambientes con limitaciones de agua (Edmeades et al., 2002).

16.4. Control genético del rendimiento y rasgos ecofisiológicos asociados

En maíz, el principal objetivo del mejoramiento genético consiste en identificar y reproducir híbridos superiores en RG y estabilidad para un ambiente objetivo (Bernardo, 2010). En este sentido, el incremento del RG de los híbridos a través del tiempo fue el resultado de ganancias en heterosis como así también de ganancias en “no heterosis” (Tollenaar y Lee, 2002), obtenidas directamente por la mejora *per se* de las líneas parentales (Duvick, 1999). Por consiguiente, cualquier información de la línea parental que permita predecir el desempeño de su progenie es altamente deseable pues reduce la necesidad de llevar adelante cruzamientos y el posterior análisis de la progenie híbrida (Betrán et al., 2003b). El comportamiento de una línea endocriada está correlacionado con su desempeño en combinaciones híbridas según qué proporción de la varianza genética se deba a la acción de genes de efecto aditivo (Eyhéabide, 2002). Los efectos aditivos son la porción predecible de los efectos genéticos y, por lo tanto, los más usados por los mejoradores en el proceso de selección. En 1909, Shull delineó las dos etapas principales en el desarrollo de híbridos, vigentes aún hoy en los programas de mejoramiento de maíz. La primera corresponde al desarrollo de líneas endocriadas (Shull, 1909) y la segunda a la identificación de las mejores combinaciones de líneas parentales para producir híbridos superiores (Shull, 1911). En las secciones siguientes se analizarán algunos ejemplos de investigaciones tendientes a dilucidar el control genético de caracteres, teniendo como eje el marco ecofisiológico de generación de RG mencionado en capítulos precedentes.

16.4.1. Variabilidad genotípica entre líneas endocriadas e híbridos derivados para rendimiento en grano y atributos relacionados. Fenotipado de rasgos de interés.

La existencia de variabilidad genotípica significativa en atributos de interés es uno de los aspectos más importantes para la inclusión de éstos en planes de mejoramiento genético. En las últimas décadas se han desarrollado tecnologías de genotipado de alto rendimiento (e.g., secuenciación automática de ADN) que han logrado reducir drásticamente los costos; sin embargo, los avances en lo que respecta a la medición de rasgos (i.e., fenotipado) no han seguido la misma tendencia, convirtiéndose en un importante cuello de botella para el mejoramiento de los cultivos (Cooper et al., 2004; Steermers y Gunderson, 2007). El fenotipado extensivo de diferentes caracteres en ensayos a campo de grandes dimensiones puede resultar muy costoso (Araus et al., 2008). La necesidad de evaluar un número elevado de genotipos en distintos ambientes complica bastante el avance de las tareas

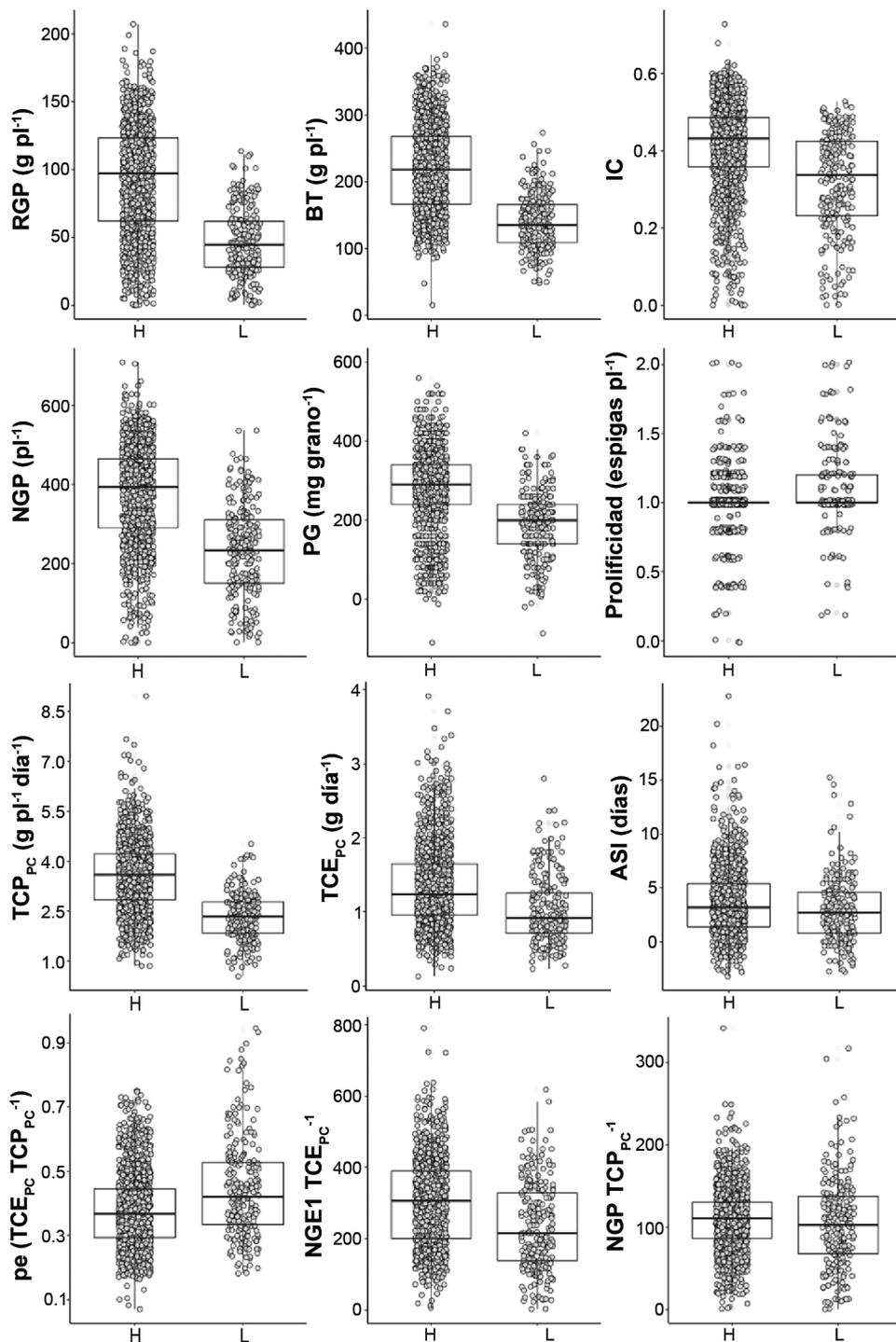
de fenotipado debido a la cantidad de horas de trabajo humano requeridas en las evaluaciones (Trachsel et al., 2016). Esto es tanto más crítico cuantos más rasgos se pretende evaluar y cuanto más compleja es la correcta caracterización de cada rasgo (Otegui et al., 2015).

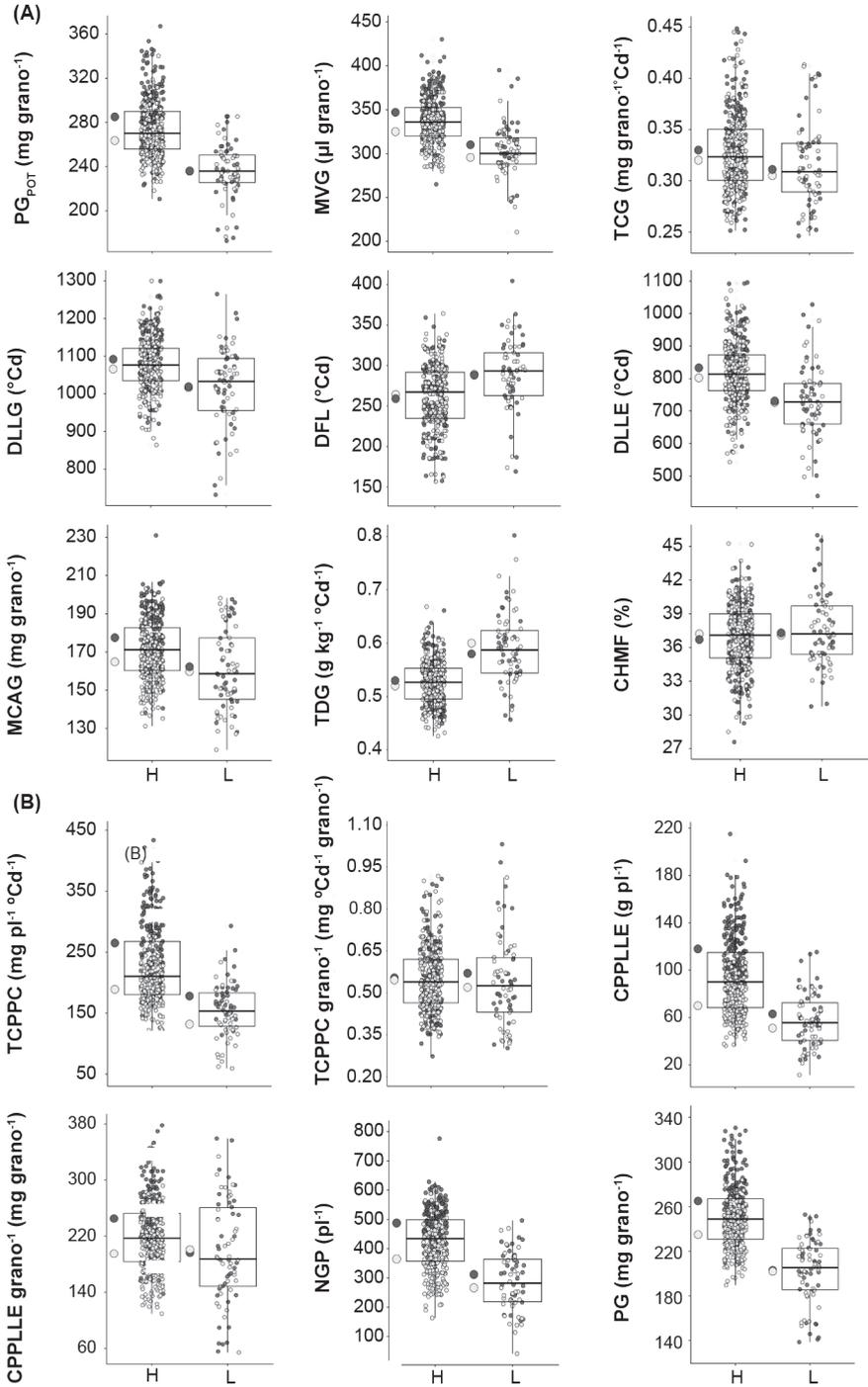
Diversos estudios han detectado variabilidad genotípica para rasgos ecofisiológicos relacionados con el RG tanto en líneas endocriadas como en sus híbridos derivados (Ahmadzadeh et al., 2004; Tollenaar et al., 2004; Echarte y Tollenaar, 2006; D'Andrea et al., 2009; Munaro et al., 2011a; Ruiz et al., 2019; Hisse, 2020; Galizia, 2022). Asimismo, ambos grupos genotípicos difirieron en su RG al igual que en sus determinantes fisiológicos, tanto en condiciones potenciales como en respuesta a la variación ambiental promovida por cambios en la densidad de plantas y en la disponibilidad hídrica y de N. En ambientes con disponibilidad óptima de recursos, la superioridad en RG de los híbridos con respecto a sus líneas parentales fue principalmente debida a la mejora en los primeros de (i) la intercepción de la radiación, determinada por un aumento del índice de área foliar y su persistencia durante el llenado de los granos (Tollenaar et al., 2004), (ii) el IC (Tollenaar et al., 2004), y (iii) la capacidad fotosintética durante el llenado de los granos (Ahmadzadeh et al., 2004). De modo similar, en ambientes con disponibilidad de recursos limitada (i.e., en condiciones de estrés hídrico y poblacional) se determinó que el mayor NG de los híbridos se debió a una mayor fijación de granos por unidad de tasa de crecimiento de la planta durante el periodo crítico (i.e., mayor eficiencia reproductiva de la planta) (Echarte y Tollenaar, 2006). Adicionalmente, mientras que en las líneas las variaciones en el NG estuvieron fuertemente explicadas por la tasa de emisión y aborto de estigmas, en los híbridos estuvieron explicadas por el tamaño potencial de la espiga (i.e. número de espiguillas totales) y la cantidad de estigmas expuestos tanto a nivel de planta individual (i.e., estigmas expuestos al día 5 o totales) como a nivel poblacional (i.e., máximo número de estigmas expuestos por m²; Rossini et al., 2020). Por otra parte, se observó que la superioridad para RG de los híbridos en relación a sus líneas parentales era mayor en ambientes con alta disponibilidad de N (Betrán et al., 2003c; D'Andrea et al., 2009; Munaro et al., 2011a). Asimismo, se detectó (i) un patrón común entre líneas e híbridos derivados para la relación entre el NG por planta y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo crítico, independientemente del tratamiento de N considerado (D'Andrea et al., 2009), a diferencia de lo reportado previamente con otro germoplasma (Echarte y Tollenaar, 2006), (ii) una respuesta diferente entre grupos genotípicos para la relación entre el NG de la espiga apical y la tasa de crecimiento de la espiga durante el periodo crítico, que determinó una menor eficiencia reproductiva de la espiga para las líneas, y (iii) una mayor sensibilidad de los híbridos con respecto a sus líneas parentales cuando fueron sometidos a deficiencias de N en atributos relacionados con el crecimiento y la producción de biomasa o, lo que es lo mismo, una menor capacidad de las líneas de aprovechar las mejoras en el ambiente. Asimismo, líneas e híbridos difirieron para la relación entre el RG y la cantidad de N absorbido a madurez fisiológica, estableciendo las líneas una menor EUNf y demostrando su menor capacidad para producir biomasa con similares absorciones de N que los híbridos. Este comporta-

miento destaca que la depresión por endogamia de las líneas afecta su crecimiento (principalmente expansión de tejidos) de modo tal que las torna menos susceptibles a las reducciones de N, lo que implica una menor demanda de nutrientes (D'Andrea et al., 2009; Munaro et al., 2011a) y una respuesta diferencial entre grupos genotípicos a los cambios en el ambiente. Al estudiar la variación de la plasticidad fenotípica bajo regímenes de agua y N contrastantes (Ruiz et al., 2019) se confirmó (i) la gran plasticidad del RG y rasgos como el ASI y el NG, así como la reducida plasticidad de rasgos fenológicos y del PG, (ii) la mayor plasticidad fenotípica en ambientes con déficit hídrico severo respecto de los ambientes con estrés por N para casi todos los rasgos evaluados (RG, NG, prolificidad, PG, tiempo a floración), con la única excepción del ASI en las líneas, y (iii) la mayor variación en la plasticidad fenotípica de las líneas para prolificidad, ASI y NG, independientemente del tipo de estrés al que fueran sometidas, lo que pone de manifiesto el mayor efecto del estrés sobre ellas en estos atributos.

