

**Fijación de granos en espigas apicales y sub-apicales en híbridos
argentinos de maíz (*Zea mays* L.) de las últimas cuatro décadas ante
cambios en la densidad de siembra y la oferta nutricional**

*Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Martín Parco

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2014

Cátedra de Cerealicultura – Departamento de Producción Vegetal
Facultad de Agronomía
Universidad de Buenos Aires



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires.



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Gustavo Ángel Maddonni

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae, Producción Vegetal (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-directora de tesis

Karina Elizabeth D'Andrea

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Gustavo Ángel Maddonni

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae, Producción Vegetal (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Jurado

Fernando Salvagiotti

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Córdoba)
Magister Scientiae, Producción Vegetal (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias del Suelo y Agua (Universidad de Nebraska-Lincoln)

Jurado

Pedro Rimieri

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de La Plata)
Magister Scientiae, Producción Vegetal (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Doctor en Ciencias (Universidad de París XI)

Jurado

Oscar Valentinuz

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Entre Ríos)
Magister Scientiae, Producción Vegetal (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Doctor en Fisiología de Cultivos (Universidad de Guelph)

Fecha de defensa de la tesis: 16 de noviembre de 2020

DEDICATORIA

A mis padres, a mi hermano, a mis abuelos y a mis amigos de toda la vida por su apoyo incondicional...

A mis amigos de la Cátedra por ayudarme durante todo este camino...

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mi comité consejero, a Gustavo Maddonni y a Karina D´andrea por dejarme ser parte de su equipo de trabajo, por haberme ayudado a formarme como profesional y también como persona. Gracias por su excelente predisposición a la hora de aconsejarme y transmitirme sus conocimientos para poder realizar esta tesis, solo no hubiese podido. Muchas gracias a mis amigos y compañeros de oficina: Daniela Berechán, Víctor Giménez, Nicolás Ciancio, Sebastián Rodríguez y Diego Rotili, quienes siempre estuvieron dispuestos, no solo a ayudarme con el análisis de algún resultado, sino también para escucharme en cuestiones personales y brindarme su valioso punto de vista. Muchas gracias también a Salvador Incognito, por estar siempre al pie del cañón ayudándome cuando lo necesité, a Luca Maddonni y a Agustín Rudolf por haberme ayudado en los ensayos. También quiero agradecer a todos los integrantes de la cátedra de Cerealicultura y de Producción Vegetal por su afecto y ayuda, especialmente a Daniel Miralles, a Ginna Rozo, a Eugenia Blanco, a Gonzalo Rivelli, a Román Serrago y a Santiago Álvarez Prado, quienes siempre estuvieron predispuestos a una charla, una medición o algún que otro favor y a Ignacio Ciampitti por su colaboración en esta tesis y por haberme permitido realizar una estadía de intercambio en la Universidad del estado de Kansas en Estados Unidos.

Agradezco a la Universidad de Buenos Aires por haberme otorgado las becas con las cuales pude financiar mi Doctorado, y a la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires por brindarme el espacio físico para su realización. Agradezco también a los proyectos de investigación (PICT 2012-1260 y UBACyT 20020170100103BA), a partir de los cuales obtuve los fondos necesarios para realizar experimentos y viajes.

Finalmente quiero agradecer a mis padres, a mi hermano, a mis abuelos, y a mis amigos por apoyarme y ayudarme siempre en todo lo que me propongo. ¡Gracias!

DECLARACIÓN

“Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no ha sido presentado, en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución.”

Ing. Agr. Martín Parco

PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTA TESIS

Trabajos científicos publicados en revistas con referato

Parco, M., Ciampitti, I.A., D'Andrea, K. E., Maddonni, G. A. 2020. Prolificacy and Nitrogen Internal Efficiency in Maize Crops. *Field Crops Research*, Volume 256, 107912.

Contribuciones en congresos y reuniones científicas

Parco, M., D'Andrea, E. K., Maddonni, G, A. Fijación de granos en espigas apicales y sub-apicales en híbridos argentinos de maíz (*Zea mays* L.) de las últimas cuatro décadas ante cambios en la densidad y la oferta nutricional. Sexta Jornada de intercambio académico de ámbito público-privado. Manfredi, Córdoba, Argentina. Marzo de 2018.

Parco, M., Rotili, D.H. y Maddonni, G.A. Crecimiento y desarrollo floral en espigas apicales y sub-apicales en híbridos de maíz ante cambios en la densidad y la disponibilidad de nitrógeno. III Workshop Internacional de Ecofisiología de Cultivos, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina. Septiembre 2017.

Parco, M., Maddonni, G.A. Estabilidad del número potencial y final de granos en híbridos antiguos y modernos de maíz ante cambios del ambiente. XXXI Reunión de la Sociedad Argentina de Fisiología Vegetal - Ciudad de Corrientes, Corrientes, Argentina. Noviembre de 2016.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS.....	x
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xv
ABREVIATURAS.....	xxi
RESUMEN.....	xxii
ABSTRACT.....	xxiv
CAPÍTULO 1.....	1
Introducción general.....	1
1.1. Planteo del problema y revisión de antecedentes.....	2
1.1.1. El cultivo de maíz y su participación en los nuevos ambientes de producción de Argentina.....	2
1.1.2. Mecanismos que generan prolificidad en maíz.....	5
1.1.3. Impacto de la prolificidad sobre la eficiencia de uso del N.....	8
1.2. Objetivos e hipótesis.....	10
1.2.1 Objetivo general.....	10
1.2.2. Objetivos específicos.....	10
1.2.3. Hipótesis.....	12
1.3. Estructura de la tesis.....	14
CAPÍTULO 2.....	15
Desarrollo morfogénico de las espigas y su relación con el crecimiento y la floración.....	15
2.1. Introducción.....	16
2.1.1. Objetivos específicos.....	18
2.1.2. Hipótesis.....	18
2.2. Materiales y métodos.....	19
2.2.1. Diseño experimental.....	19
2.2.2. Evolución del crecimiento individual de las plantas y del desarrollo floral de las espigas.....	20
2.2.3. Intervalos de floración y profusión de estigmas.....	24
2.2.4. Análisis estadístico.....	25
2.3. Resultados.....	25
2.3.1. Condiciones ambientales durante los experimentos.....	25
2.3.2. Crecimiento individual de las plantas y partición de biomasa hacia las espigas.....	27
2.3.3. Desarrollo floral de las espigas y su dinámica temporal.....	32

2.3.4. Relaciones entre la partición de biomasa hacia las espigas y el desarrollo floral.	36
2.3.5. Intervalos de floración y profusión de estigmas	39
2.4. Discusión.....	45
2.5. Conclusiones	49
CAPÍTULO 3	53
Crecimiento individual de las plantas y las espigas durante el período crítico y su relación con la fijación de granos	53
3.1. Introducción.....	54
3.1.1. Objetivos específicos.....	57
3.1.2. Hipótesis	57
3.2. Materiales y métodos	58
3.2.1. Diseño experimental.....	58
3.2.2. Evolución del crecimiento individual de las plantas y de las espigas durante el período crítico y su relación con la fijación de granos	58
3.2.3. Análisis estadístico	63
3.3. Resultados.....	63
3.3.1. Crecimiento individual de las plantas y las espigas durante el período crítico	63
3.3.2. Partición de biomasa hacia las espigas y eficiencia reproductiva.....	71
3.3.3. Aborto de flores fecundadas y relación entre la fijación de granos y la sincronía floral.....	81
3.4. Discusión	84
3.5. Conclusiones.....	89
CAPÍTULO 4	91
Eficiencia interna de nitrógeno y su relación con la prolificidad*	91
4.1. Introducción.....	92
4.1.1. Objetivos específicos.....	93
4.1.2. Hipótesis	93
4.2. Materiales y métodos	94
4.2.1. Diseño experimental.....	94
4.2.2. Rendimiento, prolificidad, absorción y eficiencia interna de N	94
4.2.3. Análisis estadístico	96
4.3. Resultados.....	97
4.3.1. Análisis a nivel de cultivo	97
4.3.1.1. Atributos relacionados con el N y el rendimiento.....	97

4.3.1.2. Eficiencia interna de N y sus componentes	102
4.3.1.3. Variaciones en la eficiencia interna de N, rendimiento y N total absorbido entre densidades y su relación con la prolificidad.....	104
4.3.2. Análisis a nivel de planta.....	107
4.3.2.1. Atributos relacionados con el N y el rendimiento.....	107
4.3.2.2. Eficiencia interna de N y sus componentes	109
4.3.2.3. Variaciones genotípicas.....	110
4.4. Discusión	113
4.5. Conclusiones.....	116
CAPÍTULO 5	118
Discusión general y consideraciones finales	118
5.1. Introducción.....	119
5.2. Aportes originales al conocimiento científico	121
5.3. Implicancias de los resultados de esta tesis para futuras investigaciones y para el desarrollo de prácticas de manejo.....	131
5.3.1. Economía del N: Modelo de fertilización para ambientes de baja productividad..	131
5.3.2. Economía del agua en los sistemas de producción de maíz en ambientes marginales.....	133
5.3.3. Elección del genotipo para estabilizar el rendimiento	135
BIBLIOGRAFÍA	137

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1: Nombre, año de liberación, tipo de híbrido y de endosperma y madurez relativa de los cinco genotipos utilizados en los dos experimentos.....	20
Cuadro 2.2: Valores medios y ANVAs de la biomasa total en V ₈ , al inicio del período crítico (R ₁₋₁₅) y en floración (R ₁). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D ₄ y D ₈ ; 4 y 8 pl m ⁻² , respectivamente) durante los dos experimentos.....	28
Cuadro 2.3: Valores medios y ANVAs del índice de partición (IP), de la espiga apical (E ₁) y sub-apical (E ₂) en V ₈ , al inicio del período crítico (R ₁₋₁₅) y en floración (R ₁). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D ₄ y D ₈ ; 4 y 8 pl m ⁻² , respectivamente) durante los dos experimentos.	29
Cuadro 2.4: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones lineales ajustadas para las relaciones entre el logaritmo natural (ln) del índice de partición (IP) de biomasa de la espiga apical (E ₁) y sub-apical (E ₂) y el estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función lineal se detalla al final del cuadro. r ² : coeficiente de determinación y n: el número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: una función para las dos espigas (Global).....	30
Cuadro 2.5: Valores medios y ANVAs del número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E ₁) y sub-apical (E ₂) en V ₈ , al inicio del período crítico (R ₁₋₁₅) y en floración (R ₁). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D ₄ y D ₈ ; 4 y 8 pl m ⁻² , respectivamente) durante los dos experimentos.....	33
Cuadro 2.6: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones lineal-plateau ajustadas para la relación entre el número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E ₁) y sub-apical (E ₂) y el estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función se detalla al final del cuadro. r ² : coeficiente de determinación	

y n: el número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para las dos espigas (Global).	34
Cuadro 2.7: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones lineales ajustadas para la relación entre el logaritmo natural (\ln) del índice de partición (IP) y el número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E_1) y la sub-apical (E_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función lineal se detalla al final de la tabla. r^2 : coeficiente de determinación y n: el número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p , de cada parámetro, para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para todos los híbridos (Global).....	37
Cuadro 2.8: Valores medios y ANVAs del intervalo entre la floración masculina y femenina (ASI) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) y del intervalo entre la floración de ambas espigas (ESI). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos.....	40
Cuadro 2.9: Valores medios y ANVAs de los estigmas expuestos (EE) y no expuestos (ENE) en R_{1+5} días de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos.	44
Cuadro 3.1: Parámetros de los modelos alométricos utilizados para estimar la biomasa vegetativa (V_8 a R_2) y la biomasa de la espiga (R_1 a R_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante el experimento 1. r^2 : coeficiente de determinación; n: el número de plantas analizadas. La función se detalla al final del cuadro.	60
Cuadro 3.2: Parámetros de los modelos alométricos utilizados para estimar la biomasa vegetativa (V_8 a R_2) y la biomasa de la espiga (R_1 a R_2) Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante el experimento 2. r^2 : coeficiente de determinación; n: el número de plantas analizadas. La función se detalla al final del cuadro.	61

- Cuadro 3.3:** Valores medios y ANVAs de la tasa de crecimiento de la planta (TCP_{PC}), de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) durante el período crítico; y del número de granos de la espiga apical (NGE_1), sub-apical (NGE_2) y por planta (NGP ; i.e., NGE_1+NGE_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos..... 65
- Cuadro 3.4:** Valores medios y ANVAs de la prolificidad y del rendimiento en grano de la espiga apical (RGE_1), sub-apical (RGE_2) y por planta (RGP ; i.e., $RGE_1+ RGE_2$). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos. 66
- Cuadro 3.5:** Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p<0,05$) de las funciones curvilíneas ajustadas para la relación entre el número de granos por planta (NGP) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función curvilínea se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n: número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para las dos condiciones de N en cada híbrido (Global)..... 67
- Cuadro 3.6:** Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p<0,05$) de las funciones curvilíneas ajustadas para las relaciones entre el número de granos de la espiga apical (NGE_1) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función curvilínea se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n: número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para todos los híbridos (Global)..... 69
- Cuadro 3.7:** Valores medios y ANVAs de la partición de biomasa hacia la espiga apical ($TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$) y sub-apical ($TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$) durante el período crítico. Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos. 72

Cuadro 3.8: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones bi-lineales ajustadas para la relación entre la tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) o sub-apical (TCE_{2PC}) y la tasa de crecimiento de la planta (TCP_{PC}) durante el período crítico. Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n: número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Un modelo para todos los híbridos (Global)..... 74

Cuadro 3.9: Valores medios y ANVAs de la eficiencia reproductiva de la espiga apical (ERE_1), sub-apical (ERE_2) y de la planta (ERP). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos. 78

Cuadro 3.10: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones curvilíneas ajustadas para las relaciones entre (i) el número de granos de la espiga apical (NGE_1) y la tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico (TCE_{1PC}), y (ii) el número de granos de la espiga sub-apical (NGE_2) y la tasa de crecimiento de la espiga sub-apical durante el período crítico (TCE_{2PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función curvilínea se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación. n: número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para todos los híbridos (Global). 79

Cuadro 3.11: Valores medios y ANVAs del aborto de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos..... 82

Cuadro 4.1: Valores medios y ANVAs del número de granos por unidad de área (NG), peso de granos (PG), rendimiento por unidad de área, índice de cosecha (IC) y prolificidad. Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos..... 99

Cuadro 4.2: Valores medios y ANVAs de la absorción de N en tallo (hojas+tallos+chapas+marlo), grano y total, de la concentración de N en tallo y grano, del

índice de cosecha de N (ICN) y de la eficiencia interna de N (EIN). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos. 101

Cuadro 4.3: ANVAs del número de granos (NG), del peso de los granos (PG), del rendimiento por planta, del índice de cosecha (IC), de la absorción de N en tallo (hojas+tallos+chapas+marlo), grano y total, de la concentración de N en tallo (hojas+tallos+chapas+marlo) y grano, del índice de cosecha de N (ICN) y de la eficiencia interna de N (EIN). Los datos corresponden a los grupos de plantas no-prolíficas (G1) y prolíficas (G2) de cinco híbridos (H) de maíz cultivados en ambientes con alto aporte de N (N+) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Para la condición de bajo aporte de N (N-), se detallan los valores medios de los mismos atributos solo para el G1, el G2 no fue considerado debido a la baja representatividad de plantas prolíficas. n: número de plantas analizadas. 108

Cuadro 5.1: Valores medios y ANVAs de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada, la biomasa a nivel de cultivo en madurez fisiológica y la eficiencia del uso de la radiación (EUR). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos. 123

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Evolución de la variación relativa por década del rendimiento y del área sembrada del cultivo con maíz en Argentina desde el año 1970 hasta el año 2020. Fuente: Ministerio de Agroindustria (2019). Cada punto simboliza la variación entre el primer y el último año de cada década.....	3
Figura 1.2: Evolución del área sembrada del cultivo con maíz en cuatro subregiones de la Argentina desde año 2000 hasta el año 2018. Fuente: Ministerio de Agroindustria (2019).....	4
Figura 1.3: Evolución del área sembrada y del rendimiento del cultivo de maíz en la región sudoeste de la provincia de Buenos Aires durante el período 2008-2018. Fuente: Ministerio de Agroindustria (2019).	5
Figura 1.4: Percentil 30, promedio y 70 del rendimiento relativo al promedio por jurisdicción del cultivo de maíz en la región sudoeste de la provincia de Buenos Aires durante el período 2009-2016. Fuente: Grupo Experimental Agrícola Sud-Oeste (GEASO) de AACREA, 2017.....	5
Figura 2.1: Esquema de relaciones teóricas entre el número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del número de hojas expandidas (estado V_n) de cada planta (a); logaritmo natural (\ln) del índice de partición (IP) en función del estado V_n (b y c); logaritmo natural (\ln) del índice de partición (IP) en función del número de flores totales de la espiga apical (NFT E_1) y sub-apical (NFT E_2) con similar (d) o diferente (e) partición de foto-asimilados hacia las espigas. R_1 : floración.....	23
Figura 2.2 : Evolución de la radiación solar (a) y la temperatura media diaria del aire (b) durante las dos estaciones de crecimiento de los cultivos (línea sólida: Exp_1 , línea punteada: Exp_2). El tiempo desde siembra está expresado en unidades de tiempo térmico ($^{\circ}Cd$) con una temperatura base de $8^{\circ}C$ (Ritchie y NeSmith, 1991). Las líneas horizontales y la flecha representan la extensión de los períodos críticos promedio y la madurez fisiológica de los híbridos testados en los dos experimentos, respectivamente.	26
Figura 2.3: Logaritmo natural (\ln) del índice de partición de biomasa de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el promedio de estados V de las plantas muestreadas en cada sub-sub-parcela ($N \times D \times Exp$) y del \ln del índice de partición de E_1 y E_2 de las mismas plantas. Las líneas representan las funciones ajustadas.	31

Figura 2.4: Número de flores totales de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N , respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el promedio de los estados V de las plantas muestreadas en cada sub-sub-parcela ($N \times D \times \text{Exp}$) y del número de flores totales de E_1 y E_2 de las mismas plantas. Las líneas representan las funciones ajustadas. 35

Figura 2.5: Logaritmo natural (\ln) del índice de partición de biomasa de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del número de flores totales, desde V_8 hasta R_1 . Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N , respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Los puntos negros y blancos de mayor tamaño dentro de los círculos simbolizan el promedio del número de flores totales de las plantas muestreadas en cada sub-sub-parcela ($N \times D \times \text{Exp}$) y del \ln de índice de partición de E_1 y E_2 de las mismas plantas. Los puntos negros y blancos simbolizan el promedio general del conjunto de datos de E_1 y E_2 . Las líneas representan las funciones ajustadas. 38

Figura 2.6: Frecuencia de ocurrencia del intervalo antesis-silking (ASI) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en baja densidad (i.e., 4 pl m^{-2}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N , respectivamente) y durante los dos experimentos. 41

Figura 2.7: Frecuencia de ocurrencia del intervalo antesis-silking (ASI) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en alta densidad (i.e., 8 pl m^{-2}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N , respectivamente) y durante los dos experimentos. 42

Figura 2.8: Porcentaje de estigmas expuestos (EE) de la espiga sub-apical (E_2) en función del porcentaje de estigmas expuestos de la espiga apical (E_1), ambos respecto del total de estigmas. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor de EE de la E_2 de cada tratamiento ($N \times D \times \text{Exp}$) y de EE de la E_1 de las mismas plantas. La línea punteada simboliza la relación 1:1. 43

Figura 2.9: Esquema comparativo para un híbrido con similar (izquierda) o diferente (derecha) comportamiento entre la espiga apical (E_1) y la sub-apical (E_2). NFT: número de flores totales, Estados V o V_n : número de hojas expandidas, \ln : logaritmo natural, IP:

del índice de partición. Los símbolos en color rojo indican los valores promedios de cada espiga. 52

Figura 3.1: Número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) (a), tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico TCP_{PC} (b) y número de granos de la espiga apical (NGE_1) y sub-apical (NGE_2) en función de la tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) durante el período crítico, respectivamente (c). 56

Figura 3.2: Número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas. 68

Figura 3.3: Número de granos por planta (NGP) y de la espiga apical (NGE_1) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas. 70

Figura 3.4: Tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas finas representan cocientes iguales entre las TCEs y la TCP_{PC} al 25, 50 y 75%. 75

Figura 3.5: Tasa de crecimiento de la espiga sub-apical (TCE_{2PC}) con $NGE_2 > 0$ en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas finas representan cocientes iguales entre la TCE_{2PC} y la TCP_{PC} al 25, 50 y 75%. 76

Figura 3.6: Número de granos de la espiga apical (NGE_1) y sub-apical (NGE_2) en función de la tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) durante el período crítico. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos

ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas. 80

Figura 3.7: Número de granos de la espiga apical (NGE_1) en función del intervalo antesis-silking (ASI) de la espiga apical (E_1). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor promedio del NGE_1 de las plantas muestreadas en cada combinación (N×D×Exp) y del ASI de la E_1 de las mismas plantas. La línea representa la función ajustada..... 83

Figura 3.8: Número de granos de la espiga sub-apical (NGE_2) (a) y prolificidad (b) en función del intervalo entre la emergencia de estigmas de la E_1 y la E_2 (ESI). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor promedio del NGE_2 y de la prolificidad de las plantas muestreadas en cada combinación (N×D×Exp) y del ESI de las mismas plantas. Las líneas representan las funciones ajustadas. 83

Figura 3.9: Porcentaje de aborto de la espiga sub-apical (E_2) en función de los parámetros s (a), t (b) y u (c) de las funciones obtenidas para dicha espiga (Cuadro 3.8). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. 88

Figura 4.1: Valores medios de la prolificidad (a) y de la absorción de N en grano (b) para la interacción N×D, y de la eficiencia interna de N (EIN) (c) para la interacción N×H. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (4 y 8 pl m⁻²) durante los dos experimentos. E = espigas, rto = rendimiento..... 100

Figura 4.2: Rendimiento por unidad de área en función del N total absorbido (a), y residuales del modelo ajustado en la figura (a) en función de la concentración de N (b y c), y del índice de cosecha de N (ICN) (d y e). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N [N- (b y d) y N+ (c y e); bajo y alto aporte de N, respectivamente] y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos. Cada punto representa una sub-sub-parcela. Los intervalos de confianza al 95% se detallan entre paréntesis. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas en la figura (a) representan isolíneas de igual EIN. 103

