

# VARIABILIDAD Y HETEROSIS DE RASGOS REPRODUCTIVOS EN LÍNEAS E HÍBRIDOS DE MAÍZ CON DIFERENTE EXPRESIÓN DE MACOLLAJE Y PROLIFICIDAD

Lutz, S.A.<sup>1,2\*</sup>; López, C.G.<sup>3,4</sup>; Maddonni, G.A.<sup>1,2</sup>; D'Andrea, K.E.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, C1417DSE Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

<sup>2</sup> Instituto de Fisiología y Ecología Vinculado a la Agricultura, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (IFEVA-CONICET), Av. San Martín 4453, C1417DSE Ciudad de Buenos Aires, Argentina.

<sup>3</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

<sup>4</sup> Universidad Nacional de Lomas de Zamora (UNLZ). Camino de Cintura km. 2, (1832) Lomas de Zamora, Prov. de Buenos Aires, Argentina.

\*E-mail: slutz@agro.uba.ar

## INTRODUCCIÓN

La prolificidad y el macollaje son mecanismos que han sido tenidos en cuenta escasamente por el mejoramiento de maíz, siendo una fuente de plasticidad vegetativo-reproductiva que podría resultar de interés en ambientes restrictivos en los que es frecuente el uso de bajas densidades de siembra (Rotili et al., 2019). Esta práctica de manejo promueve la producción de múltiples espigas por planta, sustentadas por más de una espiga fértil por vástago (prolificidad; Parco et al., 2020, 2022) y/o espigas de vástagos secundarios (macollos; Rotili et al., 2020) en años con elevada provisión de recursos (Otegui, 1995; Maddonni y Martínez-Bercovich, 2014; Rotili et al., 2021). La existencia de variabilidad genotípica en estos rasgos es necesaria para la elaboración de un plan de mejoramiento genético. Hasta la fecha hay pocos estudios que analicen en detalle las bases genéticas (i.e., heterosis, heredabilidad y tipos de acción génica) de rasgos relacionados con la plasticidad vegetativo-reproductiva.

El análisis de rasgos en líneas endocriadas tiene escaso valor si el comportamiento de la línea parental no se correlaciona con el del híbrido derivado (Hallauer y Miranda, 1988). Así, toda información disponible de las líneas parentales que nos permitan predecir el comportamiento de su progenie es muy deseable. La heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ), depende del carácter en estudio y nos permite estimar que proporción de la varianza fenotípica (sumatoria de las varianzas genética y ambiental) está determinada por la varianza genética (sumatoria de las varianzas aditiva, dominante y epistática). En maíz el comportamiento promedio de una línea endocriada está relacionado con su desempeño en combinaciones híbridas, asociado principalmente a la acción de genes aditivos (Falconer y Mackay, 1996). Una

estimación de la magnitud de los efectos aditivos y no aditivos puede obtenerse mediante un análisis dialélico, que consiste en el cruzamiento de  $n$  líneas en todas las combinaciones posibles (incluyendo o no a los recíprocos) (Griffing, 1956) para evaluar la aptitud combinatoria de líneas endocriadas y determinar la naturaleza y magnitud del tipo de la acción génica preponderante. La aptitud combinatoria de las líneas endocriadas es el factor último que determina la utilidad de una línea para la producción de híbridos y es un concepto general que considera la clasificación de una línea, relativa a su comportamiento en distintos cruzamientos (Hallauer y Miranda, 1988). La aptitud combinatoria general (ACG) se refiere al comportamiento promedio de una línea parental en combinaciones híbridas, y se debe a efectos principalmente aditivos; mientras que la aptitud combinatoria específica (ACE) se refiere a aquellas instancias en que el comportamiento de ciertas combinaciones híbridas es mejor o peor que el esperado a partir de la ACG de las líneas parentales involucradas, y se debe a efectos no aditivos (i.e., dominancia, epistasia) (Sprague y Tatum; 1942). Por lo mencionado, los efectos de ACG y ACE son estimadores del valor potencial de las líneas en combinaciones híbridas.