Figura 16.2: Datos primarios y estadísticos descriptivos para rendimiento en grano por planta (RGP) y atributos relacionados con la producción y partición de biomasa en 6 líneas (L, n = 240) y sus 30 híbridos derivados (H, n = 1200) evaluados en 14 ambientes con amplia variabilidad en la disponibilidad de recursos (radiación, agua y N). Cada punto representa una combinación de genotipo × repetición × ambiente. Las líneas horizontal inferior, superior y central de la caja representan los percentiles 25°, 75° y 50°, respectivamente. ASI: intervalo antesis-silking; BT: biomasa total acumulada en madurez; IC: índice de cosecha; NGE1: número de granos espiga apical; NGP: número de granos por planta; PC: periodo crítico; pe: partición a espiga en PC; PG: peso individual del grano; TCE: tasa crecimiento de la espiga apical; TCP: tasa de crecimiento por planta. Adaptado de Galizia et al (2020).

Figura 16.3: Datos primarios y estadísticos descriptivos de (A) el peso de grano potencial (PG_{POT}) y sus caracteres secundarios, y (B) los atributos asociados con el crecimiento de la planta, la relación fuente-destino y componentes del rendimiento en grano. Los datos corresponden a híbridos (H, n = 360) y líneas (L, n = 72) cultivados durante dos años experimentales (2013/14 y 2014/15) en dos niveles de N (N0, sin el agregado de fertilizante; N1, fertilizado con 200 kg N ha⁻¹). Cada punto representa una combinación de genotipo × repetición × nivel de N × año experimental. Los círculos de mayor tamaño corresponden al promedio de cada condición de N (N0: claros, N1: oscuros) para cada grupo genotípico. Las líneas horizontal inferior, superior y central de la caja representan los percentiles 25°, 75° y 50°, respectivamente. CHMF: concentración de humedad a madurez fisiológica; CP_{PLLE} : crecimiento por planta durante el período de llenado efectivo; DFL: duración de fase lag; DLLL: duración del período de llenado efectivo del grano; DLLG: duración total del llenado del grano; MCAG: máximo contenido de agua del grano; MVG: máximo volumen del grano; NGP: número de granos por planta; PG: peso medio de grano; TCG: tasa de crecimiento del grano; TCP_{PC} : tasa de crecimiento por planta durante el período crítico; TDG: tasa de desecación del grano (Extraído de Hisse et al., 2020).





Más recientemente, se analizó el comportamiento de los grupos genotípicos distintos en cuanto a (i) la plasticidad en atributos relacionados con la producción y partición de la biomasa aérea a través de 14 ambientes (Figura 16.2; Galizia, 2022), y (ii) la determinación del PG y sus rasgos asociados en ambientes con disponibilidad de N contrastante (Figura 16.3; Hisse, 2020). Para todos los rasgos analizados se encontró variabilidad y, como ya fuera mencionado, los híbridos fueron superiores a las líneas en la mayoría de los rasgos. La excepción a esta tendencia (i.e. líneas > híbridos) se verificó en la partición de biomasa a la espiga (i.e., pe : la tasa de crecimiento de la espiga por unidad de tasa de crecimiento de la planta), la prolificidad y rasgos relacionados con la determinación del PG como la duración de fase lag y la tasa de desecación del grano. Adicionalmente, no hubo diferencias entre grupos genotípicos para la eficiencia reproductiva de la planta (i.e., NG por unidad de $TC-Ppc$; Capítulo 4) o su inversa (i.e., $TCPpc$ por grano fijado) y la concentración de humedad a madurez.

Por último, unas consideraciones acerca de la determinación del PG. Los cambios en este rasgo estuvieron principalmente asociados con las variaciones en la relación fuente-destino establecida (i.e., crecimiento de la planta por grano durante el llenado) en ambos grupos genotípicos (Hisse et al., 2019). Sin embargo, los modelos bi-lineales ajustados difirieron entre híbridos y líneas. Si bien el aumento del PG por unidad de incremento en la relación fuente-destino durante el llenado fue similar en ambos grupos de genotipos, el umbral de crecimiento postfloración por grano al que se alcanza el máximo PG fue mucho mayor en los híbridos ($299 \text{ mg grano}^{-1}$) que en las líneas ($176 \text{ mg grano}^{-1}$). Asimismo, el efecto de la disponibilidad de N sobre la relación mencionada difirió entre ambos grupos genotípicos. En los híbridos, el aumento en el nivel de N causó un incremento en el crecimiento postfloración por grano, con el consiguiente aumento en el PG y una proporción considerable de exceso en la fuente respecto del tratamiento de bajo N. En las líneas no se detectó una tendencia clara en la respuesta a la disponibilidad de N. Como resultado del efecto diferencial del tratamiento de N sobre ambos grupos genotípicos, la respuesta del cambio relativo en el PG por unidad de cambio relativo en la relación fuente-destino durante el llenado fue mayor en los híbridos que en las líneas, determinando una mayor sensibilidad de los híbridos ante caídas en el crecimiento posfloración (Figura 16.4).

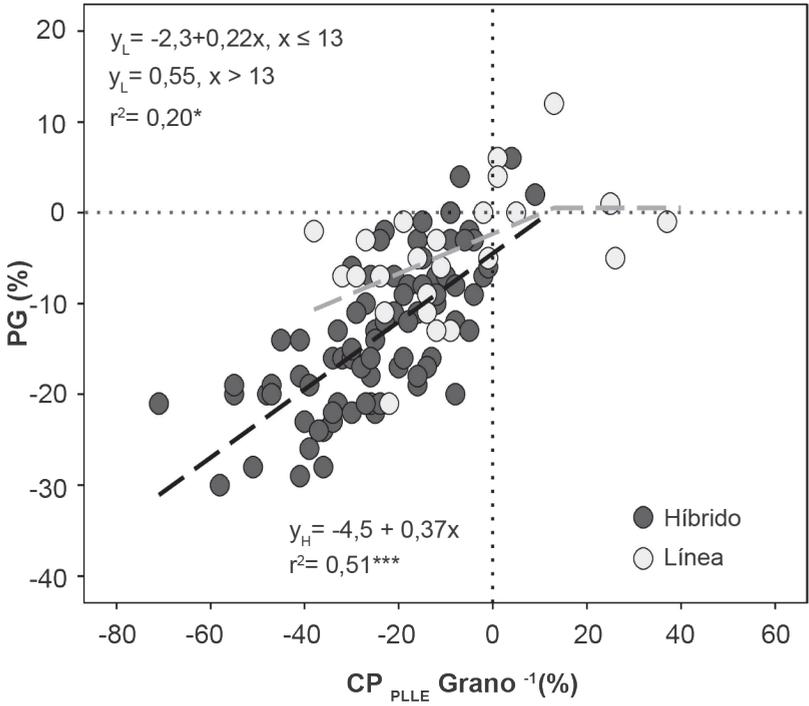


Figura 16.4: Relación entre el cambio relativo del peso individual del grano (PG) y el cambio relativo del crecimiento por planta por grano durante el período de llenado efectivo (CP_{P_{LLE}} grano⁻¹), ambos calculados como la diferencia relativa entre ambos niveles de nitrógeno. Un modelo lineal (línea negra) y uno bi-lineal con plateau (línea gris) ajustó el conjunto de datos de los híbridos (n = 84; P < 0,001) y de las líneas (n = 24; P < 0,05), respectivamente (Extraído de Hisse et al., 2019).

16.4.2. Heterosis para rendimiento. Bases fisiológicas para su determinación en ambientes potenciales y con estrés

La mayor parte de la producción mundial de maíz se basa principalmente en el uso de híbridos simples o F1 (Duvick, 2005; Fischer y Edmeades, 2010), en los que se maximiza la explotación del vigor híbrido. El vigor híbrido se refiere a un aumento en el tamaño de órganos, tasas de crecimiento y desarrollo, acumulación de biomasa y RG observado en la descendencia F₁ en relación a las líneas endocriadas que le dieron origen (parentales homocigotos o altamente homocigotos; Duvick, 1999). El término “heterosis del padre medio” se refiere a la diferencia entre el rendimiento de un híbrido F1 respecto a la media de rendimiento de las líneas endocriadas parentales. En este sentido, se ha observado que los híbridos generados a partir de padres genéticamente divergentes exhiben más heterosis que los híbridos generados a partir de líneas genéticamente similares (Hallauer et al., 1988), por lo que las líneas endocriadas fueron clasificadas en diferentes grupos heteróticos (Troyer,

2006). Así, la progenie de cruza entre grupos heteróticos típicamente exhibe más heterosis que la de cruza dentro de grupos heteróticos.

La ganancia genética del RG estimada para maíz durante el siglo XX se debió, en principio, al aumento en la explotación de la heterosis y, más recientemente, a la mejora del RG de las líneas endocriadas utilizadas para producir los híbridos simples (Duvick, 2005). Esto produjo que, en los últimos años, la tasa de incremento de la heterosis medida en términos absolutos se mantenga relativamente constante y que la heterosis porcentual disminuya en forma lineal pues resulta dividida por valores cada vez mayores de RG de las líneas parentales (Duvick, 1999), especialmente bajo condiciones ambientales favorables para el cultivo (Duvick, 2005). En este sentido, se determinó que para híbridos de maíz del cinturón maicero de EEUU liberados durante el período 1950 a 1990, el aporte debido al aumento en rendimiento de las líneas parentales fue más importante que la heterosis *per se* (Troyer, 2006).

No sólo el RG exhibe heterosis en maíz (Tabla 16.1), pero su magnitud es altamente variable dependiendo de los parentales elegidos, del rasgo evaluado (Springer y Stupar, 2007) y del ambiente explorado (Munaro et al., 2011b). En condiciones potenciales de crecimiento, la expresión de la heterosis para RG refleja las influencias acumuladas de heterosis para sus determinantes ecofisiológicos. En este sentido, la heterosis para RG no sólo se encuentra fuertemente asociada con la heterosis para NG (Tabla 16.1), sino también con la producción de biomasa y su partición (e.g., la eficiencia reproductiva de la planta y el IC), el mantenimiento de la capacidad fotosintética durante el periodo de llenado de los granos (e.g., ec en postfloración) y atributos relacionados con la captura de luz alrededor de silking y durante el llenado de los granos (e.g., índice de área foliar máximo y el mantenimiento del área foliar postfloración) (Ahmadzadeh et al., 2004; Tollenaar et al., 2004; Echarte y Tollenaar, 2006; D'Andrea et al., 2009; Munaro et al., 2011a). Asimismo, se ha reportado heterosis para el PG y sus atributos fisiológicos asociados, i.e. tasa y duración de llenado (Munaro et al., 2011a; Alvarez Prado et al., 2013b; Josue y Brewbaker, 2018; Hisse, 2020), estando la heterosis para PG principalmente relacionada con la heterosis para duración de llenado del grano (Alvarez Prado et al., 2013b).

Como fuera mencionado, la heterosis es una variable dinámica influenciada por el ambiente, y depende además del atributo evaluado, así como también del estado de desarrollo del cultivo (Tollenaar et al., 2004). En este sentido, el patrón de respuesta de los niveles de heterosis a condiciones de crecimiento limitantes dependerá del tipo de estrés evaluado. Así, la magnitud de la heterosis para RG en términos porcentuales aumenta bajo déficit hídrico (Betrán et al., 2003a, c; Ruiz Guirado, 2021), alta densidad de plantas (Liu y Tollenaar, 2009a), y exceso hídrico (Zaidi et al., 2007); por el contrario, tiende a disminuir en condiciones de déficit de N (Betrán et al., 2003a, c; Munaro et al., 2011a). Aparentemente, el estrés hídrico tiene un mayor efecto sobre la expresión de la depresión por endocría que la deficiencia de N. Muy probablemente, las restricciones en el crecimiento impuestas por la endogamia *per se* implican una menor demanda de nutrientes para las líneas (D'Andrea et al., 2009; Munaro et al., 2011a), lo que resultaría en diferentes niveles de estrés entre

grupos genotípicos y, consecuentemente, en una respuesta diferencial a los cambios en el ambiente. Asimismo, la heterosis para RG está asociada con la heterosis de distintos atributos ecofisiológicos dependiendo del tipo de estrés considerado: (i) IC en alta densidad (Liu y Tollenaar, 2009a); (ii) producción de biomasa en condiciones de baja irradiancia (Liu y Tollenaar, 2009b); y (iii) tasa de crecimiento de la espiga y ec durante el periodo crítico y PG bajo condiciones de déficit de N (Tabla 16.1; Munaro et al., 2011a).