Figura 4.3: Variación relativa entre 8 y 4 plantas m^{-2} en función de la prolificidad en 4 plantas m^{-2} de la eficiencia interna de N (EIN) (a), del rendimiento por unidad de área (c) y del N total absorbido (e); y la EIN (b), el rendimiento por unidad de área (d) y del N total absorbido (f) en 8 plantas m^{-2} en función de cada atributo en 4 plantas m^{-2} . Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. En a), c) y e) los símbolos identifican prolificidad en 4 plantas m^{-2} . En b), d) y f) los símbolos identifican prolificidad en 8 plantas m^{-2} . Las líneas continuas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas en las figuras (b), (d) y (f) representan la relación 1:1 entre ambas variables. E = espigas, rto = rendimiento..... 106

Figura 4.4: Rendimiento por planta en función del N total absorbido (a), y residuales del modelo ajustado en la figura (a) en función de la concentración de N (b y c) y del índice de cosecha de N (ICN) (d y e). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N [N- (b y d) y N+ (c y e); bajo y alto aporte de N, respectivamente] y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos. En N+, las plantas fueron agrupadas de acuerdo a su prolificidad (G1: no prolíficas y G2: prolíficas). En N-, G2 no se consideró debido a la baja representatividad de plantas prolíficas. Cada punto representa una sub-sub-parcela. Los intervalos de confianza al 95% se detallan entre paréntesis. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas en la figura (a) representan isolíneas de igual EIN. ... 111

Figura 4.5: Rendimiento por planta y de la espiga apical (E_1) en función del N total absorbido. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. En N+, las plantas fueron agrupadas de acuerdo a su prolificidad (G1: no prolíficas y G2: prolíficas). En N-, G2 no se consideró debido a la baja representatividad de plantas prolíficas. E_1 G2 representa el rendimiento de la espiga apical de las plantas del G2. Cada punto representa una sub-sub-parcela. Los intervalos de confianza al 95% se detallan entre paréntesis. Las líneas representan las funciones ajustadas para el rendimiento por planta (líneas continuas: $G1 + G2$) y de la espiga apical (línea punteada: $G1 + E_1 G2$) de cada conjunto de datos. 112

Figura 5.1: Diagrama conceptual que describe las conexiones encontradas entre los determinantes fisiológicos y numéricos del rendimiento en grano en híbridos prolíficos de maíz. Los óvalos representan variables de control y los rectángulos representan variables de estado. Los colores verde, azul y amarillo significan variables de control,

estado o llaves que son afectadas por el N, la densidad y por ambos factores (en interacción o en forma independiente), respectivamente. Las líneas continuas representan relaciones entre variables de estado y las discontinuas indican variables o procesos que regulan dichas relaciones. 125

Figura 5.2: Intervalo entre la emergencia de estigmas de la E_1 y la E_2 (ESI) en función del intervalo anthesis-silking (ASI) de la espiga apical (E_1). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor promedio del ESI de las plantas muestreadas en cada combinación ($N \times D \times \text{Exp}$) y del del ASI de la E_1 de las mismas plantas. 131

ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado
ASI	Intervalo antesis-silking (sigla en inglés)
D	Densidad
E ₁	Espiga apical
E ₂	Espiga sub-apical
EE	Estigmas expuestos
EIN	Eficiencia interna de nitrógeno
ENE	Estigmas no expuestos
ERE ₁	Eficiencia reproductiva de la espiga apical
ERE ₂	Eficiencia reproductiva de la espiga sub-apical
ERN	Eficiencia de recuperación de nitrógeno
ERP	Eficiencia reproductiva de la planta
ESI	Intervalo entre la floración de ambas espigas (sigla en inglés)
EUN	Eficiencia en el uso del nitrógeno
Exp	Experimento
IC	Índice de cosecha
ICN	Índice de cosecha de nitrógeno
IP	Índice de partición
N	Nitrógeno
NFT	Número de flores totales
NG	Número de granos
NGE ₁	Número de granos de la espiga apical
NGE ₂	Número de granos de la espiga sub-apical
NGP	Número de granos por planta
PC	Período crítico
pl	Planta
R ₁	Floración femenina
R ₁₋₁₅	15 días pre-floración femenina
R ₂	15 días post-floración femenina
RDE ₁	Rendimiento de la espiga apical
RDE ₂	Rendimiento de la espiga sub-apical
RDP	Rendimiento por planta
TCE _{1PC} TCP _{PC} ⁻¹	Partición de biomasa hacia la espiga apical en el período crítico
TCE _{2PC} TCP _{PC} ⁻¹	Partición de biomasa hacia la espiga sub-apical en el período crítico
TCE _{1PC}	Tasa de crecimiento de la espiga apical en el período crítico
TCE _{2PC}	Tasa de crecimiento de la espiga sub-apical en el período crítico
TCP _{PC}	Tasa de crecimiento de la planta en el período crítico
V _n	Estadío foliar

RESUMEN

Fijación de granos en espigas apicales y sub-apicales en híbridos argentinos de maíz (*Zea mays* L.) de las últimas cuatro décadas ante cambios en la densidad de siembra y la oferta nutricional

Parte de la producción nacional de maíz (*Zea Mays* L.) se realiza en zonas marginales donde el uso de bajas densidades de siembra con híbridos prolíficos capaces de fijar granos en espigas sub-apicales (E_2), puede otorgar estabilidad al rendimiento y generar cambios no documentados en la eficiencia interna de nitrógeno (N) ($\text{g grano g N absorbido}^{-1}$; EIN). Sin embargo, el escaso aporte de N puede limitar la expresión del rendimiento de la E_2 . El objetivo general de este proyecto fue analizar los diferentes atributos involucrados en la fijación de granos en la espiga apical (E_1) y la E_2 y su impacto sobre la EIN en cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas, cultivados en ambientes contrastantes por el manejo de la densidad de siembra (D_4 : 4 y D_8 : 8 pl m^{-2}) y la oferta nutricional (N^- : 0 y N^+ : 200 kg N ha^{-1}). Desde etapas tempranas del desarrollo, los diferentes índices de partición de biomasa (IP) de la E_1 y E_2 fueron asociados al diferente número de flores totales (NFT) de ambas espigas ($\text{NFTE}_1 > \text{NFTE}_2$). Los ambientes de N^+ y D_4 generaron en floración, aumentos en el NFT, IP y en la eficiencia reproductiva de la E_2 (número de granos por unidad de crecimiento de la E_2), y una menor asincronía floral entre la liberación de polen y la emergencia de estigmas de ambas espigas, especialmente de la E_2 . En consecuencia, los mayores valores de prolificidad y del número de granos de la E_2 se detectaron en D_4 con alta oferta de N. Para un genotipo dado, la prolificidad generó aumentos en el rendimiento y en el índice de cosecha de N, promoviendo mejoras en la EIN. Así, en ambiente marginales para la producción de maíz, el manejo defensivo basado en el uso de híbridos prolíficos en baja

de densidad de siembra necesitaría ajustar la oferta de N para permitir la expresión de la prolificidad, y con ello incrementar el rendimiento y la EIN.

Palabras claves: Maíz, desarrollo floral, prolificidad, rendimiento, eficiencia interna de nitrógeno, densidad.

ABSTRACT

Kernel setting at the apical and sub-apical ears of Argentine maize hybrids (*Zea mays* L.) released during the last four decades cultivated at contrasting plant densities and N supplies

Part of the national maize (*Zea Mays* L.) production is performed in marginal areas where the adoption of low plant densities with prolific hybrids capable to set kernels at the sub-apical ear (E_2), may allow yield stability and changes in nitrogen (N) internal efficiency ($\text{kg grain kg N uptake}^{-1}$; NIE). However, the scarce supply of N can compromise the E_2 yield expression. The general objective of this project was to analyze different traits related to kernel setting at the apical ear (E_1) and the E_2 and their impact on NIE of five maize hybrids released during the last four decades in Argentina cultivated under contrasting plant densities (D_4 : 4 and D_8 : 8 pl m^{-2}) and N supplies (N^- : 0 and N^+ : 200 kg N ha^{-1}). From early developmental stages, different biomass partition index (PI) of the E_1 and the E_2 were associated to the different number of total flowers (NTF) of both ears ($\text{NTF } E_1 > \text{NTF } E_2$). Around silking, environments with N^+ and D_4 allowed increases in NTF, PI and in reproductive efficiency of the E_2 (numbers of kernels per E_2 growth unit), and a lower floral asynchrony between pollen shedding and silks extrusion of both ears, especially for the E_2 . In consequence, the higher prolificacy values and number of kernels of the E_2 were recorded at D_4 with N^+ . For a given genotype, prolificacy generated increases in grain yield and N harvest index, promoting improvements in NIE. Thus, in marginals environments for maize crops production, defensive managements based on the adoption of prolific hybrids growing at low plant density would need to adjust N supply to allow the expression of prolificacy and thereby to increase grain yield and NIE.

Key words: maize, floral development, prolificacy, yield, nitrogen internal efficiency, plant density.

Introducción general

1.1. Planteo del problema y revisión de antecedentes

1.1.1. El cultivo de maíz y su participación en los nuevos ambientes de producción de Argentina

En las próximas décadas, la demanda de productos agrícolas continuará creciendo debido al constante aumento de la población mundial, a los cambios en la calidad de la dieta de muchos habitantes y a los mayores requerimientos de biocombustibles (Tilman *et al.*, 2011). La población mundial, que actualmente es de aproximadamente 7.600 millones de personas alcanzará los 8.600 millones para el año 2030 y 9.800 millones para el 2050 (UN, 2017). Por otro lado, los cambios en la calidad de la dieta serán promovidos por aumentos del poder adquisitivo en los países desarrollados, los cuales comenzarán a consumir dietas más calóricas y ricas en proteína animal (Andrade, 2016). Es por ello que el rol de los cereales, en especial del maíz como fuente de alimento animal, es trascendental para afrontar dicha demanda y por este motivo se proyecta que dicho cultivo presentará un incremento en su demanda del orden del 60% hacia el 2050, superando los valores proyectados para trigo y arroz (Alexandratos y Bruisma, 2012). Sin embargo, el actual incremento en la producción de maíz sólo permitirá satisfacer menos de la mitad de su futura demanda (Ray *et al.*, 2013). Ante este escenario y con el objetivo de disminuir la brecha entre la oferta y demanda de este insumo, los incrementos en la producción antes mencionados pueden ser logrados mediante dos alternativas no excluyentes entre sí: i) la expansión de la frontera agrícola y (ii) el aumento de la productividad por unidad de superficie.

Con referencia a la expansión de la frontera agrícola, desde la década del 60' la superficie mundialmente cultivada con los principales cultivos de granos ha variado muy poco (FAOSTAT, 2017). Además, del total de tierras con posibilidad de ser incorporadas a la producción agrícola mundial un gran porcentaje posee suelos de baja capacidad

productiva y altamente dependientes de insumos, lo cual atenta a la sustentabilidad de estos nuevos sistemas productivos (Norse *et al.*, 1992; Buringh y Dudal, 1987). Focalizándonos en el cultivo de maíz en Argentina, el área destinada a su producción exhibió durante la última década mayores aumentos (i.e., variaciones positivas) que los registrados en los rendimientos alcanzados (Fig. 1.1). Esta expansión del área de siembra de maíz fue generada por el desplazamiento del cultivo hacia zonas principalmente destinadas a la ganadería (llamadas marginales), que se ubican por fuera de las regiones tradicionales de siembra (i.e., la región norte de Buenos Aires, sur de Santa Fe y sudeste de Córdoba) y en provincias diferentes a las de la zona núcleo de producción (Chaco, San Luis y Santiago del Estero) (Ministerio de Agroindustria, 2019).

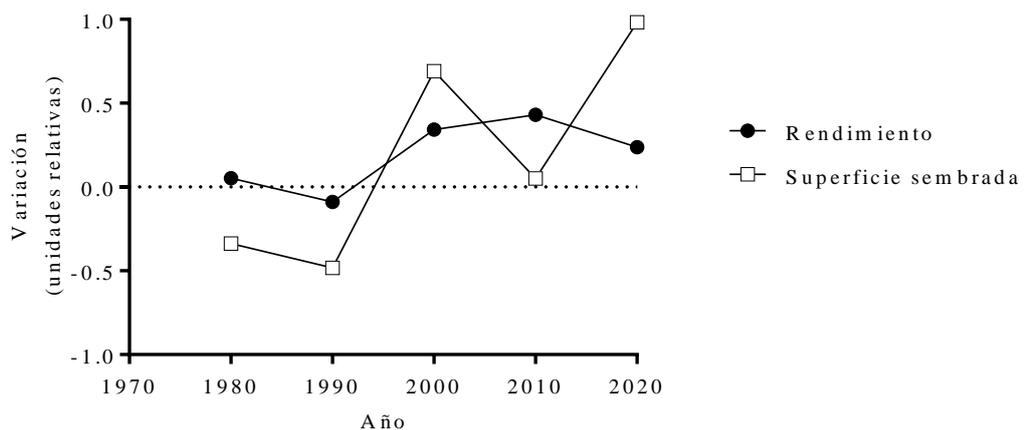


Figura 1.1: Evolución de la variación relativa por década del rendimiento y del área sembrada del cultivo con maíz en Argentina desde el año 1970 hasta el año 2020. Fuente: Ministerio de Agroindustria (2019). Cada punto simboliza la variación entre el primer y el último año de cada década.

En estos ambientes es común la existencia de menores precipitaciones y numerosas variaciones inter e intra-anales, que generan fluctuaciones en la oferta de agua especialmente en los meses estivales (e.g. sur y oeste de la región pampeana; Penalba y Vargas, 2004). La combinación de este régimen de precipitaciones junto con las variaciones espaciales en la profundidad, textura y composición química de los suelos (Salazar Lea Plaza y Moscatelli, 1989) determina una elevada heterogeneidad espaciotemporal en la producción de maíz debido a los diferentes presupuestos hídricos.

Por lo tanto, la adecuada elección de la estructura del cultivo (fecha y densidad de siembra y genotipo) para cada ambiente, o de un manejo conservativo entre ambientes, juegan un rol fundamental a la hora de capitalizar mejoras imprevistas en la disponibilidad de agua durante la estación de crecimiento del cultivo de maíz (Rodríguez *et al.*, 2018). Por ejemplo, en el Sudoeste de Buenos Aires la combinación de fecha de siembra tardía en conjunto con la baja densidad de siembra ha contribuido a mejorar el balance hídrico especialmente alrededor de floración (Rotili *et al.*, 2019), favoreciendo el crecimiento individual de las plantas y la posible expresión de mecanismos de plasticidad reproductiva (i.e., varias espigas por planta) que estabilizan rendimiento entre ambientes (Maddonni y Martínez-Bercovich, 2014). Es por ello que, en esta zona productiva, estas prácticas de manejo defensivo no sólo permitieron incorporar nuevas tierras destinadas al cultivo de maíz (i.e., expansión; Fig. 1.2), sino también expresar su mejora genética a través de mayores rendimientos especialmente en los ambientes de menor productividad (Fig. 1.3 y 1.4).

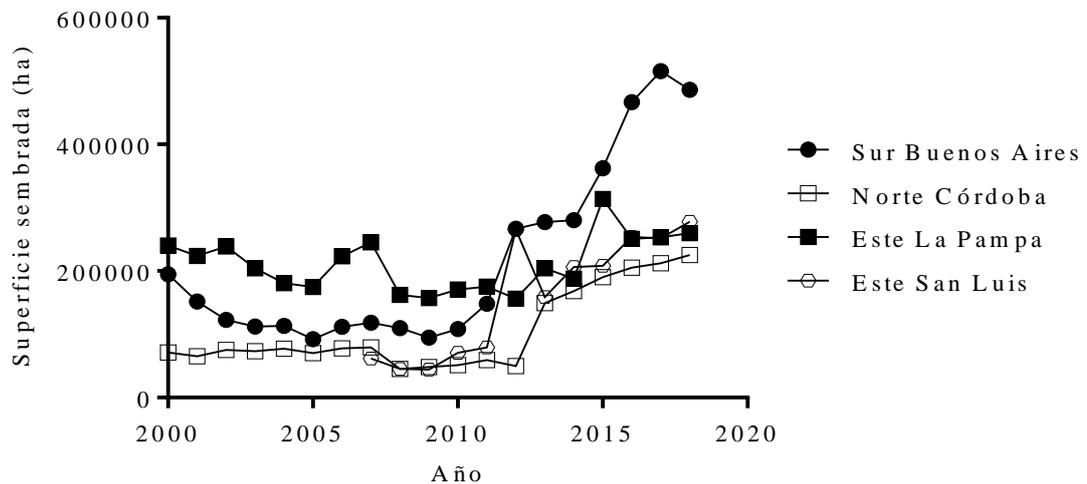


Figura 1.2: Evolución del área sembrada del cultivo con maíz en cuatro subregiones de la Argentina desde año 2000 hasta el año 2018. Fuente: Ministerio de Agroindustria (2019).

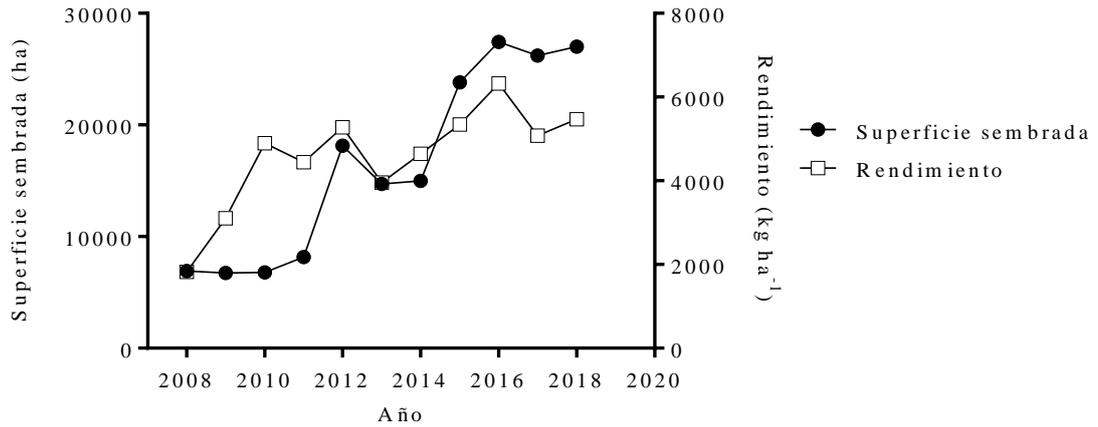


Figura 1.3: Evolución del área sembrada y del rendimiento del cultivo de maíz en la región sudoeste de la provincia de Buenos Aires durante el período 2008-2018. Fuente: Ministerio de Agroindustria (2019).

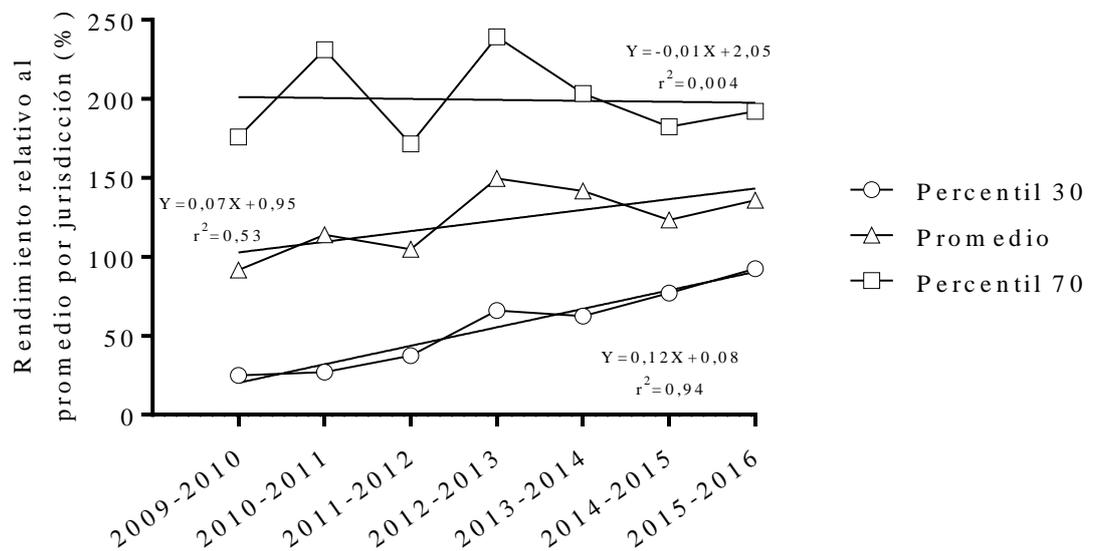


Figura 1.4: Percentil 30, promedio y 70 del rendimiento relativo al promedio por jurisdicción del cultivo de maíz en la región sudoeste de la provincia de Buenos Aires durante el período 2009-2016. Fuente: Grupo Experimental Agrícola Sud-Oeste (GEASO) de AACREA, 2017.

1.1.2. Mecanismos que generan prolificidad en maíz

El maíz es una de las especies cultivadas que mayor respuesta tiene en su crecimiento ante modificaciones en el sistema de producción, debido a que los cambios en el ambiente originados por la fecha (Cirilo y Andrade, 1994) y la densidad de siembra (Echarte *et al.*, 2000), el arreglo espacial de las plantas (Epinat-Le Signor *et al.*, 2001;

Maddonni *et al.*, 2001), el genotipo (Epinat-Le Signor *et al.*, 2001) y la fertilización nitrogenada (Rossini *et al.*, 2011), son altamente percibidos por las plantas, impactando en el rendimiento final del cultivo. Es por ello que en ambientes restrictivos para el crecimiento (i.e., ambientes de baja potencialidad), la elección de una baja densidad de siembra establece una menor competencia por recursos (Satorre, 1988 y 1999; Vega y Andrade, 2000) ya sea nutrientes (Mitchell, 1970), agua (Andrade *et al.*, 1996; Rotili *et al.*, 2019) o ambos factores (Andrade *et al.*, 2002) que se prevén escasos. De esta manera existe una mejor economía de estos recursos a lo largo del ciclo del cultivo, disminuyendo su consumo en etapas tempranas para diferirlos posteriormente hacia las etapas reproductivas más críticas para la definición del rendimiento (Denmead y Shaw, 1960; Rotili *et al.*, 2019).

