

Libros de **Cátedra**

# Cereales de verano

María Rosa Simón y Silvina Inés Golik (coordinadoras)

**n**  
naturales

FACULTAD DE  
CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES



UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
DE LA PLATA

# CEREALES DE VERANO

María Rosa Simón  
Silvina Inés Golik  
(coordinadoras)

Facultad de Ciencias Agrarias  
y Forestales



UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
DE LA PLATA



# Dedicatorias

A nuestras familias y amigos que constituyen un constante apoyo espiritual en nuestras vidas.  
A nuestros alumnos que nos incentivan para continuar profundizando en esta interesante disciplina  
y en la apasionante misión de enseñar.

# Agradecimiento

A la Universidad Nacional de La Plata, por su apoyo para la realización y publicación de este libro y a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales que es el ámbito en que desarrollamos nuestro curso.

Nuestro especial reconocimiento a los docentes del curso de Cerealicultura, que nos precedieron, que estimularon nuestra vocación docente y nos señalaron el camino a seguir.

A los docentes e investigadores de los que nos hemos nutrido a través de sus publicaciones para completar esta obra.

# Índice

PRÓLOGO	9
<b>Capítulo 1</b>	
Maíz: Importancia, origen, sistemática, morfología y composición química	10
<i>Silvina Golik, Silvina Larran, Guillermo Gerard, María Constanza Fleitas</i>	
<b>Capítulo 2</b>	
Maíz: Crecimiento y desarrollo del cultivo de maíz	26
<i>Silvina Golik, Matías Schierenbeck, Juan Ignacio Dietz, María Constanza Fleitas</i>	
<b>Capítulo 3</b>	
Maíz: Época y densidad de siembra	41
<i>María Rosa Simón, Matías Schierenbeck, Juan Ignacio Dietz</i>	
<b>Capítulo 4</b>	
Maíz: Fertilización y rotaciones	57
<i>Silvina Golik, María Constanza Fleitas</i>	
<b>Capítulo 5</b>	
Maíz: Manejo de enfermedades	75
<i>María Rosa Simón, Silvina Larran, María Constanza Fleitas</i>	
<b>Capítulo 6</b>	
Maíz: Manejo de plagas	101
<i>María Rosa Simón, Juan Ignacio Dietz, Matías Schierenbeck</i>	
<b>Capítulo 7</b>	
Maíz: Manejo de malezas	133
<i>María Soledad Zuluaga, Silvina Golik, María Constanza Fleitas, Carlos Campanela</i>	
<b>Capítulo 8</b>	
Maíz: Zonas de cultivo	151
<i>Silvina Golik, Matías Schierenbeck, María Constanza Fleitas</i>	
<b>Capítulo 9</b>	
Maíz: Usos y comercialización	177
<i>María Rosa Simón, Guillermo Sebastián Gerard</i>	

## **Capítulo 10**

Maíz: Objetivos del mejoramiento genético\_\_\_\_\_ 191  
*Guillermo Gerard, María Rosa Simón*

## **Capítulo 11**

Sorgo: Importancia, origen, sistemática, morfología y composición química\_\_\_\_\_ 212  
*Silvina Golik, Silvina Larran, Guillermo Gerard, Juan Pablo Uranga, María Constanza Fleitas*

## **Capítulo 12**

Sorgo: Crecimiento y desarrollo\_\_\_\_\_ 228  
*Silvina Golik, María Constanza Fleitas*

## **Capítulo 13**

Sorgo: Época y densidad de siembra\_\_\_\_\_ 244  
*Silvina Golik*

## **Capítulo 14**

Sorgo: Fertilización y rotaciones\_\_\_\_\_ 252  
*Silvina Golik, María Constanza Fleitas*

## **Capítulo 15**

Sorgo: Manejo de enfermedades\_\_\_\_\_ 260  
*Silvina Larran, María Constanza Fleitas, María Rosa Simón*

## **Capítulo 16**

Sorgo: Manejo de plagas\_\_\_\_\_ 279  
*María Rosa Simón*

## **Capítulo 17**

Sorgo: Manejo de malezas\_\_\_\_\_ 284  
*Soledad Zuluaga, Silvina Golik, María Constanza Fleitas, Carlos Campanela*

## **Capítulo 18**

Sorgo: Zonas de cultivo\_\_\_\_\_ 293  
*Silvina Golik, María Constanza Fleitas*

## **Capítulo 19**

Sorgo: Usos y comercialización\_\_\_\_\_ 301  
*María Rosa Simón, Silvina Golik, Guillermo Sebastián Gerard*

**Capítulo 20**

Sorgo: Objetivos del mejoramiento genético\_\_\_\_\_ 316

*María Rosa Simón, Guillermo Gerard*

**Capítulo 21**

Arroz: Importancia, origen, sistemática, morfología y composición química\_\_\_\_\_ 330

*Alfonso Vidal*

**Capítulo 22**

Arroz: Crecimiento y desarrollo\_\_\_\_\_ 341

*Alfonso Vidal*

**Capítulo 23**

Arroz: Época y densidad de siembra\_\_\_\_\_ 352

*Alfonso Vidal*

**Capítulo 24**

Arroz: Fertilización y rotaciones\_\_\_\_\_ 356

*Rodolfo Bezus*

**Capítulo 25**

Arroz: Manejo de enfermedades\_\_\_\_\_ 364

*Alfonso Vidal, María Constanza Fleitas*

**Capítulo 26**

Arroz: Manejo de plagas\_\_\_\_\_ 373

*Alfonso Vidal*

**Capítulo 27**

Arroz: Manejo de malezas\_\_\_\_\_ 380

*Rodolfo Bezus*

**Capítulo 28**

Arroz: Zonas de cultivo\_\_\_\_\_ 392

*Alfonso Vidal*

**Capítulo 29**

Arroz: Usos y comercialización\_\_\_\_\_ 397

*Alfonso Vidal*

**Capítulo 30**

Arroz: Objetivos del mejoramiento genético\_\_\_\_\_405

*Alfonso Vidal*

**Capítulo 31**

Análisis comparativo de aspectos morfológicos, fenológicos  
y de manejo en los cultivos de maíz, sorgo y arroz\_\_\_\_\_408

*María Rosa Simón, María Constanza Fleitas*

**Los autores**\_\_\_\_\_427



# CAPÍTULO 10

## Maíz: Objetivos del mejoramiento genético

*Guillermo Gerard y María Rosa Simón*

El maíz es una de las especies vegetales más ampliamente estudiadas desde el punto de vista genético. Se trata de una especie diploide cuyo genoma consiste de diez cromosomas con un tamaño estimado de entre 2,3 a 2,7 Gb. Al igual que otros grandes genomas de especies vegetales, el genoma del maíz consiste sobre todo de una fracción no codificante altamente repetida acompañada de segmentos de ADN únicos o de baja copia que albergan genes individuales o pequeños grupos de genes (Llaca *et al.*, 2011).

Esta especie presenta gran diversidad genética, distribuida a lo largo de toda la región considerada como su centro de origen. Se considera que existen más de trescientas razas de maíz en toda América, habiéndose encontrado en nuestro país (particularmente en noreste y noroeste) al menos cuarenta razas de maíces autóctonos (Gear, 2006). Este reservorio de variabilidad no constituye la base genética del maíz cultivado de manera comercial, ya que la misma se encuentra representada por un número mucho menor de genotipos seleccionados. A pesar de ello, dicha variabilidad genética mantiene un valor estratégico para los programas de mejoramiento actuales y futuros. Lo que sumado a sus características morfológicas como la ubicación en la misma planta de estructuras florales de distinto sexo, permite la aplicación de una variada gama de métodos de mejoramiento y de producción de semilla.

El mejoramiento genético debe entenderse como un proceso incremental y continuo de búsqueda de nuevas recombinaciones de genes que permitan disponer de un material que exprese mayores niveles de rendimiento, calidad, tolerancia a condiciones de estrés, etc. y consistente en la selección artificial deliberada de un grupo de individuos, que serán los progenitores de la siguiente generación (Eyherabide, 2006).

El mejoramiento genético más simple del maíz ha sido realizado durante siglos por los agricultores en forma masal, al seleccionar por sus características externas las espigas o granos que reservaban para la siembra del año siguiente. El comienzo del mejoramiento de la especie comenzó con las primeras civilizaciones a partir de razas locales existentes (*landraces*), que fueron la base del desarrollo de las variedades de polinización abierta. Estas variedades consistían en una colección de individuos heterocigotas y heterogéneos, en los cuales las distintas civilizaciones americanas fueron realizando repetidas selecciones a favor de los individuos que mejor se adaptaban al ambiente particular donde se desarrollaban las mismas. Durante este periodo aunque ciertos rasgos cualitativos fueron

fácilmente mejorados, la selección por mayores rendimientos demostró ser poco efectiva y la misma no mostró grandes respuestas (Crow, 1998). De esta forma y hasta 1930, existieron pocos cambios en los rendimientos medios, permaneciendo los mismos en aproximadamente 1300 kg.ha<sup>-1</sup> (Tollenaar & Lee, 2006).

Shull (1908), en Estados Unidos descubre que las líneas endocriadas de maíz mostraban un efecto deletéreo en su rendimiento y vigor, pero que el cruzamiento entre las mismas, es decir el híbrido, lo recuperaba completamente e incluso en muchos casos su rendimiento excedía al de las líneas parentales de las que eran derivados (Crow, 1998). Para denominar este fenómeno Shull (1908) utilizó la palabra heterosis como una abreviatura del proceso de estimulación de la heterocigosis. Este fenómeno de heterosis, se refiere a la superioridad en la performance de la F1 híbrida sobre sus padres (Tollenaar *et al.*, 2004) (Fig. 10.1).

$$H_{F1} = M_{F1} - M_P / M_P$$

Donde  $M_{F1}$ : media del híbrido y  $M_P$ : media de ambos progenitores



Figura 10.1. Heterosis en el desarrollo vegetativo (derecha) como en tamaño de la espiga (izquierda) observada en la F1 híbrida (tres líneas centrales) desarrollada a partir de los cultivares B73 y Mo 17.

Adaptado de Springer & Stupar (2007)

Aunque este fenómeno viene siendo usado desde su descubrimiento, tanto los mecanismos genéticos como fisiológicos que lo explican son muy poco entendidos. Desde el punto de vista genético, en la actualidad se han propuesto cuatro hipótesis:

**Hipótesis de la dominancia:** atribuye la heterosis a la acumulación de genes dominantes favorables o al enmascarado de genes recesivos deletéreos en el híbrido (Davenport, 1908; Jones, 1917).

**Hipótesis de la sobre-dominancia:** en este caso la heterosis resultaría de la presencia de loci sobre-dominantes, en los que la combinación heterocigota de los alelos es superior a cualquiera de las combinaciones homocigotas (Shull, 1908).