Tabla 16.1: Porcentaje (%) promedio de heterosis del padre medio, rango de heterosis y correlación fenotípica (r) entre el porcentaje de heterosis para rendimiento en grano por planta (RGP) y el porcentaje de heterosis para 25 atributos ecofisiológicos cultivados en 5 experimentos a campo con alta y baja disponibilidad de nitrógeno (N). Extraído de Munaro et al. (2011a).

| Atributo | Alto N | | | Bajo N | | |
|---|-------------|-----------|---------------------|-------------|------------|---------------------|
| | % Heterosis | Rango | Correlación con RGP | % Heterosis | Rango | Correlación con RGP |
| TTantesis (°C dia ⁻¹) | -7 *** | (-14;13) | -0,06 NS | -6 *** | (-13;14) | -0,11 NS |
| TTsilking (°C dia ⁻¹) | -7 *** | (-16;17) | -0,05 NS | -6 *** | (-13;13) | -0,13 NS |
| ASI (días) | -0,6 NS | (2,6;1,6) | -0,23 NS | 0,1 NS | (-2,3;1,5) | -0,37 * |
| IAF _{MAX} | 51 *** | (29;82) | 0,50 ** | 32 *** | (5;66) | 0,69 *** |
| IAF _{MF} | 134 *** | (50;428) | 0,04 NS | 23 *** | (-84;175) | 0,03 NS |
| ei _{MAX} | 28 *** | (13;43) | 0,47 ** | 31 *** | (8;52) | 0,51 *** |
| ei _{MF} | 112 *** | (22;441) | 0,04 NS | 38 NS | (-75;160) | -0,05 NS |
| Rint _{PC} | 32 *** | (15;52) | 0,62 ** | 31 *** | (16;43) | 0,59 ** |
| Rint _{POS} | 86 *** | (45;150) | 0,27 NS | 49 *** | (16;98) | 0,04 NS |
| Rint _{MF} | 49 *** | (26;70) | 0,30 NS | 35 *** | (24;53) | 0,05 NS |
| ec _{V14} | 30 ** | (-6;72) | 0,47 *** | 9 ** | (-22;64) | 0,37 ** |
| ec _{PC} | 20 NS | (-12;57) | 0,35 NS | -5 NS | (-23;20) | 0,52 * |
| ec _{POS} | 34 ** | (4;78) | 0,77 *** | 16 NS | (-29;86) | 0,92 *** |
| ec _{MF} | 24 ** | (7;34) | 0,01 NS | 4 NS | (-11;31) | 0,38 NS |
| B _{V14} (g pl ⁻¹) | 131 *** | (38;252) | 0,43 * | 96 ** | (21;208) | 0,35 NS |
| B _{R2} (g pl ⁻¹) | 59 *** | (24;88) | 0,46 ** | 38 *** | (-2;92) | 0,58 *** |
| BT (g pl ⁻¹) | 80 *** | (49;127) | 0,73 *** | 45 *** | (23;103) | 0,75 *** |
| TCP _{PC} (g pl ⁻¹ dia ⁻¹) | 65 *** | (19;130) | 0,12 NS | 38 ** | (-20;154) | 0,29 NS |
| TCE _{PC} (g dia ⁻¹) | 48 *** | (-16;113) | 0,32 NS | 20 NS | (-38;76) | 0,57 *** |
| pe (TCE _{PC} TCP _{PC} ⁻¹) | -9 * | (-35;47) | 0,32 NS | -11 * | (-41;32) | 0,28 NS |
| NGP (pl ⁻¹) | 76 *** | (21;150) | 0,93 *** | 56 *** | (-5;143) | 0,96 *** |
| NGP TCP _{PC} ⁻¹ | 7 NS | (-38;62) | 0,64 *** | 21 * | (-29;83) | 0,57 *** |
| NGE1 TCE _{PC} ⁻¹ | 23 ** | (-22;67) | 0,38 * | 34 *** | (-25;107) | 0,37 * |
| PG (mg grano ⁻¹) | 35 *** | (20;48) | 0,29 NS | 22 *** | (10;37) | 0,44 ** |
| IC | 31 *** | (1;67) | 0,80 *** | 28 *** | (-9;89) | 0,85 *** |
| RGP (g pl ⁻¹) | 137 *** | (72;254) | | 87 *** | (23;208) | |

*, **, *** significativo a P= 0,05, 0,01, y 0,001, respectivamente, NS = no significativo.

ASI, intervalo antesis-silking; B: biomasa acumulada; BT: biomasa total acumulada en madurez; ec, eficiencia conversión de la radiación; ei, eficiencia de interceptación de la radiación; IAF: índice de área foliar; IC, índice de cosecha; MAX: máximo; MF: madurez fisiológica; NGE1: número de granos espiga apical; NGP: número de granos por planta; PC: periodo crítico; pe: partición a espiga en PC; PG: peso individual del grano; POS: periodo de llenado activo del grano; R2: inicio del periodo activo de llenado de grano; Rint: radiación fotosintéticamente activa interceptada; TCE: tasa crecimiento de la espiga apical; TCP: tasa de crecimiento por planta; TT: tiempo térmico; V14: 14 hojas liguladas.

Trabajando con un conjunto de líneas endocriadas de origen público y sus híbridos derivados, se demostró (Munaro et al., 2011b; Galizia et al., 2020) que la heterosis absoluta para RG, sus componentes numéricos y la biomasa a madurez disminuyó en forma lineal cuando las condiciones del ambiente se tornaron menos favorables. Por el contrario, los demás rasgos evaluados (i.e., IC, prolificidad, tasa de crecimiento de la planta y la espiga durante el periodo crítico, eficiencias reproductivas) no se vieron modificados o incluso disminuyeron (ASI) su heterosis bajo condiciones ambientales superiores (Galizia et al., 2020). La relación positiva encontrada entre la plasticidad fenotípica y la plasticidad de la heterosis absoluta demuestra que los rasgos con mayor respuesta al ambiente fueron los más afectados por la depresión por endocría, exhibiendo niveles superiores de heterosis absoluta (Galizia et al., 2020).

Recientemente (Ruiz Guirado, 2021) se detectó tanto el modo de acción (directo o indirecto) como la magnitud de la relación entre las heterosis de RG y sus rasgos determinantes. Independientemente de la condición de crecimiento (sin limitantes vs déficit hídrico) y del origen del germoplasma (público y privado), se encontró que (i) la heterosis para NG tiene un efecto directo fuerte y positivo sobre la heterosis para RG, (ii) otros rasgos evaluados cuya heterosis guarda relación con la heterosis para RG lo hacen a través de un efecto indirecto sobre la heterosis para NG, y (iii) estos efectos indirectos pueden variar en expresión según la combinación particular de condición de crecimiento y fuente de germoplasma analizada. Así, en los ambientes sin limitantes hídricas, sólo la heterosis del tiempo a antesis tiene un efecto indirecto sobre la heterosis del RG a través de la heterosis del NG, mientras que en ambientes con estrés hídrico aumenta el número de rasgos cuya heterosis tiene un efecto indirecto sobre la heterosis del RG (tiempo a antesis, ASI, prolificidad y altura). Por lo que, a medida que el ambiente se torna deficitario en agua, aumenta el número de rasgos que influyen indirectamente a la heterosis para RG. Esto último suma complejidad al proceso de selección de genotipos para ambientes limitantes, ya que a medida que los ambientes son más restrictivos se suman rasgos que interactúan con la determinación y expresión del RG (Ruiz Guirado, 2021). Los mejoradores deberán equilibrar la necesidad de acumular alelos favorables con la búsqueda de efectos heteróticos crecientes por medio de combinaciones favorables de líneas parentales (Galizia et al., 2020).

16.4.3. Tipo de acción génica preponderante en los rasgos determinantes del rendimiento

A pesar de los avances en el mejoramiento de las líneas endocriadas, la combinación adecuada de las líneas parentales continúa siendo crucial en la selección de híbridos superiores (Duvick, 2005; Troyer y Wellin, 2009). En este sentido, la identificación del par de líneas endocriadas que darán el mejor híbrido no es una tarea sencilla, ya que para conocer el valor de un individuo o línea es necesario evaluar

su progenie a través de diseños de apareamiento (dialélico, factorial, North Carolina I y II) que cuantifiquen genéticamente los componentes de la varianza total. Uno de los diseños más utilizados es el dialélico completo, el cual consiste en el cruzamiento de n líneas en todas las combinaciones posibles (i.e. incluyendo recíprocos), obteniendo n^2 familias de hermanos completos (Hayman, 1954). El análisis dialélico tiene como finalidad el estudio del modo de herencia de un carácter complejo, pero constituye a su vez una herramienta para mejoradores de maíz interesados en evaluar la aptitud combinatoria de líneas endocriadas.

La aptitud combinatoria de las líneas endocriadas es el factor último que determina la utilidad de una línea para la producción de híbridos (Hallauer et al., 1988). El valor de contar con el dato de la aptitud combinatoria de una línea reside en la posibilidad de predecir el comportamiento de los híbridos derivados de ella. En maíz, el comportamiento de una línea endocriada está correlacionado con su comportamiento en combinaciones híbridas según qué proporción de la varianza se deba a la acción de genes aditivos. Sprague y Tatum (1942) fueron los primeros en particionar la aptitud combinatoria en aptitud combinatoria general (ACG) y aptitud combinatoria específica (ACE). La ACG se refiere al comportamiento promedio de una línea parental en las combinaciones de sus híbridos, y se asocia con la presencia de genes de efecto aditivo. La ACE se refiere al desvío encontrado entre el comportamiento promedio observado para una combinación híbrida en particular y el que debería esperarse a partir del comportamiento promedio de las líneas parentales involucradas, y es indicativa de la presencia de genes con efectos no aditivos. Las estimaciones de ACG y ACE son relativas al (y dependen del) conjunto de genotipos evaluados en las evaluaciones de progenie híbrida (Hallauer et al., 1988). Ambas pueden interactuar con el ambiente y producir cambios en las estimaciones de las aptitudes a través de estos (Galizia, 2022). Por lo tanto, es recomendable contar con estimaciones provenientes de diferentes ambientes.

Diversos estudios sobre el tipo de acción génica en maíz han estado relacionados casi exclusivamente con el RG y unos pocos caracteres morfológicos de fácil determinación, como número total de hojas, hábito foliar, largo de espiga, número de hileras por espiga, diámetro de espiga, prolificidad, altura de planta (Johnson, 1973; Mason y Zuber, 1976). En general, para la mayoría de los atributos, los efectos de ACG fueron relativamente más importantes que los de ACE, excepto para hábito foliar en que fueron similares. Por otro lado, la estimación de los efectos aditivos de los componentes numéricos del RG (i.e., número de hileras por espiga, número de granos por hilera y PG) no fue un mejor criterio de selección que la estimación de los efectos aditivos del RG *per se*, dado que los efectos no aditivos de los rasgos eran similares o superiores al del RG (Johnson, 1973). En otro estudio, más enfocado en los componentes numéricos y determinantes fisiológicos del RG (Lee et al., 2005), se analizaron los efectos aditivos del IAF máximo, la duración del área foliar verde, la acumulación de biomasa aérea, el IC, el NG y el RG en un conjunto de líneas endocriadas representativas del germoplasma élite de ciclo corto de Canadá. Se determinó que tanto los efectos aditivos (74 %) como los no aditivos (26 %) influenciaron el RG en proporciones semejantes a las descritas previamente (Hallauer

et al., 1988). El 90% de los efectos genéticos significativos fueron aditivos para el IC, el área foliar máxima y la duración del área foliar verde, pero no hubo diferencia significativa entre la proporción aditiva y no aditiva para la biomasa aérea, por lo que el estudio mencionado no permitió explicar el control genético del RG a través de los procesos fisiológicos que lo determinan (Lee et al., 2005). Adicionalmente, utilizando líneas públicas con germoplasma diverso (flint, semiflint, dentado) a través de ambientes contrastantes en disponibilidad hídrica y de N, se determinó la preponderancia de efectos no aditivos para la tasa de crecimiento de la planta durante el periodo crítico, y, por el contrario, de efectos aditivos para la tasa de crecimiento de la espiga durante el mismo periodo, por lo cual la selección por este último atributo sería más eficiente (Munaro, 2013). En el mismo estudio se identificó a la ec durante el llenado de los granos y al PG como los principales atributos cuyo control genético permitieron explicar las diferencias fenotípicas del RG en condiciones de alta y baja disponibilidad de N, respectivamente. En coincidencia, se observaron cambios en la relevancia que tuvieron los efectos aditivos y no aditivos en la determinación de los caracteres dependiendo de la situación ambiental particular (i.e., potencial, con limitación preponderante de agua o N) (Galizia, 2022). Excepto para el ASI y el PG, que en todas las situaciones mostraron una fuerte preponderancia de los efectos aditivos en su determinación (Índice Baker, Figura 16.5), para el resto de los caracteres evaluados en la situación ambiental con limitación preponderante de N fue notoria la mayor relevancia que tomaron los efectos no aditivos respecto a lo encontrado para los ambientes potencial y con limitación hídrica (Figura 16.5). Esta información permite guiar la estrategia de selección a seguir dependiendo del ambiente objetivo. Dada la relevancia que los efectos aditivos han tenido tanto en el ambiente potencial como bajo limitación por agua, es esperable que una estrategia a largo plazo como la selección recurrente pueda ser exitosa, ya que esta permite aumentar la frecuencia de alelos con efectos aditivos en la población mejorada (Galizia, 2022). A su vez, si el objetivo del programa de mejoramiento es generar materiales con un comportamiento superior bajo limitación por N, es necesario tener en consideración la relevancia que aquí toman los efectos no aditivos, y cómo entonces debieran asignarse comparativamente más recursos a la evaluación de los híbridos *per se* (Galizia, 2022).