En este estudio, la prolificidad fue definida como la habilidad de las plantas en fijar granos en más de una espiga en el vástago principal, i.e., la espiga apical (E_1) y la sub-apical (E_2) (Pan *et al.*, 1984). Dentro de cada planta, existe un patrón jerárquico en el desarrollo reproductivo en el cual el crecimiento y desarrollo de la panoja domina sobre el crecimiento y desarrollo de las espigas (i.e., dominancia apical); de la misma manera que la E_1 domina sobre la E_2 , lo que determina una asincronía en la diferenciación (i.e., número de flores totales; NFT) y posteriormente en el crecimiento (i.e., emisión de los estigmas por fuera de las chalas) de las flores de ambas espigas (Otegui, 1997). Condiciones de estrés, promovidas por la alta densidad (Uribelarrea *et al.*, 2002) y/o por restricciones hídricas (Edmeades *et al.*, 1993) o nutricionales (D'Andrea *et al.*, 2006), magnifican el retraso en el inicio y en la sincronización de la emergencia de los estigmas de la E_1 y más aún de la E_2 . Esto último se refleja como un mayor intervalo entre la floración masculina y femenina (i.e., ASI de su sigla en inglés) y entre la floración de ambas espigas (i.e., ESI de su sigla en inglés), y en el grado de exposición sincrónica de

sus estigmas al polen, impactando negativamente sobre el número de granos (NG) de la E_1 (NGE_1) y de la E_2 (NGE_2) (Cárcova *et al.*, 2000).

En general, en los ambientes menos productivos de maíz se utilizan los mismos genotipos que en aquellos ambientes de mayor potencialidad, donde la selección de esos híbridos se realiza bajo una fuerte presión de competencia, principalmente por radiación (i.e., altas densidades) (Tollenaar y Wu, 1999; Fischer y Edmeades, 2010). Estos genotipos resultan más tolerantes al incremento del número de plantas por unidad de área y maximizan el rendimiento del cultivo en altas densidades de siembra (Di Matteo *et al.*, 2016; Echarte *et al.*, 2000; Sangoi *et al.*, 2002), logrando rendimientos cercanos al potencial. En esas condiciones de manejo, no se expresa la presencia de plantas con más de una espiga, i.e., el índice de prolificidad resulta cercano a 1 (Maddonni y Martínez-Bercovich, 2014; Otegui *et al.*, 1995) y, en consecuencia, el rendimiento del cultivo queda definido por la capacidad de cada planta en fijar granos en la E_1 . Por el contrario, el uso de bajas densidades permite que las plantas de algunos genotipos expresen valores de prolificidad > 1 como consecuencia de las mayores tasas de crecimiento individual de las plantas (TCP) en el período crítico (PC), i.e., el período de 30 días centrado alrededor de floración femenina (R_1 , Ritchie *et al.*, 1986). Sin embargo, en estudios poblacionales con diferentes genotipos donde se describe la variabilidad natural de la TCP_{PC} en canopeos de maíz (Andrade *et al.*, 1999; Vega *et al.*, 2001a y b), se observa una gran variabilidad del NGE_2 y en consecuencia del número de granos por planta (NGP), para similares valores de TCP_{PC} . Bajo este marco de estudio, Ciancio *et al.* (2016) demostraron que, en bajas densidades de siembra, un mayor NGP podía lograrse mediante la selección de cultivares con mayores relaciones entre la tasa de crecimiento de la E_2 (TCE_{2PC}) y la TCP_{PC} (i.e., mayores particiones de biomasa hacia la E_2 : $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$) y mayores eficiencias reproductivas (ER) de esta espiga (i.e., $ERE_2 = NGE_2 TCE_{2PC}^{-1}$) sin afectar la

fijación de granos en la E_1 . Cabe destacar, que en el trabajo realizado por Ciancio *et al.* (2016), los cultivos fueron conducidos sin limitaciones hídrico-nutricionales.

Asimismo, se han encontrado efectos directos e indirectos de las deficiencias de N sobre TCP_{PC} y el NGE_1 . Below *et al.* (2000), sugirió que el N tiene un efecto directo sobre el NGE_1 y en consecuencia sobre el NGP, controlando la capacidad del grano para utilizar carbono (i.e., fuerza del destino), pero D'Andrea *et al.* (2008) demostraron que las diferencias genotípicas en la respuesta del NGE_1 a la TCP_{PC} ante niveles contrastantes de N eran atribuibles a los efectos del nutriente sobre la partición de foto-asimilados hacia la E_1 , cuantificada como la relación entre la tasa de crecimiento de la E_1 (TCE_{1PC}) y la TCP_{PC} (efecto indirecto). Estas relaciones no fueron exploradas para el NGE_2 en ambientes contrastantes por la oferta de N.

1.1.3. Impacto de la prolificidad sobre la eficiencia de uso del N

En los ambientes de menor productividad, el uso de la fertilización N es escaso. Es por ello que la efectividad con la que el cultivo de maíz utiliza el N para producir rendimiento cobra gran importancia. Se han encontrado diferencias en la utilización del N en distintos genotipos, ya sea por diferencias en el fertilizante nitrogenado utilizado (Pan *et al.*, 1984), como así también por variaciones en la absorción y en la utilización de dicho nutriente (Moll y Kamprath, 1977). La eficiencia con la que el N es absorbido y utilizado para la producción de granos requiere que estos procesos junto con la translocación, asimilación y redistribución del N operen correcta y eficazmente (Moll *et al.*, 1982). La contribución relativa de estos procesos en la eficiencia en el uso del N (EUN) en genotipos con distinta prolificidad es desconocida y puede variar en distintas condiciones ambientales, incluidas la densidad de siembra y la oferta de N.

En ambientes de baja productividad, la presencia de suelos con poca materia orgánica puede reducir la disponibilidad del N edáfico debido a los menores aportes por mineralización de dicho nutriente (Kirschbaum, 1995; MacDonald *et al.*, 1995; Niklińska *et al.*, 1999). Adicionalmente en estas regiones templadas donde se proyectan deficiencias hídricas para los meses estivales, se reducen las dosis de N aplicado. Así, el N se convierte en uno de los principales nutrientes que limitan el rendimiento en el cultivo de maíz (Bender *et al.*, 2013; Ciampitti *et al.*, 2013), ya que la generación de biomasa, la definición del NG (Uhart y Andrade, 1995a,b) y la determinación del peso de los granos (PG) (Chen *et al.*, 2017), está fuertemente asociada a la disponibilidad de este nutriente en el suelo (Lemcoff y Loomis, 1986). La gran variabilidad detectada en la respuesta de los genotipos al aumento de la oferta de N, esta asociada a interacciones complejas en las cuales el genotipo, el ambiente y las prácticas de manejo, principalmente la densidad de siembra, intervienen de manera conjunta y simultánea (Assefa *et al.*, 2016). Por ejemplo, la mayor oferta de dicho nutriente se pone de manifiesto en algunos genotipos a través de aumentos en los rendimientos (Anderson *et al.*, 1985), y en otros a través de aumentos en el contenido de proteína (Kamprath *et al.*, 1973, Olsen *et al.*, 1976), obteniendo así distintas respuestas genotípicas a la oferta nitrogenada.

La necesidad de explorar la EUN en los sistemas de cultivo de maíz con manejos defensivos, resulta de interés económico y ambiental. Para ello es necesario desglosar los componentes de la EUN (i.e., la relación entre el rendimiento y el N disponible = N suelo + N fertilizante aplicado), en i) la eficiencia de recuperación del N (ERN), que se define como la proporción del N disponible que es absorbido por el cultivo en madurez fisiológica y ii) la eficiencia interna de N (EIN), que se determina mediante la relación entre el rendimiento en grano y el N total absorbido en madurez fisiológica. Estudios previos han demostrado que la EUN puede variar con el genotipo (Gallais y Coque, 2005;

Echarte *et al.*, 2008), la densidad de siembra (Ciampitti y Vyn, 2011) y con las interacciones entre ambos factores, debido a la tolerancia diferencial de los genotipos al estrés por densidad y nitrógeno, principalmente a través de los cambios en el índice de cosecha (IC; i.e., relación entre el rendimiento en grano y la biomasa total) (Boomsma *et al.*, 2009). Asimismo, se ha informado que la importancia relativa de los componentes de la EUN puede diferir dependiendo del suministro de N al cultivo (Ma y Dwyer, 1998; Moll *et al.*, 1982) y que las mejoras detectadas en ambas eficiencias (i.e., ERN y EIN), mejoran en consecuencia la EUN (Anderson *et al.*, 1985).

1.2. Objetivos e hipótesis

1.2.1 Objetivo general

El objetivo general de esta tesis fue realizar un análisis de los diferentes atributos involucrados en la fijación de granos en la E₁ y en la E₂ en cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas, cultivados en ambientes contrastantes por el manejo de la densidad de siembra y la oferta nutricional y su impacto sobre la EIN.

1.2.2. Objetivos específicos

En cada uno de los capítulos siguientes se analizaron los siguientes objetivos específicos para cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas cultivados en ambientes contrastantes por el manejo de la densidad de siembra y la oferta nutricional.

Capítulo 2:

Los objetivos de este capítulo fueron:

- i. Analizar el crecimiento individual de las plantas y sus espigas (incluyendo el índice de partición) desde el inicio de la etapa reproductiva (V_8) hasta floración (R_1).
- ii. Estudiar la evolución del desarrollo floral de ambas espigas durante el período detallado en i).
- iii. Describir la variabilidad del intervalo entre la antesis y la emergencia de estigmas de cada espiga y la profusión de estigmas.

Capítulo 3:

Los objetivos específicos de este capítulo (centrados en el período alrededor de floración) fueron:

- i. Analizar el crecimiento individual de las plantas y de la espiga apical y sub-apical alrededor de floración, incluyendo la cuantificación de la partición de biomasa hacia ambas espigas.
- ii. Cuantificar el número de granos fijados por planta y en cada una de las espigas y la prolificidad.
- iii. Estimar la eficiencia reproductiva de las plantas y de cada una de las espigas y el aborto de flores fecundadas.
- iv. Establecer las relaciones funcionales entre i) la fijación de granos y el crecimiento individual de las plantas y de cada una de las espigas, ii) el crecimiento individual de las plantas y de cada una de estas estructuras y iii) la fijación de granos y los intervalos entre la floración masculina y femenina y entre las floraciones de ambas espigas.

Capítulo 4:

Los objetivos de este capítulo (centrados en la EIN y su relación con la prolificidad) fueron:

- i. Analizar la eficiencia interna de N y sus componentes (rendimiento y N total absorbido y su partición en tallo y granos).
- ii. Determinar las relaciones entre el rendimiento y la absorción total de N (a nivel de planta y cultivo).
- iii. Establecer las relaciones entre los residuales de ii) y el índice de cosecha de N y la concentración de N en grano.
- iv. Determinar las relaciones entre las variaciones en la eficiencia interna de N, el rendimiento y el N total absorbido, generadas por cambios en la prolificidad (a nivel de cultivo).

1.2.3. Hipótesis

En función de los objetivos planteados en cada uno de los capítulos, se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

Capítulo 2:

Hipótesis 1): En etapas reproductivas tempranas, existe un desfase temporal en el crecimiento y el desarrollo morfogénico entre la espiga apical y sub-apical. Este desfase se sostiene para el crecimiento, pero tiende a atenuarse para el desarrollo hacia la floración de la espiga apical.

Hipótesis 2): Ante una restricción en el crecimiento individual de las plantas (alta densidad y/o baja oferta de N), el crecimiento de la espiga sub-apical se reduce en una mayor magnitud que el de la espiga apical, debido a una menor partición de fotoasimilados de la planta hacia la espiga sub-apical.

Hipótesis 3): Durante el estado de floración del cultivo, definido por la emergencia de estigmas de la espiga apical, la población presenta una menor proporción de espigas sub-

apicales con estigmas expuestos al polen debido a su retraso en el desarrollo floral. Dicha proporción se reduce aún más en los ambientes más restrictivos para el crecimiento, con el consecuente aumento del intervalo en la floración de ambas espigas.

Capítulo 3:

Hipótesis 4): En ambientes menos restrictivos (i.e., con mayor oferta de N y baja densidad de siembra), diferencias genotípicas en el número de granos de la espiga sub-apical están determinadas por cambios en la partición de foto-asimilados hacia esta espiga en el período crítico; observada como un aumento en la partición de biomasa en altas tasas de crecimiento individual de las plantas.

Hipótesis 5): Los híbridos con mayores prolificidades, cultivados en ambientes con baja densidad de siembra y alta oferta de N, alcanzan rendimientos similares a los genotipos con menores o nulas prolificidades. Esto se debe a la capacidad de los híbridos con mayor prolificidad de aumentar la partición de foto-asimilados hacia la espiga sub-apical en floración y/o la mayor eficiencia reproductiva de esta espiga, sosteniendo los valores de partición y eficiencia reproductiva de la espiga apical.

Hipótesis 6): En híbridos con mayores prolificidades, la menor oferta de N genera un aumento en el intervalo entre la floración de ambas espigas lo cual determina una fuerte caída en el número de granos de la espiga sub-apical.

Capítulo 4:

Hipótesis 7): La prolificidad genera aumentos en el rendimiento, pero reduce la eficiencia interna de N debido a un incremento en la concentración de N en grano, sin generar cambios en el índice de cosecha de N (i.e., compensación entre el índice de cosecha de carbono y la concentración de N en el grano).

1.3. Estructura de la tesis

Para poder cumplir con los objetivos y poner a prueba las hipótesis propuestas se realizaron 2 experimentos (Exps) a campo en dos años consecutivos en los cuales se utilizaron cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra. La presente tesis está compuesta por un capítulo de introducción general (capítulo 1), tres capítulos de resultados y un capítulo final de discusión general. El primer capítulo de resultados (capítulo 2) evalúa la evolución del desarrollo morfogénico de ambas espigas (número y estado floral) y su relación con el crecimiento (acumulación de biomasa) a lo largo del período prefloración. En el segundo capítulo de resultados (capítulo 3) se analiza el crecimiento individual de las plantas durante el PC y su relación con la fijación de granos. En el último capítulo de resultados (capítulo 4) se analiza la EIN y su relación con el rendimiento y la prolificidad. Finalmente, en el capítulo final de la tesis (capítulo 5) se incluye la discusión general de los resultados más relevantes, los avances en el conocimiento y las implicancias futuras.

**Desarrollo morfogénico de las espigas y su relación con el crecimiento y la
floración**

2.1. Introducción

El desarrollo de primordios florales en las yemas axilares del maíz comienza con posterioridad a la iniciación de la yema apical que originará las estructuras de la panoja. La primera yema axilar que cambia al estado reproductivo es la ubicada entre la quinta y la séptima hoja por debajo de la panoja. Por encima de estos fitómeros no se forman yemas axilares, es decir, que la última yema formada es la primera en pasar del estado vegetativo al reproductivo (Lejeune y Bernier, 2006). Esta iniciación de yemas sigue un sentido basípeto (i.e., progresa hacia las yemas axilares de los nudos basales del tallo), donde las últimas yemas que cambian de estado son las más longevas por su ontogenia. En cada una de las yemas axilares lo primero que se define es el número de hileras por espiga (Matthiess *et al.*, 1999; Otegui, 1996; Otegui y Melón, 1997), para luego continuar en sentido acrópeto (i.e., de la base de la yema hacia su ápice) con la diferenciación de espiguillas a lo largo de las hileras sin existir una espiguilla terminal. Es por ello que se ha asociado la finalización del proceso de iniciación de espiguillas con el comienzo de elongación de los estigmas de las espiguillas del tercio basal de la espiga (Otegui, 1997), momento en que queda fijado el número final de espiguillas diferenciadas y así el NFT o número potencial de granos.

Debido a que, por su posición en la planta, la yema que da origen a la E_2 cambia al estado reproductivo con posterioridad a la de la E_1 , se produce un desfase temporal en el inicio de la etapa reproductiva entre ambas estructuras, que genera una asincronía en su desarrollo floral (Otegui, 1997). Este atraso en la evolución de la diferenciación de flores de ambas yemas puede ser compensado en genotipos con mayor prolificidad, por una mayor tasa de diferenciación de espiguillas de la E_2 vs la E_1 (Otegui y Melón, 1997) o puede ser agravado en ambientes estresantes, resultando en un menor NGP debido a un retraso en la exposición de los estigmas de la E_2 al polen (Otegui *et al.*, 1995).

Investigaciones anteriores, han documentado que el NTF completamente desarrolladas de la E₁ no es sustancialmente afectado por disponibilidades contrastantes de foto-asimilados generadas por diferentes densidades de siembra (Cárcova *et al.*, 2000; Otegui, 1997; Rossini *et al.*, 2012), fechas de siembra (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui y Melón, 1997; Rossini *et al.*, 2016), disponibilidad de nutrientes (Lemcoff y Loomis, 1986; Monneveux *et al.*, 2005; Uhart y Andrade, 1995b), oferta de agua (Edmeades *et al.*, 1993; Otegui *et al.*, 1995; Rossini *et al.*, 2016) o temperaturas supra-óptimas (Rattalino Edreira *et al.*, 2011). Únicamente Otegui y Melón (1997) y Otegui (1997) describieron el desarrollo de ambas espigas comparativamente ante cambios en la fecha de siembra y la densidad, sin generar restricciones nutricionales, encontrando que en todas las situaciones la mayor proporción de flores de la E₁ y de la E₂ alcanzan el máximo estado de desarrollo floral al momento de la emergencia de los estigmas por fuera de las chalas. En consecuencia, el NTF completamente desarrolladas no sería un factor limitante a la fijación de granos en ambas espigas. Sin embargo, la emergencia de estigmas que normalmente se inicia luego de la liberación de polen de cada planta, puede verse retrasada ante la ocurrencia de restricciones para el crecimiento individual de las plantas (Jacobs y Pearson, 1992; Otegui *et al.*, 1995; Pagano *et al.*, 2007; Rossini *et al.*, 2012; Sangoi, 2001).

En ambientes muy estresantes, se produce un retraso en la emergencia de los estigmas a nivel poblacional, que origina un aumento del ASI y del ESI a nivel de planta individual. En este sentido, los efectos del mejoramiento, focalizados en la reducción del ASI a nivel poblacional (sólo cuantificado para la E₁) en ambientes estresantes, indirectamente seleccionaron materiales capaces de sostener una mayor TCE_{1PC}, indicativa de un mejor balance de carbono a nivel de este órgano (Edmeades *et al.*, 1993).

Pocos trabajos han relacionado el desarrollo morfogénico de las espigas con el balance de carbono de las plantas y su partición hacia estos órganos reproductivos en condiciones de estrés. Rossini *et al.*, (2012), demostraron que el efecto negativo de la baja oferta de N sobre el crecimiento individual de las plantas se evidenció en una menor tasa de desarrollo floral de la E₁. El impacto de este factor de estrés sobre la reducción de la TCE_{IPC} se tradujo en un incremento del ASI de cada planta. Hasta la fecha no existe información similar para la E₂, especialmente en híbridos con distinto grado de prolificidad en ambientes contrastantes por el manejo de la densidad de siembra y la oferta nutricional.

2.1.1. Objetivos específicos

Los objetivos de este capítulo fueron:

- i. Analizar el crecimiento individual de las plantas y sus espigas, (incluyendo el índice de partición) desde el inicio de la etapa reproductiva hasta floración.
- ii. Estudiar la evolución del desarrollo floral de ambas espigas durante el período detallado en i).
- iii. Describir la variabilidad del intervalo entre la antesis y la emergencia de estigmas de cada espiga y la profusión de estigmas.

Dicho análisis se llevó a cabo en cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas cultivados en ambientes contrastantes por el manejo de la densidad de siembra y la oferta nutricional.

2.1.2. Hipótesis

Hipótesis 1): En etapas reproductivas tempranas, existe un desfasaje temporal en el crecimiento y el desarrollo morfogénico entre la espiga apical y sub-apical. Este desfasaje

se sostiene para el crecimiento, pero tiende a atenuarse para el desarrollo hacia la floración de la espiga apical.

Hipótesis 2): Ante una restricción en el crecimiento individual de las plantas (alta densidad y/o baja oferta de N), el crecimiento de la espiga sub-apical se reduce en una mayor magnitud que el de la espiga apical, debido a una menor partición de fotoasimilados de la planta hacia la espiga sub-apical.

Hipótesis 3): Durante el estado de floración del cultivo, definido por la emergencia de estigmas de la espiga apical, la población presenta una menor proporción de espigas sub-apicales con estigmas expuestos al polen debido a su retraso en el desarrollo floral. Dicha proporción se reduce aún más en los ambientes más restrictivos para el crecimiento, con el consecuente aumento del intervalo en la floración de ambas espigas.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Diseño experimental

Se llevaron a cabo dos Exps durante los años 2015-2016 (Exp₁) y 2016-2017 (Exp₂) en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34° 35' S, 58° 29' O), sobre un suelo Argiudol vértico (Soil Survey Staff, 2010). Se cultivaron cinco híbridos argentinos de maíz de la empresa Dekalb-Argentina: DK-3F22, DK-4F37, DK-664, DK-747 y DK-7210. Se utilizó un diseño de parcelas sub-divididas con tres repeticiones, conformando la parcela principal la oferta de N (N⁻ y N⁺; bajo y alto aporte de N, respectivamente), la sub-parcela la densidad de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente), y la sub-sub-parcela, los híbridos. Los genotipos fueron seleccionados por ser los más cultivados hasta al menos cinco años después de su liberación en el mercado (Cuadro 2.1). Cada sub-sub-parcela involucró cuatro hileras de cultivo de 10 m de largo espaciadas a 0,50 m.

Se sembró un verdeo de invierno previo a cada Exp para reducir lo máximo posible el N del suelo, el cual fue cosechado y removido del sitio experimental 30 días antes de la siembra de cada ensayo. Posteriormente se realizó un muestreo de suelo (0-0,60 m) para cuantificar los nitratos presentes en las muestras de suelo y determinar el contenido de N inicial. La siembra se realizó el 26/10/2015 (Exp₁) y el 01/11/2016 (Exp₂) de forma manual con bastón, colocando 2-3 semillas por golpe. Una vez emergidas las plantas, se raleó dejando una planta por posición para asegurar las densidades objetivo. Los tratamientos de N+ asignados a las parcelas principales se fertilizaron con urea (46% N) a la siembra y en el estado de cuatro hojas expandidas (V₄; Ritchie *et al.*, 1986) para alcanzar una disponibilidad (N inicial + N fertilizante) de 270 kg N ha⁻¹. Los tratamientos de N- presentaron la disponibilidad inicial de N (ca. 70 kg N ha⁻¹). La humedad del suelo se mantuvo cercana a capacidad de campo utilizando riego por goteo y las parcelas se conservaron libres de malezas, plagas y enfermedades a través de controles químicos y mecánicos.

Cuadro 2.1: Nombre, año de liberación, tipo de híbrido y de endosperma y madurez relativa de los cinco genotipos utilizados en los dos experimentos.