**Hipótesis de la pseudo-sobredominancia:** sería un caso intermedio entre las dos hipótesis anteriores, siendo en realidad un caso de complementación de dominancia,

debido a un estrecho ligamiento de la fase de repulsión por lo que parece ser sobre-dominancia (Stuber *et al.*, 1992).

**Hipótesis de epistasis:** la interacción entre genes no alélicos de dos o más loci serían el factor principal de la superioridad en la expresión fenotípica del híbrido sobre sus padres (Powers, 1945).

En general se considera que las distintas hipótesis no son excluyentes sino más bien que podrían complementarse, por lo que el fenómeno heterótico estaría integrado por efectos de dominancia, sobre-dominancia e interacción epistática entre genes en mayor o menor medida.

En la expresión fenotípica de la heterosis muchas veces están involucrados caracteres cuantitativos (Williams, 1959) y muchas de las dificultades que se presentan en la interpretación de la misma surgen de la falta de reconocimiento de las partes constituyentes de la expresión compleja. Una alternativa para un mejor entendimiento de la heterosis de los caracteres complejos como por ejemplo, el rendimiento, es cuantificar la respuesta heterótica observada en los procesos fisiológicos constituyentes. El rendimiento en grano está dado por la materia seca acumulada a madurez y por la proporción de la misma que es particionada al grano. La heterosis para materia seca acumulada a madurez y el índice de cosecha pueden subsecuentemente ser analizados en término de los procesos fisiológicos subyacentes a varios niveles de organización. Así, por ejemplo, la materia seca acumulada a madurez es el resultado de la tasa de acumulación de materia seca a través de la estación de crecimiento, la que a su vez depende de los procesos de intercepción de luz por la canopia y de la fotosíntesis de hoja. Por otro lado, el índice de cosecha está asociado con la capacidad de los destinos reproductivos de acumular asimilados y de la oferta de los mismos durante el periodo de llenado (Tollenaar *et al.*, 2004).

Tollenaar *et al.* (2004) concluyeron que los mecanismos fisiológicos asociados con la heterosis del rendimiento en grano de híbridos sobre líneas endocriadas son cuatro (Fig.10.2). Tres de ellos están asociados con la tasa de acumulación de materia seca (IAF, stay green y senescencia funcional) y uno está asociado con la partición de materia seca (capacidad de acumulación de asimilados).

**1. Índice de área foliar:** la heterosis para índice de área foliar (IAF) fue atribuida principalmente al mayor tamaño de las hojas (mayor largo de las mismas) de los híbridos con respecto a las líneas endocriadas. La materia seca acumulada es producto de la intercepción de luz por la canopia, la que a su vez es función del IAF, y de la fotosíntesis de hoja. La heterosis observada en la materia seca acumulada se atribuye principalmente a una mayor intercepción de radiación debido a mayor IAF que a una mayor fotosíntesis de hoja (Ahmadzadeh *et al.*, 2004; Armstrong, 2004).

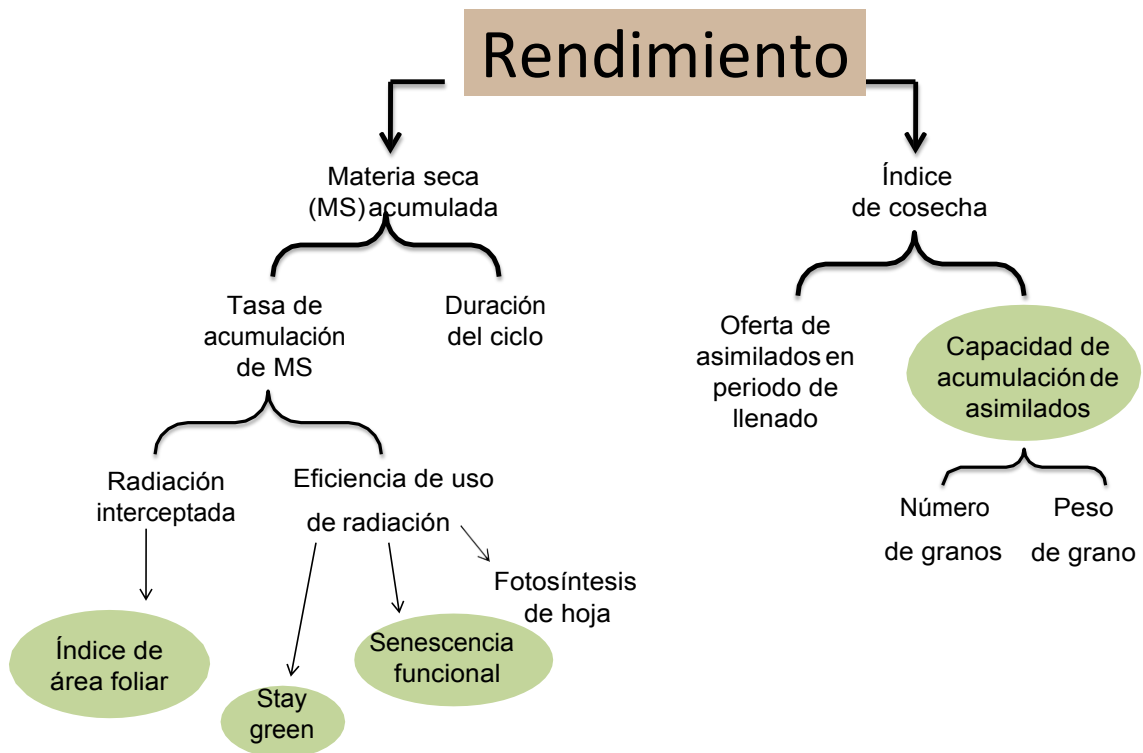


Figura 10.2. Componentes y procesos fisiológicos que determinan el rendimiento. En círculos verdes se presentan aquellos en los que se observa un mayor grado de heterosis de los híbridos con respecto a sus líneas endogámicas parentales

**2. Stay green:** la heterosis observada en la materia seca acumulada en los híbridos durante el periodo de llenado se atribuye en parte a la heterosis en la intercepción de radiación como se mencionó anteriormente y en parte a un mayor mantenimiento del área foliar verde por más tiempo que las líneas endocriadas.

**3. Mantenimiento de la tasa fotosintética del área verde durante el periodo de llenado:** la fotosíntesis máxima no ha cambiado en los híbridos con respecto a las líneas endocriadas, pero la declinación en la fotosíntesis máxima de la hoja y la senescencia funcional de la misma, durante el periodo de llenado de granos es menor en los híbridos que en sus líneas parentales (Valentinuz & Tollenaar, 2004) (Fig.10.3). Este hecho también favorece la heterosis en la tasa de acumulación de materia seca durante ese periodo (Ahmadzadeh *et al.*, 2004).

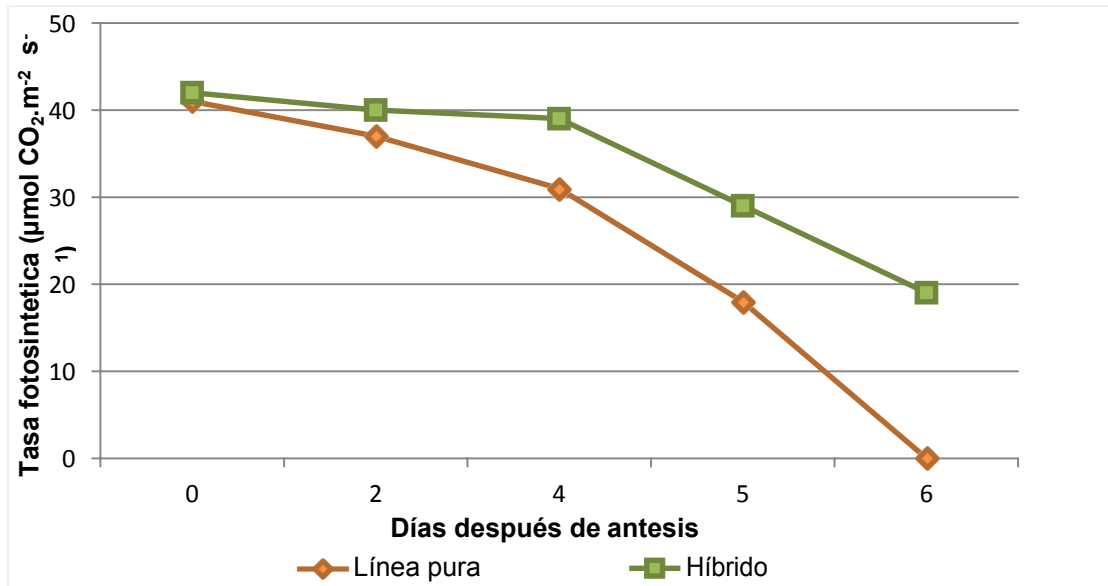


Figura 10.3. Fotosíntesis de hoja de un híbrido y su línea parental a 0, 2, 4, 5 y 6 días pos anthesis. Adaptado de Ahmadzadeh *et al.* (2004)

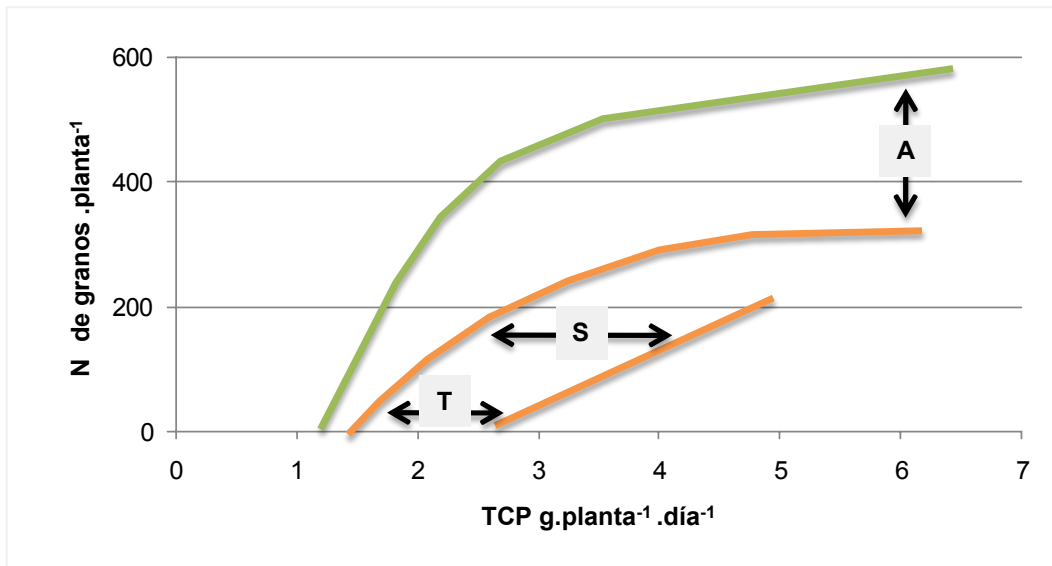


Figura 10.4. Representación esquemática de la relación entre el número de granos por planta y la tasa de crecimiento por planta (TCP) durante el periodo crítico, para un híbrido (línea verde) y dos líneas endocriadas (línea naranja), mostrando diferencias en: umbrales de tasa de crecimiento por planta (TCP) para el fijado de granos (T), pendiente inicial (S) y número potencial de granos por planta (A). Adaptado de Echarte & Tollenaar (2006)

