MAPEO DE NUCLEÓTIDOS DE CARÁCTER CUANTITATIVO (QTN) ASOCIADOS AL ÍNDICE DE SEVERIDAD DE LA ENFERMEDAD CAUSADA POR EL VIRUS DEL MAL DE RÍO CUARTO (MRCV) EN UN PANEL DE LÍNEAS PÚBLICAS DE MAÍZ (*ZEA MAYS* L.) TEMPLADO

Peñas Ballesteros A.[1]; Torrent I.[2]; Velazco J.G.[2]; Lorea R.D.[3]; Catalano M.I.[1]; Federico M.L.[3,4]

[1] CITNOBA – UNNOBA-UNSAdA-CONICET – Monteagudo 2772, Pergamino, Buenos Aires, Argentina
[2] Bayer Crop Science - Argentina
[3] Estación Experimental Agropecuaria Pergamino – Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) - Avenida Presidente Dr. Arturo Frondizi (Ruta 32, km 4,5), Pergamino, Buenos Aires, Argentina
[4] Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) - Argentina
apenasballesteros@comunidad.unnoba.edu.ar, mlfederico@comunidad.unnoba.edu.ar

QUANTITATIVE TRAIT NUCLEOTIDE (QTN) MAPPING OF MAL DE RÍO CUARTO VIRUS (MRCV) DISEASE SEVERITY INDEX IN A PANEL OF PUBLIC TEMPERATE MAIZE (*ZEA MAYS L.)* LINES

ABSTRACT

Diseases caused by plant viruses are responsible for significant crop production losses worldwide. In Argentina, Mal de Río Cuarto (MRC) is an endemic disease caused by the Mal de Río Cuarto virus (MRCV) and primarily transmitted by the planthopper *Delphacodes kuscheli* Fennah. Under severe epidemics, this viral disease can cause substantial grain yield losses. To investigate the genetic architecture of MRCV resistance, we conducted a genome-wide association study (GWAS) using 45,852 SNP markers and disease severity index (DSI-MRC) data collected across four environments in a panel of 165 INTA Pergamino maize inbred lines. Using IIIVmrMLM, we identified 16 quantitative trait nucleotides (QTNs) and 7 QTN-by-environment interactions (QEIs) distributed across chromosomes 1, 3, 5, 6, 7, 8, and 10. Together, they explain 18.87% of DSI-MRCl phenotypic variance, with individual SNP effects ranging from 0.28 to 5.20 (R^2%). These results revealed that resistance to MRCV in temperate maize germplasm is a highly polygenic trait with a strong environmental component. This improved understanding of DSI-MRC genetic architecture supports the use of genomic prediction as a suitable strategy for accelerating the development of MRCV-resistant germplasm.

Palabras Clave: GWAS, Mal de Río Cuarto, QTN, Índice de severidad, Maíz
Keywords: GWAS, Mal de Río Cuarto, QTN, Disease severity index, Maize

Introducción

El Mal de Río Cuarto (MRC) es una de las enfermedades virales más importantes del maíz en Argentina (Lenardon, 1998). Es causada por el virus del Mal de Río Cuarto (MRCV) y transmitida principalmente por *Delphacodes kuscheli* Fennah (Remes Lenicov, 1985; Ornaghi, 1993). Esta enfermedad puede ocasionar la pérdida total del rendimiento en los lotes afectados, generando daños económicos que alcanzan cientos de millones de dólares (Lenardon, 1998). El síntoma característico de la enfermedad es la presencia de enaciones (protuberancias) en las nervaduras del envés de las hojas,

pero también se observa enanismo, malformación de hojas, panojas y espigas y acortamiento de entrenudos (Ornaghi, 1999). La Figura 1 ilustra los síntomas característicos asociados al MRC.