Híbrido	Año de liberación	Tipo de híbrido	Tipo de endosperma	Madurez relativa
DK-3F22	1983	Cruzamiento triple (3 líneas)	Flint	122
DK-4F37	1988	Cruzamiento doble (4 líneas)	Semi-dent	124
DK-664	1993	Cruzamiento simple	Semi-dent	116
DK-747	2004	Cruzamiento simple	Dent	124
DK-7210	2012	Cruzamiento simple	Dent	122

2.2.2. Evolución del crecimiento individual de las plantas y del desarrollo floral de las espigas

Sobre las dos hileras centrales de cada sub-sub-parcela, se marcaron cuatro zonas de muestreo de máximo cuatro plantas cada una en similar estado fenológico (V₃), sobre las cuales se realizaron muestreos destructivos en los estados V₈, R₁-15 días de E₁ y R₁ de E₁ para la extracción de yemas axilares apicales y sub-apicales. Se conservaron las

porciones de tallo conteniendo a las yemas en una mezcla de alcohol (70%) y agua (30%) para la posterior observación del NFT de la E₁ y la E₂. Para dicha observación, el NFT fue el resultado del recuento de flores completamente desarrolladas y flores aún en desarrollo. Para ello, una vez separadas las yemas reproductivas de las porciones de tallo, se contabilizó el número de hileras (en la parte media de la espiga) y el número de flores por hilera en dos hileras opuestas de cada espiga en cada uno de los muestreos. Estos rasgos se observaron bajo lupa (6.3–40x, Leica Mz6). El NFT, fue estimado a partir del producto entre el número de flores promedio de las dos hileras y el número de hileras por espiga. Tanto las porciones de los tallos, como los restos de las plantas y las yemas se secaron en estufa para su posterior pesado. Para cada una de las plantas cosechadas en cada uno de los muestreos (i.e., V₈, R₁-15 días de E₁ y R₁ de E₁), se estimó el índice de partición (IP) de biomasa hacia cada estructura reproductiva (i.e., IPE₁₋₂ = biomasa de la E₁ o de la E₂/biomasa total de la planta).

La evolución del desarrollo floral (i.e., evolución del NFT) y del IP de cada espiga se la relacionó con la ontogenia de cada planta o estados V, cuantificada por el número total de hojas completamente expandidas, a través de funciones lineales-plateau (Ecs. 1 y 2) y lineales (Ec. 3), respectivamente (Figura 2.1a, b y c):

$$Y=[a+b*(X+c)], \text{ si } X \leq c \quad (1)$$

$$Y=a, \text{ si } X > c \quad (2)$$

donde Y es el NFT, X es el estado V, a es una constante, b es la tasa de diferenciación del NFT en función del estado V y c es el estado V donde se alcanza el máximo NFT,

$$Y=d+e*X \quad (3)$$

donde Y es el IP, X es el estado V, d es la ordenada al origen y e es la tasa de aumento del IP en función del estado V. Para linealizar estas relaciones, se realizó la transformación de los valores del IP mediante logaritmo natural (ln).

Complementariamente, se relacionó a través de una función lineal (Ec. 4), el IP con el estado de desarrollo floral (i.e., NFT) de la E₁ y de la E₂:

$$Y=f+g*X \quad (4)$$

donde Y es el IP, X es el NFT, f es la ordenada al origen y g es la tasa de variación del IP en función del NFT.

Esta relación permite establecer si las diferencias del IP entre la E₁ y la E₂, para igual estado V, son generadas (i) por un desfasaje del desarrollo floral entre espigas (observado gráficamente a través de una única función entre el IP y el desarrollo floral de ambas espigas pero con los datos de la E₂ desplazados hacia menores valores de NFT, Fig. 2.1b y d) o (ii) porque existe una dominancia adicional por carbono de la E₁ sobre la E₂ que resulta independiente del estado de desarrollo floral alcanzado por cada espiga, resultando gráficamente en una función distinta entre el IP y el NTF para cada espiga (Fig. 2.1c y e).

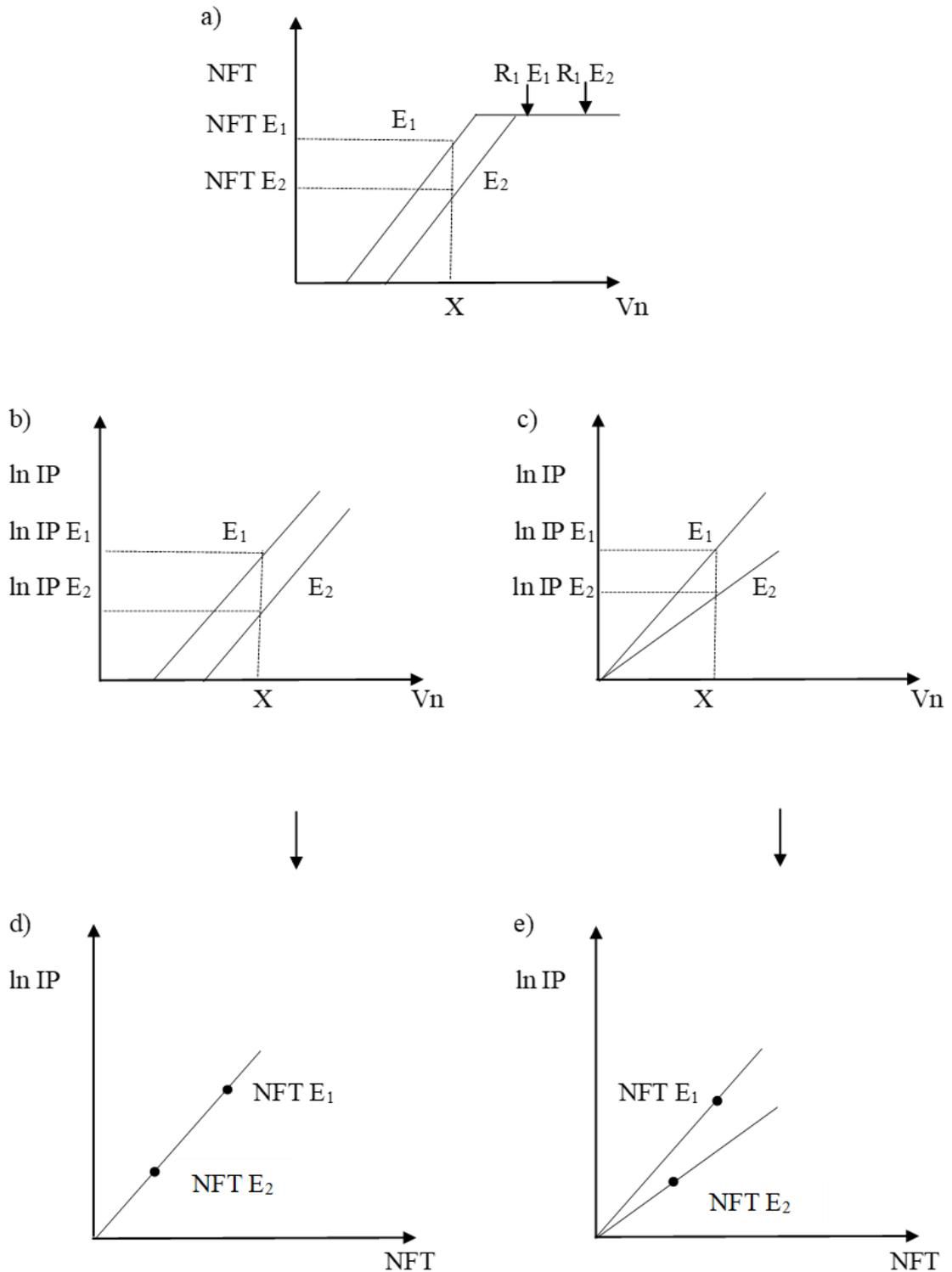


Figura 2.1: Esquema de relaciones teóricas entre el número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del número de hojas expandidas (estado V_n) de cada planta (a); logaritmo natural (\ln) del índice de partición (IP) en función del estado V_n (b y c); logaritmo natural (\ln) del índice de partición (IP) en función del número de flores totales de la espiga apical (NFT E_1) y sub-apical (NFT E_2) con similar (d) o diferente (e) partición de fotosintetizados hacia las espigas. R_1 : floración.

2.2.3. Intervalos de floración y profusión de estigmas

En una quinta zona dentro de cada sub-sub-parcela, se marcaron diez plantas en similar estado fenológico para realizar, a partir de V_3 , observaciones semanales de fenología foliar (i.e., número de hojas expandidas). Adicionalmente, se realizaron observaciones diarias de (i) antesis o floración masculina desde el inicio de la primera planta emitiendo polen y de (ii) floración o R_1 (al menos un estigma expuesto por fuera de las chalas,) de la E_1 y la E_2 de cada planta. Estos registros permitieron estimar el ASI y el ESI medio de cada planta mediante las Ecs. 5 y 6:

$$\text{ASI (días)} = \text{Fecha de } R_1 \text{ de } E_{1-2} - \text{Fecha de Antesis} \quad (5)$$

$$\text{ESI (días)} = \text{Fecha de } R_1 \text{ de } E_2 - \text{Fecha de } R_1 \text{ de } E_1 \quad (6)$$

Para los cálculos del ASI E_2 y del ESI de las plantas que no emitieron estigmas en la E_2 , se les asignó un valor (i.e., 15 días) mayor al máximo valor detectado (i.e., 12 días) de las plantas que sí alcanzaron el estado de R_1 en la E_2 . Esta metodología fue utilizada para incorporar al análisis poblacional del ASI y ESI a aquellas plantas que no emitieron estigmas en la E_2 .

Para registrar la profusión de estigmas de cada espiga se identificaron adicionalmente (como máximo) cuatro plantas en cada sub-sub-parcela. En R_1 de cada espiga (i.e., día 1), se taparon las espigas y luego en el día cinco se procedió a su cosecha (Cárcova *et al.*, 2000). Posteriormente, comenzando desde la posición basal, se identificaron a lo largo de dos hileras opuestas: (i) el número de flores con estigma por fuera de las chalas y (ii) el número de flores con estigma dentro de las chalas. El número de estigmas expuestos (EE) y no expuestos (ENE) por espiga fue estimado mediante el producto entre el número de flores con EE o ENE por hilera y el número de hileras.

2.2.4. Análisis estadístico

Se evaluaron los efectos de la disponibilidad de N, la densidad, los híbridos y sus interacciones sobre los rasgos medidos mediante análisis de varianza (ANVA). Se ajustó un modelo lineal mixto utilizando el paquete nlme (versión 3.1–139) en R 3.6.0 (R Core Team, 2019). Se consideró al Exp como un factor aleatorio, debido a que luego de realizar un ANVA con un modelo lineal incluyendo al Exp como un factor fijo, no se encontraron efectos significativos de dicho factor o de su interacción con otros factores en las variables analizadas. Cada efecto principal o interacción fue analizado en base a la correspondiente fuente de error del diseño en parcelas sub-divididas. Se utilizó la prueba LSD de Fischer para establecer la existencia de diferencias significativas entre las medias de los rasgos.

Las funciones ajustadas a las relaciones entre rasgos se llevaron a cabo utilizando el software informático GradPadPrism (GraphPad Prism 6.01; Motulsky y Christopoulos, 2003). En cada análisis, cuando las diferencias entre los parámetros de cada conjunto de datos no fueron significativas ($p > 0,05$) se ajustó una única función (global) para todos los datos. Se utilizó un intervalo de confianza del 95% para estimar las diferencias significativas de los parámetros de las funciones ajustadas.

2.3. Resultados

2.3.1. Condiciones ambientales durante los experimentos

Las condiciones meteorológicas a las que se expusieron los cultivos fueron ligeramente diferentes entre ambos Exps (Fig. 2.2). Las precipitaciones no fueron consideradas, dado que el contenido de agua en el suelo se mantuvo cercano a capacidad de campo a través de riegos complementarios durante todo el ciclo de los cultivos.

En general, la radiación solar incidente promedio durante el Exp₁ fue un 3% mayor que en el Exp₂ (Fig. 2.2a), mientras que la temperatura media del aire en el Exp₁ fue

levemente inferior (23,1 °C) que en el Exp₂ (23,6 °C) (Fig. 2.2b). Durante la etapa comprendida desde la siembra hasta la expansión de la 8va hoja (V₈), los cultivos recibieron similares valores de radiación solar diaria (variación del 4%) pero ligeros cambios en la temperatura media diaria (Exp₁ < Exp₂). Durante el PC promedio de los híbridos (i.e., desde fines de diciembre hasta mitad de enero), los cultivos en ambos Exps estuvieron expuestos a similares temperaturas medias diarias (ca. 25,3 °C vs 25,7 °C para el Exp₁ y el Exp₂; respectivamente) y radiaciones solares incidentes (variación < al 1% entre Exp₁ y el Exp₂). Sin embargo, el período post-floración de los cultivos del Exp₁ se desarrolló con mayores valores de radiación solar (15%) pero con similar temperatura media del aire que en el Exp₂.

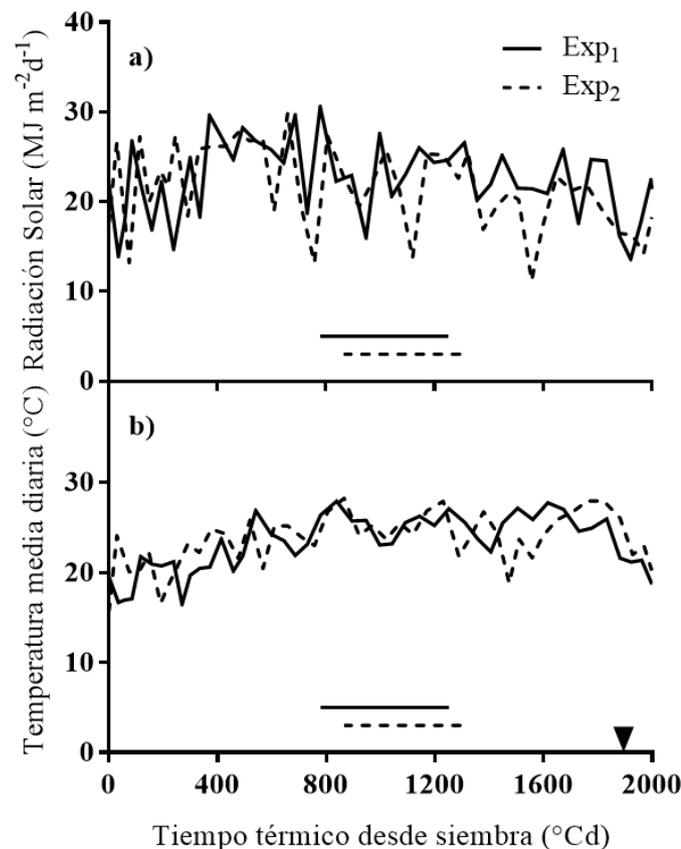


Figura 2.2 : Evolución de la radiación solar (a) y la temperatura media diaria del aire (b) durante las dos estaciones de crecimiento de los cultivos (línea sólida: Exp₁, línea punteada: Exp₂). El tiempo desde siembra está expresado en unidades de tiempo térmico (°Cd) con una temperatura base de 8°C (Ritchie y NeSmith, 1991). Las líneas horizontales y la flecha representan la extensión de los períodos críticos promedio y la madurez fisiológica de los híbridos testados en los dos experimentos, respectivamente.

2.3.2. Crecimiento individual de las plantas y partición de biomasa hacia las espigas

En los tres estadios de muestreo se registraron incrementos en los valores de biomasa individual de las plantas en respuesta a la mayor oferta de N (ca. 32%); mientras que sólo en R₁ se observó un aumento de la biomasa en respuesta a la baja densidad de siembra (ca. 27%) (Cuadro 2.2). En R₁ el híbrido DK-3F22 tuvo una mayor ($p<0,001$) producción de biomasa que el resto de los genotipos.

Con respecto a la partición de biomasa, en V₈ se observaron diferencias genotípicas en el IP de la E₁ en baja oferta de N, presentando en alta densidad el híbrido DK-664 el mayor valor de IP (i.e., 0,016%) y los híbridos DK-3F22, DK-7210 y DK-4F37 los menores valores (ca. 0,005%). Bajo esta misma oferta de N pero en baja densidad de siembra, los híbridos DK-664 y DK-4F37 presentaron los menores IP de la E₁ (ca. 0,002%) (N×D×H; $p<0,05$) (Cuadro 2.3). Por otro lado, para el mismo estado ontogénico no se detectaron efectos individuales de los factores ni de sus interacciones sobre el IP de la E₂. En R₁-15 se registraron aumentos en el IP de ambas espigas (ca. 90%) ante aumentos en la disponibilidad de N a excepción del híbrido DK-3F22 (N×H, $p<0,05$; Cuadro 2.3). En R₁, únicamente existieron efectos significativos sobre el IP de la E₂, detectándose los mayores valores en ambientes con alta oferta de N en todos los genotipos (ca. 5,50%), a excepción del híbrido DK-747 (i.e., 3,32%), (N×H, $p<0,05$; Cuadro 2.3) y reducciones del ca. 55% del IP en todos los genotipos por aumento en la densidad de siembra ($p<0,05$) (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.2: Valores medios y ANVAs de la biomasa total en V_8 , al inicio del período crítico (R_{1-15}) y en floración (R_1). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	Biomasa ($g\ pl^{-1}$)		
			V_8	R_{1-15}	R_1
N^-			28,2	54,0	106
N^+			49,4	83,7	130
<i>P</i>			*	***	*
	D_4		42,5	78,0	137
	D_8		35,1	59,8	99,5
	<i>P</i>		ns	ns	***
		DK-3F22	40,2	69,0	135 a
		DK-4F37	39,7	72,3	119 b
		DK-664	37,7	66,8	107 c
		DK-747	38,7	70,8	115 bc
		DK-7210	37,4	65,5	116 bc
		<i>p</i>	ns	ns	***
$N \times D$		<i>p</i>	ns	ns	ns
$D \times H$		<i>p</i>	ns	ns	ns
$N \times H$		<i>p</i>	ns	ns	ns
$N \times D \times H$		<i>p</i>	ns	ns	ns

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

Para todos los híbridos, en las dos ofertas de N y las dos densidades, el ln del IP de ambas espigas presentó una relación lineal y positiva con el estado V de las plantas (i.e., con el transcurso de la ontogenia) (Fig. 2.3). Para los híbridos DK-664, DK-747 (principalmente) y DK-7210, en baja oferta del N se registró una menor partición hacia la E_2 vs la E_1 (i.e., parámetro e de la $E_1 > e$ de la E_2 ; Cuadro 2.4). Con alta oferta de N todos los híbridos presentaron similar pendiente (i.e., respuesta de la partición) hacia ambas espigas, mientras que únicamente el híbrido DK-747 sostuvo una mayor respuesta de la biomasa hacia la E_1 en detrimento de la E_2 , aunque con menores diferencias entre espigas que en el ambiente de baja oferta de N (parámetro e ; Cuadro 2.4).

Cuadro 2.3: Valores medios y ANVAs del índice de partición (IP), de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en V_8 , al inicio del período crítico (R_1-15) y en floración (R_1). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	IP (%)							
			$E_1 V_8$	$E_2 V_8$	$E_1 R_1-15$	$E_2 R_1-15$	$E_1 R_1$	$E_2 R_1$		
N^-	D_4	DK-3F22	0,008	abcdef	0,017	0,018	0,020	7,08	4,47	
		DK-4F37	0,002	def	0,002	0,189	0,159	9,02	5,44	
		DK-664	0,002	def	0,004	0,154	0,139	9,52	4,01	
		DK-747	0,005	abcdef	0,007	0,179	0,122	7,39	2,81	
		DK-7210	0,004	abcdef	0,003	0,086	0,067	10,2	3,62	
	D_8	DK-3F22	0,004	def	0,037	0,021	0,051	6,85	2,91	
		DK-4F37	0,007	def	0,002	0,039	0,024	8,12	3,11	
		DK-664	0,016	abc	0,015	0,030	0,023	9,71	3,24	
		DK-747	0,011	abcdef	0,009	0,042	0,042	6,90	1,83	
		DK-7210	0,003	def	0,002	0,035	0,031	7,76	2,23	
N^+	D_4	DK-3F22	0,003	abcdef	0,003	0,417	0,437	7,67	6,56	
		DK-4F37	0,002	abcdef	0,004	1,365	1,375	8,23	6,11	
		DK-664	0,005	abcdef	0,005	1,869	1,476	10,2	8,18	
		DK-747	0,011	abcdef	0,007	0,788	0,750	9,99	4,33	
		DK-7210	0,005	abcdef	0,007	1,122	0,964	9,38	5,66	
	D_8	DK-3F22	0,002	cdef	0,003	0,066	0,055	7,61	4,09	
		DK-4F37	0,003	bcdef	0,002	0,867	0,760	6,82	4,72	
		DK-664	0,004	bcdef	0,003	1,478	1,044	9,08	4,57	
		DK-747	0,011	abcde	0,009	1,339	0,945	9,98	2,32	
		DK-7210	0,013	abcd	0,015	0,621	0,541	7,33	4,05	
N^-			0,006		0,010	0,079	0,068	8,63	3,37	
N^+			0,006		0,006	0,993	0,835	8,26	5,06	
P			ns		ns	ns	ns	ns	*	
	D_4		0,005		0,006	0,619	0,551	8,87	5,12	
	D_8		0,007		0,010	0,454	0,352	8,02	3,31	
	p		ns		ns	ns	ns	ns	*	
		DK-3F22	0,004		0,015	0,131	0,141	7,30	4,51	ab
		DK-4F37	0,004		0,615	0,615	0,579	8,05	4,84	a
		DK-664	0,007		0,883	0,883	0,670	9,63	5,00	a
		DK-747	0,009		0,587	0,587	0,465	8,57	2,82	c
		DK-7210	0,006		0,466	0,466	0,401	8,67	3,89	b
		p	ns		ns	ns	ns	ns	ns	*
$N \times D$		p	ns		ns	ns	ns	ns	ns	
$D \times H$		p	*		ns	ns	ns	ns	ns	
$N \times H$		p	ns		ns	*	*	ns	*	
$N \times D \times H$		p	*		ns	ns	ns	ns	ns	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

Cuadro 2.4: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones lineales ajustadas para las relaciones entre el logaritmo natural (ln) del índice de partición (IP) de biomasa de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) y el estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función lineal se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n: el número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: una función para las dos espigas (Global).