**4. Partición de la materia seca a grano:** la heterosis observada en el índice de cosecha está fuertemente asociada con la heterosis en el número de granos, el que a su vez se encuentra asociado con la partición de materia seca a los granos durante el periodo de establecimiento de los mimos (Echarte *et al.*, 2004). La mayor partición a grano está representada por menores umbrales de tasa de crecimiento por planta (TCP) para la fijación de granos (Fig 10.4)

El descubrimiento de la heterosis dio lugar al desarrollo posterior de los cultivares híbridos, aunque en un comienzo la aplicación práctica del método de mejoramiento por endocria e hibridación fue dificultada por la escasa productividad de semilla de las líneas progenitoras y consecuentemente el alto costo de la semilla. Esta seria limitación práctica impidió la adopción del método hasta que Jones (1918) propuso la producción de híbridos dobles en lugar de híbridos simples entre líneas endocriadas. Esto permitió superar las limitaciones de rendimiento de semilla, ya que la destinada al productor resultaba del cruzamiento entre dos híbridos simples cuya mayor producción (producto de la heterosis) permitía generar y vender semilla híbrida a precios razonables (Eyherabide, 2006). A partir de este desarrollo, la adopción de híbridos dobles fue asombrosamente rápida debido principalmente a los mayores rendimientos, a una mayor uniformidad (lo que fue sumamente útil para la cosecha mecánica) y a que los híbridos eran notablemente más resistentes a la sequías que las variedades de polinización abierta usadas en ese entonces. Los híbridos también podían incorporar rasgos cualitativos favorables y adaptarse a distintos ambientes, especialmente en lo relacionado a la duración de la temporada de crecimiento (Crabb, 1947). En Estados Unidos en la década del '60 los híbridos simples comenzaron a reemplazar a los híbridos dobles. La selección por rendimiento en las líneas puras generó que sus rendimientos fueran lo suficientemente altos como para utilizarlas como productoras de semilla. De hecho, las líneas puras generadas por selección presentaron rendimientos tan altos como los de los primeros híbridos. Los híbridos simples generados a partir de tales líneas presentaron mayores rendimientos y la diferencia entre ellos y las líneas parentales se mantuvo. Los híbridos simples no solo presentaron mayores rendimientos que los híbridos dobles sino que también resultaron ser más uniformes como consecuencia de que su composición correspondía a un único genotipo.

En Argentina el desarrollo de híbridos dobles comenzó aproximadamente en la década de '50, pero recién en la década del '60 los mismos alcanzaron un porcentaje importante del área sembrada. Los trabajos de mejoramiento de maíz por endocria e hibridación se realizaron a partir de variedades locales de polinización abierta. Estas variedades correspondían a maíces de tipo colorados duros (flint), destacándose por la dureza de su endosperma, alta proporción y calidad de proteína, alto contenido de pigmentos carotenoides (lo que se refleja en el intenso color del grano) y buen comportamiento a adversidades bióticas. De esta manera, los híbridos dobles fueron sustituyendo a las variedades de polinización abierta durante un periodo de 30 años. A partir de los años 1980 se introdujeron los híbridos de tres vías conjuntamente con la incorporación de genotipos de maíz de tipo dentado provenientes de Estados Unidos y Europa. La introducción de germoplasma dentado con textura diferente de endosperma y un mayor potencial de rendimiento, particularmente en cruza con el germoplasma colorado local por su pertenencia a grupos heteróticos opuestos, permitió la futura difusión de los híbridos simples.

Los continuos progresos en la productividad del maíz en la país se correlacionan claramente con el tipo de cultivares utilizados en distintos períodos. En general, los cultivares más modernos superan a sus predecesores a través de diferentes ambientes y el comportamiento de las líneas parentales se ha ido incrementando como también su aptitud combinatoria (Rossi, 2007).

Con la introducción de los híbridos dobles además del aumento de rendimientos también se generó un aumento en la tasa de mejora. De esta manera, antes de la introducción de los híbridos no se observaban grandes aumentos en los rendimientos, siendo más bien los mismos estables. Con los híbridos dobles se observaron tasas de incremento de aproximadamente 25 Kg.ha<sup>-1</sup> año, mientras que con los híbridos simples las mismas alcanzaron los 50 Kg.ha<sup>-1</sup> año. Actualmente los rendimientos son cinco veces mayores que los que se obtenían antes de la introducción de los híbridos, lo que da cuenta del sucesivo mejoramiento que han venido sufriendo las líneas utilizadas como parentales. En los últimos años no parece haber una disminución en la tasa de incremento del rendimiento, por lo que no habría razón de esperar que el rendimiento se estabilice en un futuro cercano (Fig. 5) (Duvick *et al.*, 2004).

El mejoramiento genético de maíz a fines del siglo XX asimiló los desarrollos y avances en el conocimiento y la tecnología en diferentes áreas, tales como la genética, la biología molecular, la informática, la estadística, la ingeniería agrícola y la agronomía. Estos avances han transformado los programas de mejoramiento y aumentado drásticamente su eficiencia, especialmente medida en términos de progreso genético por unidad de tiempo.

La transformación genética ha permitido sobreponerse a barreras en los cruzamientos sexuales e incorporar genes de cualquier organismo (animal, vegetal, microorganismo) a cualquier especie que sea objeto de mejoramiento. El ejemplo más conocido en maíz es la incorporación a su pool génico del gen "Bt", propio de la bacteria *Bacillus thuringiensis*. (Berl.). Este transgen es capaz de conferir resistencia al barrenador del tallo (*Diatraea saccharalis* Fab.) y a otros insectos que limitan el rendimiento del cultivo.

La utilización de marcadores moleculares constituye otro de los grandes aportes de la biotecnología a la selección. Una de las aplicaciones más importantes de los marcadores moleculares es en la selección de características de difícil evaluación en condiciones de campo, o imposibles de detectar a nivel de planta entera antes de la floración. La incorporación de la biotecnología en los programas de mejoramiento de maíz en la Argentina ha permitido la liberación al mercado de híbridos transgénicos. Hoy en día, se dispone a nivel comercial de cultivares genéticamente modificados que poseen resistencia a *D. saccharalis* y *Spodoptera frugiperda* Smith, conferida por el gen Bt, y otros con resistencia a herbicidas (glifosato, glufosinato de amonio, imidazolinonas) (Eyherabide, 2006).

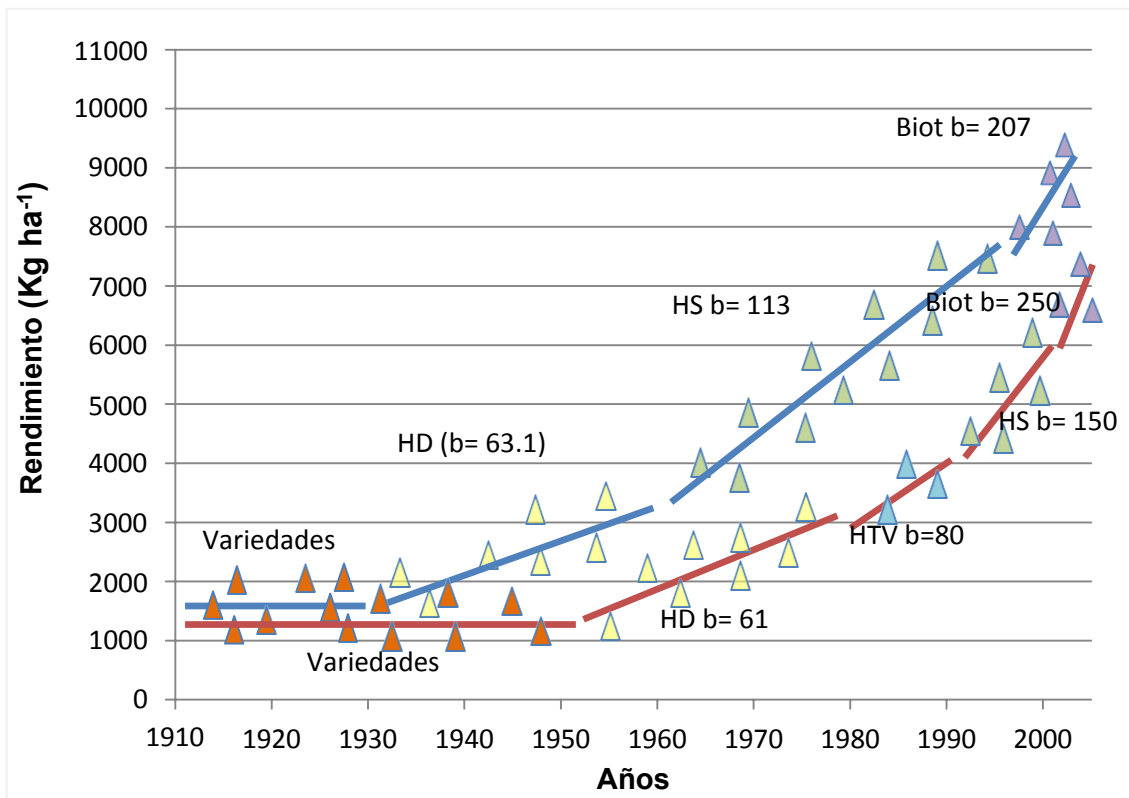


Figura 10.5. Evolución del rendimiento del cultivo de maíz y tipo de cultivar utilizado (HD: híbrido doble, HTV: híbrido tres vías, HS: híbrido simple, Biot: biotecnología) en Estados Unidos (línea celeste) y Argentina (línea roja). Los valores  $b$  de la regresión representan la ganancia de rendimiento por año de cada etapa. Adaptado de Troyer (2006) y Rossi (2007)

El rendimiento del cultivo de maíz se ha incrementado de  $1000 \text{ Kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  en la década del '30 (antes de la incorporación de los híbridos) hasta  $7000 \text{ Kg} \cdot \text{ha}^{-1}$  en la década del '90. Este aumento de rendimiento no fue consecuencia de la heterosis ya que la misma permaneció relativamente constante durante todo el periodo. Esto fue demostrado por Duvick (1999), quien para probar el efecto de la heterosis a lo largo de la era híbrida realizó un ensayo en el que incluyó líneas puras y sus respectivos híbridos liberados desde la década del '30 hasta la década del '80. Los resultados de este experimento indicaron que en promedio, la ganancia de rendimiento de los híbridos a través las décadas (1930 a 1980) se debe muy poco al incremento en los niveles de heterosis.