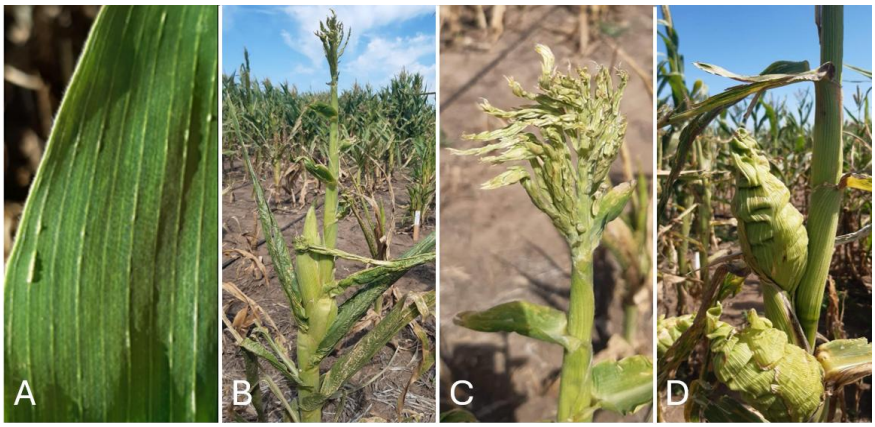

Figura 1. Síntomas Característicos Asociados al MRC. A. Presencia de enaciones, protuberancias sobre las nervaduras en el envés de las hojas. B. Enanismo y acortamiento de entrenudos. C. Malformación de panoja. D. Malformación de espigas. Nota: imágenes tomadas en los ensayos evaluados en este estudio.

Las condiciones predisponentes para que se produzca la enfermedad están determinadas por la interacción de diversos factores que incluyen el estadio de desarrollo de la planta cuando es infectada, población estacional del vector, carga de virus dentro del vector, estrés a los cuales pueda estar sometido el cultivo, comportamiento del genotipo frente a MRC y malezas o cultivos hospedantes circundantes (Giménez Pecci, 2012; Ornaghi, 2011). Esta compleja interacción puede representarse en un tetraedro de la enfermedad (Figura 2).

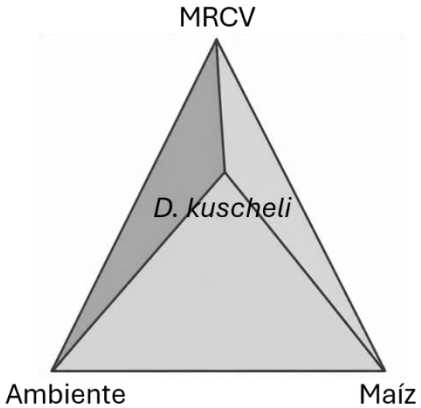

Figura 2. Tetraedro de la enfermedad del MRCV. El tetraedro resalta la importancia de las interacciones entre el vector *(D. kuscheli*), el patógeno (MRCV), la planta hospedante (maíz) y el ambiente. Adaptado y modificado de Redinbaugh & Pratt, 2009

Dado que uno de los factores que predisponen al desarrollo de la enfermedad es el comportamiento de distintos genotipos frente a MRCV, comprender sus bases genéticas es esencial para la implementación de un plan de mejoramiento. En este contexto, Rossi (2020) identificó asociaciones entre 54 polimorfismos de nucleótido simple (SNP) y el índice de severidad de la enfermedad (ISE-MRC) en un grupo de líneas tropicales de maíz exóticas, pertenecientes al Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). Sin embargo, hasta la fecha no existen estudios publicados que

exploren la diversidad genética presente para este carácter en mapeos por asociación a genoma completo (GWAS) en germoplasma templado argentino.

Como se mencionó anteriormente, la respuesta del cultivo frente a la enfermedad del MRC es el resultado de una compleja interacción entre la planta, el vector, el patógeno y el ambiente (Figura 2). Esta interacción, sumada al hecho de que la evaluación de las líneas es realizada mediante infección natural en lotes donde la enfermedad es considerada endémica, representa un desafío para su estudio mediante enfoques de GWAS convencionales (Monnot, 2021). En este contexto, metodologías avanzadas como 3VmrMLM (Li, 2022a), basadas en un modelo mixto de componentes de varianza comprimidos, permiten identificar nucleótidos cuantitativos asociados a los caracteres (QTNs), así como las interacciones entre QTNs y el ambiente (QEI), proporcionando una caracterización más completa de la arquitectura genética subyacente.

Consecuentemente, el objetivo de este trabajo fue mapear QTNs y QEIs asociados al índice de severidad de la enfermedad del MRC (ISE-MRC) en un panel de 165 líneas endocriadas de maíz (*Zea mays* L.) templado pertenecientes al Programa de Mejoramiento Genético (PMG) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria de la Estación Experimental Agropecuaria Pergamino (INTA-EEA Pergamino) mediante un GWAS multiambiental implementado en el paquete IIIVmrMLM.