Adicionalmente, es importante conocer el grado de relación que presentan los rasgos de plasticidad vegetativo-reproductiva con el número de granos por planta (NGP), el cual explica en gran medida el rendimiento en grano del cultivo (Cerrudo et al., 2020; D'Andrea et al., 2013; Otegui y Andrade, 2000; Chapman y Edmeades, 1999; Otegui, 1995; Cirilo y Andrade, 1994). Así, el uso de rasgos secundarios de alta heredabilidad y correlación con el NGP permitirá acelerar el proceso de selección aportando elementos adicionales en el proceso de mejora, sobre todo si se trata de rasgos de fácil medición.

Los objetivos de este trabajo fueron: (i) evaluar la variabilidad de 15 rasgos relacionados con la plasticidad vegetativo-reproductiva en 6 líneas de maíz con diferente expresión de macollaje y prolificidad y sus 15 híbridos derivados, (ii) analizar la asociación de dichos rasgos en ambos grupos genotípicos (GG= líneas e híbridos) entre sí y con el NGP y (iii) calcular la magnitud de la heterosis, como así también la  $H^2$ , las ACG y ACE y la importancia relativa de los efectos de la ACG y ACE para cada rasgo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se llevó a cabo un experimento dialélico completo en el campo de la Cátedra de Cerealicultura de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34° 35' S, 58° 29' O) sobre un suelo arcillo-limoso (Argiudol-vértico) en la campaña 2022/23. El material genético estuvo constituido por 6 líneas endocriadas y sus 15 híbridos derivados. Las líneas fueron desarrolladas por el programa de mejoramiento del INTA Pergamino (L1233, LP179, LP2542, LP923, LP598, LP1212) y presentan diferente expresión de macollaje y prolificidad. El experimento se sembró el 18 de noviembre con un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones en una densidad de 3 plantas  $m^{-2}$ . El ensayo fue conducido bajo riego, fertilizado con N, P y S, y mantenido libre de malezas, plagas y enfermedades. Las parcelas se constituyeron por 4 surcos de 6 m de largo distanciados a 0.50 m.

En los 2 surcos centrales de cada parcela se marcaron 9 plantas en las que se realizaron las mediciones de los 15 rasgos evaluados:

- ✓ Número de macollos: se cuantificó en madurez fisiológica como el número de macollos totales por planta (**NumMacTot**).
- ✓ Prolificidad: se cuantificó en madurez fisiológica como el número de espigas granadas totales por planta (**NumEspPI**), el número de espigas del VP (**ProlifVP**), el número de espigas de los macollos (**NumEspMac**) y la fertilidad de los macollos (**ProlifMac** = NumEspMac/NumMacTot).
- ✓ Número de granos: de la espiga apical (**NGVPE1**) y de las sub-apicales del VP (**NGVPE2E3**) y de las espigas de macollos (**NGMac**). El **NGP** resultó de la sumatoria de NGVPE1, NGVPE2E3 y NGMac.
- ✓ Crecimiento de las espigas alrededor de su floración: se estimó la tasa de crecimiento de las espigas del VP (**TCEVPE1**, **TCEVPE2E3**) y de los macollos (**TCEM**) alrededor de la floración (R1) de cada espiga de cada vástago. Para dicho cálculo se asumió que la biomasa de la espiga es cercana a cero 227 °Cd antes de R1 (Otegui y Bonhomme, 1998). La TCE se cuantificó a partir de la pendiente de la relación

entre la biomasa de cada espiga en -227 °Cd R1, R1 y R2 y el tiempo en días entre muestreos.

- ✓ Eficiencia reproductiva de las espigas: se estimó en madurez para cada orden de espiga como el cociente entre NGVPE1 y TCEVPE1 (**EfRVPE1**), NGVPE2E3 y TCEVPE2E3 (**EfRVPE2E3**) y NGMac y TCEM (**EfREM**) (Rotili et al., 2022).

La variabilidad de los rasgos y estadísticos descriptivos se representaron mediante boxplots por rasgo y por GG utilizando R (R Core Team, 2018), mientras que las diferencias entre GG se estimaron mediante un ANVA utilizando Infostat (Di Rienzo et al., 2020).