H	N	ln IP de la E_1 vs Estado V				ln IP de la E_2 vs Estado V				Global
		Parámetros		r^2	n	Parámetros		r^2	n	p
		d	e			d	e			
DK-3F22	-	-15,9 ± 2,62	0,65 ± 0,15	0,84	18	-16,4 ± 2,00	0,65 ± 0,12	0,90	17	ns
	+	-16,2 ± 1,00	0,67 ± 0,06	0,95	25	-14,9 ± 1,02	0,59 ± 0,07	0,94	23	ns
DK-4F37	-	-16,3 ± 1,32	0,71 ± 0,08	0,95	21	-15,3 ± 1,50	0,61 ± 0,09	0,92	20	ns
	+	-15,9 ± 1,40	0,69 ± 0,09	0,90	29	-15,2 ± 1,48	0,64 ± 0,09	0,88	29	ns
DK-664	-	-17,0 ± 1,18	0,75 ± 0,03	0,96	21	-15,3 ± 1,36	0,58 ± 0,09	0,92	20	*
	+	-15,9 ± 1,26	0,72 ± 0,08	0,93	27	-15,4 ± 1,33	0,66 ± 0,08	0,91	27	ns
DK-747	-	-14,2 ± 0,74	0,62 ± 0,05	0,98	19	-12,0 ± 1,52	0,38 ± 0,11	0,80	16	*
	+	-13,2 ± 1,00	0,59 ± 0,07	0,93	25	-12,6 ± 1,61	0,50 ± 0,11	0,82	22	*
DK-7210	-	-15,0 ± 1,01	0,67 ± 0,07	0,96	22	-14,8 ± 1,12	0,58 ± 0,08	0,93	21	*
	+	-12,9 ± 0,82	0,56 ± 0,06	0,95	27	-12,9 ± 1,16	0,53 ± 0,08	0,88	27	ns

$Y = d + e * X$. El nivel de significancia se indica como: * $p < 0,05$ y ns: no significativo

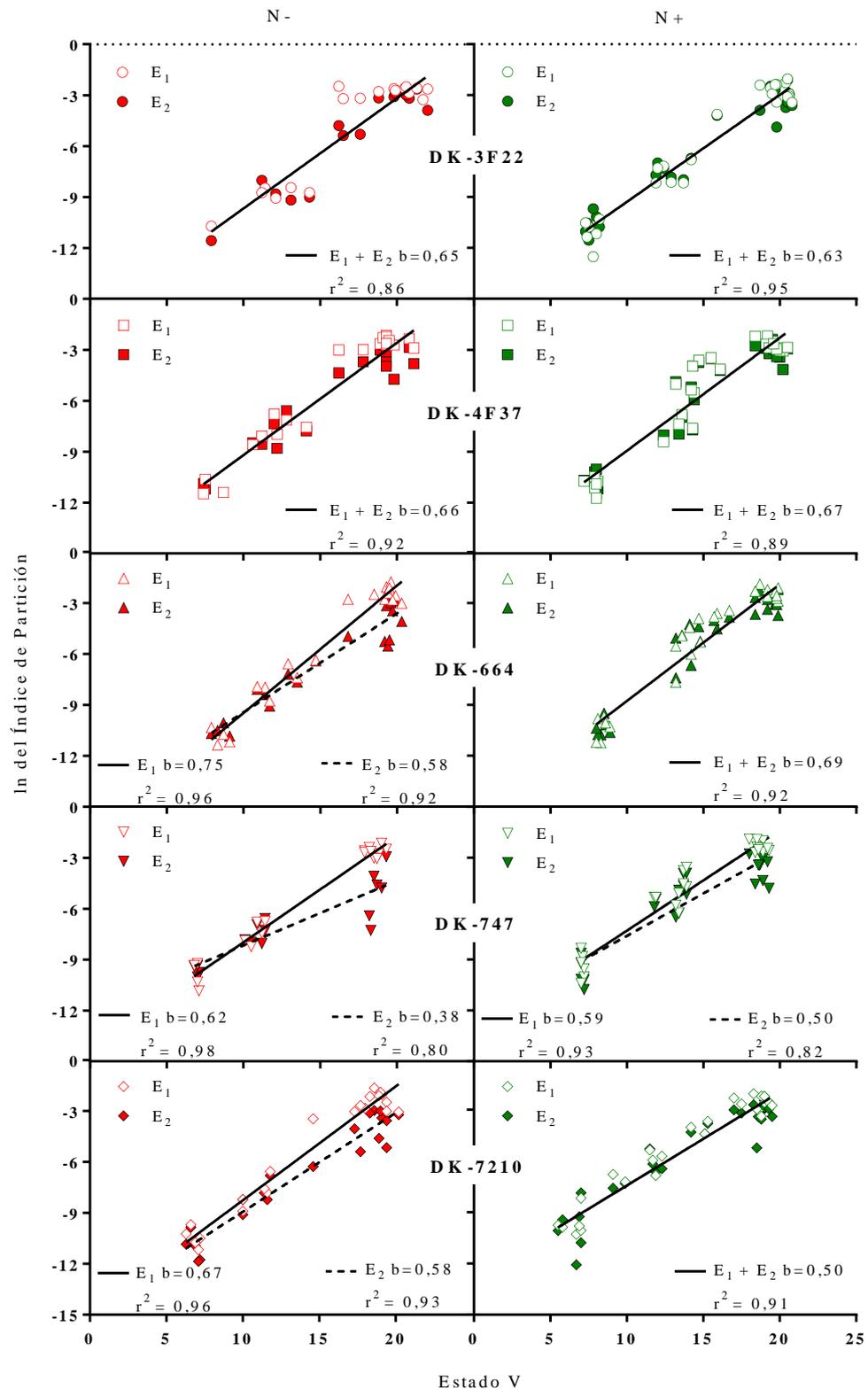


Figura 2.3: Logaritmo natural (ln) del índice de partición de biomasa de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el promedio de estados V de las plantas muestreadas en cada sub-sub-parcela (N×D×Exp) y del ln del índice de partición de E_1 y E_2 de las mismas plantas. Las líneas representan las funciones ajustadas.

2.3.3. Desarrollo floral de las espigas y su dinámica temporal

Al comienzo de la etapa reproductiva (i.e., en V_8), el NFT de ambas espigas no fue afectado significativamente por ningún factor individual ni por sus interacciones (Cuadro 2.5). En cambio, al inicio del PC (i.e., R_1 de E_1 -15 días), la menor disponibilidad de N generó reducciones del NFT de la E_1 (N^+ : 696 vs N^- : 597; $p < 0,01$) y de la E_2 (N^+ : 628 vs N^- : 448; $p < 0,05$), sin hallarse modificaciones de este atributo de ambas espigas ante cambios en el stand de plantas (ca. 621 y 539 para la E_1 y la E_2 ; respectivamente). Asimismo, como promedio de las condiciones nutricionales y de las densidades, el NFT de ambas espigas resultó superior (E_1 : $p < 0,001$; E_2 : $p < 0,01$) en los híbridos DK-664, DK-747 y DK-7210 (Cuadro 2.5).

En R_1 , se detectaron efectos significativos de la disponibilidad de N, la densidad de siembra y del genotipo en el NFT de la E_1 y de la E_2 (Cuadro 2.5). Los mayores valores del NFT de ambas espigas se detectaron en la mayor oferta con respecto a la menor oferta de N (ca. 11% en la E_1 y 26% en la E_2), en la baja densidad con respecto a la alta densidad de siembra (ca. 4,5% en la E_1 y 16% en la E_2) y en los híbridos DK-664, DK-747 y DK-7210 (ca. 20% en la E_1 y 15% en la E_2), con respecto a los genotipos restantes.

Cuadro 2.5: Valores medios y ANVAs del número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en V_8 , al inicio del período crítico (R_1-15) y en floración (R_1). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	NFT									
			$E_1 V_8$	$E_2 V_8$	$E_1 R_1-15$	$E_2 R_1-15$	$E_1 R_1$	$E_2 R_1$				
N^-			213	165	547		448	659	548			
N^+			301	284	696		628	731	691			
p			ns	ns	**		*	*	*			
	D_4		298	221	642		575	711	669			
	D_8		301	228	600		502	679	570			
	p		ns	ns	ns		ns	**	*			
		DK-3F22	192	161	510	c	462	b	624	c	576	b
		DK-4F37	242	197	526	c	451	b	569	d	543	b
		DK-664	294	194	647	b	583	a	693	b	642	a
		DK-747	384	300	754	a	613	a	803	a	659	a
		DK-7210	385	270	669	b	582	a	785	a	677	a
		p	ns	ns	***		**	***	***	**	**	
$N \times D$			p	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
$D \times H$			p	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
$N \times H$			p	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
$N \times D \times H$			p	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

Analizando el impacto de los factores sobre la dinámica temporal de la diferenciación de flores, los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 exhibieron en cada condición de N una única relación para ambas espigas entre el NFT y el estado V (Fig. 2.4 y Cuadro 2.6). Para ambas espigas, la tasa de diferenciación de flores (i.e., parámetro b) y el NFT máximo fueron menores en N^- , mientras que el momento ontogénico donde se alcanza el NFT máximo (i.e., parámetro c) fue más tardío (Cuadro 2.6). En contraste, para los híbridos DK-747 y DK-7210 fue necesario ajustar un modelo para cada espiga en cada condición de N. Dichos modelos se diferenciaron principalmente en (i) el NFT máximo (menor en N^-) de ambas espigas y (ii) el momento en que se alcanza el máximo NFT (posterior en N^-) solo para la E_1 . Asimismo, en dichos genotipos la E_2 presentó un menor NFT máximo que la E_1 y en el híbrido DK-747, además, se observó una menor tasa de desarrollo foral de la E_2 (ca. 64,5) con respecto a la E_1 (ca. 141,5) (Cuadro 2.6).

Cuadro 2.6: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones lineal-plateau ajustadas para la relación entre el número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) y el estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n: el número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para las dos espigas (Global).

H	N	NFT E_1 vs Estado V					NFT E_2 vs Estado V					Global
		Parámetros			r^2	n	Parámetros			r^2	n	p
		a	b	c			a	b	c			
DK-3F22	-	-70,3 ± 109	43,7 ± 17,8	16,7 ± 2,34	0,72	29	-70,8 ± 91,2	38,6 ± 14,4	18,5 ± 2,83	0,79	27	ns
	+	-429 ± 122	122 ± 25,5	12,3 ± 0,75	0,89	36	-299 ± 96,6	88,4 ± 18,5	13,8 ± 0,99	0,88	33	ns
DK-4F37	-	-248 ± 115	77,6 ± 21,5	13,3 ± 1,02	0,81	31	-211 ± 101	66,3 ± 18,3	13,9 ± 1,12	0,81	30	ns
	+	-551 ± 165	154 ± 36,5	10,9 ± 0,59	0,86	36	-197 ± 94,8	68,0 ± 16,6	14,7 ± 1,30	0,79	36	ns
DK-664	-	-580 ± 171	146 ± 34,0	12,4 ± 0,65	0,87	33	-472 ± 120	119 ± 22,9	13,1 ± 0,65	0,88	31	ns
	+	-543 ± 177	156 ± 37,5	11,5 ± 0,63	0,82	34	-617 ± 172	165 ± 36,3	11,5 ± 0,58	0,84	33	ns
DK-747	-	-270 ± 118	109 ± 24,9	11,9 ± 0,82	0,86	32	-134 ± 126	65,9 ± 24,7	14,1 ± 2,39	0,71	25	*
	+	-466 ± 198	174 ± 48,5	10,2 ± 0,69	0,85	34	-61,6 ± 61,8	63,4 ± 17,4	14,1 ± 1,52	0,77	30	*
DK-7210	-	-227 ± 111	90,1 ± 22,6	13,2 ± 1,21	0,81	35	-296 ± 142	99,2 ± 31,9	11,8 ± 1,24	0,80	31	*
	+	-40,8 ± 120	72,1 ± 26,2	12,8 ± 1,76	0,73	36	-104 ± 95,7	75,0 ± 20,4	13,3 ± 1,45	0,83	34	*

$Y = [a + b * (X + c)]$, si $X \leq c$, $Y = a$, si $X > c$. El nivel de significancia se indica como: * $p < 0,05$ y ns: no significativo

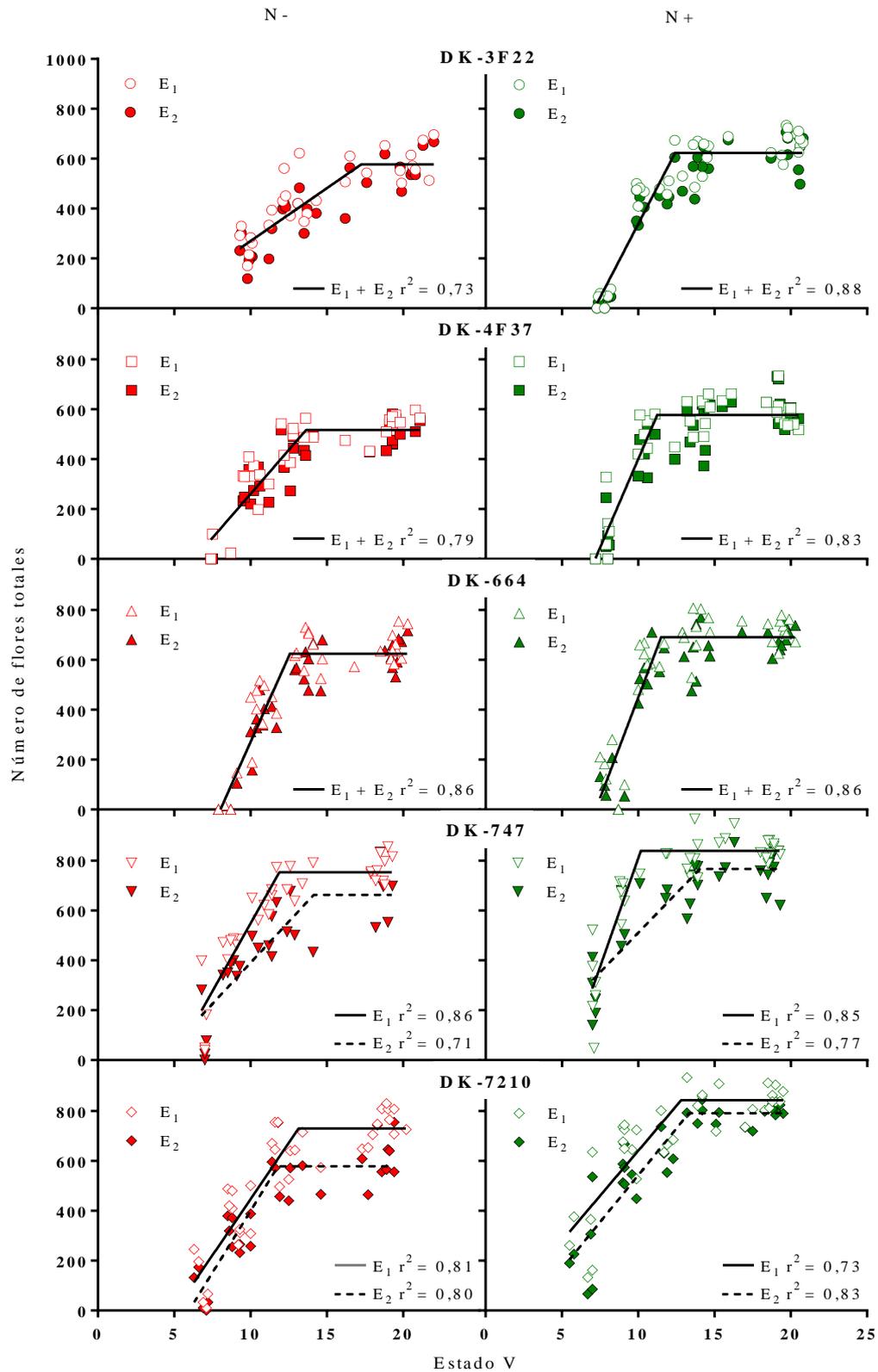


Figura 2.4: Número de flores totales de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del estado V (número de hojas expandidas). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el promedio de los estados V de las plantas muestreadas en cada sub-sub-parcela ($N \times D \times \text{Exp}$) y del número de flores totales de E_1 y E_2 de las mismas plantas. Las líneas representan las funciones ajustadas.

2.3.4. Relaciones entre la partición de biomasa hacia las espigas y el desarrollo floral

Una única función vinculó al IP con el NFT para ambas espigas en todas las combinaciones de N×H (Fig. 2.5 y Cuadro 2.7), detectándose que los menores IP de la E₂ (valores promedios, ca. -6 vs. -5,3 ln del IP de la E₁) se correspondieron con el menor estado de desarrollo alcanzado (valores promedios, ca. 485 vs. 554 NFT de la E₁). Las diferencias entre espigas para la relación descrita fueron más marcadas en los ambientes con baja oferta de N (1%, en promedio) que en ambientes con alta oferta de N (0,4%, en promedio; Fig. 2.5).

Cuadro 2.7: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones lineales ajustadas para la relación entre el logaritmo natural (ln) del índice de partición (IP) y el número de flores totales (NFT) de la espiga apical (E_1) y la sub-apical (E_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función lineal se detalla al final de la tabla. r^2 : coeficiente de determinación y n: el número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p , de cada parámetro, para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para todos los híbridos (Global).

H	N	ln IP E_1 vs NFT E_1				ln IP E_1 vs NFT E_2				Global
		Parámetros		r^2	n	Parámetros		r^2	n	p
		f	g			f	g			
DK-3F22	-	$-12,7 \pm 3,05$	$0,0157 \pm 0,0058$	0,67	18	$-11,9 \pm 2,38$	$0,0138 \pm 0,0049$	0,68	18	ns
	+	$-11,9 \pm 1,36$	$0,0122 \pm 0,0024$	0,82	25	$-11,0 \pm 1,20$	$0,0103 \pm 0,0023$	0,80	23	ns
DK-4F37	-	$-12,1 \pm 2,08$	$0,0154 \pm 0,0043$	0,75	21	$-11,2 \pm 2,25$	$0,0138 \pm 0,0050$	0,64	20	ns
	+	$-11,3 \pm 1,52$	$0,0123 \pm 0,0028$	0,78	29	$-11,0 \pm 1,12$	$0,0117 \pm 0,0021$	0,85	29	ns
DK-664	-	$-11,6 \pm 1,86$	$0,0125 \pm 0,0033$	0,76	21	$-11,1 \pm 1,50$	$0,0102 \pm 0,0029$	0,74	20	ns
	+	$-11,8 \pm 1,23$	$0,0115 \pm 0,0019$	0,87	27	$-11,1 \pm 0,86$	$0,0107 \pm 0,0014$	0,91	27	ns
DK-747	-	$-12,5 \pm 2,06$	$0,0115 \pm 0,0031$	0,75	20	$-10,0 \pm 1,24$	$0,0068 \pm 0,0025$	0,76	15	ns
	+	$-11,6 \pm 1,77$	$0,0095 \pm 0,0023$	0,76	25	$-12,1 \pm 0,87$	$0,0102 \pm 0,0013$	0,94	22	ns
DK-7210	-	$-11,8 \pm 1,76$	$0,0111 \pm 0,0028$	0,77	22	$-11,3 \pm 1,44$	$0,0098 \pm 0,0027$	0,78	21	ns
	+	$-12,6 \pm 1,52$	$0,0109 \pm 0,0020$	0,84	27	$-11,9 \pm 0,87$	$0,0102 \pm 0,0013$	0,93	27	ns

$Y = f + g \cdot X$. El nivel de significancia se indica como: * $p < 0,05$ y ns: no significativo.

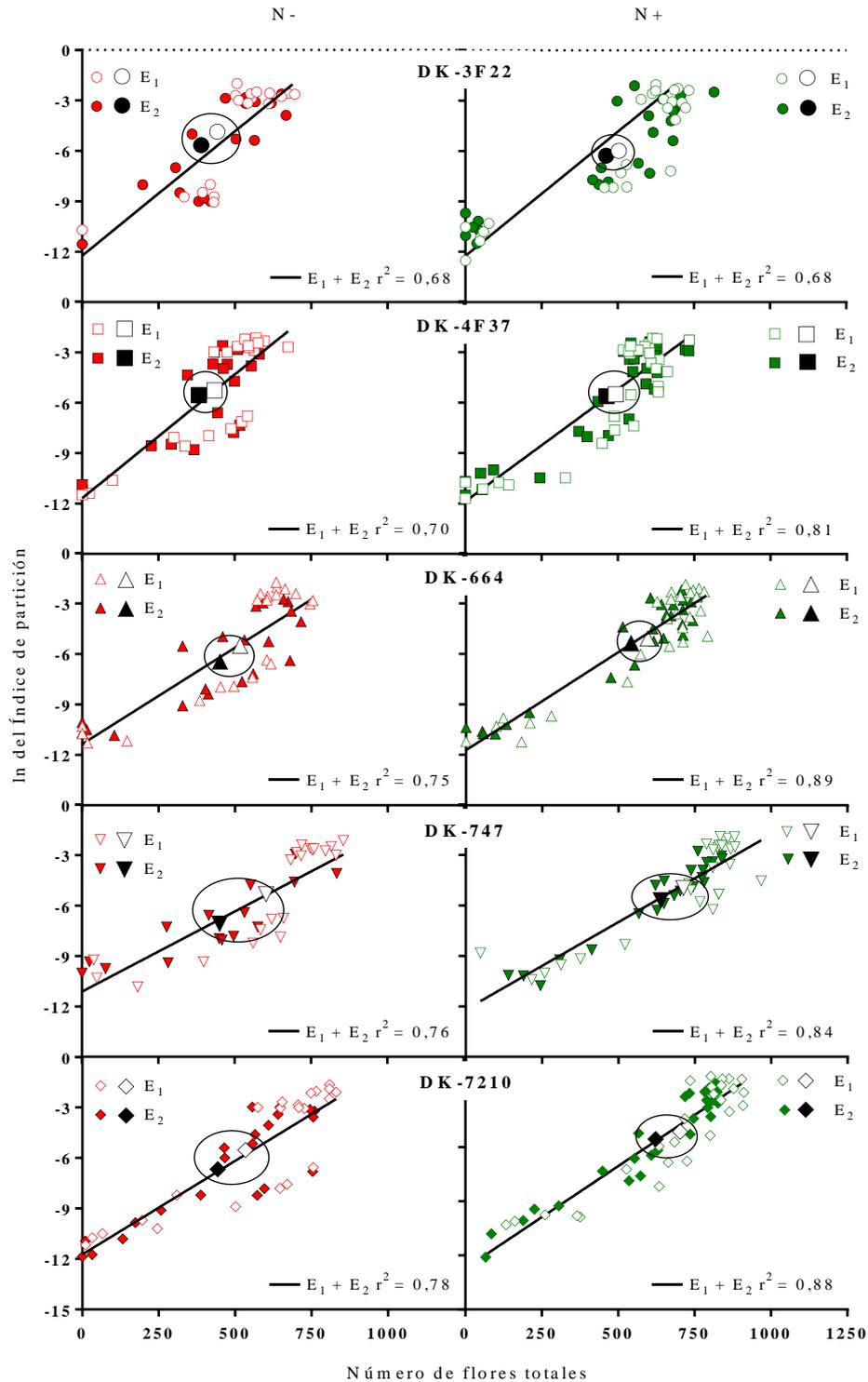


Figura 2.5: Logaritmo natural (\ln) del índice de partición de biomasa de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en función del número de flores totales, desde V_8 hasta R_1 . Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Los puntos negros y blancos de mayor tamaño dentro de los círculos simbolizan el promedio del número de flores totales de las plantas muestreadas en cada sub-sub-parcela ($N \times D \times \text{Exp}$) y del \ln de índice de partición de E_1 y E_2 de las mismas plantas. Los puntos negros y blancos simbolizan el promedio general del conjunto de datos de E_1 y E_2 . Las líneas representan las funciones ajustadas.