Materiales y Métodos

Ciento sesenta y cinco líneas endocriadas pertenecientes al PMG del INTA EEA-Pergamino fueron genotipadas con dos paneles SNPs, un panel de densidad media DArtTAG (Torrent, 2026a) y un panel de densidad alta, *Illumina MaizeSNP50 BeadChip* (Ganal, 2011). La información de ambos paneles SNPs fue integrada en una única matriz genotípica (59.963 SNPs). Los SNPs en estado heterocigota fueron tratados como datos faltantes.

El filtrado de la matriz genotípica se realizó con TASSEL 5.0 (Bradbury, 2007), aplicando dos criterios. Para la inferencia de la estructura poblacional, se conservaron los SNPs con menos del 10 % de datos faltantes y una frecuencia del alelo menor (FAM) mayor al 5%, resultando un conjunto de 38.478 SNPs. Para el GWAS, se conservaron los SNPs con menos del 20 % de datos faltantes y una FAM mayor al 1 %, obteniéndose un conjunto de 45.852 SNPs.

El número de subpoblaciones (k) se determinó con STRUCTURE v2.3.4. (Pritchard, 2000) usando un período de calentamiento (*burn-in*) con una duración de 10.000 iteraciones y con 10.000 iteraciones Markov Chain Monte Carlo (MCMC) posteriores. Los valores analizados fueron de k=1 a k=15, con cinco repeticiones para cada k. El valor de k de mejor ajuste fue determinado a través del método de Evanno (2005).

El comportamiento de las 165 líneas frente al MRCV fue evaluado por Torrent (2026b) en ensayos realizados bajo infección natural en Las Vertientes (Córdoba) durante las campañas 2019/20, 2020/21 (dos fechas de siembra) y 2021/22, mediante el cálculo del ISE-MRC definido por Bonamico (2013). Los BLUPs estimados, con corrección espacial dentro de cada ambiente (Torrent, 2026b), fueron utilizados para los análisis de distribución fenotípica, gráficos de dispersión, correlaciones de Pearson entre ambientes y GWAS.

El GWAS se realizó utilizando el paquete IIIVmrMLM (Li, 2022b), considerando la estructura poblacional como covariable. Se implementaron dos de los módulos disponibles: *Single_env*, para la identificación de QTNs asociados dentro de cada ambiente y *Multi_env,* para la detección de QTNs y de interacciones QTN × ambiente (QEI).

La búsqueda de genes candidato (GC) asociados a los QTNs y QEIs se realizó en *MaizeGDB* (Woodhouse, 2025) teniendo en cuenta la posición de los SNPs significativos en la versión Zm-B73-REFERENCE-NAM-5.0 del genoma de maíz (Hufford, 2021).

Resultados

Se identificaron dos niveles de estructura poblacional, un primer nivel de 2 subpoblaciones (k=2) y un segundo nivel de 7 subpoblaciones (k=7) derivadas de las anteriores. La asignación de las líneas en dos subpoblaciones (k=2; Figura 3A) reveló un primer grupo (FA) constituido por líneas de germoplasma flint colorado argentino o semi-flint, y un segundo grupo (BSSS) integrado principalmente por líneas con ascendencia en el grupo heterótico BSSS (*Iowa Stiff Stalk Syntetics*). La asignación de las líneas en siete subpoblaciones (k=7; Figura 3B) permitió una caracterización más fina de la estructura genética, identificando cinco subpoblaciones dentro del grupo FA y dos dentro del grupo BSSS.