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para analizar las relaciones entre los rasgos evaluados para cada GG, representándose los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2), donde los genotipos se identificaron mediante círculos y los rasgos mediante vectores desde el origen (Chapman et al. 1997; Kroonenberg, 1995). Los biplots muestran la fuerza de las asociaciones entre rasgos en términos de sus respuestas relativas genotípicas. Los ángulos agudos entre dos vectores indican asociaciones positivas (es decir, están correlacionados positivamente). Los ángulos de 90° no indican asociación y los ángulos >90° indican asociaciones negativas (Chapman et al., 1997; Kroonenberg, 1995). El análisis se realizó utilizando Infostat (Di Rienzo et al., 2020).

La heterosis media (HM) se calculó para cada rasgo según Ec. 1:

$$HM (\%) = \left[ \frac{(\overline{F1} - \overline{PM})}{\overline{PM}} \right] * 100 \quad (1)$$

donde  $\overline{F1}$  es el desempeño promedio de los híbridos para un rasgo dado y  $\overline{PM}$  es la media de las líneas utilizadas como padres. Se realizó una prueba t de student para determinar la significancia de la HM para cada rasgo.

La  $H^2$  en sentido amplio se estimó, para cada rasgo, a partir de los componentes de la varianza del ANVA (Ec. 2):

$$H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_g^2 + \sigma_e^2 / r) \quad (2)$$

donde  $\sigma_g^2$  es la varianza genética,  $\sigma_e^2$  es la varianza del error (e) y r es la cantidad de bloques o repeticiones.

El análisis de la ACG y ACE se realizó según método de Griffing (1956) modelo 3 con el programa GENES (Cruz, 1997), y la importancia relativa de los efectos de la ACG y la ACE se cuantificó empleando el índice de Baker (1978) (Ec. 3):

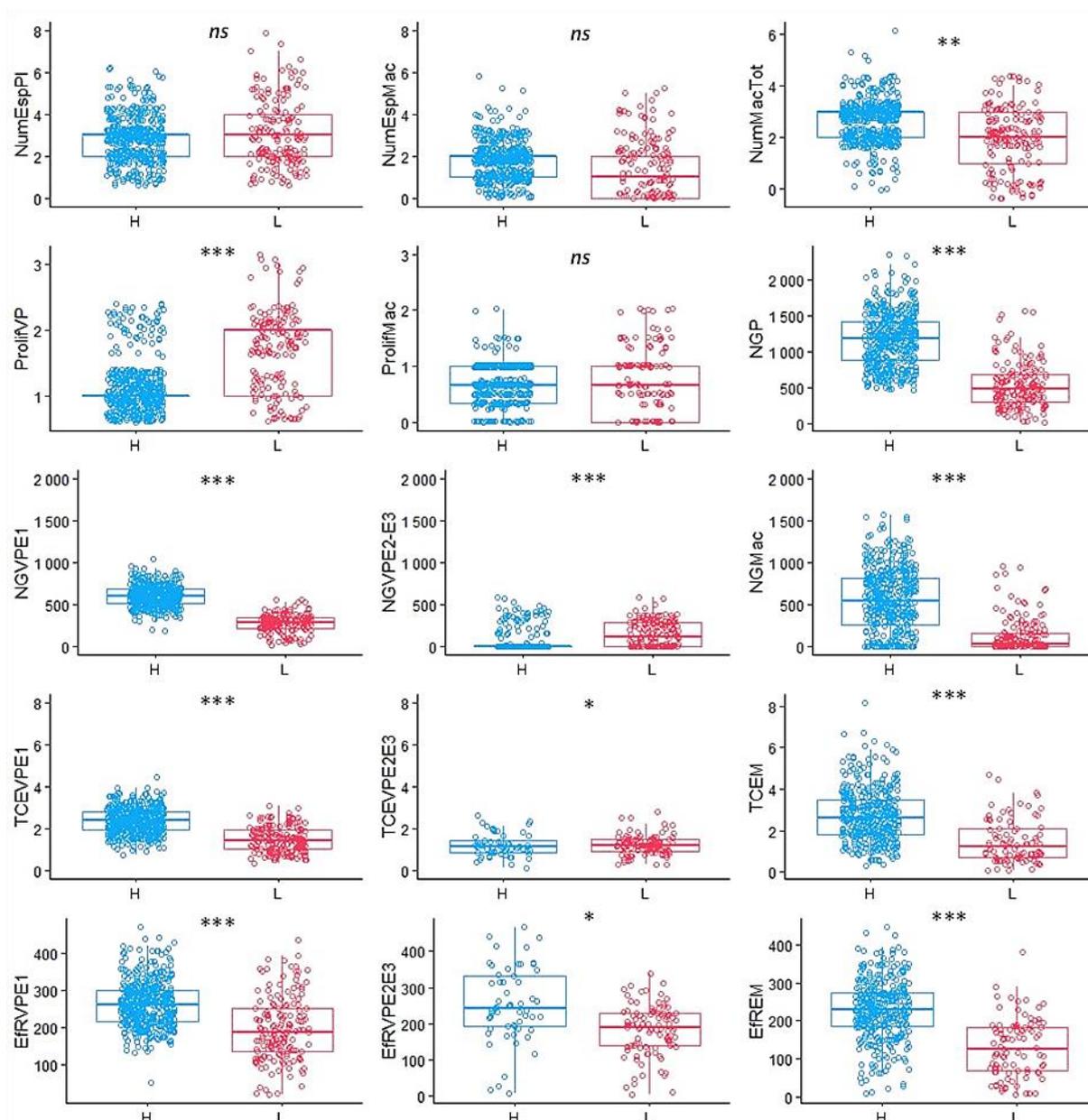
$$\text{Índice de Baker (IB)} = \frac{2CMACG}{2CMACG + CMACE} \quad (3)$$