En cuanto al control genético del PG a través de sus determinantes fisiológicos en ambientes contrastantes en disponibilidad de N, se encontró (Hisse, 2020) que en casi todos los rasgos predominaron los efectos genéticos aditivos y, además, que la proporción de varianza genética aditiva fue mayor en la condición de baja oferta de N. Dicho incremento en la baja oferta de N estuvo dado en mayor medida por una disminución notable en el componente de ACE, el cual expresó una alta sensibilidad al cambio en la disponibilidad de N. Por otro lado, el PG estimado tuvo una menor proporción de varianza genética aditiva en comparación con sus componentes fisiológicos, reflejando la importancia del uso de atributos secundarios para lograr un mayor PG. Entre los rasgos secundarios, la tasa de desecación y el máximo contenido agua en el grano tuvieron los mayores niveles de varianza genética aditiva, superando a los principales determinantes fisiológicos del PG (i.e., tasa y duración

de llenado de grano). Adicionalmente, la presencia de correlación genética negativa en sus efectos aditivos entre tasa y duración de llenado (Hisse, 2020), a pesar de la relativa independencia fisiológica existente entre ambos caracteres (Borrás et al., 2009; Borrás y Gambín, 2010), advierte sobre posibles efectos no deseados respecto de la mejora genética del PG vía sus principales atributos secundarios, ya que hacerlo por alguno/s de ellos podría afectar negativamente a otro/s, resultando en una disminución del progreso en la selección (Hisse, 2020). Así, la tasa de desecación y el máximo contenido agua en el grano resultarían mucho más beneficiosos que la tasa de crecimiento y duración de llenado de grano para ser considerados como atributos secundarios cuando el objetivo es mejorar genéticamente el PG, tanto en ambientes potenciales como en ambientes con deficiencias de N (Hisse, 2020).

16.4.4. Heredabilidad de rendimiento y caracteres secundarios

El grado de determinación genética o heredabilidad en sentido amplio (H^2) permite estimar la magnitud con que influye el efecto genotípico total sobre la determinación del fenotipo (i.e., cociente entre las varianzas genética y fenotípica). Además, la cuantificación del componente aditivo de la varianza genética permitirá estimar la heredabilidad en sentido estricto (h^2 ; cociente entre las varianzas aditiva y fenotípica). La h^2 es de mayor utilidad y valor predictivo en el mejoramiento genético que la H^2 , dado que los efectos aditivos son determinantes de la respuesta a la selección, al ser los que efectivamente se transfieren de una generación a la siguiente.

En maíz, existe controversia respecto a la heredabilidad o la predicción del RG de la progenie híbrida a partir de sus líneas parentales endocriadas, debido a que los antecedentes no son consistentes. Algunos estudios en condiciones no estresantes indicaron que el RG de los híbridos no podía predecirse a partir de las líneas parentales y, por lo tanto, la evaluación de los primeros era necesaria (Hallauer et al., 1988). Otros autores, en cambio, obtuvieron cierta predicción para el RG con buena disponibilidad de recursos pero no bajo estrés hídrico (Hallauer et al., 1988; Kebede et al., 2013; Ruiz Guirado, 2021) o de N (D'Andrea et al., 2013). En general, se observó una caída en la H^2 para RG a medida que la intensidad del estrés aumentaba (Bänziger y Cooper, 2001; Mansfield y Mumm, 2014). Contrariamente, otros trabajos mostraron que el RG de los parentales estaba fuertemente correlacionado con el de los híbridos derivados en condiciones de sequía severa (Betrán et al., 1997); más aún, que la correlación aumentaba con la severidad de la sequía (Betrán et al., 2003c; Kebede et al., 2013). Asimismo, se establecieron heredabilidades para RG mayores en ambientes con bajo N que en los bien provistos por este nutriente. (Lafitte y Edmeades, 1994b). Por otra parte, las relaciones padre-progenie para el RG fueron positivas y significativas sólo para la condición de riego, mientras que para NG, prolificidad y PG se mantuvieron en ambas condiciones hídricas (Ruiz Guirado, 2021). La autora concluye que la utilización de los componentes numéricos del RG para evaluar el desempeño de los parentales sería una alternativa recomendable, ya que dichos rasgos secundarios resultarían, comparativamente, menos afectados

por el ambiente que el RG *per se*. De esta manera, el uso de caracteres secundarios que estén correlacionados con el RG en ambientes de bajo potencial, cuya varianza genética y heredabilidad sean elevadas bajo estrés y resulten de fácil medición resultaría útil para aumentar la eficiencia de selección (Ludlow y Muchow, 1990; Bolaños y Edmeades, 1996; Bänziger y Lafitte, 1997).

Con respecto a los rasgos relacionados con la fenología de las plantas (Capítulo 2), los mismos siempre tuvieron relaciones padre-progenie estrechas (D'Andrea *et al.*, 2013) y alta H^2 (Badu-Apraku *et al.*, 2004; Ruiz *et al.*, 2019) tanto en ambientes variables en disponibilidad hídrica como de N, confirmando su fuerte control genético (Hallauer *et al.*, 1988). Estos rasgos mantuvieron sus correlaciones en todos los ambientes e independientemente de la procedencia del germoplasma (privado o público), incluso cuando se eliminó el efecto ambiental a través de la normalización de los datos, indicando relaciones padre-progenie independientes del ambiente (D'Andrea *et al.*, 2013; Ruiz Guirado, 2021).

En trabajos realizados con maíces tropicales del CIMMYT sometidos a estreses hídricos o de N se demostró la alta correlación del rendimiento con el ASI, la prolificidad, la altura de la planta y la senescencia foliar (Betrán *et al.*, 2003a). Para estos rasgos, bajo condiciones de estrés se registraron valores de H^2 superiores a los del RG y su uso junto al RG mejoró la eficiencia de selección en dichos ambientes (Bolaños y Edmeades, 1996; Ribaut *et al.*, 1996; Bänziger y Lafitte, 1997; Zhao *et al.*, 2018). En este sentido, las ganancias logradas luego de ocho ciclos de selección recurrente para tolerancia a la sequía estuvieron asociadas con incrementos en el número de espigas por planta, IC altos y ASI reducidos (Bolaños y Edmeades, 1993; Edmeades *et al.*, 1993, 1999; Chapman y Edmeades, 1999). El ASI, sin duda, es el atributo secundario más destacado en cuanto a sus valores de heredabilidad aún bajo estrés (Bolaños y Edmeades, 1996; Betrán *et al.*, 2003a). Sin embargo, recientemente (Ruiz Guirado, 2021) se reportaron valores nulos de H^2 para el ASI de las líneas, una tendencia que se ha informado en estudios anteriores al comparar regímenes hídricos (Badu-Apraku *et al.*, 2004) y podría atribuirse a la variación extremadamente grande registrada para este rasgo entre las líneas en la condición de déficit de agua. Del mismo modo, se observó una disminución en la heredabilidad de la prolificidad y del ASI a medida que empeoraron las condiciones ambientales (Figura 16.5). Otros atributos relacionados con la captura de luz, la producción total de biomasa y su partición a estructuras reproductivas, así como la captura y la eficiencia de uso de N también demostraron tener buena predicción en sus líneas parentales en ambientes contrastantes de N (D'Andrea *et al.*, 2013).

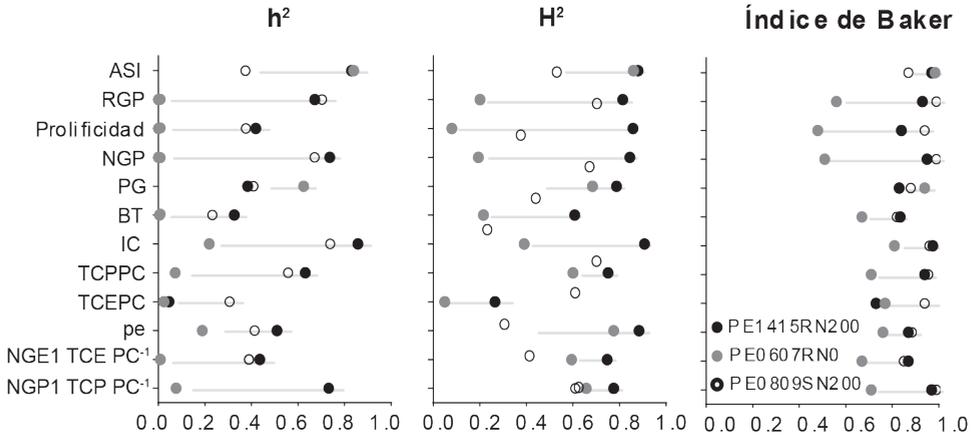


Figura 16.5: Cambios en la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y estricto (h^2) y en el índice de Baker al pasar del ambiente potencial (PE1415RN200) a un ambiente con limitación preponderante de N (PE0607RN0) o de agua (PE0809SN200) en los atributos bajo estudio. ASI, intervalo anthesis-silking; BT: biomasa total acumulada en madurez; IC, índice de cosecha; NGE1: número de granos espiga apical; NGP: número de granos por planta; PC: periodo crítico; pe: partición a espiga en PC; PG: peso individual del grano; RGP: rendimiento en grano por planta; TCE: tasa crecimiento de la espiga apical; TCP: tasa de crecimiento por planta. Extraído de Galizia (2022).

Con respecto a los determinantes fisiológicos del RG, el IC tuvo valores de heredabilidad mayores a los del RG a través de todos los ambientes (Figura 16.5; Galizia, 2022; Hay, 1995). Como fuera mencionado para el ASI y la prolificidad, los efectos génicos preponderantes para el IC fueron de naturaleza aditiva, reflejados en valores elevados del índice de Baker y de h^2 (Figura 16.5). En el caso de la producción de biomasa a madurez su determinación estuvo principalmente asociada con la acción génica no aditiva, con valores nulos de h^2 y moderados de H^2 (Figura 16.5; Galizia 2022).

En relación al PG, las estimaciones de H^2 son altas respecto a las del NG y rasgos relacionados con el crecimiento de la planta (Figura 16.5; Ribaut et al., 1996; Sadras y Slafer, 2012). En el período crítico, las plantas establecen el NG en función de las condiciones de crecimiento, minimizando la variabilidad en el tamaño de los granos (Sinclair y Jamieson, 2006; Sadras, 2007; Gambín y Borrás, 2010). De esta manera, no sorprende encontrar alta correlación entre las líneas parentales y sus híbridos derivados para el PG (Alvarez Prado et al., 2013a; D’Andrea et al., 2013) y los caracteres fisiológicos que lo determinan (Alvarez Prado et al., 2013a). El PG, al igual que sus dos determinantes fisiológicos (i.e. tasa y duración de llenado), presentan valores medios a altos de H^2 , destacándose la H^2 para máximo contenido de agua en el grano, tasa de llenado y peso individual del grano (Sadras, 2007; Alvarez Prado et al., 2013a; Hisse, 2020). Para dichos atributos se ha observado un

predominio de efectos genéticos aditivos, tanto en materiales templados (Wang et al., 1999) como tropicales (Josue y Brewbaker, 2018), evidente en la superioridad del componente de ACG sobre el de ACE.

16.4.5. Disección de las bases genéticas de atributos asociados con el rendimiento a través de poblaciones de mapeo

El estudio genético de la determinación del rendimiento es difícil porque la mayoría de los caracteres agronómicos asociados son complejos y regulados por varios genes, siendo su herencia de naturaleza cuantitativa. Así, la manipulación de caracteres cuantitativos está condicionada por el número de genes involucrados en su expresión, la epistasia y la magnitud del efecto que tienen en forma individual sobre el fenotipo de la planta, la cual es generalmente pequeña. A pesar de la dificultad para estudiar caracteres cuantitativos, fue posible identificar en maíz múltiples QTL para caracteres morfo-fisiológicos relacionados con el RG, la arquitectura del canopeo, el PG, la calidad del grano, la economía del N, la resistencia al estrés hídrico, etc. Dada la magnitud de la información generada en el último tiempo, solo se analizarán algunos ejemplos.

La mayoría de los trabajos publicados durante los últimos 20 años estuvo enfocada al genotipado y la identificación de QTL de unos pocos rasgos como los relacionados con la arquitectura de la planta (e.g., Beavis et al., 1991; Chen et al., 2015; Ding et al., 2015; Dzievit et al., 2019; Ku et al., 2016, 2012, 2010; Li et al., 2015b; Li et al., 2016; Lima et al., 2006; Mickelson et al., 2002; Pan et al., 2017; Peiffer et al., 2014; Raymond et al., 2003; Sibov et al., 2003; Tian et al., 2011; Wang et al., 2017; Wassom, 2013; Wei et al., 2015; Yang et al., 2016; Zhang et al., 2017; Zhao et al., 2018), el PG (e.g., Hirel et al., 2001; Li et al., 2007; Liu et al., 2014; Peng et al., 2013, 2011; Zhang et al., 2014) y la calidad del grano (e.g., Gustafson y de Leon, 2010; Li et al., 2009; Schon et al., 1994; Séne et al., 2001; Wassom et al., 2008; Zhang et al., 2008) sin un análisis funcional sobre la determinación de esos rasgos a nivel de cultivo. Los esfuerzos por vincular la información fenotípica con la genotípica siguen siendo escasos y limitados a las investigaciones con un adecuado fenotipado (Mifflin, 2000; Großkinsky et al., 2015). Muchas de ellas fueron realizadas con (i) un diseño experimental incorrecto (e.g., una o dos hileras de plantas por genotipo) para cuantificar rasgos de interés a nivel de canopeo, donde la interacción entre plantas afecta marcadamente los resultados (Connor et al., 2011; Sadras y Calderini, 2015), y/o (ii) una aproximación estadística inadecuada, muchas veces evitando la variabilidad ambiental, lo que resulta en grandes interacciones QTL × ambiente, con poco valor para la selección asistida por marcadores.