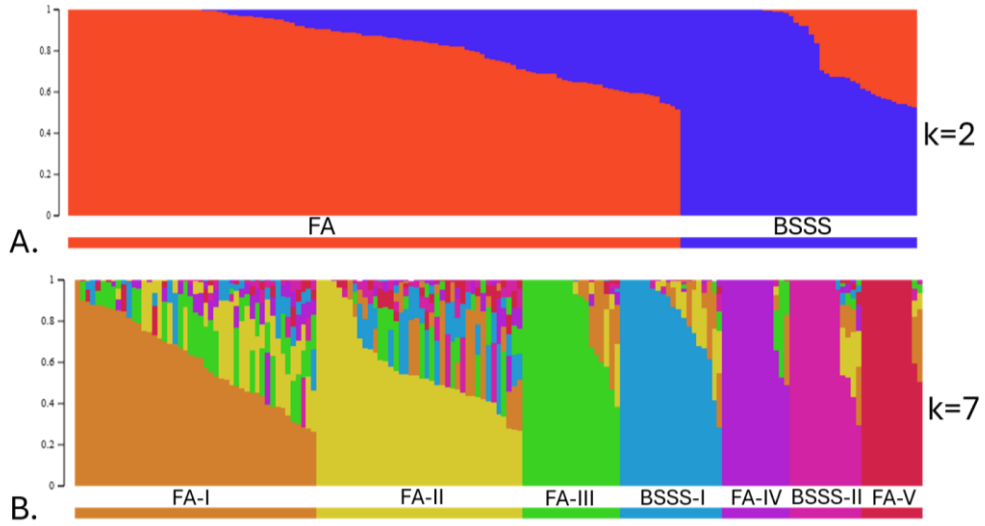

Figura 3. Estructura poblacional del grupo de líneas endocriadas de maíz templado (n=165) perteneciente al PMG de INTA EEA Pergamino. Cada accesión está representada por una línea vertical dividida en k segmentos coloreados. Los nombres de las subpoblaciones se muestran en el eje X. A. Estructura poblacional (k=2). B. Estructura poblacional (k=7). FA=Flint colorado argentino. BSSS=*Iowa Stiff Stalk Synthethic.*

Los BLUPs del ISE-MRC para las 165 líneas mostraron una amplia variabilidad tanto en los 4 ambientes individuales como en los BLUPs obtenidos a través de ambientes *(AcrossLoc*; Figura 4), evidenciando la existencia de variabilidad genética para la respuesta al MRCV en el panel de líneas evaluado y la presencia de fenotipos contrastantes. Asimismo, esta variabilidad indica que la presión del patógeno fue discriminante y que existieron distintas presiones de la enfermedad en los ambientes. Los coeficientes de correlación calculados entre pares de ambientes oscilaron entre 0,44

y 0,79. En tanto que, los coeficientes de correlación entre BLUPs de ambientes individuales y el BLUP *AcrossLoc* oscilaron entre 0,61 y 0,92. Todas las correlaciones fueron positivas y estadísticamente significativas ($p < 0,001$; Figura 4).