2.3.5. Intervalos de floración y profusión de estigmas

En el Cuadro 2.8 se detallan los efectos de los factores sobre los valores del ASI de ambas espigas y del ESI. Complementariamente, en las Figs. 2.6 y 2.7 se grafica la frecuencia de ocurrencia del ASI de la E_1 y de la E_2 para ambas condiciones de N en baja y alta densidad, respectivamente. La mayor disponibilidad de N y la baja densidad de siembra generaron reducciones significativas ($p < 0,01$) en el ASI de la E_1 (ca. 58% y 47%) y de la E_2 (ca. 45% y 51%) y en el ESI (ca. 47% y 55%) (Cuadro 2.8 y Figs. 2.6 y 2.7). Respecto a la variabilidad genotípica de estos rasgos, el mayor ASI de la E_1 ($p < 0,001$) se registró en el híbrido DK-3F22 (3,6 días), mientras que los mayores ASI de la E_2 y ESI ($p < 0,001$) se detectaron en el híbrido DK-747 (i.e., 11,0 y 10,6 días, respectivamente) seguido por el híbrido DK-7210 (Cuadro 2.8). Asimismo, los mayores valores del ASI de la E_1 se registraron en ambientes de baja oferta de N y alta densidad de siembra (2,5 días) ($N \times D$; $p < 0,01$) y en el híbrido DK-3F22 en alta densidad de siembra (4,25 días) ($D \times H$; $p < 0,05$) y en ambas ofertas de N (ca. 3,25 días) ($N \times H$; $p < 0,001$) (Cuadro 2.8 y Fig. 2.7).

Los mayores valores de ASI de la E_2 se detectaron en alta densidad de siembra en el híbrido DK-7210 en baja oferta de N (ca. 14,8 días) y en el híbrido DK-747 en ambos niveles de N (ca. 13,9 días) ($N \times D \times H$; $p < 0,001$) (Cuadro 2.8 y Fig. 2.7). Por el contrario, con alta oferta de N los híbridos DK-664 y DK-7210 solo en la baja densidad de siembra y el híbrido DK-4F37 en ambas densidades presentaron los menores valores del ASI de la E_2 (ca. 2,5 días) (Cuadro 2.8 y Figs. 2.6 y 2.7).

Los cambios en el ASI de la E_2 se correlacionaron positivamente con los valores de ESI ($r^2 = 0,93$). El mayor ESI se detectó en baja oferta de N y alta densidad de siembra para el híbrido DK-7210 (14,8 días). Por el contrario, el híbrido DK-4F37 cultivado con

alta disponibilidad de N y en baja densidad de siembra exhibió el menor intervalo entre ambas floraciones (1,3 días) (N×D×H; $p<0,001$) (Cuadro 2.8).

Cuadro 2.8: Valores medios y ANVAs del intervalo entre la floración masculina y femenina (ASI) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) y del intervalo entre la floración de ambas espigas (ESI). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	ASI (días)			ESI (días)	
			E_1	E_2			
N-	D_4	DK-3F22	3,83	7,17	d	4,17	hi
		DK-4F37	0,83	3,83	fg	3,00	hi
		DK-664	0,67	6,83	de	6,83	fg
		DK-747	0,17	12,2	ab	12,2	abc
		DK-7210	-0,17	8,17	cd	8,33	ef
	D_8	DK-3F22	5,83	13,2	ab	11,7	bcd
		DK-4F37	1,67	9,33	cd	8,83	ef
		DK-664	1,50	12,8	ab	12,7	abc
		DK-747	2,00	14,7	a	13,0	abc
		DK-7210	1,33	14,8	a	14,8	a
N+	D_4	DK-3F22	2,17	4,00	efg	2,00	hi
		DK-4F37	0,33	1,83	g	1,33	i
		DK-664	0,67	2,17	g	1,67	hi
		DK-747	0,00	4,00	efg	4,00	gh
		DK-7210	0,17	2,17	g	2,17	hi
	D_8	DK-3F22	2,67	6,50	def	4,17	ghi
		DK-4F37	0,17	3,67	g	3,33	hi
		DK-664	0,50	8,83	cd	8,67	def
		DK-747	0,50	13,0	a	13,2	ab
		DK-7210	0,33	10,3	bc	10,3	cde
N-			1,77	10,3		9,55	
N+			0,75	5,65		5,08	
p			***	**		**	
	D_4		0,87	5,23		4,57	
	D_8		1,65	10,7		10,1	
	p		***	***		***	
		DK-3F22	3,63	7,71	a bc	5,50	d
		DK-4F37	0,75	4,67	bc d	4,12	e
		DK-664	0,83	7,67	b c	7,46	c
		DK-747	0,67	11,0	bc a	10,6	a
		DK-7210	0,42	8,88	c b	8,92	b
		p	***	***		***	
N×D		p	**	*		**	
D×H		p	*	ns		**	
N×H		p	***	**		***	
N×D×H		p	ns	***		***	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p<0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p<0,05$; ** $p<0,01$; *** $p<0,001$ y ns: no significativo.

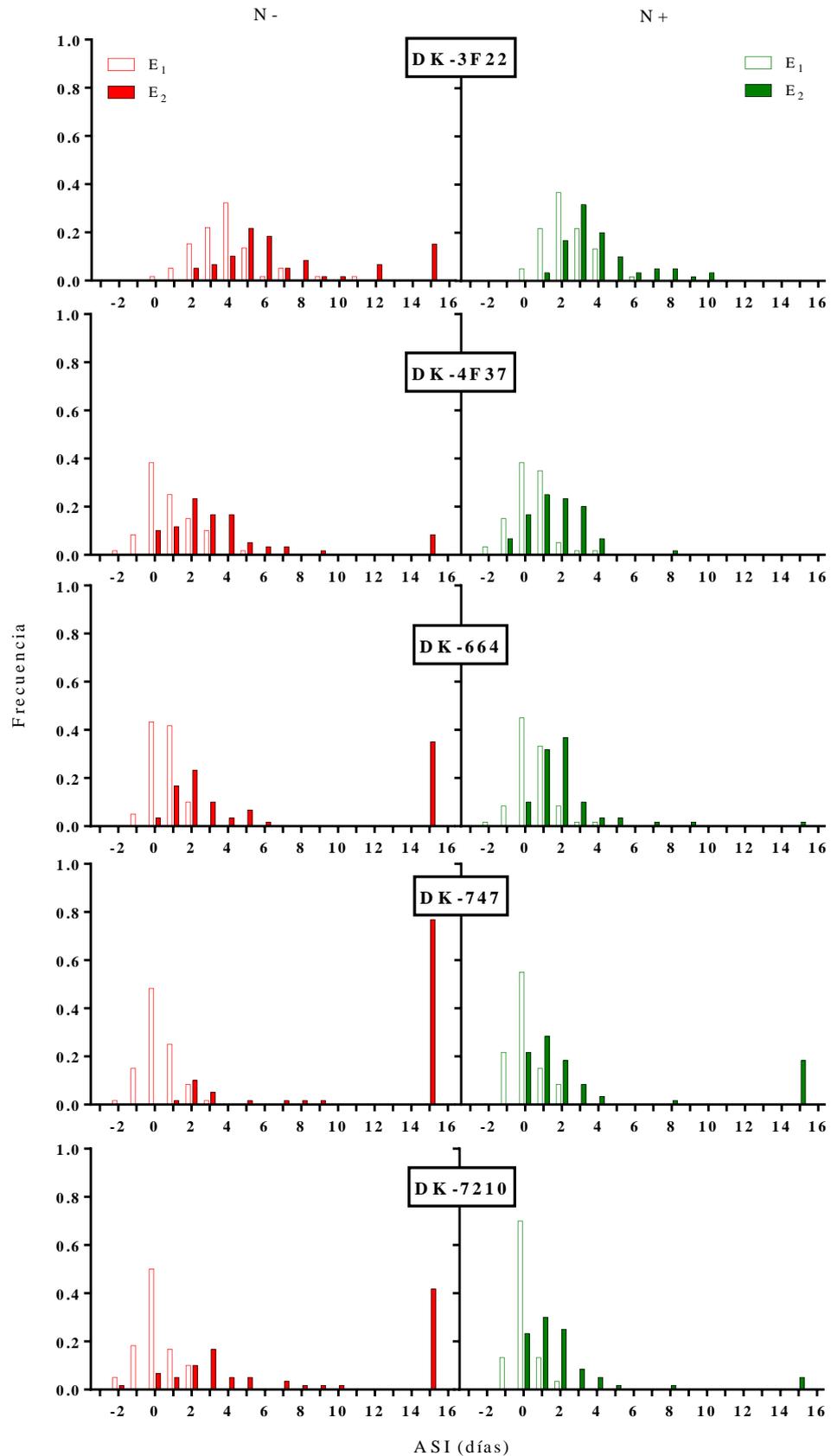


Figura 2.6: Frecuencia de ocurrencia del intervalo antes-silking (ASI) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en baja densidad (i.e., 4 pl m^{-2}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y durante los dos experimentos.

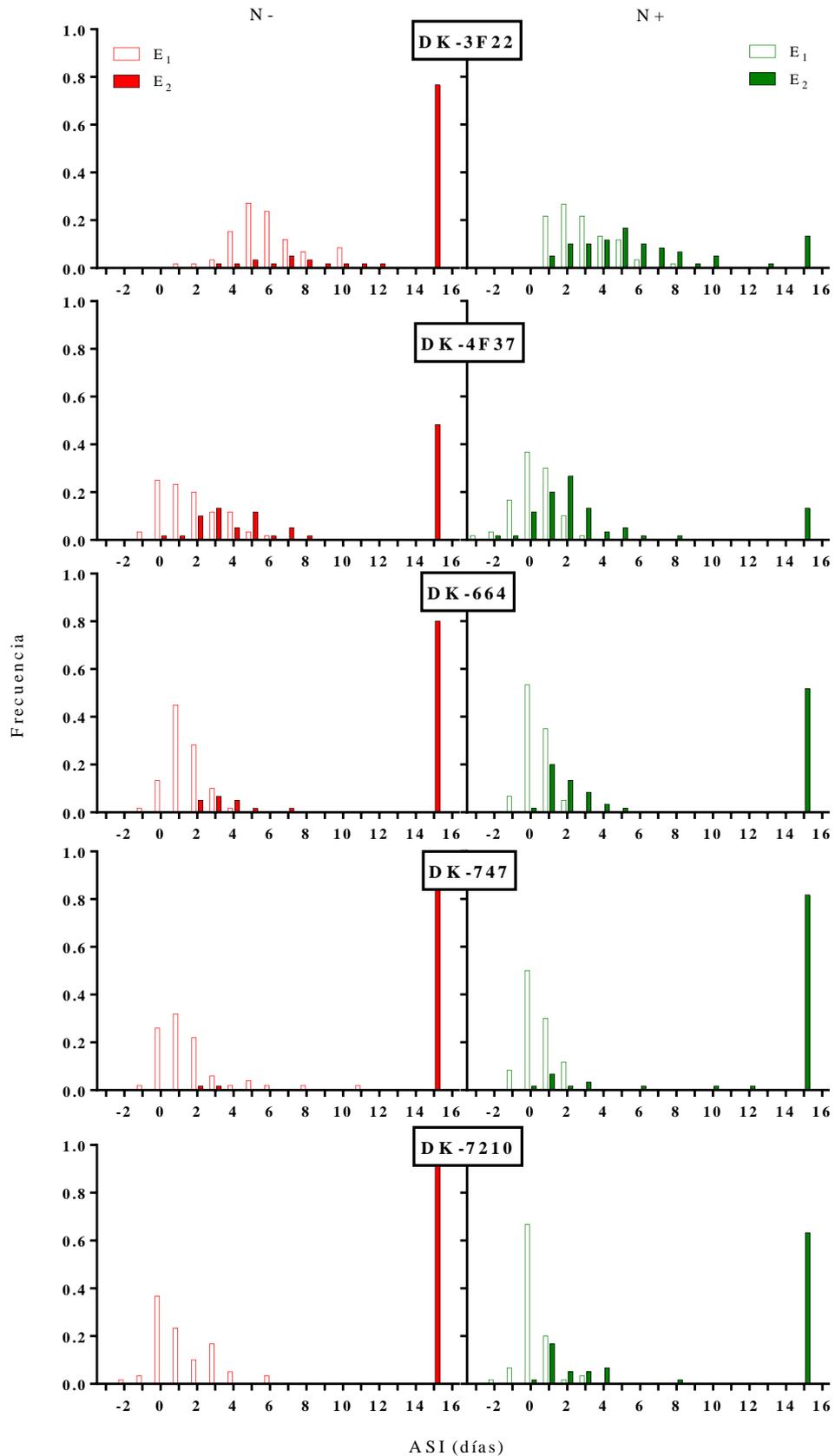


Figura 2.7: Frecuencia de ocurrencia del intervalo anthesis-silking (ASI) de la espiga apical (E_1) y sub-apical (E_2) en alta densidad (i.e., 8 pl m^{-2}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N^- y N^+ ; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y durante los dos experimentos.

En promedio, considerando el período de cuatro días posteriores al inicio de R_1 de cada espiga, los híbridos DK-747 y DK-7210 presentaron un mayor ($p < 0,001$) número de EE y ENE de E_1 (ca. 720 y 166, respectivamente) que los del resto de los genotipos (ca. 600 y 81, respectivamente) (Cuadro 2.9). Solamente la densidad de siembra afectó el número de EE de la E_2 incrementándose ca. 21% en baja densidad de siembra ($p < 0,05$; Cuadro 2.9), mientras que la interacción $D \times H$ ($p < 0,05$) generó un efecto significativo en el ENE de la E_2 ; diferenciándose los híbridos DK-3F22 y DK-4F37 con los menores valores en alta densidad (ca. 103), respecto de los híbridos DK-747 y DK-7210 con los mayores valores en baja densidad (ca. 264).

En promedio, los genotipos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 presentaron una proporción mayor de EE respecto del total de estigmas y semejante entre ambas espigas (ca. 0,88 y 0,80 para la E_1 y la E_2 respectivamente) que los híbridos DK-747 y DK-7210 (ca. 0,80 y 0,66, para E_1 y E_2 , respectivamente) (Fig. 2.8).

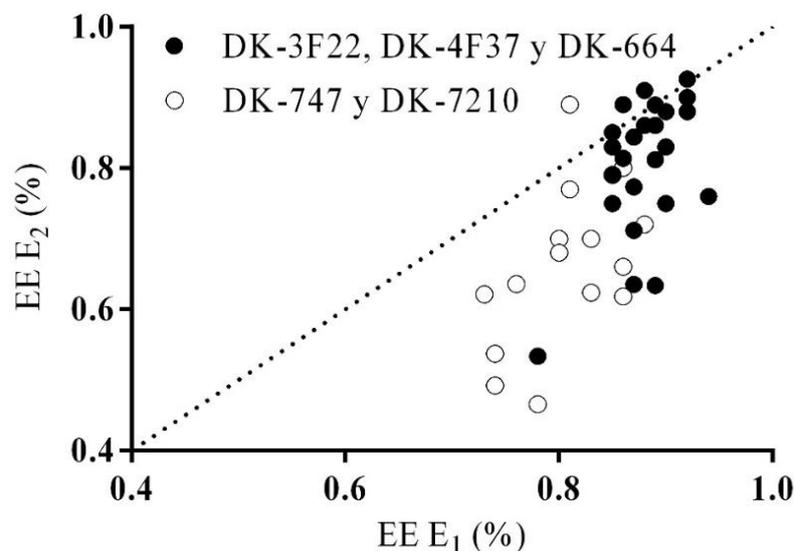


Figura 2.8: Porcentaje de estigmas expuestos (EE) de la espiga sub-apical (E_2) en función del porcentaje de estigmas expuestos de la espiga apical (E_1), ambos respecto del total de estigmas. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor de EE de la E_2 de cada tratamiento ($N \times D \times \text{Exp}$) y de EE de la E_1 de las mismas plantas. La línea punteada simboliza la relación 1:1.

Cuadro 2.9: Valores medios y ANVAs de los estigmas expuestos (EE) y no expuestos (ENE) en R₁+5 días de la espiga apical (E₁) y sub-apical (E₂). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	E ₁		E ₂				
			EE	ENE	EE	ENE			
N-	D ₄	DK-3F22	588	105	535	117			
		DK-4F37	546	70,6	536	117			
		DK-664	628	105	572	137			
		DK-747	723	173	493	285			
		DK-7210	682	195	489	259			
	D ₈	DK-3F22	545	70,2	311	112			
		DK-4F37	522	59,4	425	116			
		DK-664	573	127	404	186			
		DK-747	628	174	394	93,1			
		DK-7210	628	192	244	117			
N+	D ₄	DK-3F22	660	89,5	647	82,6			
		DK-4F37	626	78,0	616	65,5			
		DK-664	712	83,1	642	114			
		DK-747	820	133	628	245			
		DK-7210	751	143	641	267			
	D ₈	DK-3F22	589	81,0	618	108			
		DK-4F37	541	56,0	577	76,7			
		DK-664	654	60,9	527	220			
		DK-747	782	142	607	234			
		DK-7210	742	174	500	210			
N-			606	127	440	154			
N+			689	104	600	172			
<i>p</i>			ns	ns	ns	ns			
	D ₄		674	127	580	169			
	D ₈		621	104	461	157			
	<i>p</i>		ns	ns	*	ns			
		DK-3F22	598	bc	86,3	c	528	105	cd
		DK-4F37	559	c	66,0	d	539	93,7	d
		DK-664	642	b	94,0	c	536	164	bc
		DK-747	739	a	156	b	531	239	a
		DK-7210	701	a	176	a	469	213	ab
		<i>p</i>	*	***	ns	**			
N×D		<i>p</i>	ns	ns	ns	ns			
D×H		<i>p</i>	ns	ns	ns	*			
N×H		<i>p</i>	ns	ns	ns	ns			
N×D×H		<i>p</i>	ns	ns	ns	ns			

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

2.4. Discusión

En este capítulo se analizó el impacto de la oferta contrastante de recursos, generada por las distintas disponibilidades de N y densidades de siembra, sobre el crecimiento individual de las plantas y el desarrollo conjunto de las espigas (E_1 y E_2) durante el período previo a floración, en cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas. Se evaluó si las reducciones en el crecimiento individual de las plantas originadas por ambos estreses se reflejan de igual modo en el grado de desarrollo reproductivo de las espigas. También se exploraron relaciones entre las variables de crecimiento (e.g. IP) y las variables de desarrollo (e.g. NFT) para establecer si los distintos IP de la biomasa de la E_1 y de la E_2 observados para un mismo estado vegetativo de la planta, son generados por i) un distinto estado de desarrollo floral de las espigas (Figs. 2.1b y d) o ii) o por un diferente grado de dominancia por carbono (posiblemente mayor en la E_1) que resulta independiente del estado de desarrollo floral alcanzado por cada espiga (Figs. 2.1c y e).

En general, el estrés producido por la baja oferta de N (desde V_8 hasta R_1) y la alta densidad (solo detectado en R_1), generaron reducciones en el crecimiento individual de las plantas (Cuadro 2.2), tal como se ha documentado en otros trabajos (Maddonni y Otegui, 2004; Rossini *et al.*, 2011). El efecto de la deficiencia de N probablemente generó un menor desarrollo del área foliar y en consecuencia una menor intercepción de la radiación por planta, afectando el crecimiento individual de las plantas (Boomsma *et al.*, 2009; D'Andrea *et al.*, 2006; Kiniry y Ritchie, 1985). Similarmente, el incremento de la densidad de siembra posiblemente redujo el área foliar individual de las plantas (Maddonni *et al.*, 2001), pero adicionalmente disminuyó la cantidad de radiación interceptada por unidad de área foliar debido al sombreado mutuo entre las plantas (Pagano *et al.*, 2007). Cabe destacar que el efecto de dichos factores de estrés presentó un

desacople en el momento de su incidencia sobre el crecimiento individual de las plantas, ya que la deficiencia de N afectó el crecimiento desde el inicio de la etapa reproductiva temprana (i.e., desde V_8) (Rossini *et al.*, 2011) mientras que el estrés por densidad resultó significativo recién en R_1 (Tetio-Kagho y Gardner, 1988). Estas diferencias temporales, también documentadas por Rossini *et al.* (2011), podrían ser originadas por cambios en la relación raíz/tallo (i.e., los órganos responsables de la captura de ambos recursos) a través de la ontogenia y/o la oferta nutricional. La alta relación raíz/tallo de las plantas de maíz en los estadios tempranos, genera anticipadamente una mayor competencia por los recursos edáficos (e.g. N) que por los recursos aéreos (i.e., radiación) (Wang y Smith, 2004). Por otro lado, el estrés por N al incrementar la relación raíz/tallo (i.e., plantas con menor biomasa en órganos vegetativos; Uhart y Andrade, 1995c) demoraría la interferencia aérea de las plantas (i.e., sombreo mutuo).

Las variaciones en la oferta de N que modificaron temprano el crecimiento individual de las plantas (i.e., en V_8) no originaron cambios significativos en los valores tempranos del IP de ambas espigas posiblemente asociado a la baja acumulación de biomasa en estas estructuras reproductivas (Hanway, 1962; Otegui y Bonhomme, 1998). Por el contrario, al inicio del período crítico (R_1 -15 días), momento a partir del cual comienza el crecimiento activo de la E_1 en superposición con la elongación de los últimos entrenudos del tallo (Otegui y Bonhomme, 1998), el ambiente de alta disponibilidad de N no sólo incrementó el crecimiento individual de las plantas sino también el IP de ambas espigas de todos los genotipos, con excepción del híbrido DK-3F22. Particularmente para los híbridos DK-664 y DK-7210 y principalmente para el híbrido DK-747, las diferencias de los IP de la E_1 y la E_2 se magnificaron en ambientes restrictivos de N debido a la mayor reducción del IP de la E_2 en favor de la E_1 (Fig. 2.3).