Afortunadamente, en los últimos años han aparecido varios trabajos con una disección de rasgos ecofisiológicos robusta y una aproximación estadística precisa. Dicha aproximación se basa en el mapeo de caracteres múltiples en ambientes múltiples (Malosetti et al., 2008) que permite analizar en forma conjunta la interacción genotipo × ambiente y la correlación entre rasgos, por lo que es posible determinar si los QTL son específicos de un ambiente en particular o si son consistentes a tra-

vés de los ambientes. Uno de esos trabajos (Alvarez Prado *et al.*, 2013b) analizó las bases genéticas de los procesos fisiológicos determinantes del PG en ensayos a campo utilizando 245 RILs derivadas de la población IBM Syn4 (B73×Mo17). En el mismo se pudo (i) establecer correlaciones genéticas positivas y estables a través de ambientes entre el PG, la tasa de crecimiento del grano y el máximo contenido de agua en los cromosomas 2, 6, 9 y 10, (ii) encontrar sólo un QTL consistente para PG, duración de llenado y tasa de desecación del grano, y (iii) definir la ausencia de un QTL común para tasa y duración de llenado. En ese trabajo se resalta que la co-localización de QTL consistentes para PG, tasa de crecimiento del grano y máximo contenido de agua sugiere una base genética común entre estos rasgos secundarios, indicando la posibilidad de selección simultánea para una mejora en el PG y los caracteres mencionados. En cambio, en otro trabajo (Mandolino *et al.*, 2016) en que utilizaron una población de mapeo de 181 RILs derivadas de un cruzamiento dentado × flint caribeño, sí encontraron un QTL común para PG, tasa y duración de llenado en el cromosoma 5, y alertaron sobre la necesidad de explorar diferentes estrategias fisiológicas para la determinación del PG en diferentes fondos genéticos. Utilizando la misma aproximación estadística y también la población de mapeo IBM B73 × Mo17, se exploraron también las bases genéticas de (i) la determinación del NG (Amelong *et al.*, 2015) y (ii) rasgos arquitecturales de la planta creciendo en densidades contrastantes (Incognito *et al.*, 2020). En (i) el hallazgo más importante fue que no solo se detectaron QTL para los rasgos fenotípicos *per se* (NG por planta y biomasa de la espiga) sino también para los parámetros de los modelos que relacionan dichos rasgos, lo cual los independiza del ambiente (Amelong *et al.*, 2015). Destacable en dicho trabajo, se realizaron predicciones de biomasa de la espiga y el NG combinando la información genética (QTL) con el modelo ecofisiológico, y logrando una mayor precisión en la predicción utilizando información de los QTL de los parámetros del modelo que utilizando la información en base a QTL de los rasgos *per se* (Amelong *et al.*, 2015). En (ii) se analizaron densidades contrastantes y se detectaron 49 QTL que estuvieron distribuidos en los cromosomas 1, 3, 4, 5, 9 y 10. La mayoría de los QTL de ángulo de inserción vertical de la hoja y orientación de la hoja en el plano vertical fueron detectados en el cromosoma 5 en alta densidad y tuvieron un alto porcentaje de co-localización. Los QTL de alturas de planta y espiga se concentraron en el cromosoma 9, con un efecto consistente bajo diferentes combinaciones de densidad × ambiente. Los autores concluyeron que los QTL detectados en ambos cromosomas (5 y 9) podrían ser potencialmente utilizados en programas de mejoramiento (Incognito *et al.*, 2020).

En relación a rasgos de tolerancia a la sequía en maíz se han obtenido numerosos QTL involucrados en la determinación de rasgos morfológicos, componentes del RG, producción de biomasa y rasgos de floración (Ribaut, 2006; Messmer *et al.*, 2009; Ribaut *et al.*, 2009). Sin embargo, a pesar de los altos valores de heredabilidad, la varianza fenotípica explicada por los QTL fue reducida y la estabilidad de los mismos disminuía ante cambios en el ambiente hídrico, reflejando una base genética diferente de los rasgos en la sequía y en las condiciones bien irrigadas (Messmer *et al.*, 2009). Como era de esperar, también se determinó que los QTL relacionados

con la sequía se dispersan por todo el genoma del maíz (Ribaut et al., 2009). En otro trabajo se estudió la respuesta al estrés hídrico del maíz incorporando un marcador bioquímico como la variación de la concentración del ácido abscísico y hallaron un QTL estable que mostraba su máxima expresión en el periodo de antesis (Tuberosa et al., 2002).

Otros estudios se centraron en mejorar el entendimiento de la eficiencia en el uso del N en maíz. Así, se reportaron QTL para RG y sus determinantes (NG y PG) tanto con alta como con baja disponibilidad de N en el suelo; sin embargo, algunos QTL presentaron interacción con el ambiente y solo se expresaron en una condición de N (Agrama et al., 1999; Bertin y Gallais, 2001; Hirel, 2001). En este sentido, se evaluó una población de RILs para 59 caracteres morfo-fisiológicos y bioquímicos relacionados con la eficiencia en el uso del N, la removilización y absorción del N en la etapa de post-floración y la senescencia de las hojas (Coque et al., 2008). En dicha evaluación se detectaron varios grupos de QTL asociados con estas características, y demostraron que los QTL para *stay-green* en hojas, presencia de raíces profundas y delgadas y absorción del N del suelo fueron coincidentes en las líneas que tuvieron mayor EUNf. De manera similar, en otro estudio se identificaron QTL para rasgos relacionados con el sistema radical creciendo bajo diferentes niveles de N, pero los mismos no fueron coincidentes a través de ambientes (Liu et al., 2008). En contraste, se identificaron un grupo de QTL comunes entre EUNf y rasgos relacionados con la arquitectura radical, la mayoría expresados tanto en alto como en bajo N (Li et al., 2015a). Adicionalmente, se encontraron QTL para longitud de raíces creciendo en bajo N (Liu et al., 2008) y para contenido de N en hojas y actividad de glutamino sintetasa que co-localizaron con QTL para RG y componentes, resaltando la importancia de estos rasgos sobre la utilización del N y el comportamiento general del cultivo. Más recientemente y utilizando la aproximación de mapeo de caracteres múltiples en ambiente múltiples, se detectaron efectos aditivos consistentes para RG, EUNf, e índice de cosecha de biomasa y N en varios QTL, en especial en el QTL1 y QTL6 (Mandolino et al., 2018). Estos QTL mostraron efecto positivo y estable a través de los ambientes. La colocalización de los cuatro atributos mencionados indicaría que se podría seleccionar para una mayor EUNf simultáneamente con el resto de los caracteres (sobre todo los relacionados con la partición de biomasa y N al grano).

Estos antecedentes demuestran la conveniencia de integrar la *fenotipificación* morfológica en forma conjunta con la bioquímica y la ecofisiológica. La disponibilidad de un mapa genético básico donde se identifiquen QTL estables para estas características permite la construcción de mapas genéticos de mayor densidad. La disponibilidad de partes del genoma de maíz secuenciado (<http://www.maizegdb.org/genome/>) con 10.000 marcadores de secuencias expresadas (ESTs, "expressed sequence tags") físicamente mapeados hace posible la apertura hacia la genómica funcional y el estudio de genes candidatos tal y cual se ha desarrollado para el genoma de arroz.

16.5. Conclusiones

El mejoramiento genético de maíz en las últimas décadas ha contribuido, junto con el manejo, a sostener la ganancia global de RG. La mejora se observó tanto en ambientes de alta producción como en aquellos con limitada disponibilidad de recursos, lo que implicó una mejora en la adaptación a un amplio rango de ambientes. Asimismo, la ganancia genética sostenida en RG del último siglo estuvo acompañada por modificaciones en múltiples rasgos en los híbridos más modernos. La mejora en RG no fue sólo por mayor acumulación de biomasa, sino también por un cambio en la partición de Carbono y N acumulado en la planta hacia el grano, así como también por una mejora en la eficiencia de uso de los recursos.

Dado que el principal objetivo del mejoramiento genético en maíz consiste en generar híbridos superiores en RG y estabilidad a través de ambientes, los mejoradores deberán equilibrar la necesidad de acumular alelos favorables con la búsqueda de efectos heteróticos crecientes por medio de combinaciones favorables de líneas parentales. Es ahí donde la selección y mejora de las líneas parentales toma relevancia. La arquitectura genética es el resultado de los efectos génicos de tipo aditivo y no aditivo, los cuales pueden ser caracterizados a través de la determinación de los niveles de heredabilidad, heterosis y aptitud combinatoria. En los últimos años surgieron estudios a campo que fueron exitosos ya que combinaron el modelo de genética cuantitativa con el modelo ecofisiológico con la finalidad de analizar el control genético subyacente a la expresión del rendimiento en grano a través de sus caracteres determinantes. Dichos estudios se enfocaron tanto en condiciones potenciales como con limitantes ambientales, principalmente asociadas a estrés hídrico y deficiencias de N. El correcto fenotipado a campo, en combinación con un análisis genético basado en el uso de poblaciones especialmente diseñadas para ello (RIL, líneas e híbridos derivados), permitió un avance sustancial sobre las bases genéticas que gobiernan la determinación del rendimiento. En este sentido, para sostener futuras ganancias genéticas es necesario combinar la información del fenotipado a campo con las distintas tecnologías de desarrollo de líneas endocriadas (e.g. predicción genómica, doble haploides, marcadores moleculares) que permitan guiar la estrategia de selección dependiendo del ambiente objetivo.

16.6. Bibliografía

- Agrama H.A.S., A.G. Zakaria, F.B. Said, y M. Tuinstra. 1999. Identification of quantitative trait loci for nitrogen use efficiency in maize. *Mol. Breed.* 5: 187–195.
- Ahmadzadeh A., E.A. Lee, y M. Tollenaar. 2004. Heterosis for leaf CO₂ exchange rate during the grain-filling period in maize. *Crop Sci.* 44(6): 2095–2100. doi: 10.2135/cropsci2004.2095.
- Alvarez Prado S., B.L. Gambín, A. Daniel Novoa, D. Foster, M. Lynn Senior, *et al.* 2013a. Correlations between parental inbred lines and derived hybrid performance for grain filling traits in maize. *Crop Sci.* 53(4): 1636–1645. doi: 10.2135/cropsci2013.01.0035.
- Alvarez Prado S., C.G. López, B.L. Gambín, V.J. Abertondo, y L. Borrás. 2013b. Dissecting the genetic basis of physiological processes determining maize kernel weight

- using the IBM (B73×Mo17) Syn4 population. *F. Crop. Res.* 145: 33–43. doi: 10.1016/j.fcr.2013.02.002.
- Amas J.I., J.A. Fernandez, F. Curin, A.G. Cirilo, I.A. Ciampitti, *et al.* 2022. Maize genetic progress in the central Pampas of Argentina: effects of contrasting sowing dates. *F. Crop. Res.* 281(February): 108492. doi: 10.1016/j.fcr.2022.108492.
- Amelong A., B.L. Gambín, A.D. Severini, y L. Borrás. 2015. Predicting maize kernel number using QTL information. *F. Crop. Res.* 172: 119–131. doi: 10.1016/j.fcr.2014.11.014.
- Araus J.L., G.A. Slafer, C. Royo, y M.D. Serret. 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 27(6): 377–412. doi: 10.1080/07352680802467736.
- Badu-Apraku B., R.O. Akinwale, J. Franco, y M. Oyekunle. 2012. Assessment of reliability of secondary traits in selecting for improved grain yield in drought and low-nitrogen environments. *Crop Sci.* 52(5): 2050–2062. doi: 10.2135/cropsci2011.12.0629.
- Badu-Apraku B., M.A.B. Fakorede, A. Menkir, A.Y. Kamara, y A. Adam. 2004. Effects of drought screening methodology on genetic variances and covariances in Pool 16 DT maize population. *J. Agric. Sci.* 142(4): 445–452. doi: 10.1017/S0021859604004538.
- Badu-Apraku B., M. Oyekunle, R.O. Akinwale, y A. Fontem Lum. 2011. Combining ability of early-maturing white maize inbreds under stress and nonstress environments. *Agron. J.* 103(2): 544–557. doi: 10.2134/agronj2010.0345.
- Bänziger M., y M. Cooper. 2001. Breeding for low input conditions and consequences for participatory plant breeding: Examples from tropical maize and wheat. *Euphytica* 122(3): 503–519. doi: 10.1023/A:1017510928038.
- Bänziger M., y H.R. Lafitte. 1997. Efficiency of Secondary Traits for Improving Maize for Low-Nitrogen Target Environments. *Crop Sci.* 37(4): 1110–1117. doi: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700040012x.
- Bassett, P., y M.E. Westgate. 1993. Emergence, Elongation, and Senescence of Maize Silks. *Crop Sci.* 33(2): 271–275. doi: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300020011x.
- Beavis W.D., D. Grant, M. Albertsen, y R. Fincher. 1991. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci. *Theor Appl Genet* 83: 141–145.
- Bernardo R. 2010. Genotype x Environment Interaction.pdf. In: Bernardo, R., editor, *Breeding for Quantitative Traits in Plants*. Second edi. Stemma Press, Woodbury, MN. p. 390
- Bertin P., y A. Gallais. 2001. Genetic variation for nitrogen use efficiency in a set of recombinant inbred lines II-QTL detection and coincidences. *Maydica* 46(1): 53–68.
- Betrán F.J., M. Bänziger, y D.L. Beck. 1997. Relationship between line and topcross performance under drought and nonstressed conditions in tropical maize. In: Edmeades, G.O., Bänziger, M., Mickelson, H.R., y Peña-Valdivia, C.B., editors, *Developing drought- and low-N tolerant maize*. Proceedings of a Symposium. CIMMYT, Texcoco, Mexico. p. 383–386
- Betrán F.J., D. Beck, M. Bänziger, y G.O. Edmeades. 2003a. Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. *F. Crop. Res.* 83(1): 51–65. doi: 10.1016/S0378-4290(03)00061-3.
- Betrán F.J., D. Beck, M. Bänziger, y G.O. Edmeades. 2003b. Genetic Analysis of Inbred and Hybrid Grain Yield under Stress and Nonstress Environments in Tropical Maize. *Crop Sci.* 43(3): 807–817. doi: 10.2135/cropsci2003.8070.
- Betrán F.J., J.M. Ribaut, D. Beck, y D. Gonzalez de León. 2003c. Genetic Diversity , Specific Combining Ability , and Heterosis in Tropical Maize under Stress and Nonstress Environments. *Crop Sci.* 43(July 2002): 797–806.
- Bolaños J., y G.O. Edmeades. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *F. Crop. Res.* 31(3–4): 253–