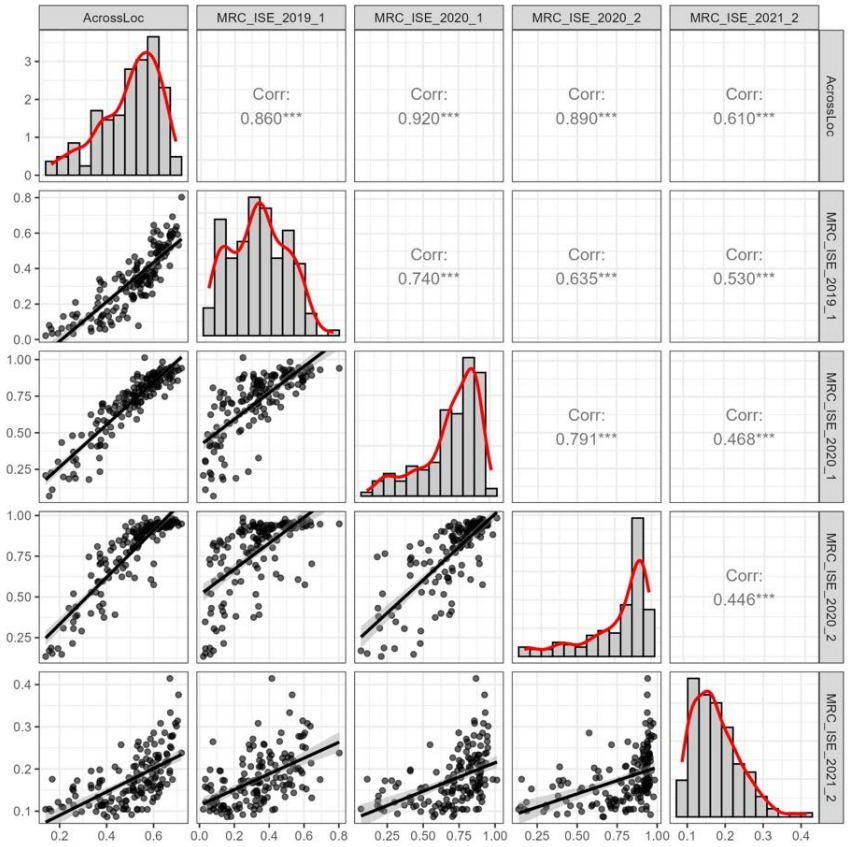

Figura 4. Matriz de gráficos de dispersión, distribuciones fenotípicas del Índice de Severidad de MRC (ISE-MRC, BLUPs) y correlaciones de Pearson entre ambientes. En la diagonal se muestran las distribuciones de frecuencias fenotípicas del ISE-MRC en los cuatro ambientes (MRC_ISE_2019_1, MRC_ISE_2020_1, MRC_ISE_2020_2 y MRC_ISE_2021_2) y a través de los mismos (AcrossLoc). Debajo de la diagonal se presentan los diagramas de dispersión por combinación de pares. Por encima de la diagonal se muestran los coeficientes de correlación de Pearson por combinación de pares. Niveles de significancia: ***p ≤ 0,001.

Un total de 16 QTNs y 7 QEIs fueron identificados con asociación significativa al ISE-MRC en un análisis multiambiental utilizando IIIVmrMLM (Figura 5). En dos instancias, un mismo SNP presentó tanto un efecto genético principal significativo como una interacción genotipo-ambiente significativa, siendo detectados como QTN y QEI simultáneamente (Figura 5, flechas negras). Por lo tanto, un total de 21 SNPs únicos mapeados en 7 cromosomas de maíz fueron identificados en este análisis multiambiental. De ellos, 16 SNPs mapean dentro de secuencias génicas y 5 en secuencias intergénicas. La anotación funcional de los 16 genes subyacentes a los QTNs y QEIs identificados reveló diversas funciones biológicas, abarcando el procesamiento de ARN, el transporte de vesículas, la autofagia, la biosíntesis de lípidos de membrana, el transporte de metabolitos y rutas metabólicas primarias. En conjunto, QTNs y QEIs explican un 18,87% de la variación fenotípica del carácter ISE-MRC, con efectos individuales que oscilaron entre 0,28-1,28 (%R^2) para los 16 QTNs y 0,37-5,20 (%R^2) para los 7 QEIs.