donde CMACG y CMACE son el cuadrado medio de la ACG y ACE, respectivamente.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El NumEspPI, el NumEspMac y la ProlMac no varió significativamente entre líneas e híbridos, mientras que si lo hicieron la ProlifVP (mayor en las líneas) y el NumMacTot (mayor en los híbridos) (Figura 1). La menor capacidad de emitir macollos de las líneas podría deberse a la baja tasa de crecimiento inicial de las líneas vs los híbridos (producto de la depresión por endogamia) en los primeros estadios (VE-V7, Ritchie y Hanway, 1982) durante los cuales se produce el macollaje (Rotili et al. 2016). El NGP fue significativamente mayor en híbridos que en líneas (Tollenaar et al 2004; D'Andrea et al., 2009; Galizia et al., 2020), como así también NGVPE1 y NGMac,

debido a que tanto las TCEVPE1 y TCEM como las EfrVPE1 y EfREM de los híbridos resultaron superiores. El NGVPE2E3 en cambio resultó mayor en las líneas, debido a una mayor TCEVPE2E3 que sobre compensó la menor EfrVPE2E3 (Figura 1). Mayores valores de EfrVPE1 también fueron reportados por D'Andrea et al. (2009) para híbridos con respecto a sus líneas parentales al analizar este rasgo bajo dos tratamientos de N (N0 y N400), mientras que no encontraron diferencias significativas en la TCEVPE1 entre ambos GG. Con respecto a los rasgos de macollaje (NGMac, TCEM y EfREM), estos son los primeros reportes de diferencias entre líneas e híbridos derivados.



**Figura 1.** Datos primarios y estadísticos descriptivos de los rasgos analizados. Cada punto representa un dato de una planta (405 en híbridos y 158 en líneas). Las líneas horizontales inferior, superior y central de la caja representan los percentiles 0.25, 0.50 y 0.75, respectivamente. Asteriscos indican diferencias significativas (\* $p < 0.01$ ; \*\* $p < 0.05$ ; \*\*\* $p < 0.001$ ) entre líneas e híbridos. ns diferencias no significativas.