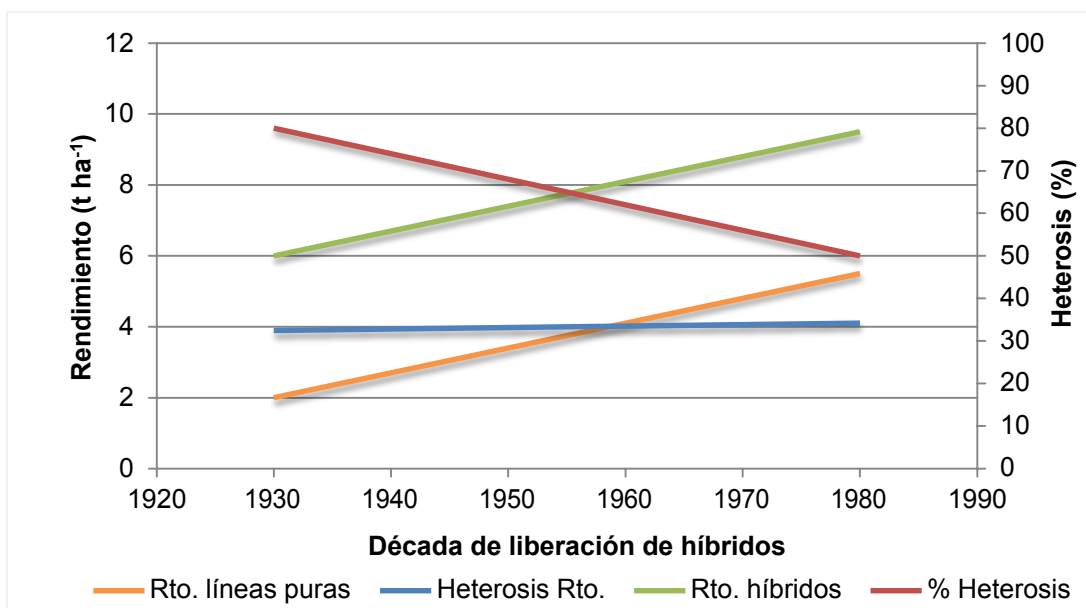


Figura 10.6. Rendimiento de los híbridos (línea verde), sus líneas endogámicas parentales (línea naranja), heterosis del rendimiento calculada como MF1-MP (línea azul) y porcentaje de heterosis calculado como  $(MF1 - MP/MP) * 100$  (línea roja). Adaptado de Duvick (1999)

El aumento lineal del rendimiento de los híbridos simples a través de las décadas es casi paralelo al aumento de rendimiento de las líneas endocriadas utilizadas como parentales y consecuentemente la heterosis del rendimiento (F1-MP) es constante a través de las décadas. Ahora bien, si dicha heterosis se calcula como porcentaje respecto del rendimiento medio de los padres, los valores de la misma declinan de manera lineal. La razón de este comportamiento es que a valores constantes de heterosis se los divide por valores cada vez más grandes de rendimientos medios de los padres (Duvick *et al.*, 2004).

Si la heterosis ha permanecido constante a lo largo de las décadas, entonces la ganancia de rendimiento en la era híbrida puede haber sido causada por (i) ganancias genéticas realizadas a través del mejoramiento de plantas y (ii) adopción de mejores prácticas agronómicas. Es difícil hacer una estimación de la contribución de cada uno de manera individual, debido a que las mejoras genéticas están directamente asociadas con los cambios en el manejo del cultivo (densidad de plantas, uso de fertilizantes, etc.) y a que el aumento de rendimiento debido al manejo está directamente ligado con la capacidad de los híbridos de maíz para utilizar o tolerar el cambio en las prácticas de manejo (Tollenaar & Lee, 2002). Esta interacción fue demostrada por Duvick (1997), quien mostró que el rendimiento de híbridos liberados en los '90 no difería con híbridos de la década del '30 cuando eran sembrados a densidades bajas (10 mil pl.ha<sup>-1</sup>) y que el rendimiento de los híbridos del '30 no difería significativamente cuando eran sembrados a densidades crecientes de 10 mil a 80 mil pl.ha<sup>-1</sup>.

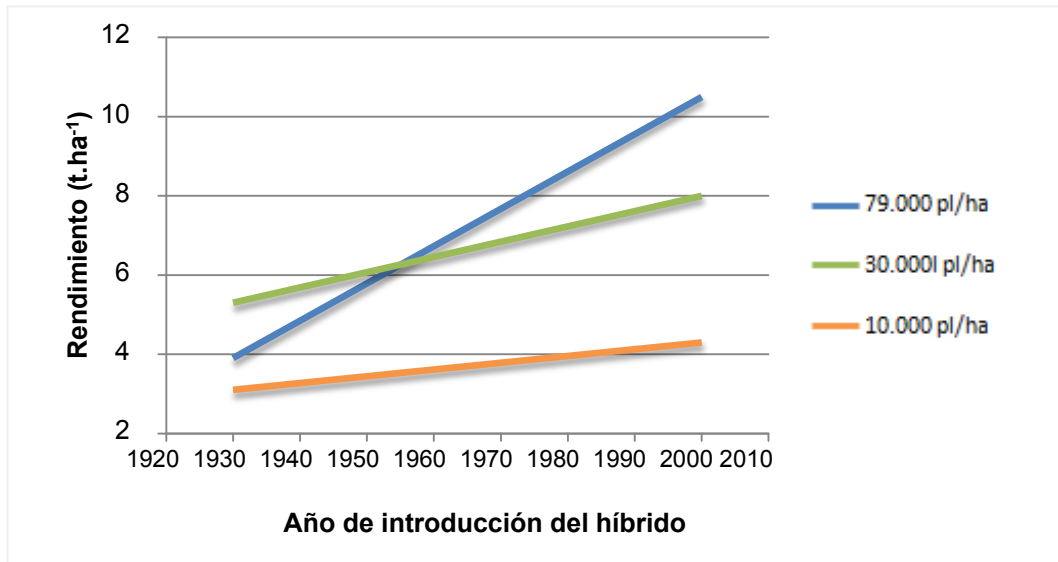


Figura 10.7. Predicción del Rendimiento de tres híbridos introducidos en distintas décadas y sembrados en tres densidades de planta. Adaptado de Duvick *et al.* (2004)

De esta forma al observar la Fig. 10.8, si asumimos que la contribución agronómica a la diferencia de rendimiento entre híbridos del '90 y '30 está representada por la densidad de plantas entonces (i) cuando la contribución agronómica es eliminada comparando los híbridos a 10.000 plantas/Ha, los resultados de Duvick (1997) muestran que los híbridos no difieren en rendimiento, lo cual implica que el rendimiento potencial por planta no ha cambiado (letras CB=AE=0); (ii) el rendimiento de híbridos del '30 no cambió con el aumento de la densidad, lo que implica que el componente agronómico per se no contribuyó al mejoramiento del rendimiento (letras DC=0). Es decir, no existió un efecto individual ya sea de la genética ni del manejo sobre el aumento del rendimiento. Esto implica que dicha mejora es atribuible a la interacción Híbrido x Ambiente.

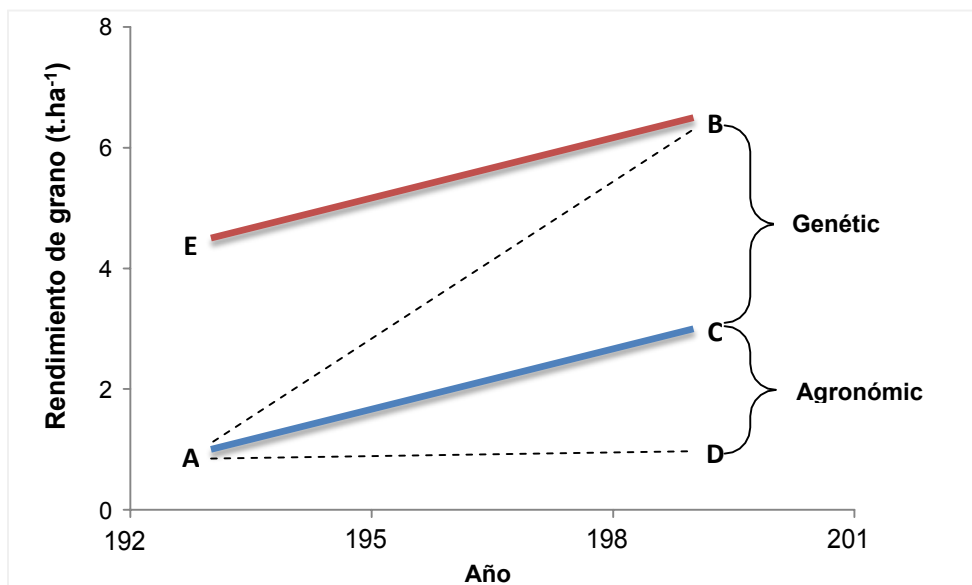


Figura 10.8. Rendimiento medio de híbridos sembrados desde 1930 a 1990 (AB) y la contribución hipotética de la genética (CB) y el manejo agronómico (DC) durante este periodo. Adaptado de Tollenaar & Lee (2002)

Más allá de que resulta difícil cuantificar de manera individual la contribución a la mejora del rendimiento como consecuencia de la interacción entre Híbridos y Ambiente, diferentes estudios utilizando híbridos y sus líneas parentales de las décadas del '20 hasta el '80 indican que un 40 a 60% del total de aumento de rendimiento se atribuye a la ganancia genética (Duvick, 1984, 1992; Russell, 1991) y el porcentaje restante a mejoras en las prácticas agronómicas (Cardwell, 1982) (Fig. 10.8).

El principal objetivo que han perseguido los distintos programas de mejoramiento en maíz ha sido la selección por mayor rendimiento. Adicionalmente y como consecuencia de diversos problemas bióticos o abióticos que se han ido presentando a lo largo de los años de mejora, ha sido necesaria la aplicación de objetivos adicionales:

- Severas sequías ocurridas en algunos años condujeron a la selección en dirección de tolerancia a sequía.
- La susceptibilidad al carbón de la espiga en algunos de los materiales tolerantes a sequía llevó a la búsqueda de materiales resistentes a carbón.
- La aparición de barrenadores del maíz trajo nuevas necesidades de tolerancia a insectos.
- Posteriormente con el uso de mayores densidades de plantas y mayor fertilización surgió la necesidad de híbridos con tallos y raíces más fuertes y con mayor resistencia a la aridez.
- El continuo incremento posterior de la densidad de plantas incrementó la necesidad de mayor tolerancia a la sequía y al sombreado, así como también a otros tipos de estrés.
- En los años posteriores con el incremento de la siembra directa surgió la necesidad de híbridos resistentes a nuevas enfermedades.