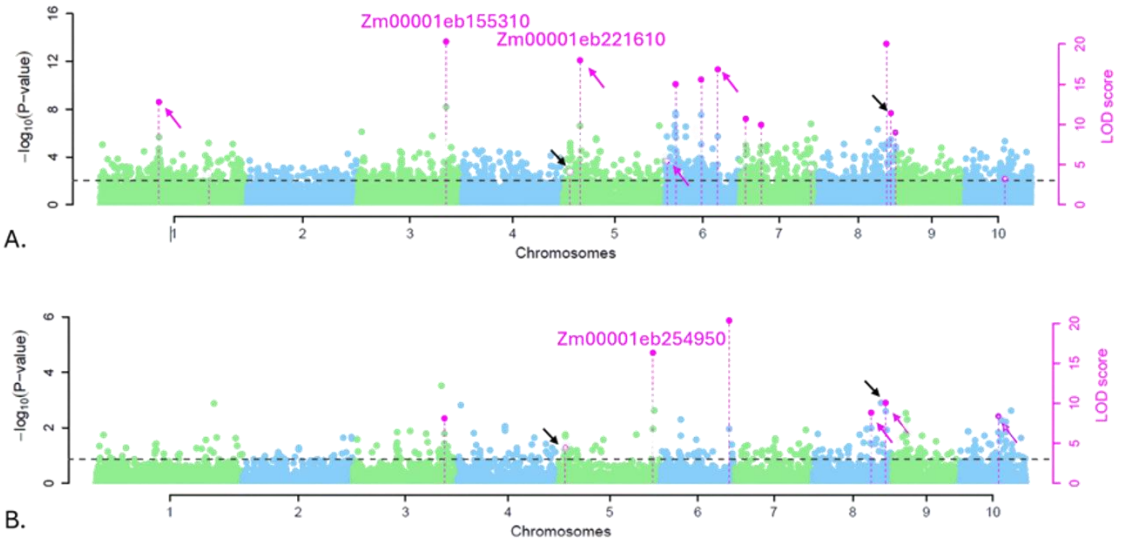

Figura 5. Gráficos de Manhattan para Índice de Severidad de Mal de Río Cuarto (ISE-MRC). A. QTNs detectados en el análisis multiambiental B. QTN x ambiente (QEIs) detectados en el análisis multiambiental. El eje Y izquierdo muestra los valores $\log_{10}$(P-valor) de la primera etapa de análisis del IIIVmrMLM, mientras que el eje Y derecho muestra los valores LOD de los QTNs significativos y sugeridos identificados en una segunda etapa (LOD=3.0; línea negra discontinua). Los valores LOD≥20 fueron transformados como LOD'=20+(LOD−20)/100. Los valores LOD para los QTNs y QEIs significativos están resaltados en fucsia. Flechas negras: indican SNPs detectados simultáneamente como QTN y QEI. Flechas fucsias: indican la detección del mismo SNP en al menos un análisis individual de ambientes. Se destacan tres GC posicionales en los cromosomas 3 y 5.

Discusión

El GWAS es una herramienta que utiliza el desequilibrio de ligamiento (DL), con el fin de detectar asociaciones significativas entre SNPs y caracteres cuantitativos complejos (Yu & Buckler, 2006). En maíz, se ha utilizado con éxito para identificar regiones genómicas y GC posicionales asociados a la tolerancia a diversas enfermedades que afectan el cultivo (Li, 2023; Xiao, 2017).

El alto número de QTNs y QEIs identificados, su distribución a lo largo del genoma de maíz, y la magnitud de sus efectos individuales, indican que el ISE-MRC en germoplasma templado argentino es un carácter altamente poligénico, determinado por *loci* de efecto menor, con un marcado componente ambiental. Esto es consistente con estudios de mapeo previos realizados en germoplasma de maíz exótico, en poblaciones biparentales derivadas de líneas dentadas de origen estadounidense (Bonamico, 2012) y paneles de líneas tropicales del CIMMYT (Rossi, 2020), como también mapeo de QTL en familias F_2:F_3 derivadas de la autofecundación del híbrido comercial argentino resistente DK664 (Kreff, 2006).

En una primera aproximación, se evaluó la anotación funcional de los genes sobre los cuales mapearon los QTNs y QEIs identificados. De este análisis, surgieron tres GC que destacan por la plausibilidad biológica de estar involucrados en la resistencia al MRCV. En primer lugar, el gen *Zm00001eb221610* que codifica una proteína capaz de unir ARN doble cadena (DRB). Las proteínas DRB son componentes centrales del silenciamiento por ARN, principal mecanismo antiviral en plantas (Niehl & Heinlein, 2019; Moon & Park, 2016). Y en segundo lugar dos genes, *Zm00001eb155310* y *Zm00001eb254950*, que codifican una proteína *SNARE* y una proteína *EXOC3/SEC6*,

respectivamente. Estas proteínas están involucradas en distintas etapas del tráfico de membranas, proceso celular que desempeña un papel vital en la respuesta rápida a la infección por patógenos (Zheng, 2022; Deng, 2026).

Una posible aplicación de los QTNs y QEIs identificados es su incorporación en modelos de predicción genómica (PG) asistida por GWAS. Este enfoque integrador aprovecha SNPs previamente asociados significativamente a los caracteres que se buscan predecir, permitiendo desarrollar modelos de PG más eficientes (Zhao, 2026). Usando este enfoque, SNPs significativamente asociados a la resistencia a la roya del Sur fueron incorporados en modelos de PG como factores fijos logrando un incremento superior al 11% de la precisión predictiva (Li, 2023). De esta manera, los QTNs y QEIs asociados al ISE-MRC identificados en este estudio constituyen un conjunto de marcadores candidatos para su incorporación en modelos de PG. Además, los QEIs pueden ser útiles para predecir el comportamiento de las líneas endocriadas de maíz en ambientes específicos, con distintas presiones de la enfermedad. Dada la compleja arquitectura genética del ISE-MRC, su utilización podría acelerar el desarrollo de materiales de maíz con resistencia amplia y durable frente al MRCV.