Para los híbridos, el CP1 y CP2 explicaron el 73,4% (47,8 y 25,6 %) de la variabilidad existente (Figura 2B). El NGP estuvo fuertemente asociado con los rasgos relacionados al macollaje (ProlifMac, NGMac, NumEspMac, NumMacTot) y con el NumEspPI, y en menor medida con la TCEM y la EfREM. Todos estos rasgos estuvieron asociados al CP1. El CP2, en cambio, se asoció con el número de granos del VP (NGVPE1 y NGVPE2E3) y con la TCEVPE2E3. En estos genotipos los rasgos relacionados con la ProlifVP no se asociaron con el NGP, mientras que el NGE1 estuvo negativamente relacionado con los rasgos de macollaje. Respuestas negativas de la presencia de macollos sobre el NGE1 y la ProlifVP fueron documentadas en híbridos macolladores cultivados sin restricciones hídrico-nutricionales en baja densidad, debido al efecto de sombreo de los macollos sobre el crecimiento del VP alrededor de floración (Rotili et al., 2021; 2022).

Mediante los rasgos que componen al CP1 y CP2 se puede dividir al biplot de los híbridos en cuatro cuadrantes: (i) cuadrantes inferior y superior izquierdo: genotipos que tienen baja plasticidad vegetativo-reproductiva pero alta fijación de granos en la espiga apical del VP, se encuentran en este cuadrante los híbridos cuya línea parental (LP179) resultara ser la de menos aporte al NGP de los granos proveniente de los macollos y de las espigas subapicales del VP; (ii) cuadrante inferior derecho: genotipos poco prolíficos pero con capacidad de aportar al NGP con espigas de macollos (e.g., LP1212×LP598); y (iii) cuadrante superior derecho: genotipos que presentan las dos estrategias: macollaje y prolificidad, destacándose los híbridos derivados de la línea L1233 (e.g., LP1212×L1233, L1233×LP923), la cual resultó ser la de mayor expresión de macollaje y prolificidad del set de líneas utilizadas (Figura 2A).

La HM resultó significativa en la mayoría de los rasgos, excepto para el NumEspPI y ProlifMac (Tabla 1). Los rasgos con mayores porcentajes de HM positivas fueron NGMac (346%), NGVPE1 (126%) y NGP (124%), rasgos en que los híbridos superaron ampliamente a las líneas endocriadas (Figura 1). También se encontraron rasgos con HM negativa como ProlifVP (-33%) y NGVPE2E3 (-71%). Valores de HM negativa para prolificidad (-8%) y positiva para NGP (71%), EfrVPE1 (36%) y TCEVPE1 (34%) fueron estimadas en híbridos derivados de líneas semidentadas y flint en diferentes ambientes (Galizia et al., 2020). Valores similares de HM también fueron encontrados para NGP y ProlifVP (Tollenaar et al., 2004) y para NGP, EfrVPE1 y TCEVPE1 (Munaro et al., 2011). Para NumMacTot la HM fue positiva (38%) a diferencia de lo documentado en sorgo (-5 %) (Chiang and Smith, 1967), siendo para maíz el primer valor de HM reportado para este rasgo.

En cuanto a la  $H^2$  en sentido amplio, todos los rasgos presentaron valores altos de la misma ( $H^2 > 0.7$ ), incluyendo al NGP y sus rasgos asociados (ProlifMac, NGMac, NumEspMac, NumMacTot), indicando que tendrían una alta respuesta a la selección, exceptuando a la TCEVPE2E3 ( $H^2 = 0.49$ ). Similares resultados de  $H^2$  se documentaron para NGP ( $H^2 = 0.74$ ) y ProlifVP ( $H^2 = 0.67$ ) y menores para TCEVPE1 ( $H^2 = 0.66$ ) al evaluar seis líneas endocriadas y sus 30 híbridos derivados a través de 14 ambientes (Galizia et al., 2022).