El aumento de rendimiento a lo largo de las décadas en el cultivo de maíz estuvo asociado a diversos cambios morfológicos o fisiológicos que han contribuido a dicho aumento. Estos cambios observados en la planta de maíz a través de los subsecuentes ciclos de selección se pueden clasificar arbitrariamente en dos grupos:

## **Cambios que incrementan la producción de grano**

**1-Panojas más pequeñas:** más energía disponible para la producción de granos y menos sombreado hacia las hojas (Fig. 10.9A)

**2-Mayor ángulo de las hojas respecto a la superficie del suelo:** hojas más erectas mejoran la distribución de la radiación sobre todo en altas densidades (Fig. 10.9B).

**3- Mayor número potencial de granos:** cuando los recursos no son escasos se observa un mayor número de granos por planta (Fig.10.9C).

**4- Reducción del contenido de proteína y aceite con un aumento del porcentaje de azúcar:** menos energía e necesaria para producir azúcar que proteína (Fig. 10.9D).

**5-Tallos más cortos:** mayor cantidad de agua y nutrientes para la producción de granos.

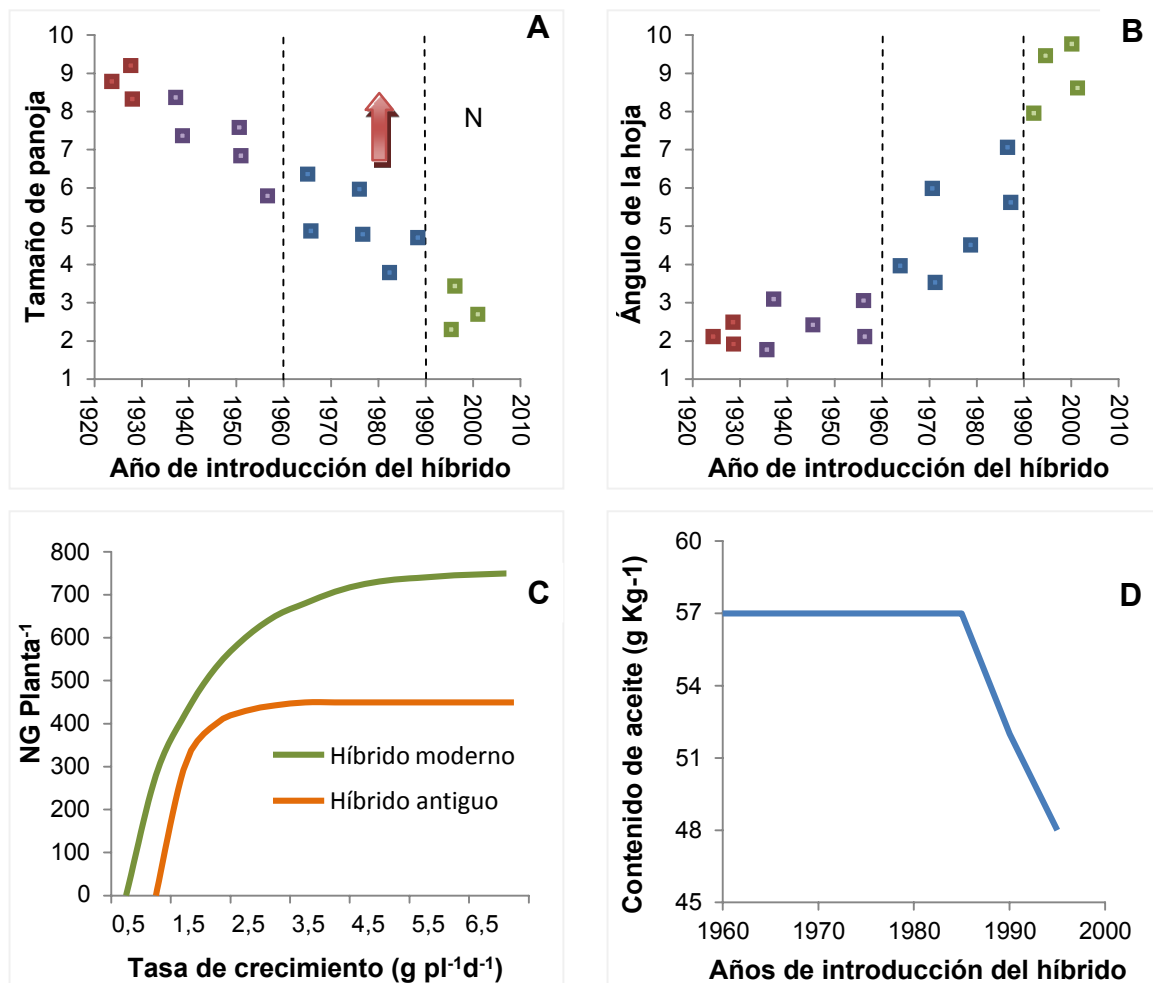


Figura 10.9. **A y B.** cambio en el tamaño de la panoja y ángulo de la hoja a través de los años (cuadrados rojos: variedades; cuadrados violetas: híbridos dobles; cuadros azules: híbridos simples; cuadros verdes: híbridos simples modernos) (adaptado de Duvick *et al.*, 2004). **C.** número potencial (NP) de granos en híbridos modernos (línea verde) vs. híbridos viejos (línea naranja) (adaptado de Echarte *et al.*, 2004). **D.** disminución del contenido de aceite en grano a través de los años (adaptado de Echarte *et al.*, 2013)

## Cambios que mejoran la tolerancia a estrés

**1-Menor intervalo antesis-estigma:** mayor sincronía entre floración masculina y femenina, señal de que el desarrollo de la espiga no está obstaculizado (Fig. 10.10A).

**2- Mayor stay green:** plantas menos propensas a la senescencia prematura (Fig. 10.10B).

**3- Número de espigas por planta en condiciones de estrés:** menor esterilidad de las plantas a altas densidades o bajo otro tipo de estrés ambiental, resultando en un mayor número de espigas por m<sup>2</sup> (Fig. 10.10C).

**4- Menor umbral de tasa de crecimiento por planta (TCP) para la fijación de granos:** híbridos más nuevos tienen menor umbral de TCP a partir del cual comienzan a fijar granos, principalmente como consecuencia del menor tamaño de panoja, lo que permite destinar una mayor cantidad de asimilados a la espiga. La mayor partición de MS a espiga en híbridos más recientes contribuye a una mayor estabilidad de rendimiento y del índice de

cosecha en relación a los híbridos más viejos cuando disminuyen los recursos por planta (Fig. 10.10D).

**5- Menor vuelco de tallos:** tallos más fuertes y menos afectados por organismos del tallo.

**6-Mejoramiento de la tolerancia a enfermedades:** como el tizón del maíz (*Exserohilum turcicum* (Pass.) Leonard & Suggs).

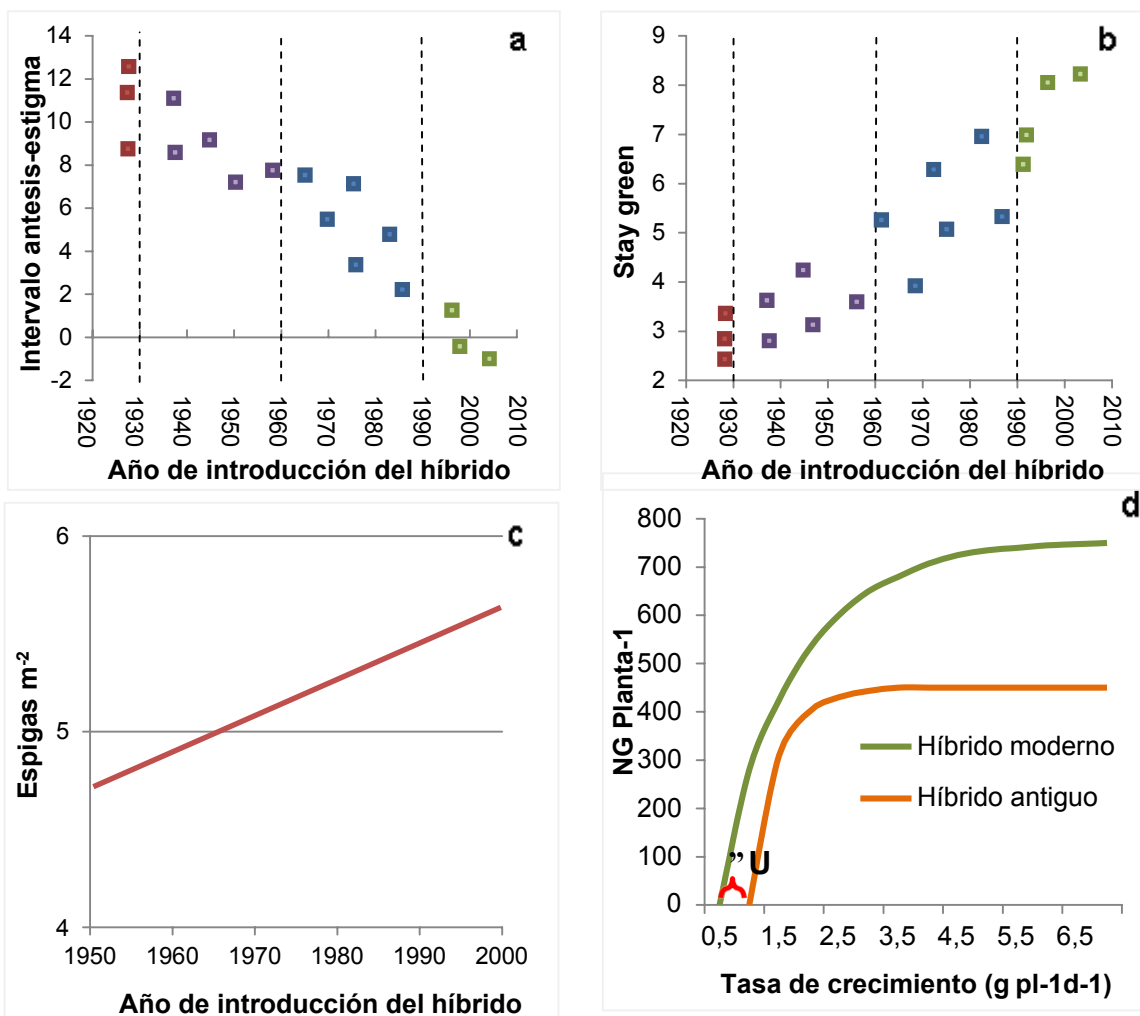


Figura 10.10. **A y B.** cambio en el intervalo antesis-estigma y *stay green* a través de los años (cuadrados rojos: variedades; cuadrados violetas: híbridos dobles; cuadros azules: híbridos simples; cuadros verdes: híbridos simples modernos) (adaptado de Duvick *et al.* (2004). **C.** incremento del número de espigas m<sup>2</sup> a través de los años (adaptado de Mason *et al.*, 2007) y **D.** Umbral de TCP (g pl<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) para comenzar a fijar granos en híbridos modernos (línea verde) vs. híbridos antiguos (línea naranja) (adaptado de Echarte *et al.* (2004)

Por otro lado, los mejoradores seleccionaron deliberadamente para no cambiar ciertos rasgos como: altura de planta, ciclo a madurez (el tiempo a antesis y la humedad del grano a cosecha no han cambiado a lo largo de los años), número de hojas por planta (Duvick *et al.*, 2004).