Apoyo financiero

El presente proyecto se enmarca en las actividades del Convenio de Vinculación Tecnológica, INTA-Semilleros CVT 10015 (RDL), el Proyecto Disciplinario INTA 2023-PD-L01-I087 (MLF) y del subsidio bianual de la UNNOBA-SIB EXP 5894/2024 (MLF & RDL). La evaluación a campo de los materiales fue realizada por BAYER Crop Science Argentina (Tesis doctoral Ignacio Torrent).

Referencias bibliográficas

Bonamico, N.C.; Di Renzo, M.A.; Ibañez, M.A.; Borghi, M.L.; Díaz, D.G.; Salerno, J.C.; Balzarini, M.G. (2012). QTL analysis of resistance to Mal de Río Cuarto disease in maize using recombinant inbred lines. The Journal of Agricultural Science, 150, 619-629.

Bonamico, N.C.; Di Renzo, M.A.; Borghi, M.L.; Ibañez, M.A.; Díaz, D.G.; Salerno, J.C.; Balzarini, M.G. (2013). Mapeo de QTL para una medida multivariada de la reacción al virus del Mal de Río Cuarto. Journal of Basic and Applied Genetics, 24, 11-21.

Bradbury, P.J.; Zhang, Z.; Kroon, D.E.; Casstevens, T.M.; Ramdoss, Y.; Buckler, E.S. (2007). TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. Bioinformatics, 23, 2633-2635.

Deng, S.; Qin, Y.; Liu, B.S.; Jiang, S.; Zhong, T.; Liu, Q.; Liu, J.; Liu, Y.; Li, M.; Li, Y. et al. (2026). ZmNPSN13 potentiates maize rough dwarf disease upon recruitment by the RBSDV P7-1 effector. Molecular Plant Pathology, 27, e13456.

Evanno, G.; Regnaut, S.; Goudet, J. (2005). Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. Molecular Ecology, 14, 2611-2620.

Ganal, M.W.; Durstewitz, G.; Polley, A.; Berard, A.; Buckler, E.S.; Charcosset, A.; Clarke, J.D.; Graner, E.M.; Hansen, M.; Joets, J. et al. (2011). A large maize (Zea mays L.) SNP genotyping array: development and germplasm genotyping, and genetic mapping to compare with the B73 reference genome. PLoS ONE, 6, e28334.

Giménez Pecci, M.P.; Laguna, I.G.; Lenardón, S. (2012). Mal de Río Cuarto del maíz. En: Giménez Pecci, M.P.; Laguna, I.G.; Lenardón, S. Enfermedades del maíz producidas por virus y mollicutes en Argentina. 1a ed. Ediciones INTA, Buenos Aires, Argentina, pp. 41–56.

Hufford, M.B.; Seetharam, A.S.; Woodhouse, M.R.; Chougule, K.M.; Ou, S.; Liu, J.; Ricci, W.A.; Guo, T.; Olson, A.; Qiu, Y. et al. (2021). De novo assembly, annotation, and comparative analysis of 26 diverse maize genomes. Science, 373, 655.

Kreff, E.D.; Pacheco, M.G.; Díaz, D.G.; Robredo, C.G.; Puecher, D.; Céliz, A.; Salerno, J.C. (2006). Resistance to Mal de Río Cuarto Virus in Maize: A QTL Analysis. Journal of Basic and Applied Genetics (BAG), 17, 41-50.

Lenardon, S.L.; March, G.J.; Nome, S.F.; Ornaghi, J.A. (1998). Recent outbreak of "Mal de Rio Cuarto" virus on corn in Argentina. Plant Disease, 82, 448.

Li, M.; Zhang, Y.W.; Zhang, Z.C.; Xiang, Y.; Liu, M.H.; Zhou, Y.H.; Zuo, J.F.; Zhang, H.Q.; Chen, Y.; Zhang, Y.M. (2022a). A compressed variance component mixed model for detecting QTNs and QTN-by-environment and QTN-by-QTN interactions in genome-wide association studies. Molecular Plant, 15, 630-650.

Li, M.; Zhang, Y.W.; Xiang, Y.; Liu, M.H.; Zhang, Y.M. (2022b). IIIVmrMLM: The R and C++ tools associated with 3VmrMLM, a comprehensive GWAS method for dissecting quantitative traits. Molecular Plant, 15, 1251-1253.

Li, J.; Cheng, D.; Guo, S.; Chen, C.; Wang, Y.; Zhong, Y.; Qi, X.; Liu, Z.; Wang, D.; Wang, Y. et al. (2023). Genome-wide association and genomic prediction for resistance to southern corn rust in DH and testcross populations. Frontiers in Plant Science, 14, 1109116.