**Tabla 1.** Heterosis media (HM), heredabilidad ( $H^2$ ) e Índice de Baker (IB) para los rasgos analizados.

Rasgos	HM (%)		$H^2$	IB
NGP	124	***	0.84	0.57
NumEspPI	-6.18	ns	0.94	0.97
NumEspMac	28.1	**	0.91	0.96
NumMacTot	38.1	***	0.77	0.91
ProlifVP	-33.3	***	0.80	0.80
ProlifMac	-26.9	ns	0.92	0.95
NGVPE1	126	***	0.97	0.46
NGVPE2E3	-71.4	***	0.77	0.89
NGMac	347	***	0.87	0.72
TCEVPE1	60.7	***	0.96	0.84
TCEVPE2E3	28.7	*	0.49	0.83
TCEM	68.5	***	0.80	0.81
EfrVPE1	32.4	***	0.94	0.75
EfrVPE2E3	32.5	*	0.85	0.82
EfREM	101	***	0.89	0.59

\*, \*\*, \*\*\* representan valores P significativos al 0.01, 0.001, y 0.0001, respectivamente. ns: no significativo.

La mayoría de los rasgos presentaron valores altos de IB ( $> 0.7$ ), lo que indica la mayor importancia de los efectos aditivos en los rasgos analizados (i.e. elevada ACG), resultando en un buen comportamiento promedio de estas líneas parentales en combinaciones híbridas para la selección de estos rasgos. El NGP, NGVPE1 y EfREM presentaron valores medios de IB (0.46-0.59), indicando en estos rasgos una proporción similar de efectos aditivos y no aditivos. Galizia (2022) documentó mayores valores de IB para NGP (0.93) y similares para ProlifVP (0.97) y TCEVPE1 (0.83)

## CONCLUSIONES

- Se encontró variabilidad significativa en 12 de los 15 rasgos analizados, teniendo las líneas mayores valores asociados a los rasgos relacionados con el aporte de granos de las espigas sub-apicales al NGP: ProlifVP, NGVPE2E3 y EfrVPE2E3. Por el contrario,

los híbridos presentaron mayores valores para los rasgos asociados a la contribución de las espigas de macollos al NGP: NumMacTot, NGMac, NumEspMac, TCEM, y ProlifMac.

- De los rasgos que más se asociaron con el NGP en los híbridos, 3 de ellos (NumEspMac, NumMacTot y NGMac) presentaron valores significativos de Heterosis (>28%) y alta Heredabilidad ( $H^2 > 0.7$ ), indicando que se tendría una alta respuesta en la selección de estos rasgos.
- Estos rasgos además presentan alto IB (>0.7), lo que indica la mayor importancia de los efectos aditivos (alta ACG), que podría considerarse para buscar plasticidad vegetativo-reproductiva en los híbridos seleccionando líneas con estos rasgos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Baker, R.J. 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Science* 18(4): 533-536.
- Cerrudo, D., Hernández, M., Tollenaar, M., Vega, C. R., & Echarte, L. 2020. Kernel number response to plant density in tropical, temperate, and tropical × temperate maize hybrids. *Crop Science*, 60(1), 381-390.
- Chapman, S.C., Crossa J., Edmeades, G.O. 1997. Genotype by environment effects and selection for drought tolerance in tropical maize. I. Two-mode pattern analysis of yield. *Euphytica* 95:1-9.
- Chapman, S.C., Edmeades, G.O. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations. II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Science* 39: 1315-1324.
- Chiang, M. S., Smith, J. D. 1967. Diallel analysis of the inheritance of quantitative characters in grain sorghum. I. Heterosis and Inbreeding depression. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 9(1), 44-51.
- Cirilo, A.G., Andrade, F.H. 1994. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Science* 34: 1044-1046.
- Cruz, C.D. 1997. Programa Genes: aplicativo computacional em genética e estatística. UFV Viçosa.
- D'Andrea, K. E., Otegui, M. E., De la Vega, A. J. 2008. Multi-attribute responses of maize inbred lines across managed environments. *Euphytica*, 162(3), 381-394.
- D'Andrea, K. E., Otegui, M. E., Cirilo, A. G., Eyherabide, G. H. 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Research*, 114(1): 147-158.
- D'Andrea, K. E., Otegui, M. E., Cirilo, A. G., Eyherabide, G. H. 2013. Parent-Progeny Relationships between Maize Inbreds and Hybrids: Analysis of Grain Yield and Its Determinants for Contrasting Soil Nitrogen Conditions. *Crop Science* 53: 2147-2161.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C. 1996. Introduction to quantitative genetics. 4th ed. Pearson Education Limited. Prentice Hall, Essex, England.
- Galizia, L.A., Munaro, E.M., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., D'Andrea, K.E. 2020. Phenotypic plasticity for biomass partitioning in maize: genotype effects across a range of environments. *Field Crops Research* 256: 107914. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107914>
- Galizia, L.A. 2022. Plasticidad fenotípica y bases genéticas de la producción y partición de biomasa en el cultivo de maíz. Tesis de Doctorado. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9:463-493.
- Hallauer, A.R., Miranda, J.B. 1988. Quantitative genetics in maize breeding, 2nd Ed. The Iowa State Univ. Press. Ames, IA, USA.
- Hayman, B. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics* 39: 789-809.
- Kroonenberg, P.M., K.E. Basford, and A.G.M. Ebskamp. 1995. Three-way cluster and component analysis of maize variety trials. *Euphytica* 84:31-42. doi:10.1007/BF01677554
- Maddonni, G. A., Martínez-Bercovich, J. 2014. Row spacing, landscape position and maize grain yield. *International Journal of Agronomy*. Article ID 195012. (<http://dx.doi.org/10.1155/2014/195012>).
- Munaro, E.M., Eyherabide, G.H., D'Andrea, K.E., Cirilo A.G., Otegui, M.E. 2011. Heterosis × environment interaction in maize: What drives heterosis for grain yield? *Field Crops Research* 124: 441-449.
- Otegui, M.E., 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinean maize hybrids. *Maydica* 40: 371-376.
- Otegui, M. E., Bonhomme, R. 1998. Grain yield components in maize: I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Research*, 56(3): 247-256.
- Otegui M.E. y F.H. Andrade. 2000. New relationships between light interception, ear growth, and kernel set in maize. In: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA and ASA, Madison, WI. p. 89-102.