Los cambios observados a través de los sucesivos ciclos de selección pueden explicar desde el punto de vista fisiológico las ganancias genéticas de rendimiento. En general, el mejoramiento genético de rendimiento en maíz no se ha asociado al aumento del índice de cosecha, salvo en cultivares de nuestro país, en donde se ha observado un incremento en la

misma a través del paso de las décadas (Echarte & Andrade, 2003). En los demás países, los híbridos liberados a lo largo de los años presentan similar índice de cosecha, es decir el mismo se ha mantenido constante, lo cual contrasta con lo sucedido en otras especies de interés agronómico como trigo o arroz en donde el índice de cosecha se ha incrementado significativamente por efecto del mejoramiento (Tollenaar *et al.*, 1994). Consecuentemente el mejoramiento genético del maíz se ha debido a incrementos de la MS acumulada a lo largo del ciclo del cultivo. Por su parte, el incremento de MS puede resultar de **(i) un incremento de la intercepción de luz por la canopia del cultivo debido a un mayor IAF**: el IAF se ha incrementado como consecuencia de mayores densidades de planta, pero híbridos modernos también están asociados a mayores ángulos de las hojas (menor K) (Fig. 10.9b). En consecuencia la mayor intercepción de radiación resultante de una mayor IAF se ve compensada en parte por la reducción en el coeficiente de extinción, por lo que el efecto conjunto sobre el rendimiento ha sido bajo. **(ii) una mayor duración del área foliar verde (mayor captura de recursos)**: Uno de los cambios observados a través de la selección que más se asocia con el mejoramiento genético del rendimiento en maíz es el retraso de la senescencia foliar o “*stay green*” (Tollenaar, 1991; Duvick, 1997) (Fig. 10.10b). El retraso en la senescencia foliar incrementa la intercepción de la radiación debido a que extiende el periodo durante el cual la canopia del cultivo intercepta radiación solar incidente. **(iii) una mayor tasa de fotosíntesis de la canopia por unidad de radiación absorbida (mayor utilización del recurso)**: una mayor tasa de fotosíntesis de la canopia a su vez puede ser atribuida a:

**(iii.a) mejor distribución de la radiación interceptada por la canopia**: al incrementarse el ángulo de las hojas con respecto a la superficie del suelo (menor K) se ha modificado la arquitectura foliar de la planta, por lo que la radiación es distribuida de manera uniforme a través de todos los estratos de la misma (Fig. 10.11).

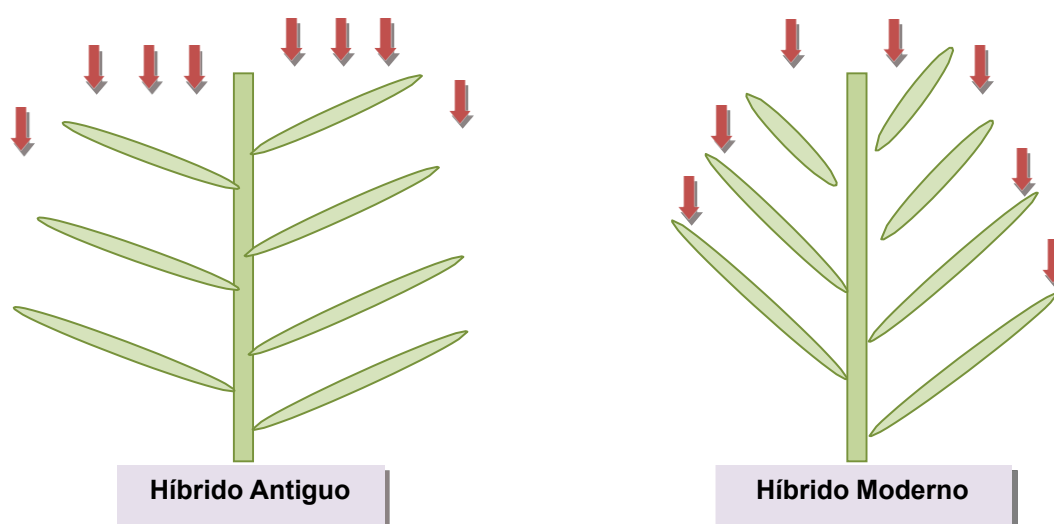


Figura 10.11. Ángulo de las hojas con respecto a la superficie del suelo. Mayor ángulo (híbrido moderno) mejor distribución de la radiación en la canopia (flechas rojas)

Una distribución más uniforme de la radiación a través de la canopia genera un mayor IAF iluminado incrementando de esta forma la fotosíntesis de la canopia (Tollenar & Dwyer, 1999). Aunque el efecto de mayores ángulos sobre la fotosíntesis de canopia no se ha medido, un incremento de 30 a 60 ° podría resultar teóricamente en un aumento de 15 a 30% en la MS acumulada (Tollenar & Dwyer, 1999).

**(iiib) mayor tasa de intercambio de carbono por unidad de área foliar:** para fotosíntesis máxima de la hoja, distintos trabajos han comparado híbridos nuevos vs. viejos (Ying *et al.*, 2002; Duvick, 1997) mostrando que la misma no está asociada al mejoramiento genético del rendimiento. Aunque la fotosíntesis máxima de hoja no ha diferido entre híbridos, sí se ha podido comprobar que la declinación de la misma durante el periodo de llenado de grano es mayor en híbridos viejos que en los más recientes (Ding *et al.*, 2005) (Fig. 10.12).

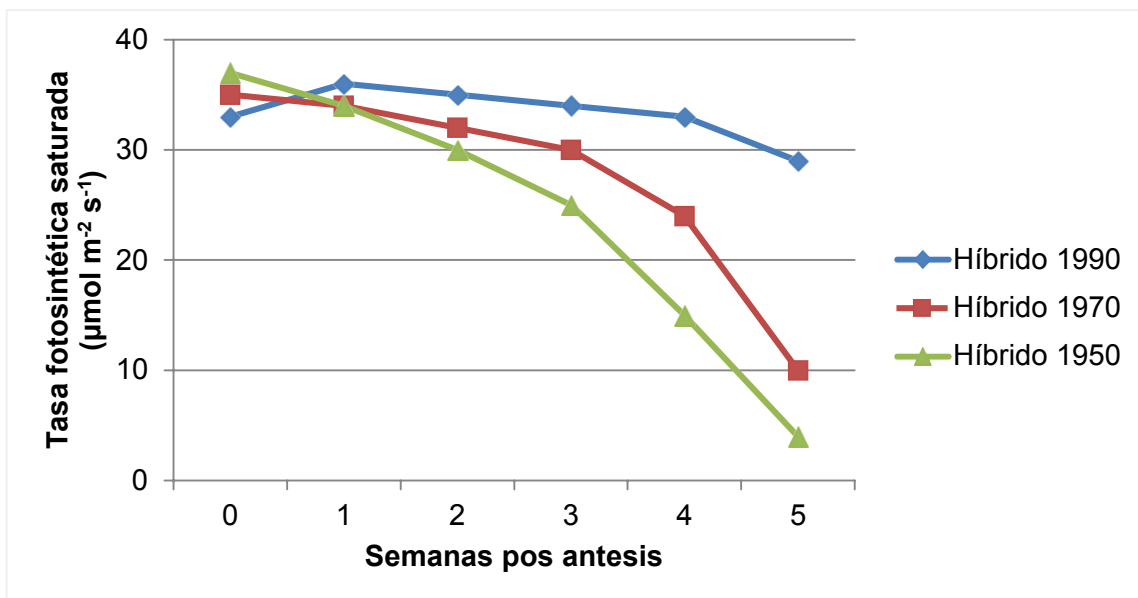


Figura 10.12. Cambio en la tasa fotosintética de hojas de híbridos de maíz liberados en diferentes décadas. Adaptado de Ding *et al.* (2005)

**(iiic) mayor tolerancia de la tasa de intercambio de carbono a estrés abióticos:** se ha podido comprobar que la fotosíntesis de hoja en condiciones sub óptimas, es decir con híbridos sometidos a un estrés, es más elevada en nuevos híbridos comparados con los viejos. Distintos estudios muestran que la fotosíntesis de hoja en híbridos nuevos es más tolerante al estrés que la de los híbridos viejos cuando las plantas fueron sometidas a bajas temperaturas nocturnas durante el periodo de llenado (Fig. 10.13a) (Dwyer & Tollenar, 1989), estrés hídrico (Fig. 10.13b) (Dwyer *et al.*, 1992), alta densidad (Fig. 10.13c) (Dwyer *et al.*, 1989) y bajo nitrógeno (Fig. 10.13d) (Mc Cullough *et al.*, 1994). También se ha visto que luego de pasado el estrés la tasa fotosintética se recupera más rápido en híbridos más recientes (Nissanka *et al.*, 1997).