268. doi: 10.1016/0378-4290(93)90065-U.
- Bolaños J., y G.O. Edmeades. 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *F. Crop. Res.* 48(1): 65–80. doi: 10.1016/0378-4290(96)00036-6.
- Bonelli L.E., J.P. Monzon, A. Cerrudo, R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *F. Crop. Res.* 198: 215–225. doi: 10.1016/j.fcr.2016.09.003.
- Borrás L., y B.L. Gambín. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *F. Crop. Res.* 118(1): 1–12. doi: 10.1016/j.fcr.2010.04.010.
- Borrás L., G.A. Slafer, y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *F. Crop. Res.* 86(2–3): 131–146. doi: 10.1016/j.fcr.2003.08.002.
- Borrás L., C. Zinselmeier, M.L. Senior, M.E. Westgate, y M.G. Muszynski. 2009. Characterization of Grain-Filling Patterns in Diverse Maize Germplasm. *Crop Sci.* 49(3): 999–1009. doi: 10.2135/cropsci2008.08.0475.
- Boyer J.S. 1970. Differing Sensitivity of Photosynthesis to Low Leaf Water Potentials in Corn and Soybean. *Plant Physiol.* 46(2): 236–239. doi: 10.1104/pp.46.2.236.
- Boyle M.G., J.S. Boyer, y P.W. Morgan. 1991. Stem Infusion of Liquid Culture Medium Prevents Reproductive Failure of Maize at Low Water Potential. *Crop Sci.* 31: 1246–1252.
- Cagnola J.I., M. Parco, D.H. Rotili, E.L. Ploschuk, F. Curin, *et al.* 2021. Artificial selection for grain yield has increased net CO₂ exchange of the ear leaf in maize crops (T. Lawson, editor). *J. Exp. Bot.* doi: 10.1093/jxb/erab119.
- Cattivelli L., F. Rizza, F.W. Badeck, E. Mazzucotelli, A.M. Mastrangelo, *et al.* 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *F. Crop. Res.* 105(1–2): 1–14. doi: 10.1016/j.fcr.2007.07.004.
- Chapman S.C., y G.O. Edmeades. 1999. Selection Improves Drought Tolerance in Tropical Maize Populations: II. Direct and Correlated Responses among Secondary Traits. *Crop Sci.* 39(5): 1315–1324. doi: 10.2135/cropsci1999.3951315x.
- Chen K., J.J. Camberato, M.R. Tuinstra, S. V. Kumudini, M. Tollenaar, *et al.* 2016. Genetic improvement in density and nitrogen stress tolerance traits over 38 years of commercial maize hybrid release. *F. Crop. Res.* 196: 438–451. doi: 10.1016/j.fcr.2016.07.025.
- Chen X., D. Xu, Z. Liu, T. Yu, X. Mei, *et al.* 2015. Identification of QTL for leaf angle and leaf space above ear position across different environments and generations in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 204: 395–405. doi: 10.1007/s10681-015-1351-1.
- Chen X., J. Zhang, Y. Chen, Q. Li, F. Chen, *et al.* 2014. Changes in root size and distribution in relation to nitrogen accumulation during maize breeding in China. *Plant Soil* 374(1–2): 121–130. doi: 10.1007/s11104-013-1872-0.
- Chenu K., S.C. Chapman, G.L. Hammer, G. McLean, H.B.H. Salah, *et al.* 2008. Short-term responses of leaf growth rate to water deficit scale up to whole-plant and crop levels: An integrated modelling approach in maize. *Plant, Cell Environ.* 31(3): 378–391. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01772.x.
- Ciampitti I.A., y T.J. Vyn. 2012. Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen efficiencies: A review. *F. Crop. Res.* 133: 48–67. doi: 10.1016/j.fcr.2012.03.008.
- Ciampitti I.A., y T.J. Vyn. 2013. Maize nutrient accumulation and partitioning in response to plant density and nitrogen rate: II. Calcium, magnesium, and micronutrients. *Agron. J.* 105(6): 1645–1657. doi: 10.2134/agronj2013.0126.
- Connor D.J., R.S. Loomis, y K.G. Cassman. 2011. Crop ecology: productivity and manage-

- ment in agricultural systems.
- Cooper M., C.D. Messina, D. Podlich, L.R. Totir, A. Baumgarten, *et al.* 2014. Predicting the future of plant breeding : complementing empirical evaluation with genetic prediction. *Crop Pasture Sci.*: 311–336.
- Cooper M., O.S. Smith, G. Graham, L. Arthur, L. Feng, *et al.* 2004. Genomics, genetics, and plant breeding: A private sector perspective. *Crop Sci.* 44(6): 1907–1913. doi: 10.2135/cropsci2004.1907.
- Coque M., A. Martin, J.B. Veyrieras, B. Hirel, y A. Gallais. 2008. Genetic variation for N-remobilization and postsilking N-uptake in a set of maize recombinant inbred lines. 3. QTL detection and coincidences. *Theor. Appl. Genet.* 117(5): 729–747. doi: 10.1007/s00122-008-0815-2.
- Curin F., K.E. D'Andrea, S.F. Luque, A.G. Cirilo, y M.E. Otegui. 2021. Mejoramiento de maíz en la Argentina: efecto sobre el progreso genético del rendimiento en grano and sus determinantes fisiológicos. *Agron. and Ambient.* 41(2): 59–68.
- Curin F., A.D. Severini, F.G. González, y M.E. Otegui. 2020. Water and radiation use efficiencies in maize: Breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. *F. Crop. Res.* 246: 107683. doi: 10.1016/j.fcr.2019.107683.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, y A.G. Cirilo. 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *F. Crop. Res.* 105(3): 228–239. doi: 10.1016/j.fcr.2007.10.007.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo, y G.H. Eyhéabide. 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *F. Crop. Res.* 114(1): 147–158. doi: 10.1016/j.fcr.2009.07.016.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo, y G.H. Eyhéabide. 2013. Parent-Progeny Relationships between Maize Inbreds and Hybrids: Analysis of Grain Yield and Its Determinants for Contrasting Soil Nitrogen Conditions. *Crop Sci.* 53(5): 2147–2161. doi: 10.2135/cropsci2013.02.0111.
- Debruin J., C.D. Messina, E. Munaro, K. Thompson, C. Conlon-Beckner, *et al.* 2013. N distribution in maize plant as a marker for grain yield and limits on its remobilization after flowering. *Plant Breed.* 132(5): 500–505. doi: 10.1111/pbr.12051.
- DeBruin J.L., J.R. Schussler, H. Mo, y M. Cooper. 2017. Grain yield and nitrogen accumulation in maize hybrids released during 1934 to 2013 in the US Midwest. *Crop Sci.* 57(3): 1431–1446. doi: 10.2135/cropsci2016.08.0704.
- Derieux M., M. Darrigrand, A. Gallais, Y. Barriere, D. Bloc, *et al.* 1987. Estimation du progrès génétique réalisé chez le maïs grain en France entre 1950 et 1985. *Agronomie* 7(1): 1–11. doi: 10.1051/agro:19870101.
- Ding L., K.J. Wang, G.M. Jiang, M.Z. Liu, S.L. Niu, *et al.* 2005. Post-anthesis changes in photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *F. Crop. Res.* 93(1): 108–115. doi: 10.1016/j.fcr.2004.09.008.
- Ding J., L. Zhang, J. Chen, X. Li, Y. Li, *et al.* 2015. Genomic Dissection of Leaf Angle in Maize (*Zea mays* L.) Using a Four-Way Cross Mapping Population. *PLoS One* 10: 1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0141619.
- Duvick D.N. 1999. Heterosis: Feeding People and Protecting Natural Resources. In: Coors, J.G. y Pandey, S., editors, *The Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. American Society of Agronomy, Inc., Crop Science Society of America, Inc., Soil Science Society of America, Inc., Madison, WI. p. 19–29
- Duvick D.N. 2005. The Contribution of Breeding to Yield Advances in maize (*Zea mays* L.). *Adv. Agron.* 86: 83–145. doi: 10.1016/S0065-2113(05)86002-X.
- Dzievít M.J., X. Li, y J. Yu. 2019. Dissection of Leaf Angle Variation in Maize through Genetic Mapping and Meta-Analysis. *Plant Genome* 12(1): 1–12. doi: 10.3835/plantgeno-

- me2018.05.0024.
- Echarte L., F.H. Andrade, C.R.C. Vega, y M. Tollenaar. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Sci.* 44(5): 1654–1661. doi: 10.2135/cropsci2004.1654.
- Echarte L., y M. Tollenaar. 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Sci.* 46(2): 870–878. doi: 10.2135/cropsci2005.0204.
- Edmeades G.O., J. Bolaños, S.C. Chapman, H.R. Lafitte, y M. Bänziger. 1999. Selection Improves Drought Tolerance in Tropical Maize Populations: I. Gains in Biomass, Grain Yield, and Harvest Index. *Crop Sci.* 39(5): 1306–1315. doi: 10.2135/cropsci1999.3951306x.
- Edmeades G.O., J. Bolaños, A. Elings, J.-M. Ribaut, M. Bänziger, *et al.* 2013. The Role and Regulation of the Anthesis-Silking Interval in Maize. In: Westgate, M.E. y Boote, K.J., editors, *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. p. 43–73
- Edmeades G.O., J. Bolanos, M. Hernandez, y S. Bello. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Sci.* 33(July 1992): 1029–1035.
- Edmeades G.O., H.R. Lafitte, y M. Ba. 2002. Physiological mechanisms contributing to the increased N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. *F. Crop. Res.* 75: 1–11.
- Evans L.T. 1993. *Crop Evolution, Adaptation and Yield* (E. Cambridge University Press, Cambridge, editor).
- Evans L.T., y R.A. Fischer. 1999. Yield potential: Its definition, measurement, and significance. *Crop Sci.* 1551: 1544–1551. doi: 10.2135/cropsci1999.3961544x.
- Eyhérbide G.H. 2002. Mejoramiento genético de maíz. In: Eyhérbide, G.H., editor, *Bases para el manejo del cultivo de maíz*. INTA, Pergamino. p. 59–78
- Eyhérbide G.H., y A.L. Damilano. 2001. Comparison of genetic gain for grain yield of maize between the 1980s and 1990s in Argentina. *Maydica* 46: 277–281.
- Eyhérbide G.H., A.L. Damilano, y J.C. Colazo. 1994. Genetic gain for grain yield of maize in Argentina. *Maydica* 39(3): 207–211.
- FAOSTAT. 2022. FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
- Ferreya J.M. 2015. Efectos del mejoramiento de maíz (1965-2010) sobre la eficiencia en el uso del nitrógeno. Tesis UNMP.
- Fischer T., D. Byerlee, y G. Edmeades. 2014. Crop yields and global food security. *Aust. Cent. Int. Agric. Res.*: 660.
- Fischer R.A., y G.O. Edmeades. 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci.* 50(April): S-85-S-98. doi: 10.2135/cropsci2009.10.0564.
- Galizia L.A. 2022. Plasticidad fenotípica y bases genéticas de la producción y partición de biomasa en el cultivo de maíz. Tesis Dr. <http://ri.agro.uba.ar/greenstone3/library/collection/tesis/document/2022galizialucianaayelen?p.s=TextQuery>.
- Galizia L.A., E.M. Munaro, A.G. Cirilo, M.E. Otegui, y K.E. D'Andrea. 2020. Phenotypic plasticity for biomass partitioning in maize: genotype effects across a range of environments. *F. Crop. Res.* 256(July 2019): 107914. doi: 10.1016/j.fcr.2020.107914.
- Gambín B.L., y L. Borrás. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: A comparison across crop species. *Ann. Appl. Biol.* 156(1): 91–102. doi: 10.1111/j.1744-7348.2009.00367.x.
- Grasso A.A., y M.F. Gonzalez Sanjuan. 2018. Fertilizantes en Argentina-Análisis del Consumo. *Horiz. A.* 10. <https://horizonteadigital.com/fertilizantes-en-argentina-analisis-del-consumo-por-andres-a-grasso-y-maria-fernanda-gonzalez-sanjuan/#:~:text=Evolución del consumo de fertilizantes,el máximo registro de consumo.>
- Großkinsky D.K., J. Svensgaard, S. Christensen, y T. Roitsch. 2015. Plant phenomics and the need for physiological phenotyping across scales to narrow the genotype-to-phenoty-