Por otro lado, el incremento de la densidad de siembra que generó disminuciones más tardías en el crecimiento individual de las plantas (en R_1) sólo afectó al IP de la E_2 (Cuadro 2.3). Por lo tanto, las reducciones en el crecimiento por alta densidad de siembra en R_1 y por baja oferta de N desde inicios del período crítico, resultaron de mayor magnitud sobre el IP de la E_2 que sobre la E_1 manifestando la mayor sensibilidad del crecimiento de la E_2 . Estos resultados representan una primera cuantificación y revelan en forma inédita, el distinto grado de dominancia de carbono entre ambas espigas y la prioridad de la partición de foto-asimilados hacia la E_1 en detrimento de E_2 ante reducciones del crecimiento individual de las plantas, desde inicios del período crítico.

En coincidencia con Rossini *et al.* (2012) y en oposición a lo documentado previamente por varios autores (Cárcova *et al.*, 2000; Lemcoff y Loomis, 1986; Monneveux *et al.*, 2005; Otegui, 1997; Uhart y Andrade, 1995b), el NFT de la E_1 en R_1 se redujo ante la deficiencia de N, y la alta densidad de siembra. Sin embargo, los impactos sobre el NFT originados por la oferta de N (ca. 11%) resultaron superiores a los de la densidad de siembra (ca. 4,5%), presentando los mayores valores de NFT los híbridos DK-747 y DK-7210 (Cuadro 2.5 y Fig. 2.4). Estos resultados se asociaron a un mayor valor (aunque no estadísticamente diferentes para densidad y genotipos) IP de la E_1 en R_1 en esos ambientes y genotipos (Cuadro 2.3). Por otro lado, una alta disponibilidad de N y una disminución en la densidad de siembra *per se*, produjeron aumentos de mayor magnitud en el NFT de la E_2 (ca. 21% y 16%, respectivamente), tal como fuera documentado previamente solo por el efecto de la densidad (Otegui, 1997). En consecuencia, y tal como fue registrado para el IP, la restricción por N y el estrés por alta densidad afectaron principalmente el desarrollo floral de la E_2 . Es por ello que el ajuste entre el NFT de cada espiga y el estado V, permitió establecer un desacople en la

evolución del desarrollo floral de la E_1 y la E_2 en los dos genotipos más modernos (DK-747 y DK-7210), que se magnificó en los ambientes restrictivos de N (Fig. 2.4).

Al relacionar para cada genotipo la partición de biomasa hacia las espigas con su desarrollo floral (i.e., $\ln IP$ vs NFT; Fig. 2.5), se encontró una única función lineal y positiva entre ambas variables para ambas espigas y disponibilidades de N. Esta relación resultó independiente de las diferencias encontradas entre el $\ln IP$ de ambas espigas y el estado ontogénico para los híbridos DK-664, DK-747 y DK-7210, magnificadas en el ambiente de baja disponibilidad de N (Fig. 2.3), indicando que los diferentes IP entre espigas para un mismo estado ontogénico, estarían asociados al distinto estado de desarrollo floral de cada espiga y al posible impacto del estrés de N sobre el desarrollo de las mismas (Fig. 2.4). Adicionalmente, la presencia de una única pendiente para la relación entre el $\ln IP$ y el NFT de ambas espigas, pero con menores valores del NFT de la E_2 (Fig. 2.5) sugiere que, tal como fue previamente documentado (Otegui, 1997), la E_1 presenta una anticipación temporal en el desarrollo respecto de la E_2 . Asimismo, agrega información inédita sobre el impacto del desarrollo morfogénico de cada espiga sobre la partición de carbono, ya que posiblemente el grado de desarrollo (i.e., NFT) estaría produciendo un retrocontrol positivo sobre la partición determinando así una mayor acumulación de biomasa en las espigas hacia estados florales más avanzados (Fig. 2.5).

En los ambientes más restrictivos de recursos, se evidenció un retraso en la emisión de los estigmas de ambas espigas respecto a la liberación del polen resultando aún más demorado el inicio de la emergencia de estigmas de la E_2 (Hall *et al.*, 1982) y en consecuencia incrementando el ESI (Cárcova *et al.*, 2000) (Cuadro 2.8 y Figs. 2.6 y 2.7). El natural desfasaje entre las floraciones de ambas espigas fue potenciado por efectos del estrés impuesto por la baja disponibilidad de N (Jacobs y Pearson, 1992) y por el aumento en la densidad de siembra (Cárcova *et al.*, 2000) sobre el desarrollo floral principalmente

de la E_2 , exacerbando aún más la asincronía floral (Figs. 2.6 y 2.7). Los híbridos utilizados en este trabajo presentaron diferencias en el ASI de ambas espigas y en el ESI en los distintos tratamientos. Los dos genotipos más modernos (DK-747 y DK-7210) exhibieron, en los ambientes más restrictivos (i.e., baja oferta de N y alta densidad de siembra), menores valores del ASI de la E_1 pero mayores valores del ASI de la E_2 y del ESI respecto del resto de los híbridos (Cuadro 2.8), reflejando la mayor tolerancia al estrés de la E_1 en detrimento de la E_2 (Edmeades *et al.*, 1993). Asimismo, estos genotipos presentaron los mayores valores de EE de la E_1 en todos los ambientes explorados y los mayores valores de ENE de la E_2 aún en baja densidad de siembra (Cuadro 2.9), en coincidencia con los cambios detectados sobre el IP de la E_2 posiblemente afectando el crecimiento y la elongación de sus estigmas (Bonnett, 1948).

2.5. Conclusiones

En este capítulo se analizaron las relaciones existentes entre el crecimiento individual de las plantas y las espigas con el desarrollo morfogénico de las flores desde el inicio de la etapa reproductiva hasta R_1 . Las reducciones en el crecimiento individual de las plantas por menor disponibilidad de N desde etapas reproductivas tempranas hasta floración y por el aumento de la densidad de siembra en floración, generaron variaciones en el IP de la E_2 desde R_1 -15 días sin modificar el IP de la E_1 , indicando un distinto grado de dominancia de carbono entre ambas espigas durante la primera mitad del período crítico. Estos resultados permitieron no rechazar la hipótesis 2 (*“Ante una restricción en el crecimiento individual de las plantas (alta densidad y/o baja oferta de N), el crecimiento de la espiga sub-apical se reduce en una mayor magnitud que el de la espiga apical, debido a una menor partición de foto-asimilados de la planta hacia la espiga sub-apical”*). Por otro lado, las reducciones en el crecimiento individual de las plantas

detalladas anteriormente fueron reflejadas en disminuciones en la tasa de progreso del NFT principalmente en la E₂ de los híbridos DK-747 y DK-7210. Asimismo, las relaciones funcionales permitieron establecer que las variaciones del IP de la E₁ y de la E₂ hallados para igual estado V son generados por variaciones de los estados de desarrollo floral entre espigas (Fig. 2.4), sin hallarse en ningún híbrido valores de IP de la E₁ superiores a la E₂ a igual NFT. Estos resultados permitieron definir un nuevo esquema comparativo con dos patrones diferentes que conllevan a una misma relación entre el IP de biomasa y el NFT de las espigas (Fig. 2.9). El sector izquierdo del esquema, con similares relaciones entre el NFT e IP de ambas espigas vs los estados V, describe los patrones encontrados en los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664, y refleja una mayor sincronía del desarrollo y crecimiento de la E₁ y de la E₂ permitiendo la expresión de una mayor prolificidad en estos materiales (ver capítulo 3). El sector de la derecha representativo de los híbridos DK-747 y DK-7210, muestra un diferente patrón de comportamiento entre ambas estructuras, asociado a la menor prolificidad de estos genotipos. Este hallazgo permitió rechazar parcialmente la hipótesis 1 (*“En etapas reproductivas tempranas, existe un desfase temporal en el crecimiento y el desarrollo morfogénico entre la espiga apical y sub-apical. Este desfase se sostiene para el crecimiento, pero tiende a atenuarse para el desarrollo hacia la floración de la espiga apical”*) ya que el mismo sólo se cumplió para dos de los cinco genotipos. La existencia de un desfase en el desarrollo de la E₂ en los ambientes más estresantes generó que, en R₁, se expongan menos estigmas al polen incrementando los valores del ASI de la E₂ y del ESI, permitiendo que no se rechace la hipótesis 3 (*“Durante el estado de floración del cultivo, definido por la emergencia de estigmas de la espiga apical, la población presenta una menor proporción de espigas sub-apicales con estigmas expuestos al polen debido a su retraso en el desarrollo floral. Dicha proporción se reduce aún más en los*

ambientes más restrictivos para el crecimiento, con el consecuente aumento del intervalo en la floración de ambas espigas’’).

En el próximo capítulo se analiza el crecimiento individual de las plantas y las espigas durante el PC y como es su impacto en la fijación de granos en cada estructura reproductiva. Asimismo, se describe la relación entre los valores del ASI de la E_1 con el NGE_1 y del ESI con los valores de prolificidad y NGE_2 .

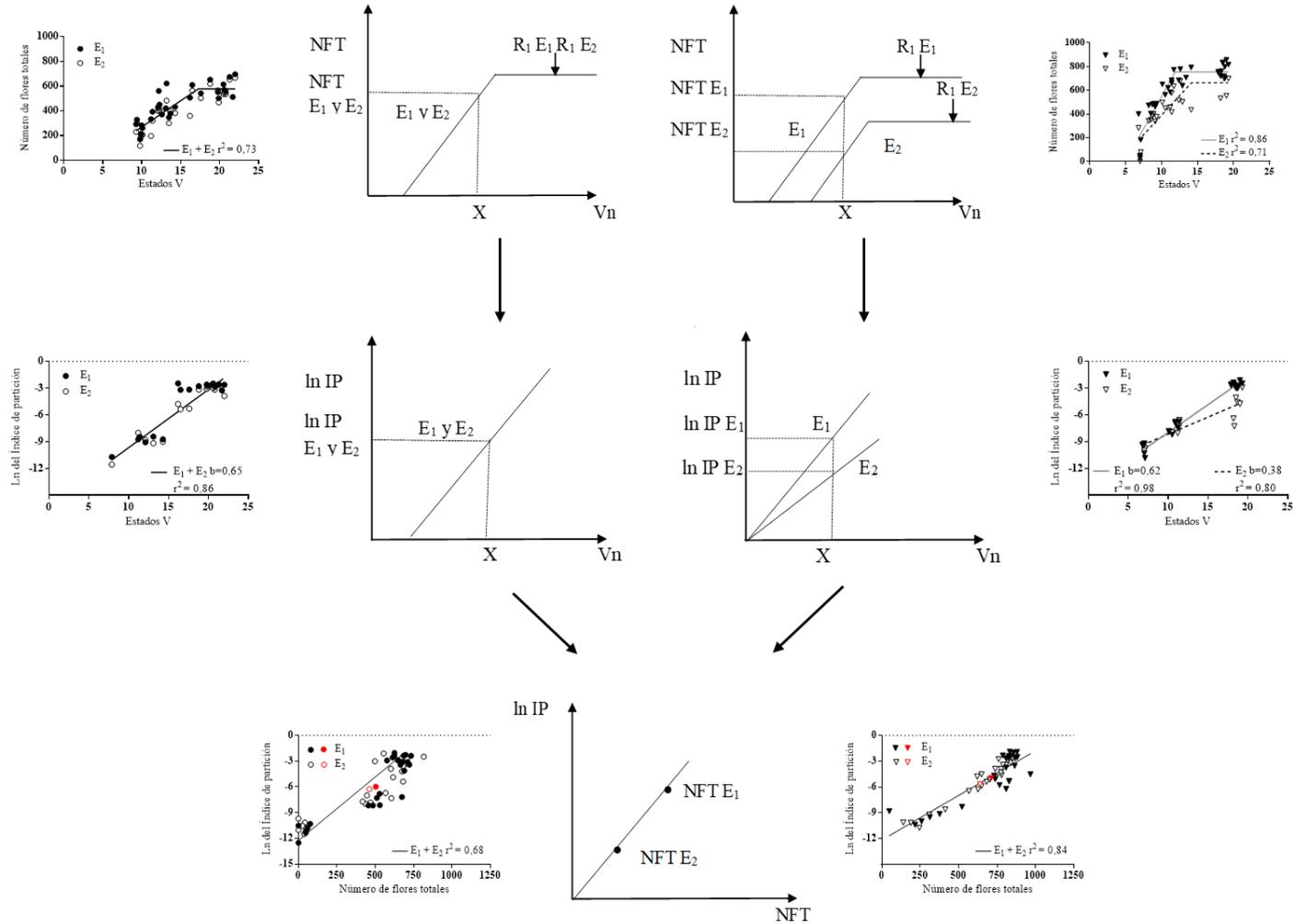


Figura 2.9: Esquema comparativo para un híbrido con similar (izquierda) o diferente (derecha) comportamiento entre la espiga apical (E_1) y la sub-apical (E_2). NFT: número de flores totales, Estados V o V_n : número de hojas expandidas, \ln : logaritmo natural, IP: del índice de partición. Los símbolos en color rojo indican los valores promedios de cada espiga.

**Crecimiento individual de las plantas y las espigas durante el período crítico y su
relación con la fijación de granos**

3.1. Introducción

El NGP depende principalmente de la producción de biomasa de las plantas durante el PC (i.e., TCP_{PC}) (Andrade *et al.*, 1999), de la partición hacia las estructuras reproductivas (i.e., $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ o $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$) (Echarte *et al.*, 2004) y de la eficiencia mediante la cual el crecimiento de las estructuras reproductivas es reflejado en granos fijados (i.e., ERE_1 o ERE_2) (Ciancio *et al.*, 2016) (Fig. 3.1). La relación que describe los cambios en el NGP ante variaciones de la TCP_{PC} originados por la densidad de siembra en ambientes sin limitaciones hídricas o nutricionales (Fig. 3.1a), fue descrita por Vega *et al.*, (2001a) a través de una función curvilínea que se caracteriza por presentar i) un valor mínimo de TCP_{PC} por debajo del cual no hay fijación de granos (i.e., umbral de esterilidad) y ii) un valor umbral por encima del cual el NGP aumenta (i.e., prolificidad > 1) o llega a un valor máximo (i.e., prolificidad = 1). Las consecuencias de un estrés abiótico como deficiencias de N o hídricas, también pueden ser explicadas a través de las variaciones en los parámetros de la relación NGP vs TCP_{PC} antes mencionada (Andrade *et al.*, 2002).

La escasa información sobre la fijación de granos en la E_2 se remite a las relaciones ajustadas entre NGE_1 y NGP (i.e., $NGE_1 + NGE_2$) vs TCP_{PC} (Fig. 3.1a), mencionándose valores de TCP_{PC} ($> 6 \text{ g d}^{-1}$) a partir de los cuales la E_2 es capaz de fijar granos (Andrade *et al.*, 1999; Tollenaar *et al.*, 1992; Vega *et al.*, 2001a,b). Asimismo, se han registrado efectos de la densidad de siembra sobre el NGE_1 y NGE_2 mediados por cambios en la TCP_{PC} , la $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$, la $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$, la ERE_1 y la ERE_2 en ausencia de limitaciones hídrico-nutricionales (Ciancio *et al.*, 2016). En este mismo estudio, en baja densidad de siembra, el NGE_1 siempre resultó superior a NGE_2 debido a la mayor ERE_1 (Fig. 3.1c). En densidades medias y altas, la drástica reducción del NGE_2

estuvo determinada tanto por la caída de $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$ (Fig. 3.1b) como por la disminución de la ERE_2 (Fig. 3.1c).

Desde el punto de vista del desarrollo floral y su éxito reproductivo (capítulo 2), los mecanismos que regulan el NGE_1 ante condiciones variables en la oferta recursos pueden agruparse en tres fuentes de pérdidas: i) la restricción morfogénica a nivel de meristema axilar (i.e., NFT), ii) la disminución del número de EE y iii) el aborto de flores polinizadas, siendo esta última pérdida generalmente la principal determinante de la reducción del NGE_1 originada por el estrés por alta densidad (Otegui, 1997) o por restricciones en la oferta del N (Rossini *et al.*, 2012). Los resultados del capítulo anterior indicaron que el estrés por N y por alta densidad redujo el NFT de ambas espigas en R_1 , principalmente de la E_2 debido a un retraso en el estado de desarrollo floral de dicha espiga. Estos retrasos morfogénicos incrementaron el ASI de ambas espigas y el ESI, los cuales podrían impactar negativamente sobre el NGE_1 , la prolificidad (Chapman y Edmeades, 1999) y el NGE_2 (Cárcova *et al.*, 2000), respectivamente.

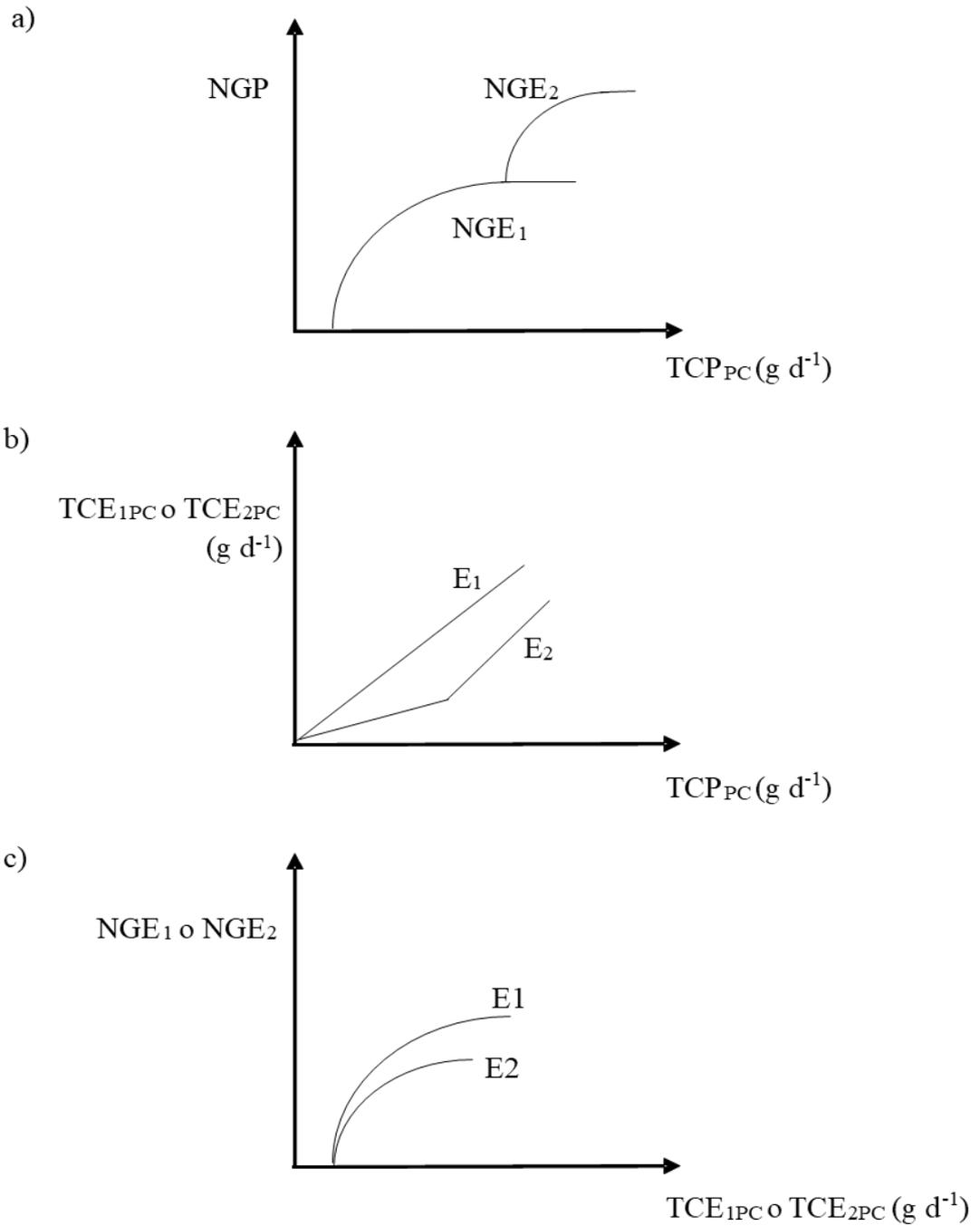


Figura 3.1: Número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}) (a), tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico TCP_{PC} (b) y número de granos de la espiga apical (NGE_1) y sub-apical (NGE_2) en función de la tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) durante el período crítico, respectivamente (c).

3.1.1. Objetivos específicos

Los objetivos específicos de este capítulo (centrados en el período alrededor de floración) fueron:

- v. Analizar el crecimiento individual de las plantas y de la espiga apical y sub-apical alrededor de floración, incluyendo la cuantificación de la partición de biomasa hacia ambas espigas.
- vi. Cuantificar el número de granos fijados por planta y en cada una de las espigas y la prolificidad.
- vii. Estimar la eficiencia reproductiva de las plantas y de cada una de las espigas y el aborto de flores fecundadas.
- viii. Establecer las relaciones funcionales entre i) la fijación de granos y el crecimiento individual de las plantas y de cada una de las espigas, ii) el crecimiento individual de las plantas y de cada una de estas estructuras y iii) la fijación de granos y los intervalos entre la floración masculina y femenina y entre las floraciones de ambas espigas.

Dicho análisis se llevó a cabo en cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas cultivados en ambientes contrastantes por el manejo de la densidad de siembra y la oferta nutricional.

3.1.2. Hipótesis

Hipótesis 4): En ambientes menos restrictivos (i.e., con mayor oferta de N y baja densidad de siembra), diferencias genotípicas en el número de granos de la espiga sub-apical están determinadas por cambios en la partición de foto-asimilados hacia esta espiga en el período crítico; observada como un aumento en la partición de biomasa en altas tasas de crecimiento individual de las plantas.

Hipótesis 5): Los híbridos con mayores prolificidades, cultivados en ambientes con baja densidad de siembra y alta oferta de N, alcanzan rendimientos similares a los genotipos con menores o nulas prolificidades. Esto se debe a la capacidad de los híbridos con mayor prolificidad de aumentar la partición de foto-asimilados hacia la espiga sub-apical en floración y/o la mayor eficiencia reproductiva de esta espiga, sosteniendo los valores de partición y eficiencia reproductiva de la espiga apical.