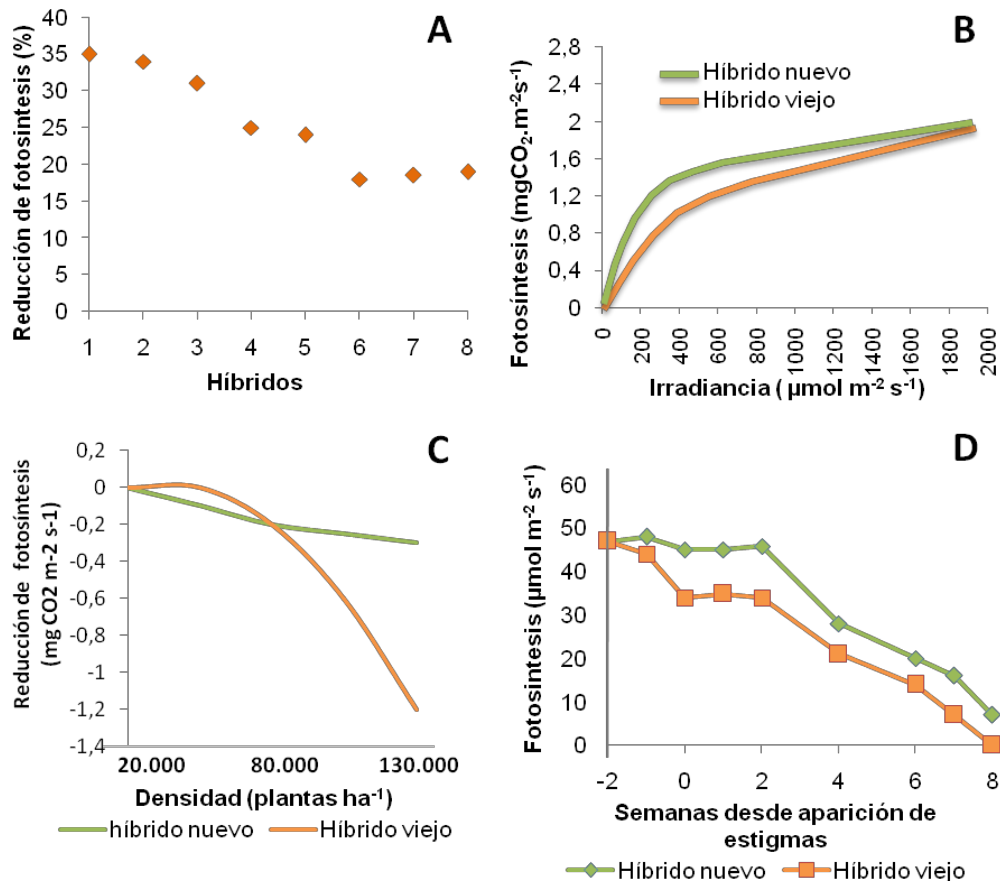


Figura 10.13. **A.** disminución de la fotosíntesis en híbridos sometidos a temperaturas nocturnas menores a 10°C (1:híbrido mas viejo al 8: híbrido mas nuevo) (adaptado de Dwyer & Tollenaar, 1989). **B.** Recuperación de la fotosíntesis en dos híbridos (línea verde: nuevo y línea naranja: viejo) luego de ser sometidos a estrés hídrico (adaptado de Dwyer *et al.*, 1992). **C.** Fotosíntesis postantesis bajo condiciones de estrés nitrogenado (Híbrido nuevo: línea verde; Híbrido viejo: línea naranja) (adaptado de Echarte *et al.*, 2008). **D.** Reducción de la fotosíntesis en dos híbridos (Híbrido nuevo: línea verde; Híbrido viejo: línea naranja) con el aumento de la densidad (adaptado de Dwyer *et al.*, 1989).

Estos trabajos demuestran que las tasas potenciales de muchos de los procesos involucrados en la formación del rendimiento no han cambiado y que más bien, el aumento del mismo ha resultado predominantemente de incrementos de la tolerancia a estrés, en particular durante el periodo de llenado. La mayor tolerancia en híbridos más modernos ha sido asociada con una mayor estabilidad (Tollenaar & Lee, 2002), siendo esta última uno de los mayores objetivos perseguidos en los programas actuales de mejora. A partir de los progresos alcanzados, es factible hallar híbridos con rendimientos altos y que no difieran estadísticamente en diferentes ambientes (medida de estabilidad). La mayor estabilidad estaría dada por una mayor habilidad para sostener el rendimiento a medida que los recursos se tornan escasos como resultado de algún tipo de estrés (Valentinuz, 2014) (Fig. 10.14). La diferencia entre las *dos rectas* representa el progreso del mejoramiento en términos de estabilidad o tolerancia a estrés obtenido en híbridos modernos vs. híbridos antiguos. También se puede observar el potencial disponible para mejoramientos genéticos futuros (área roja).



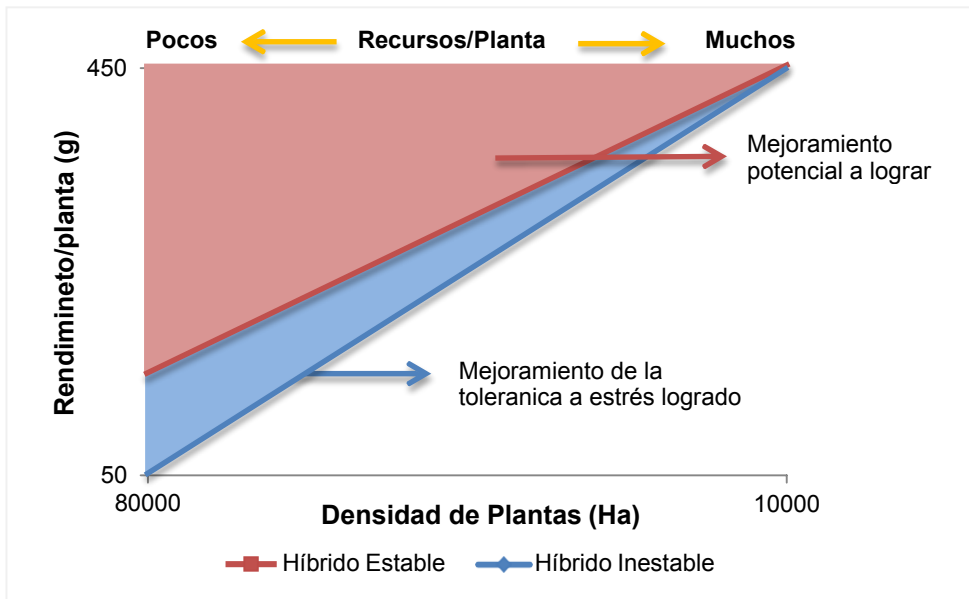


Figura 10.14. Relación entre los recursos disponibles (densidad) y el rendimiento por planta, mostrando el progreso en el mejoramiento genético logrado y el mejoramiento potencial a lograr. Adaptado de Duvick (1997)

La base biológica de la tolerancia a estreses en general es poco conocida, tratándose de un rasgo complejo que se comporta como un típico carácter cuantitativo. Los enfoques moleculares tradicionales han tratado de estudiar la misma a través de los enfoques reduccionistas, focalizándose en un gen a la vez, trabajando con un estrés específico y tratando la respuesta a estreses como un rasgo cualitativo. Este tipo de metodología no ha tenido mucho éxito cuando el rasgo en estudio es de tipo cuantitativo. Por ello, un enfoque global (analizando el sistema como un todo) es requerido para un mejor entendimiento y manipulación de este tipo de tolerancia. Los avances de la biología molecular y de las técnicas de ingeniería genética abren una nueva etapa en la biotecnología aplicada a la agricultura, y ofrecen nuevas tecnologías para la producción de maíz. En la actualidad y gracias a las tecnologías de secuenciación de nueva generación, la inversión está orientada a la secuenciación masiva de genes para luego estudiar su función siendo aun más lenta su explotación y uso (Fig. 10. 15).

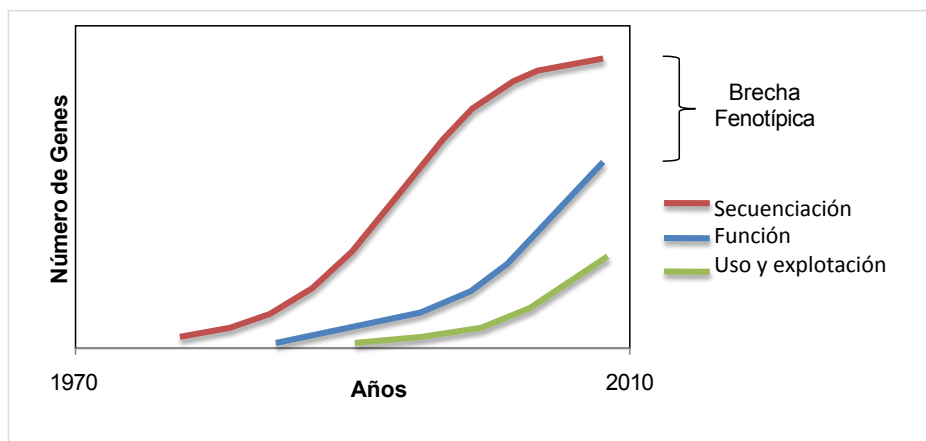


Figura 10.15. La inversión actual está orientada a la secuenciación masiva de genes (línea roja), posteriormente al estudio de su función (línea azul), lo que genera una brecha fenotípica y por último una vez identificada su función se realiza su uso y explotación (línea verde). Adaptado de Pardey *et al.* (2013)

También el análisis de QTLs está siendo usado para identificar regiones cromosómicas responsables de la expresión de distintos rasgos cuantitativos de importancia. De esta manera en maíz, a través de este tipo de análisis se han identificado regiones que influyen en rasgos como: **(i)** rendimiento de grano: se han identificado numerosos QTLs asociados específicamente con el rendimiento de grano o que explican su respuesta conjuntamente con la de otros caracteres (Semagn *et al.*, 2013; Cai *et al.*, 2012). Las regiones cromosómicas identificadas para este carácter de tipo cuantitativo, en general presentan falta de consistencia a través de diferentes ambientes indicando significativa interacción genotipo-ambiente. **(ii)** Caracteres asociados a tolerancia a estrés: como germinación de polen y tubo polínico bajo estrés térmico (Frova & Sari-Gorla, 1994), intervalo anthesis-estigma (Tuberosa *et al.*, 1998), adaptación a distintas condiciones de crecimiento (Jiang *et al.*, 1999). **(iii)** Resistencia a enfermedades: numerosos son los trabajos llevados a cabo en nuestro país en la identificación de genotipos que presentan resistencia a enfermedades como el Mal de Rio Cuarto. Para la que existe variabilidad en los genotipos locales, lo que ha permitido la identificación de QTLs de resistencia como así también la asociación de marcadores moleculares, lo que permite realizar selección de genotipos con buen comportamiento (Di Renzo *et al.*, 2004; Bonamico *et al.*, 2010). También se han identificado QTLs para la resistencia a roya común (*Puccinia sorghi* Schwein.) y podredumbre de la espiga de maíz (*Fusarium moniliforme* Sheldon.), los que explicaron 27% y 6,5% de la variación fenotípica del carácter respectivamente (Rey *et al.*, 2009). Actualmente se dispone además de híbridos resistentes a tizon foliar (*Exserohilum turcicum* Pass.) en los que las lesiones necróticas son rodeadas por un halo clorótico donde la esporulación es baja a nula. Estas reacciones de hipersensibilidad se deben a la presencia de una serie de genes de resistencia Ht (Couretot *et al.*, 2011). **(iv)** Resistencia a plagas: más allá de que se ha encontrado resistencia natural a insectos plagas como barrenadores de la espiga (Lee *et al.*, 1998), en general la mayoría de los híbridos utilizados en el país son de tipo transgénicos. Presentan la endotoxina insecticida de *Bacillus thuringiensis* (Bt) y ofrecen una nueva práctica de control. Los maíces Bt disponibles en el mercado argentino actual permiten controlar de manera eficaz el barrenador del tallo durante todo el ciclo, al gusano cogollero (*Spodoptera frugiperda* Smith.), la isoca de la espiga (*Heliothis zea* Boddie.), principales plagas en zonas subtropicales y también controla parcialmente la oruga grasienta (*Agrotis ipsilon* Hufnagel.). **(v)** Resistencia a herbicidas: actualmente, además de cultivares convencionales tolerantes a imidazolinonas (IMI), se dispone de híbridos transgénicos tolerantes a glufosinato de amonio (LL o Liberty Link) y a glifosato (eventos NK603 y GA21). También existen híbridos que combinan la tolerancia a herbicidas con resistencia a insectos (Rossi, 2007).