- pe knowledge gap. *J. Exp. Bot.* 66(18): 5429–5440. doi: 10.1093/jxb/erv345.
- Gustafson T.J., y N. de Leon. 2010. Genetic analysis of maize (*Zea mays* L.) endosperm vitreousness and related hardness traits in the intermated B73xMo17 recombinant inbred line population. *Crop Sci.* 50(December): 2318–2327. doi: 10.2135/cropsci2009.12.0726.
- Haegele J.W., K.A. Cook, D.M. Nichols, y F.E. Below. 2013. Changes in nitrogen use traits associated with genetic improvement for grain yield of maize hybrids released in different decades. *Crop Sci.* 53(4): 1256–1268. doi: 10.2135/cropsci2012.07.0429.
- Hall A.J., y R.A. Richards. 2013. Prognosis for genetic improvement of anfield potential and water-limited yield of major grain crops. *F. Crop. Res.* 143: 18–33. doi: 10.1016/j.fcr.2012.05.014.
- Hall A.J., F. Vilella, N. Trapani, y C. Chimenti. 1982. The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollen-shedding and silking in maize. *F. Crop. Res.* 5(C): 349–363. doi: 10.1016/0378-4290(82)90036-3.
- Hallauer A.R., M.J. Carena, y J.B. Miranda. 1988. *Quantitative Genetics in Maize Breeding* (A.R. Hallauer, M.J. Carena, y J.B. Miranda, editors). 2nd ed. Ames, IO.
- Hay R.K.M. 1995. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Ann. Appl. Biol.* 126(1): 197–216. doi: 10.1111/j.1744-7348.1995.tb05015.x.
- Hayman B.I. 1954. The Analysis of Variance of Diallel Tables. *Int. Biometric Soc.* 10(2): 235–244.
- Hirel B. 2001. Towards a Better Understanding of the Genetic and Physiological Basis for Nitrogen Use Efficiency in Maize. *Plant Physiol.* 125(3): 1258–1270. doi: 10.1104/pp.125.3.1258.
- Hisse I.R. 2020. Mecanismos fisiológicos y genéticos asociados a la determinación del peso de grano y relación fuente-destino en maíz en ambientes contrastantes en nitrógeno. Tesis Dr. EPG-FAUBA. <http://ri.agro.uba.ar/greenstone3/library/collection/tesis/document/2020hisseignacionruben?p.s=TextQuery>.
- Hisse I.R., K.E. D'Andrea, y M.E. Otegui. 2019. Source-sink relations and kernel weight in maize inbred lines and hybrids: Responses to contrasting nitrogen supply levels. *F. Crop. Res.* 230(May 2018): 151–159. doi: 10.1016/j.fcr.2018.10.011.
- Hütsch B.W., y S. Schubert. 2017. Harvest Index of Maize (*Zea mays* L.): Are There Possibilities for Improvement? *Adv. Agron.* 146: 37–82. doi: 10.1016/bs.agron.2017.07.004.
- Incognito S.J.P., G.Á. Maddonni, y C.G. López. 2020. Genetic control of maize plant architecture traits under contrasting plant densities. *Euphytica* 216(2). doi: 10.1007/s10681-019-2552-9.
- Johnson G.R. 1973. Relationships Between Yield and Several Yield Components in a Set of Maize Hybrids. *Crop Sci.* 13(6): 649–651. doi: 10.2135/cropsci1973.0011183x001300060019x.
- Josue A.D.L., y J.L. Brewbaker. 2018. Diallel analysis of grain filling rate and grain filling period in tropical maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 214(2): 1–14. doi: 10.1007/s10681-017-2062-6.
- Kebede A.Z., A.E. Melchinger, J.E. Cairns, J. Luis Araus, D. Makumbi, *et al.* 2013. Relationship of line per se and testcross performance for grain yield of tropical maize in drought and well-watered trials. *Crop Sci.* 53(4): 1228–1236. doi: 10.2135/cropsci2012.08.0495.
- Ku L., Z. Ren, X. Chen, Y. Shi, J. Qi, *et al.* 2016. Genetic analysis of leaf morphology underlying the plant density response by QTL mapping in maize (*Zea mays* L.). *Mol. Breed.* 36(5): 1–16. doi: 10.1007/s11032-016-0483-x.
- Ku L.X., J. Zhang, S.L. Guo, H.Y. Liu, R.F. Zhao, *et al.* 2012. Integrated multiple population analysis of leaf architecture traits in maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* 63(1): 261–274.

- doi: 10.1093/jxb/err277.
- Ku L.X., W.M. Zhao, J. Zhang, L.C. Wu, C.L. Wang, *et al.* 2010. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.* 121(5): 951–959. doi: 10.1007/s00122-010-1364-z.
- Lacasa J., I.A. Ciampitti, J.I. Amas, F. Curín, S.F. Luque, *et al.* 2022. Breeding effects on canopy light attenuation in maize: A retrospective and prospective analysis. *J. Exp. Bot.* 73(5): 1301–1311. doi: 10.1093/jxb/erab503.
- Lafitte H.R., y G.O. Edmeades. 1994a. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize II. Grain yield, biomass production, and N accumulation. *F. Crop. Res.* 39(1): 15–25. doi: 10.1016/0378-4290(94)90067-1.
- Lafitte H.R., y G.O. Edmeades. 1994b. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize I. Selection criteria. *F. Crop. Res.* 39(1): 1–14. doi: 10.1016/0378-4290(94)90066-3.
- Lafitte H.R., G.O. Edmeades, y S. Taba. 1997. Adaptive strategies identified among tropical maize landraces for nitrogen-limited environments. *F. Crop. Res.* 49(2–3): 187–204. doi: 10.1016/S0378-4290(96)01007-6.
- Lee E.A., A. Ahmadzadeh, y M. Tollenaar. 2005. Quantitative genetic analysis of the physiological processes underlying maize grain yield. *Crop Sci.* 45(3): 981–987. doi: 10.2135/cropsci2003.0518.
- Li P., F. Chen, H. Cai, J. Liu, Q. Pan, *et al.* 2015a. A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits in maize as revealed by QTL analysis. *J. Exp. Bot.* 66(11): 3175–3188. doi: 10.1093/jxb/erv127.
- Li C., Y. Li, Y. Shi, Y. Song, D. Zhang, *et al.* 2015b. Genetic control of the leaf angle and leaf orientation value as revealed by ultra-high density maps in three connected maize populations. *PLoS One* 10(3). doi: 10.1371/journal.pone.0121624.
- Li Y.L., S.Z. Niu, Y.B. Dong, D.Q. Cui, Y.Z. Wang, *et al.* 2007. Identification of trait-improving quantitative trait loci for grain yield components from a dent corn inbred line in an advanced backcross BC 2F2 population and comparison with its F2:3 population in popcorn. *Theor. Appl. Genet.* 115(1): 129–140. doi: 10.1007/s00122-007-0549-6.
- Li Y., Y. Wang, M. Wei, X. Li, y J. Fu. 2009. QTL identification of grain protein concentration and its genetic correlation with starch concentration and grain weight using two populations in maize (*Zea mays* L.). *J. Genet.* 88(1): 61–67. doi: 10.1007/s12041-009-0008-z.
- Li X., Z. Zhou, J. Ding, Y. Wu, B. Zhou, *et al.* 2016. Combined linkage and association mapping reveals QTL and candidate genes for plant and ear height in maize. *Front. Plant Sci.* 7(JUNE2016): 1–11. doi: 10.3389/fpls.2016.00833.
- Lima M.D.L.A., C.L. De Souza, D.A.V. Bento, A.P. De Souza, y L.A. Carlini-Garcia. 2006. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. *Mol. Breed.* 17(3): 227–239. doi: 10.1007/s11032-005-5679-4.
- Liu J., J. Li, F. Chen, F. Zhang, T. Ren, *et al.* 2008. Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.). *Plant Soil* 305(1–2): 253–265. doi: 10.1007/s11104-008-9562-z.
- Liu W., y M. Tollenaar. 2009a. Response of yield heterosis to increasing plant density in maize. *Crop Sci.* 49(5): 1807–1816. doi: 10.2135/cropsci2008.07.0422.
- Liu W., y M. Tollenaar. 2009b. Physiological mechanisms underlying heterosis for shade tolerance in Maize. *Crop Sci.* 49(5): 1817–1826. doi: 10.2135/cropsci2008.07.0423.
- Liu Y., L. Wang, C. Sun, Z. Zhang, Y. Zheng, *et al.* 2014. Genetic analysis and major QTL detection for maize kernel size and weight in multi-environments. *Theor. Appl. Genet.* 127(5): 1019–1037. doi: 10.1007/s00122-014-2276-0.
- Ludlow M.M., y R.C. Muchow. 1990. A Critical Evaluation of Traits Water-Limited Environ-

- ments'. *Adv. Agron.* 43(November 1986): 17–20.
- Luque S.F., A.G. Cirilo, y M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *F. Crop. Res.* 95(2–3): 383–397. doi: 10.1016/j.fcr.2005.04.007.
- Malosetti M., J.M. Ribaut, M. Vargas, J. Crossa, y F.A. Van Eeuwijk. 2008. A multi-trait multi-environment QTL mixed model with an application to drought and nitrogen stress trials in maize (*Zea mays* L.). *Euphytica* 161(1–2): 241–257. doi: 10.1007/s10681-007-9594-0.
- Mandolino C.I., K.E. D'Andrea, S.E. Olmos, M.E. Otegui, y G.H. Eyhéabide. 2018. Maize nitrogen use efficiency: Qtl mapping in A U.S. dent x argentine-caribbean flint rils population. *Maydica* 63(1): 17. <https://journals-crea.4science.it/index.php/maydica/article/view/1594> (accessed 23 May 2019).
- Mandolino C.I., K.E. D'Andrea, C.V. Piedra, S.A. Prado, S.E. Olmos, *et al.* 2016. Kernel weight in maize: Genetic control of its physiological and compositional determinants in a dent × flint-caribbean RIL population. *Maydica* 61(4).
- Mansfield B.D., y R.H. Mumm. 2014. Survey of plant density tolerance in U.S. maize germplasm. *Crop Sci.* 54(1): 157–173. doi: 10.2135/cropsci2013.04.0252.
- Mason L., y M.S. Zuber. 1976. Diallel Analysis of Maize for Leaf Angle, Leaf Area, Yield, and Yield Components 1. *Crop Sci.* 16(5): 693–696. doi: 10.2135/cropsci1976.0011183x001600050023x.
- Masuka B., G.N. Atlin, M. Olsen, C. Magorokosho, M. Labuschagne, *et al.* 2017. Gains in maize genetic improvement in eastern and southern Africa: I. CIMMYT hybrid breeding pipeline. *Crop Sci.* 57(1): 168–179. doi: 10.2135/cropsci2016.05.0343.
- Di Matteo J.A., J.M. Ferreyra, A.A. Cerrudo, L. Echarte, y F.H. Andrade. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *F. Crop. Res.* 197: 107–116. doi: 10.1016/j.fcr.2016.07.023.
- Mella R., F. Nider, y A. Sanguinetti. 1984. Evolución de la ganancia genética en el rendimiento, prolificidad y quebrado del tallo de veintidós cultivares comerciales de maíz (1949–1984). In: A.I.A.N.B.A., editor, *Actas del III Congreso Nacional de Maíz. A.I.A.N.B.A., Pergamino*
- Messina C., D. McDonald, H. Poffenbarger, R. Clark, A. Salinas, *et al.* 2021. Reproductive resilience but not root architecture underpins yield improvement under drought in maize. *J. Exp. Bot.* 72(14): 5235–5245. doi: 10.1093/jxb/erab231.
- Messmer R., Y. Fracheboud, M. Bänziger, M. Vargas, P. Stamp, *et al.* 2009. Drought stress and tropical maize: QTL-by-environment interactions and stability of QTLs across environments for yield components and secondary traits. *Theor. Appl. Genet.* 119(5): 913–930. doi: 10.1007/s00122-009-1099-x.
- Mickelson S.M., C.S. Stuber, L. Senior, y S.M. Kaeppler. 2002. Quantitative trait loci controlling leaf and tassel traits in a B73 × MO17 population of maize. *Crop Sci.* 42(6): 1902–1909. doi: 10.2135/cropsci2002.1902.
- Mifflin B. 2000. Crop improvement in the 21st century. *J. Exp. Bot.* 51(342): 1–8. doi: 10.1093/jxb/51.342.1.
- Moll R.H., E.J. Kamprath, y W.A. Jackson. 1987. Development of Nitrogen-Efficient Prolific Hybrids of Maize. *Crop Sci.* 27(2): 181–186. doi: 10.2135/cropsci1987.0011183x002700020007x.
- Monneveux P., C. Sánchez, D. Beck, y G.O. Edmeades. 2006. Drought tolerance improvement in tropical maize source populations: Evidence of progress. *Crop Sci.* 46(1): 180–191. doi: 10.2135/cropsci2005.04-0034.
- Mueller S.M., C.D. Messina, y T.J. Vyn. 2019. Simultaneous gains in grain yield and nitrogen efficiency over 70 years of maize genetic improvement. *Sci. Rep.* 9(1): 1–8. doi:

- 10.1038/s41598-019-45485-5.
- Munaro E.M. 2013. Análisis genético de la respuesta de los caracteres ecofisiológicos determinantes del rendimiento en grano a la disponibilidad de nitrógeno en maíz (*Zea mays* L.). Fac. Agron. UBA. <http://ri.agro.uba.ar/greenstone3/library/collection/tesis/document/2013munaroeugenia?p.s=TextQuery>.
- Munaro E.M., K.E. D'Andrea, M.E. Otegui, A.G. Cirilo, y G.H. Eyhérbide. 2011a. Heterotic response for grain yield and ecophysiological related traits to nitrogen availability in maize. *Crop Sci.* 51(3): 1172–1187. doi: 10.2135/cropsci2010.08.0461.
- Munaro E.M., G.H. Eyhérbide, K.E. D'Andrea, A.G. Cirilo, y M.E. Otegui. 2011b. Heterosis×environment interaction in maize: What drives heterosis for grain yield? *F. Crop. Res.* 124(3): 441–449. doi: 10.1016/j.fcr.2011.08.001.
- Nesmith D.S., y J.T. Ritchie. 1992. Short- and Long-Term Responses of Corn to a Pre-Anthesis Soil Water Deficit. *Agron. J.* 84(1): 107–113. doi: 10.2134/agronj1992.00021962008400050028x.
- Nocelli Pac S. 2018. Evolución y retos de la Siembra Directa en Argentina (AAPRESID). *Rev. Red Innovadores* 162: 12–15.
- Otegui M.E., F.H. Andrade, y E.E. Suero. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *F. Crop. Res.* 40(2): 87–94. doi: 10.1016/0378-4290(94)00093-R.
- Otegui M.E., y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize I. Ear growth and kernel set. *F. Crop. Res.* 56(3): 247–256. doi: 10.1016/S0378-4290(97)00093-2.
- Otegui M.E., L. Borrás, y G.A. Maddonni. 2015a. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: A case study for maize. *Crop Physiology*. Elsevier. p. 375–396
- Otegui M.E., L. Borrás, y G.A. Maddonni. 2015b. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: A case study for maize. Second Edi. Elsevier Inc.
- Otegui M.E., y J.L. Mercau. 2018. Fecha de siembra y rendimiento de maíz en ambientes con provisión hídrica contrastante de la región central de Argentina. *An. la Acad. Nac. Agron. y Vet.* 71: 150–160. http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/127399/Documento_completo.pdf-PDFA.pdf?sequence=1&isAllowed=y.
- Otegui M.E., M. Riglos, y J.L. Mercau. 2021. Genetically modified maize hybrids and delayed sowing reduced drought effects across a rainfall gradient in temperate Argentina (M. Cooper, editor). *J. Exp. Bot.* 72(14): 5180–5188. doi: 10.1093/jxb/erab139.
- Pan Q., Y. Xu, K. Li, Y. Peng, W. Zhan, *et al.* 2017. The genetic basis of plant architecture in 10 maize recombinant inbred line populations. *Plant Physiol.* 175(2): 858–873. doi: 10.1104/pp.17.00709.
- Peiffer J.A., M.C. Romay, M.A. Gore, S.A. Flint-Garcia, Z. Zhang, *et al.* 2014. The genetic architecture of maize height. *Genetics* 196(4): 1337–1356. doi: 10.1534/genetics.113.159152.
- Peng B., Y. Li, Y. Wang, C. Liu, Z. Liu, *et al.* 2011. QTL analysis for yield components and kernel-related traits in maize across multi-environments. *Theor. Appl. Genet.* 122(7): 1305–1320. doi: 10.1007/s00122-011-1532-9.
- Peng B., Y. Li, Y. Wang, C. Liu, Z. Liu, *et al.* 2013. Correlations and comparisons of quantitative trait loci with family per se and testcross performance for grain yield and related traits in maize. *Theor. Appl. Genet.* 126(3): 773–789. doi: 10.1007/s00122-012-2017-1.
- Ray D.K., N.D. Mueller, P.C. West, y J.A. Foley. 2013. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS One* 8(6). doi: 10.1371/journal.pone.0066428.
- Reymond M., B. Muller, A. Leonardi, A. Charcosset, y F. Tardieu. 2003. Combining Quantitative Trait Loci Analysis and an Ecophysiological Model to Analyze the Genetic Variability of the Responses of Maize Leaf Growth to Temperature and Water Deficit. *Plant Phy-*

- siol. 131(February): 664–675. doi: 10.1104/pp.013839.soil.
- Ribaut J.M. 2006. Drought adaptation in cereals. (J.M. Ribaut, editor). Haworth Press, Binghamton, NY, USA.
- Ribaut J., J. Betran, P. Monneveux, y T. Setter. 2009. Drought Tolerance in Maize. In: Bennetzen, J.L. y Hake, S.C., editors, Handbook of Maize: Its Biology. Springer, New York, NY. p. 1–16
- Ribaut J.M., D.A. Hoisington, J.A. Deutsch, C. Jiang, y D. Gonzalez-de-Leon. 1996. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theor. Appl. Genet.* 92: 905–914. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00221905>.
- Rizzo G., J. Pablo Monzon, F.A. Tenorio, R. Howard, K.G. Cassman, *et al.* 2022. Climate and agronomy, not genetics, underpin recent maize yield gains in favorable environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 119(4). doi: 10.1073/pnas.2113629119.
- Rossini M.A., I.R. Hisse, M.E. Otegui, y K.E. D’Andrea. 2020. Heterosis and parent–progeny relationships for silk extrusion dynamics and kernel number determination in maize: Nitrogen effects. *Crop Sci.* 60(2): 961–976. doi: 10.1002/csc2.20123.
- Ruiz M.B., K.E. D’Andrea, y M.E. Otegui. 2019. Phenotypic plasticity of maize grain yield and related secondary traits: Differences between inbreds and hybrids in response to contrasting water and nitrogen regimes. *F. Crop. Res.* 239(January): 19–29. doi: 10.1016/j.fcr.2019.04.004.
- Ruiz Guirado M.B. 2021. Mejoramiento genético del cultivo de maíz para condiciones de sequía: análisis de la variación en la expresión fenotípica, el nivel de heterosis y las relaciones padre-progenie en germoplasma de origen contrastante. Tesis Dr. Univ. Nacional de Cuyo.
- Sadras V.O. 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *F. Crop. Res.* 100(2–3): 125–138. doi: 10.1016/j.fcr.2006.07.004.
- Sadras V.O., y D. Calderini. 2015. *Crop Physiology* □ Applications for Genetic Improvement and Agronomy (V.O. Sadras y D. Calderini, editors). Academic Press.
- Sadras V.O., y S.P. Milroy. 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *F. Crop. Res.* doi: 10.1016/0378-4290(96)00014-7.
- Sadras V.O., y G.A. Slafer. 2012. Environmental modulation of yield components in cereals: Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *F. Crop. Res.* 127: 215–224. doi: 10.1016/j.fcr.2011.11.014.
- SAGyP. 2022. Estimaciones Agrícolas. <https://datosestimaciones.magyp.gob.ar/reportes.php?reporte=Estimaciones>.
- Schon C.C., A.E. Melchinger, J. Boppenmaier, E. Brunklaus-Jung, R.G. Herrmann, *et al.* 1994. RFLP mapping in maize: Quantitative trait loci affecting testcross performance of elite European flint lines. *Crop Sci.* 34(2): 378–389. doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400020014x.
- Séne M., C. Thévenot, D. Hoffmann, F. Bénétrix, M. Causse, *et al.* 2001. QTLs for grain dry milling properties, composition and vitreousness in maize recombinant inbred lines. *Theor. Appl. Genet.* 102(4): 591–599. doi: 10.1007/s001220051685.
- Shull G.H. 1909. A Pure-Line Method in Corn Breeding. *J. Hered.* os-5(1): 51–58. doi: 10.1093/jhered/os-5.1.51.
- Shull G.H. 1911. Hybridization methods in corn breeding. *J. Hered.* Os-6(1): 63–72. doi: 10.1093/jhered/os-6.1.63.
- Sibov S.T., C.L. De Souza, A.A.F. Garcia, A.R. Silva, A.F. Garcia, *et al.* 2003. Molecular mapping in tropical maize (*Zea mays* L.) using microsatellite markers. 2. Quantitative trait loci (QTL) for grain yield, plant height, ear height and grain moisture. *Hereditas* 139(2):

- 107–115. doi: 10.1111/j.1601-5223.2003.01667.x.
- Sinclair T.R., y P.D. Jamieson. 2006. Grain number, wheat yield, and bottling beer: An analysis. *F. Crop. Res.* 98(1): 60–67. doi: 10.1016/j.fcr.2005.12.006.
- Sinclair T.R., y R.C. Muchow. 1995. Effect of Nitrogen Supply on Maize Yield: I. Modeling Physiological Responses. *Agron. J.* 87(4): 632–641. doi: <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700040005x>.
- Smith S., M. Cooper, J. Gogerty, C. Löffler, D. Borcherdig, *et al.* 2015. Maize. Yield Gains in Major U.S. Field Crops. p. 125–171
- Sprague G.F., y L.A. Tatum. 1942. General vs. Specific Combining Ability in Single Crosses of Corn. *Agron. J.* 34(10): 923–932. doi: 10.2134/agronj1942.00021962003400100008x.
- Springer N.M., y R.M. Stupar. 2007. Allelic variation and heterosis in maize: How do two halves make more than a whole? *Genome Res.* 17(3): 264–275. doi: 10.1101/gr.5347007.
- Steermers F.J., y K.L. Gunderson. 2007. Whole genome genotyping technologies on the BeadArray™ platform. *Biotechnol J* 2: 41–49.
- Tester M., y P. Langridge. 2010. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* (80-.). 327(5967): 818–822. doi: 10.1126/science.1183700.
- Tian F., P.J. Bradbury, P.J. Brown, H. Hung, Q. Sun, *et al.* 2011. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nat. Genet.* 43(2): 159–162. doi: 10.1038/ng.746.
- Tollenaar M. 1989. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* doi: 10.2135/cropsci1989.0011183X002900060007x.
- Tollenaar M. 1991. Physiological Basis of Genetic Improvement of Maize Hybrids in Ontario from 1959 to 1988 of major agricultural crops. *Crop Sci.* 31(1): 119–124.
- Tollenaar M., y A. Aguilera. 1992. Radiation Use Efficiency of an Old and a New Maize Hybrid. *Agron. J.* 84(3): 536. doi: 10.2134/agronj1992.00021962008400030033x.
- Tollenaar M., A. Ahmadzadeh, y E.A. Lee. 2004. Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. *Crop Sci.* 44: 2086–2094.
- Tollenaar M., y E.A. Lee. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *F. Crop. Res.* 75(2–3): 161–169. doi: 10.1016/S0378-4290(02)00024-2.
- Trachsel S., S.M. Kaepler, K.M. Brown, y J.P. Lynch. 2013. Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *F. Crop. Res.* 140: 18–31. doi: 10.1016/j.fcr.2012.09.010.
- Trachsel S., M. Leyva, M. Lopez, E.A. Suarez, A. Mendoza, *et al.* 2016. Identification of tropical maize germplasm with tolerance to drought, nitrogen deficiency, and combined heat and drought stresses. *Crop Sci.* 56(6): 3031–3045. doi: 10.2135/cropsci2016.03.0182.
- Trigo E.J. 2011. Fifteen Years of Genetically Modified Crops in Argentine Agriculture. *ArgenBio* (December): 1–49. http://argenbio.org/adf/uploads/pdf/15_YEARS_OF_GM_CROPS_IN_ARGENTINE_AGRICULTURE.pdf.
- Troyer A.F. 2006. Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids. *Crop Sci.* 46(2): 528–543. doi: 10.2135/cropsci2005.0065.
- Troyer A.F., y E.J. Wellin. 2009. Heterosis decreasing in hybrids: Yield test inbreds. *Crop Sci.* 49(6): 1969–1976. doi: 10.2135/cropsci2009.04.0170.
- Tuberosa R., S. Salvi, M.C. Sanguineti, P. Landi, M. Maccaferri, *et al.* 2002. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Ann. Bot.* 89(SPEC. ISS.): 941–963. doi: 10.1093/aob/mcf134.
- Wang G., M.S. Kang, y O. Moreno. 1999. Genetic analyses of grain-filling rate and duration in maize. *F. Crop. Res.* 61(3): 211–222. doi: 10.1016/S0378-4290(98)00163-4.
- Wang H., Q. Liang, K. Li, X. Hu, Y. Wu, *et al.* 2017. QTL analysis of ear leaf traits in maize (*Zea mays* L.) under different planting densities. *Crop J.* 5(5): 387–395. doi: 10.1016/j.

cj.2017.05.001.

- Wassom J.J. 2013. Quantitative trait loci for leaf angle, leaf width, leaf length, and plant height in a maize (*Zea mays* L.) B73 × Mo17 population. *Maydica* 58(3–4): 318–321.
- Wassom J.J., J.C. Wong, E. Martinez, J.J. King, J. DeBaene, *et al.* 2008. QTL associated with maize kernel oil, protein, and starch concentrations; kernel mass; and grain yield in Illinois high oil x B73 backcross-derived lines. *Crop Sci.* 48(1): 243–252. doi: 10.2135/cropsci2007.04.0205.
- Wei X., B. Wang, Q. Peng, F. Wei, K. Mao, *et al.* 2015. Heterotic loci for various morphological traits of maize detected using a single segment substitution lines test-cross population. *Mol. Breed.* 35(3): 1–13. doi: 10.1007/s11032-015-0287-4.
- Wolfe D.W., D.W. Henderson, T.C. Hsiao, y A. Alvino. 1988. Interactive Water and Nitrogen Effects on Senescence of Maiz. I. Leaf Area Duration, Nitrogen Distribution, and Yield. *Agron. J.* 80(June 1987): 859–864.
- Yang C., D. Tang, J. Qu, L. Zhang, L. Zhang, *et al.* 2016. Genetic mapping of QTL for the sizes of eight consecutive leaves below the tassel in maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Genet.* 129(11): 2191–2209. doi: 10.1007/s00122-016-2767-2.
- Zaidi P.H., P. Mani Selvan, R. Sultana, A. Srivastava, A.K. Singh, *et al.* 2007. Association between line per se and hybrid performance under excessive soil moisture stress in tropical maize (*Zea mays* L.). *F. Crop. Res.* 101(1): 117–126. doi: 10.1016/j.fcr.2006.10.002.
- Zhang X., C. Huang, D. Wu, F. Qiao, W. Li, *et al.* 2017. High-throughput phenotyping and QTL mapping reveals the genetic architecture of maize plant growth. *Plant Physiol.* 173(3): 1554–1564. doi: 10.1104/pp.16.01516.
- Zhang H., W. Jing, B. Zhao, W. Wang, Y. Xu, *et al.* 2021. Alternative fertilizer and irrigation practices improve rice yield and resource use efficiency by regulating source-sink relationships. *F. Crop. Res.* 265(October 2020): 108124. doi: 10.1016/j.fcr.2021.108124.
- Zhang Z., Z. Liu, Y. Hu, W. Li, Z. Fu, *et al.* 2014. QTL analysis of kernel-related traits in maize using an immortalized F 2 population. *PLoS One* 9(2). doi: 10.1371/journal.pone.0089645.
- Zhang J., X.Q. Lu, X.F. Song, J.B. Yan, T.M. Song, *et al.* 2008. Mapping quantitative trait loci for oil, starch, and protein concentrations in grain with high-oil maize by SSR markers. *Euphytica* 162(3): 335–344. doi: 10.1007/s10681-007-9500-9.
- Zhao X., Y. Peng, J. Zhang, P. Fang, y B. Wu. 2018. Identification of QTLs and Meta-QTLs for Seven Agronomic Traits in Multiple Maize Populations under Well-Watered and Water-Stressed Conditions. *Crop Sci.* 58: 507–520