Monnot, S.; Desaint, H.; Mary-Huard, T.; Moreau, L.; Schurdi-Levraud, V.; Boissot, N. (2021). Deciphering the genetic architecture of plant virus resistance by GWAS, state of the art and potential advances. Cells, 10, 3080.

Moon, J.Y.; Park, J.M. (2016). Cross-talk in viral defense signaling in plants. Frontiers in Microbiology, 7, 2068.

Niehl, A.; Heinlein, M. (2019). Perception of double-stranded RNA in plant antiviral immunity. Molecular Plant Pathology, 20, 1203-1210.

Ornaghi, J.A.; Boito, G.; Sanchez, G.; March, G.; Beviacqua, J. (1993). Studies on the populations of Delphacodes kuscheli Fennah in different years and agricultural areas. Journal of Genetics and Breeding, 47, 277-282.

Ornaghi, J.A.; March, G.J.; Boito, G.T.; Marinelli, A.; Beviacqua, J.E.; Giuggia, J.; Lenardon, S.L. (1999). Infectivity in natural populations of *Delphacodes kuscheli* vector of "Mal Rio Cuarto" Virus. Maydica, 44, 219-223.

Ornaghi, J.A.; March, G.J.; Moschini, R.C.; Martínez, M.I.; Boito, G.T. (2011). Predicting population level of *Delphacodes kuscheli,* vector of Mal de Río Cuarto virus, and climate risk in the Argentine Pampas using meteorological models. Tropical Plant Pathology, 36, 160-168.

Pritchard, J.K.; Stephens, M.; Donnelly, P. (2000). Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 155, 945-959.

Redinbaugh, M.G.; Pratt, R.C. (2009). Virus resistance. En: Bennetzen, J.L.; Hake, S.C. (Eds.), Handbook of Maize: Its Biology (pp. 251–270)

Remes Lenicov, A.M.; Virla, E.; Tesón, A.; Dagoberto, E.; Huguet, N. (1985). Hallazgo de uno de los vectores del Mal de Río Cuarto del maíz. Gaceta Agronómica, 5, 251-258.

Rossi, E.A.; Ruiz, M.; Bonamico, N.C.; Balzarini, M.G. (2020). Genome-wide association study of resistance to Mal de Río Cuarto disease in maize. Agronomy Journal, 112, 4624-4633.

Torrent, I.; Lorea, R.D.; Micheli, D.; Rodríguez, G.R.; Velazco, J.G.; Presello, D.A.; Federico, M.L. (2026a). Genetic diversity and population structure of temperate maize (Zea mays L.) inbred lines from a public breeding program in Argentina. BMC Plant Biology, 26, 1371. https://doi.org/10.1186/s12870-026-08935-7

Torrent, I. (2026b). Predicción genómica de la resistencia a tizón común, roya común y Mal de Río Cuarto en germoplasma templado de maíz. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Rosario, Rosario.

Woodhouse, M.R.; Cannon, E.K.; Portwood, J.L.; Gardiner, J.M.; Hayford, R.K.; Haley, O.; Andorf, C.M. (2025). Tools and Resources at the Maize Genetics and Genomics Database (MaizeGDB). Cold Spring Harbor Protocols, 2025, 1.

Xiao, Y.; Liu, H.; Wu, L.; Warburton, M.L.; Yan, J. (2017). Genome-wide association studies in maize: Praise and stargaze. Molecular Plant, 10, 359-374.

Yu, J.; Buckler, E.S. (2006). Genetic association mapping and genome organization of maize. Current Opinion in Biotechnology, 17, 155-160.

Zhao, Y.; Xie, S.; He, G.; Zhang, D.; Li, Z.; Li, C.; Li, Y.; Wang, T.; Liu, X.; Lu, Y. et al. (2026). Leveraging disease-resistant gene mining to enhance genomic predictability for southern leaf blight in maize. Journal of Integrative Agriculture, 2095-3119.

Zheng, C.; Yu, Y.; Deng, G.; Li, H.; Li, F. (2022). Network and evolutionary analysis reveals candidate genes of membrane trafficking involved in maize seed development and immune response. Frontiers in Plant Science, 13, 883961.