## Bibliografía

- Ahmadzadeh A., Lee E.A., Tollenaar M. (2004). *Heterosis for leaf CO<sub>2</sub> exchange rate during the grain-filling period in maize*. Crop Science. 44: 2095-2100. and processes. D.L. Smith y C. Hamel (Eds) pp. 169-204.
- Armstrong A. (2004). *Hybrid vigor for leaf CO<sub>2</sub> exchange rate and dry matter accumulation during the life cycle in maize*. MSc thesis, Univ. of Guelph, ON, Canada.
- Bonamico N.C., Balzarini M.G., Arroyo A.T., Ibañez M.A., Díaz D.G., Salerno J.C., Di Renzo M.A. 2010. Association between microsatellites and resistance to Mal de Río Cuarto in maize by discriminant analysis. *Phyton* 79: 31-38.
- Cai H., Chu Q., Gu R., Yuan L., Liu J., Zhang X., Chen F., Mi G., Zhang F. (2012). *Identification of QTLs for plant height, ear height and grain yield in maize (Zea mays L.) in response to nitrogen and phosphorus supply*. Plant Breeding 131:502–510.
- Cardwell W.A. (1982). *Fifty years of Minnesota corn production: sources of yield increase*. Agronomy Journal 74:984-990.
- Couretot L. (2011). *Principales enfermedades del cultivo de maíz*. Actas de VI Jornada de Actualización Técnica de Maíz. Pergamino, 9 de Agosto 2011.
- Crabb A.R. (1947). *The Hybrid Corn Makers: Prophets of Plenty*. Genetics 33: 439-446.
- Crow. J.F. (1998). *Anecdotal, historical and critical commentaries on genetics*. Genetics 148:923- 928.
- Davenport C.B. (1908). *Degeneration, albinism and inbreeding*. Science 28:454-455.
- Di Renzo M.A., Bonamico N.C., Díaz D.G., Ibañez M.A., Faricelli M.E., Balzarini M.G., Salerno J.C. 2004. Microsatellite markers linked to QTL for resistance to Mal de Río Cuarto disease in *Zea mays* L. *Journal of Agricultural Science* 142: 289-295.
- Ding L., Wang K.J., Jiang G.M., Liu M.Z., Niu S.L., Gao L.M. (2005). *Post-anthesis changes in photosynthetic traits of maize hybrids released in different years*. Field Crops Research 93:108–115.
- Duvick D.N. (1984). *Genetic contributions to yield gains of U.S. hybrid maize, 1930 to 1980*. En: Genetic contributions to yield gains of five major crop plants. W.R. Fehr (Ed). pp. 15-47.
- Duvick D.N. (1997). *What is yield?*. En: Developing drought and low-N tolerant maize. G.O. Edmeades., Bänziger M., Mickelson H.R., Pena-Valdivia C.B. (Eds.).
- Duvick D.N. (1999). *Heterosis: feeding people and protecting resources*. En: The genetics and exploitation of heterosis in crops. J.G. Coors y S. Pandey (Eds). pp. 19-29.
- Duvick D.N., Smith J.S.C, Cooper M. (2004). *Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program*. Plant Breeding 24:109-151.
- Dwyer L. M., Tollenaar M., Stewart D. W. (1989). *Changes in plant density dependence of leaf photosynthesis -of miize (Zea mays L.) hybrids, 1959 to 1988*. Canadian Journal Plant Science 71:1-11.
- Dwyer L.M., Stewart D.W., Tollenaar M. (1992). *Analysis of maize leaf photosynthesis under drought*. Canadian Journal Plant Science. 72: 477-481.

- Dwyer L.M., Tollenaar M. (1989). *Genetic improvement in photosynthetic response of hybrid maize cultivars, 1959 to 1988*. Canadian Journal Plant Science. 69: 81-91.
- Echarte L., Andrade F.H. (2003). *Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993*. Field Crops Research. 82: 1-12.
- Echarte L., Andrade F.H., Vega C.R.C., Tollenaar M. (2004). *Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993*. Crop Science 44: 1654-1661.
- Echarte L., Andrade F.H., Vega C.R.C., Tollenaar M. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. Crop Science 44: 1654-1661.
- Echarte L., Nagore L., Di Matteo J., Cambareri m., Robles M., Della Maggiora A. (2013). *Grain Yield Determination and Resource Use Efficiency in Maize Hybrids Released in Different Decades*. En: Agricultural Chemistry.M. Stoytcheva (Ed.) pp 19-36.
- Echarte L., Rothstein S., Tollenaar M. (2008). *The Response of Leaf Photosynthesis and Dry Matter Accumulation to N Supply in an Older and a Newer Maize Hybrid*. Crop Science 48:656-665.
- Echarte L., Tollenaar M. (2006). *Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress*. Crop Science 46: 870-878.
- Eyherabide H.G. (2006). *Mejoramiento genético de maíz y su trayectoria en la Argentina*. Revista Maizar 2:14-21.
- Frova C., Sari-Gorla M. (1994). *Quantitative trait loci (QTLs) for pollen thermotolerance detected in maize*. Molecular Genetics and Genomics 245: 424-430.
- Gear J.R.E. (2006). *El cultivo de maíz en Argentina*. Revista Maizar 2:4-8.
- Jiang C., Edmeades G.O., Armstead I.P., Lafitte H.R., Hayward M.D., Hoisington D. Genetic analysis of adaptation differences between highland and lowland tropical maize using molecular markers. Theoretical and Applied Genetics 99: 1106-1119.
- Jones D.F. (1917). *Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis*. Proceedings of the National Academy of Sciences 3:310-312.
- Jones D.F. (1918). *The effects of inbreeding and crossbreeding upon development*. Connecticut Agricultural Experiment Station 107:100 pp.
- Llaca V., Campbell M.A., Deschamps S. 2011. Genome diversity in maize. Journal of Botany 2011:1-10.
- Mason S. C., Kathol D, Eskridge K.M., Galusha T.D. (2008). *Yield Increase Has Been More Rapid for Maize than for Grain Sorghum*. Crop Science 48:1560–1568.
- Nissanka S.P., Dixon M.A., Tollenaar M. (1997). *Canopy gas exchange response to moisture stress in old and new maize hybrid*. Crop Science. 37: 172-181.
- Pardey P., Koo B., Drew J., Horwich J., Nottenburg C. (2013). *The evolving landscape of plant varietal rights in the United States, 1930–2008*. Nature Biotechnology 31: 25-29.
- Powers L. (1945). *An expansion of Jones's theory for the explanation of heterosis*. American Naturalist 78:275–280. pp. 332-335.

- Rossi D.O. (2007). *Evolución de los cultivares de maíz utilizados en la Argentina*. Disponible en: <http://www.fcagr.unr.edu.ar/Extension/Agromensajes/22/1AM22.htm>. Último acceso: 24 de Julio de 2015.
- Russell W.A. (1991). *Genetic improvement of maize yields*. *Advances in Agronomy* 46:245-298.
- Semagn K., Beyene Y., Warburton M.L., Tarekegne A., Mugo S., Meisel B., Sehabiague P., Prasanna B.M. (2013). *Meta-analyses of QTL for grain yield and anthesis silking interval in 18 maize populations evaluated under water-stressed and well-watered environments*. *BMC Genomics* 14:1-16.
- Shull G.H.(1908). *The composition of a field of maize*. *American Breeders' Association* 4: 296– 301.
- Springer N.M., Stupar R.M. (2007). *Allelic variation and heterosis in maize: how do two halves make more than a whole?*. *Genome* 17:264– 275.
- Stuber C.W., Lincoln S.E., Wolff D.W. Helentjaris T., Lander E.S. (1992). *Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers*. *Genetics* 132: 823-839.
- Tollenaar M. (1991). *Physiological basis of genetic improvement of maize hybrids in Ontario from 1959 to 1988*. *Crop Science* 31:119-124.
- Tollenaar M., Ahmadzadeh A., Lee E.A. (2004). *Physiological basis of heterosis for grain yield improvement in maize*. *Crop Science* 44:2086–2094.
- Tollenaar M., Dwyer L.M. (1999). *Physiology of maize*. En: *Crop yield, physiology*
- Tollenaar M., Lee E.A. (2002). *Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize*. *Field Crops Research* 75: 161-169.
- Tollenaar M., Lee E.A. (2006). *Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis*. *Maydica* 51: 399-408.
- Tollenaar M., McCullough D.E., Dwyer L.M. (1994). *Physiological basis of the genetic improvement of corn*. En: *Genetic improvement of field crops*. G.A. Slafer (Ed.). pp.183-236.
- Troyer A.F. (2006). *Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids*. *Crop Science* 46:529–543.
- Tuberosa R., Sanguineti M.C., Landi P., Salvi S., Casarini E., Conti S. (1998). *RFLP mapping of quantitative trait loci controlling abscisic acid concentration in leaves of drought-stressed maize (Zea mays L)*. *Theoretical and Applied Genetics* 97.744-755.
- Valentinuz O.R. (2014). *Maíz: uniformidad de plantas y tolerancia al estrés*. Disponible en: [http://asociaciondespertar.com.ar/vertext/vertext\\_print.asp?id=38211&se=12](http://asociaciondespertar.com.ar/vertext/vertext_print.asp?id=38211&se=12). Último acceso: 24 de Junio de 2015.
- Valentinuz O.R., Tollenaar M. (2004). *Vertical profile of leaf area and leaf senescence during the grain-filling period in maize*. *Crop Science* 44: 827-834.
- Williams W. (1959). *Heterosis and the genetics of complex characters*. *Nature* 184: 527-530.
- Ying J., Lee E.A., Tollenaar M. (2002). *Response of leaf photosynthesis during the grain-filling period of maize to duration of cold exposure, acclimation and incident PPFD*. *Crop Science* 42: 1164-1172.