- Parco, M., Ciampitti, I. A., D'Andrea, K. E., Maddonni, G. Á. 2020. Prolificacy and nitrogen internal efficiency in maize crops. *Field Crops Research*, 256: 107912.
- Parco, M., D'Andrea, K. E., Maddonni, G. Á. 2022. Maize prolificacy under contrasting plant densities and N supplies: I. Plant growth, biomass allocation and development of apical and sub-apical ears from floral induction to silking. *Field Crops Research*, 284: 108553.
- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>.
- Ritchie, S.W. y Hanway, J.J., 1982. How a plant crop develops. Spec. Rep. 48. Iowa State University of Science and Technology, Coop. Ext. Serv., Ames, Iowa.
- Rotili, D.H., Maddonni, G.A. 2016. Desarrollo vegetativo y reproductivo de vástagos de diferente orden de tres híbridos comerciales de maíz en dos densidades de siembra. *Agronomía & ambiente Rev. Facultad de Agronomía UBA*, 36(1): 21-32.
- Rotili, D.H., Giorno, A., Maddonni, G.A. 2019. Expansion of maize production in a semi-arid region of Argentina: climatic and edaphic constraints and their implications on crop management. *Agricultural Water Management* 225, 105761.
- Rotili, D.H., Abeledo, G., deVoil, P., Rodriguez, D., Maddonni, G.A. 2020. Exploring the effect of tillers on the water economy, plant growth and kernel set of low-density maize crops. *Agricultural Water Management* (in press).
- Rotili, D. H., Sadras, V. O., Abeledo, L. G., Ferreyra, J. M., Micheloud, J. R., Duarte, G., Maddonni, G. A. 2021. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *Field Crops Research*, 265, 108107.
- Rotili, D. H., Abeledo, L. G., Larrea, S. M., Maddonni, G. Á. 2022. Grain yield and kernel setting of multiple-shoot and/or multiple-ear maize hybrids. *Field Crops Research*, 279, 108471.
- Sprague, G.F. y Tatum, L.A. 1942. General and specific combining ability in a single cross of corn. *Journal of the American Society of Agronomy* 34: 923-932.
- Tollenaar M., Ahmadzadeh A., Lee E.A. 2004. Physiological Basis of Heterosis for Grain Yield in Maize. *Crop Science* 44: 2086-2094.