Hipótesis 6): En híbridos con mayores prolificidades, la menor oferta de N genera un aumento en el intervalo entre la floración de ambas espigas lo cual determina una fuerte caída en el número de granos de la espiga sub-apical.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Diseño experimental

Las mediciones informadas en este capítulo fueron realizadas sobre los mismos experimentos detallados en la sección 2.2.1 del capítulo 2.

3.2.2. Evolución del crecimiento individual de las plantas y de las espigas durante el período crítico y su relación con la fijación de granos

El crecimiento individual de las plantas y las espigas durante el PC fue estimado a través de modelos alométricos ampliamente utilizados en numerosos trabajos (D'Andrea *et al.*, 2008; Echarte *et al.*, 2004; Laserna *et al.*, 2012; Pagano *et al.*, 2007; Rossini *et al.*, 2011; Vega *et al.*, 2001a). Para la obtención de dichos modelos, se utilizaron las plantas destinadas a las observaciones de ápices (ver capítulo 2, sección 2.2.2) sobre las que se realizaron, previamente a la disección de las yemas, mediciones del diámetro máximo y mínimo de la base del tallo (d), de la altura de la planta desde el nivel del suelo hasta la última hoja expandida (h) y del diámetro máximo de la E₁ y la E₂

cuando estuvieron presentes. Luego se secaron en estufa y se pesaron para obtener la biomasa vegetativa (tallos + hojas) y las biomásas de la E₁ y de la E₂. Sobre las diez plantas destinadas a los registros semanales de fenología, se realizaron en los siguientes estados, las mismas mediciones que en las plantas muestreadas: i) ca. R₁ de E₁-15 días, ii) R₁ E₁, iii) R₁ E₂, iv) R₁ de E₁+15 días y v) R₁ de E₂+15 días, para posteriormente estimar la biomasa de las plantas y de las espigas a través de los modelos alométricos.

Para la obtención de los modelos de biomasa vegetativa se ajustaron funciones lineales (Ec. 7) entre el peso seco y el volumen del tallo de las plantas cosechadas para cada combinación de N×D×H en el Exp₁ (Cuadro 3.1) y en el Exp₂ (Cuadro 3.2). Cuando los parámetros de los modelos dentro de cada híbrido no difirieron, los datos se agruparon y se estableció un único modelo para todo el conjunto de datos. El volumen del tallo se obtuvo mediante la ecuación del volumen de un cilindro (Ec. 8):

$$Y=i+j*X \quad (7)$$

donde Y es la biomasa de la planta, X es el Volumen, i es la ordenada al origen y j es la tasa de acumulación de biomasa en función del volumen,

$$\text{Volumen}=\pi*\left(\frac{\text{diámetro}}{2}\right)^2*h \quad (8)$$

donde π es 3,1416 y h es la altura del tallo. El diámetro corresponde al promedio de dos mediciones registradas en la base del tallo.

Para la obtención de los modelos de biomasa de la E₁ y la E₂ en R₁ y R₂ de cada una, se ajustó una función exponencial (Ec. 9) entre al peso seco y el diámetro máximo de las espigas muestreadas en ambos estadios (Cuadro 3.1 y 3.2):

$$Y=k*e^{l*X} \quad (9)$$

donde Y es el valor de la biomasa de espiga, X es el diámetro máximo, k es la ordenada al origen, l es una tasa constante y e es el valor exponencial.

Cuadro 3.1: Parámetros de los modelos alométricos utilizados para estimar la biomasa vegetativa (V_8 a R_2) y la biomasa de la espiga (R_1 a R_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante el experimento 1. r^2 : coeficiente de determinación; n: el número de plantas analizadas. La función se detalla al final del cuadro.

		Experimento 1									
N	D	H	Biomasa Vegetativa ^a				Biomasa de Espiga ^b				
			i	j	r^2	n ^c	k	l	r^2	n ^c	
N-	D_4	DK-3F22	0,14	6,08	0,93	48,0	0,66	0,09	0,88	43,0	
		DK-4F37	0,12	22,7	0,88	46,0	0,81	0,09	0,89	44,0	
		DK-664	0,11	18,6	0,92	94,0	0,62	0,10	0,95	46,0	
		DK-747	0,12	19,4	0,92	48,0	1,03	0,08	0,90	84,0	
		DK-7210	0,12	16,7	0,92	93,0	0,96	0,08	0,94	64,0	
	D_8	DK-3F22	0,13	13,0	0,91	47,0	1,35	0,07	0,93	63,0	
		DK-4F37	0,13	15,0	0,94	47,0	0,81	0,09	0,89	119	
		DK-664	0,11	18,6	0,92	94,0	0,27	0,12	0,95	28,0	
		DK-747	0,11	14,8	0,89	45,0	0,87	0,09	0,93	22,0	
		DK-7210	0,12	16,7	0,92	93,0	0,96	0,08	0,94	64,0	
N+	D_4	DK-3F22	0,11	18,7	0,88	42,0	2,27	0,06	0,83	42,0	
		DK-4F37	0,10	31,3	0,81	44,0	1,57	0,07	0,89	47,0	
		DK-664	0,09	34,2	0,91	41,0	0,75	0,09	0,90	80,0	
		DK-747	0,10	28,2	0,87	40,0	1,03	0,08	0,90	84,0	
		DK-7210	0,08	37,7	0,86	93,0	1,33	0,07	0,94	47,0	
	D_8	DK-3F22	0,10	21,0	0,88	47,0	1,35	0,07	0,93	63,0	
		DK-4F37	0,10	20,5	0,82	48,0	0,81	0,09	0,89	119	
		DK-664	0,08	29,4	0,80	46,0	0,75	0,09	0,90	80,0	
		DK-747	0,09	28,9	0,89	46,0	1,03	0,08	0,90	84,0	
		DK-7210	0,08	37,7	0,86	93,0	0,84	0,08	0,99	35,0	

^a $Y=i+j*X$. ^b $Y=k*e^{l*X}$. ^cLos distintos n se deben a que en algunas combinaciones de $N \times D \times H$ comparten el modelo alométrico ajustado ($p < 0,05$).

Cuadro 3.2: Parámetros de los modelos alométricos utilizados para estimar la biomasa vegetativa (V_8 a R_2) y la biomasa de la espiga (R_1 a R_2) Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante el experimento 2. r^2 : coeficiente de determinación; n: el número de plantas analizadas. La función se detalla al final del cuadro.

Experimento 2										
N	D	H	Biomasa Vegetativa ^a				Biomasa de Espiga ^b			
			i	j	r^2	n ^c	k	l	r^2	n ^c
N-	D_4	DK-3F22	0,12	7,71	0,93	183	1,02	0,08	0,89	145
		DK-4F37	0,11	9,84	0,91	94,0	0,96	0,08	0,76	48,0
		DK-664	0,10	14,9	0,89	142	0,59	0,10	0,93	159
		DK-747	0,11	9,66	0,87	93,0	0,61	0,10	0,97	115
		DK-7210	0,11	14,2	0,93	93,0	0,41	0,10	0,94	55,0
	D_8	DK-3F22	0,12	7,71	0,93	183	1,02	0,08	0,89	145
		DK-4F37	0,11	9,84	0,91	94,0	0,34	0,11	0,97	81,0
		DK-664	0,12	5,15	0,86	48,0	0,59	0,10	0,93	159
		DK-747	0,11	9,66	0,93	48,0	0,61	0,10	0,89	27,0
		DK-7210	0,13	3,91	0,93	93,0	1,29	0,07	0,94	55,0
N+	D_4	DK-3F22	0,12	7,71	0,93	183	1,02	0,08	0,89	145
		DK-4F37	0,10	12,4	0,86	94,0	0,71	0,09	0,93	48,0
		DK-664	0,10	14,9	0,89	142	0,59	0,10	0,93	159
		DK-747	0,09	17,3	0,87	93,0	1,02	0,08	0,97	115
		DK-7210	0,11	14,2	0,81	92,0	0,41	0,10	0,94	81,0
	D_8	DK-3F22	0,12	7,71	0,93	183	1,02	0,08	0,89	145
		DK-4F37	0,10	12,4	0,86	94,0	0,34	0,11	0,97	81,0
		DK-664	0,10	14,9	0,89	142	0,59	0,10	0,93	159
		DK-747	0,09	17,3	0,86	45,0	1,02	0,08	0,97	115
		DK-7210	0,10	16,7	0,81	92,0	0,41	0,10	0,94	81,0

^a $Y=i+j*X$. ^b $Y=k*e^{l*X}$. ^cLos distintos n se deben a que en algunas combinaciones de $N \times D \times H$ comparten el modelo alométrico ajustado ($p < 0,05$).

En madurez fisiológica, las plantas marcadas se cosecharon individualmente, se secaron y se registró el NGE_1 , el NGE_2 , el rendimiento de la E_1 (RGE_1), de la E_2 (RGE_2), de la planta (RGP) y la prolificidad. Este último atributo se expresó como el número de espigas con granos por planta.

Se estimó la TCP_{PC} , TCE_{1PC} y TCE_{2PC} , a partir de la pendiente de la regresión lineal ajustada entre las biomásas estimadas y los días transcurridos entre cada evento fenológico (ca. R_1 de E_1 -15 días, R_1 de cada espiga y R_1 de cada espiga +15 días). Para cada genotipo se ajustó una función hiperbólica (Ec. 10) entre (i) NGP y TCP_{PC} , (ii) NGE_1 y TCP_{PC} , (iii) NGE_1 y TCE_{1PC} y (iv) NGE_2 y TCE_{2PC} ; basado en el modelo propuesto por Vega *et al.*, (2001a) para el NGE_1 y TCP_{PC} :

$$Y = \frac{m*(X-\tilde{n})}{1+o*(X-\tilde{n})}, \text{ si } X > \tilde{n} \quad (10)$$

donde Y es el NG (i.e., NGP, NGE₁ ó NGE₂), X es la TC_{PC} (i.e., TCP_{PC}, TCE_{1PC} ó TCE_{2PC}), m es la pendiente inicial (indicativa de la eficiencia en la fijación de los granos a TC bajas), o es el coeficiente de curvilinealidad de la función hiperbólica a TC altas (i.e., la inversa de la eficiencia en la fijación de los granos a TC altas) y \tilde{n} es el valor umbral de TC por debajo del cual X = 0 (i.e., umbral de esterilidad).

Para cada genotipo se ajustaron funciones lineales (Ec. 11) y bi-lineales (Ecs 12 y 13) entre la TCE_{1-2PC} y la TCP_{PC} :

$$Y = p + q * X \quad (11)$$

donde Y es el TCE_{PC}, X es la TCP_{PC}, p es la ordenada al origen y q es la partición hacia la espiga,

$$Y = r + s * X, \text{ si } X \leq t \quad (12)$$

$$Y = (r + s * t) + u * (X - t), \text{ si } X > t \quad (13)$$

donde Y es la TCE_{PC}, X en la TCP_{PC}, r es la ordenada al origen, s es la primera partición hacia la espiga, t es el punto de quiebre de TCP_{PC} donde cambia la relación y u es la segunda partición hacia la espiga.

La eficiencia reproductiva de la planta (ERP), la ERE₁ y la ERE₂ se calcularon como la relación entre el NGP, NGE₁ y el NGE₂ y la TCP_{PC}, TCE_{1PC} y la TCE_{2PC}, respectivamente.

Para cuantificar el aborto de flores fecundadas se utilizó la Ec. 14:

$$\text{Aborto (\%)} = [1 - (\text{NG}/\text{EE})] * 100 \quad (14)$$

donde NG es el número de granos y EE son estigmas expuestos de cada espiga (ver capítulo 2, sección 2.2.3).

Finalmente, se relacionó para todos los híbridos el NGE_1 con el $ASI E_1$ mediante una función lineal, y el NGE_2 y la prolificidad con el ESI mediante una función exponencial.

3.2.3. Análisis estadístico

El análisis utilizado en este capítulo se describe en la sección 2.2.4 del capítulo 2.

3.3. Resultados

3.3.1. Crecimiento individual de las plantas y las espigas durante el período crítico

Los mayores valores de TCP_{PC} se observaron en los ambientes de alta disponibilidad de N y de baja densidad de siembra (Cuadro 3.3). Dentro de la variabilidad genotípica, el híbrido DK-3F22 presentó el mayor valor de TCP_{PC} (i.e., $4,43 \text{ g d}^{-1}$) y el híbrido DK-664 el menor valor (i.e., $3,63 \text{ g d}^{-1}$). Para este atributo, la baja disponibilidad de N determinó una reducción de 22%, mientras que el aumento de la densidad provocó una caída del 37% en la TCP_{PC} (Cuadro 3.3).

Para la TCE_{1PC} y TCE_{2PC} se encontraron interacciones significativas $N \times H$ ($p < 0,05$, Cuadro 3.3). En este sentido en los ambientes con mayor oferta de N, los mayores valores de TCE_{1PC} (ca. $2,55 \text{ g d}^{-1}$) se detectaron en los híbridos DK-747 y DK-7210, mientras que las mayores TCE_{2PC} (ca. $0,84 \text{ g d}^{-1}$) se registraron en los híbridos más antiguos (DK-3F22, DK-4F37 y DK-664; Cuadro 3.3). Asimismo, los mayores valores de TCE_{2PC} se registraron en ambientes de alta disponibilidad de N y baja densidad de siembra ($N \times D$; $p < 0,001$, Cuadro 3.3).

Tal como fue mencionado para las demás variables, el mayor NGP se registró en los cultivos en baja densidad con alta oferta de N (ca. 831 granos), sin encontrarse diferencias de este rasgo en los cultivos en alta densidad de siembra con alta oferta de N

(ca. 565 granos) y en baja densidad de siembra con baja oferta de N (ca. 560 granos) ($N \times D$; $p < 0,05$) (Cuadro 3.3). Los híbridos DK-747 y DK-7210 exhibieron los mayores valores de NGE_1 (ca. 573 granos). Los mayores valores de NGE_2 se identificaron en los híbridos más antiguos (DK-3F22, DK-4F37 y DK-664) con alta oferta de N y baja densidad de siembra (ca. 291 granos) ($N \times H$ y $N \times D$; $p < 0,001$, Cuadro 3.3). Dichos genotipos también se destacaron en los ambientes (i) con alta densidad y oferta de N (ca. 35 granos) y (ii) con baja densidad y oferta de N (ca. 30 granos).

Por otro lado, la prolificidad resultó mayor (i.e., $1,65 \text{ E pl}^{-1}$) en los ambientes de alta oferta de N y baja densidad de siembra ($D \times N$; $p < 0,001$), mientras que en alta densidad las distintas ofertas de N no afectaron el número final de espigas por planta ($1,11$ y $1,01 \text{ E pl}^{-1}$ en $D_8 N+$ y $D_8 N-$, respectivamente) (Cuadro 3.4). Entre los genotipos, los mayores valores de prolificidad ($p < 0,01$) se detectaron en los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 (ca. $1,30 \text{ E pl}^{-1}$) y los menores en los genotipos DK-747 y DK-7210 (ca. $1,11 \text{ E pl}^{-1}$).

Los híbridos DK-747 y DK-7210 exhibieron los mayores valores de RGE_1 (ca. 156 g) y RGP (ca. 163 g); contrariamente, el híbrido DK-3F22 presentó el menor RGP (131 g) (Cuadro 3.4). La combinación de alta oferta de N y baja densidad de siembra generó los mayores valores de RGE_2 , siendo los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 los que más se destacaron (ca. 74,1 g; $N \times D \times H$, $p < 0,001$) (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.3: Valores medios y ANVAs de la tasa de crecimiento de la planta (TCP_{PC}), de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) durante el período crítico; y del número de granos de la espiga apical (NGE_1), sub-apical (NGE_2) y por planta (NGP ; i.e., NGE_1+NGE_2). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D_4 y D_8 ; 4 y 8 pl m^{-2} , respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	$(g\ d^{-1})$			NGE_1	NGE_2^b	NGP				
			TCP_{PC}	TCE_{1PC}	TCE_{2PC}^a							
N-	D_4	DK-3F22	5,06	2,29	0,430	480	16,0	496				
		DK-4F37	4,32	2,10	0,498	499	49,0	548				
		DK-664	3,81	2,00	0,424	524	26,0	550				
		DK-747	4,20	2,22	0,065	601	0,00	601				
		DK-7210	4,31	2,08	0,186	602	3,00	605				
	D_8	DK-3F22	2,66	1,19	0,045	347	0,00	347				
		DK-4F37	2,52	1,21	0,137	375	7,00	382				
		DK-664	2,47	1,30	0,028	377	1,00	378				
		DK-747	2,62	1,36	0,008	358	0,00	358				
		DK-7210	2,77	1,27	0,002	418	0,00	418				
N+	D_4	DK-3F22	6,25	2,46	1,44	582	288	870				
		DK-4F37	4,93	2,08	1,23	528	301	829				
		DK-664	5,21	2,53	1,29	570	283	853				
		DK-747	5,06	2,95	0,556	713	54,0	767				
		DK-7210	5,64	2,80	0,646	698	137	835				
	D_8	DK-3F22	3,76	1,81	0,411	498	31,0	529				
		DK-4F37	4,03	2,28	0,527	513	61,0	574				
		DK-664	3,02	1,92	0,169	517	14,0	531				
		DK-747	3,36	2,18	0,039	596	0,00	596				
		DK-7210	3,55	2,26	0,085	593	1,00	594				
N-			3,47	1,70	0,182	458	10,0	468				
N+			4,48	2,33	0,639	581	117	698				
<i>p</i>			**	ns	***	*	***	***				
	D_4		4,88	2,35	0,677	580	115	695				
	D_8		3,08	1,68	0,145	459	12,0	471				
	<i>p</i>		***	***	**	**	*	**				
		DK-3F22	4,43	a	1,94	0,582	ab	476	b	85,0	a	561
		DK-4F37	3,95	b	1,92	0,598	a	479	b	104	a	583
		DK-664	3,63	c	1,94	0,477	b	497	b	81,0	a	578
		DK-747	3,81	bc	2,18	0,167	c	567	a	13,0	b	580
		DK-7210	4,07	b	2,10	0,230	c	578	a	35,0	b	613
		<i>p</i>	**	ns	***	**	*	ns				
N×D	<i>p</i>		ns	ns	***	ns	***	*				
D×H	<i>p</i>		ns	ns	ns	ns	ns	ns				
N×H	<i>p</i>		ns	*	**	ns	***	ns				
N×D×H	<i>p</i>		ns	ns	ns	ns	ns	ns				

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo. ^aValores promedios de TCE_{2PC} involucran plantas con $TCE_{2PC} \geq 0$. ^bValores promedios de NGE_2 involucran plantas con $NGE_2 \geq 0$.

Cuadro 3.4: Valores medios y ANVAs de la prolificidad y del rendimiento en grano de la espiga apical (RGE₁), sub-apical (RGE₂) y por planta (RGP; i.e., RGE₁+ RGE₂). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	Prolificidad		RGE ₁		RGE ₂ ^a		RGP	
			(E pl ⁻¹)				(g)			
N-	D ₄	DK-3F22	1,10		110		4,00	c	114	
		DK-4F37	1,32		120		10,0	bc	130	
		DK-664	1,27		131		7,00	c	138	
		DK-747	1,00		151		0,00	c	151	
		DK-7210	1,02		154		0,00	c	154	
	D ₈	DK-3F22	1,00		66,7		0,00	c	66,7	
		DK-4F37	1,03		79,6		1,00	c	80,6	
		DK-664	1,00		82,5		0,00	c	82,6	
		DK-747	1,00		76,8		0,00	c	76,8	
		DK-7210	1,00		88,5		0,00	c	88,5	
N+	D ₄	DK-3F22	1,77		144		70,0	a	214	
		DK-4F37	1,70		141		74,0	a	215	
		DK-664	1,92		166		79,0	a	245	
		DK-747	1,37		222		15,0	c	237	
		DK-7210	1,50		210		41,0	b	251	
	D ₈	DK-3F22	1,12		122		8,00	c	130	
		DK-4F37	1,32		133		15,0	c	148	
		DK-664	1,10		148		4,00	c	152	
		DK-747	1,00		175		0,00	c	175	
		DK-7210	1,02		169		1,00	c	170	
N-			1,07		106		2,00		108	
N+			1,38		163		31,0		194	
<i>p</i>			***		*		***		***	
	D ₄		1,40		155		30,0		185	
	D ₈		1,06		114		3,00		117	
	<i>p</i>		ns		***		***		**	
		DK-3F22	1,25	b	111	c	20,0	a	131	c
		DK-4F37	1,34	a	118	c	26,0	a	144	bc
		DK-664	1,32	ab	132	b	22,0	a	154	ab
		DK-747	1,09	c	156	a	4,00	b	160	ab
		DK-7210	1,13	c	155	a	11,0	b	166	a
		<i>p</i>	**		**		*		*	
N×D		<i>p</i>	***		ns		***		ns	
D×H		<i>p</i>	ns		ns		ns		ns	
N×H		<i>p</i>	ns		ns		***		ns	
N×D×H		<i>p</i>	ns		ns		**		ns	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo. ^aValores promedios de RGE₂ involucran plantas con RGE₂ ≥ 0. E = espigas.

El NGP respondió positivamente a los cambios en la TCP_{PC} como consecuencia de los efectos producidos por los cambios en la densidad de siembra (Fig. 3.2 y Cuadro 3.5). Se detectaron diferencias entre los híbridos y entre niveles de N dentro de cada híbrido en los parámetros de las funciones ajustadas. Por ejemplo, en los híbridos DK-3F22, DK-4F37, DK-664 y DK-7210 con alta disponibilidad de N, se mantuvo o redujo el umbral de esterilidad (parámetro \tilde{n}) y se atenuó la curvilinealidad (parámetro o) a altas TCP_{PC} (i.e., menor saturación) con respecto a la baja oferta de N; esto último debido al aporte de los granos de la E_2 (Cuadro 3.5). El híbrido DK-3F22 fue el único genotipo en el que se contabilizaron plantas estériles cuando la TCP_{PC} fue mayor a 3 g d^{-1} en los ambientes de baja disponibilidad de N y alta densidad de plantas (Fig. 3.2). Sin embargo, este valor de umbral resultó mayor al estimado por la función (1 g d^{-1}).

Cuadro 3.5: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones curvilíneas ajustadas para la relación entre el número de granos por planta (NGP) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función curvilínea se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n: número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para las dos condiciones de N en cada híbrido (Global).

		NGP vs TCP_{PC}					Global	
H	N	Parámetros			r^2	n	p	
		m	\tilde{n}	o				
DK-3F22	N-	439 ± 179	1,08 ± 0,33	0,59 ± 0,29	0,66	112	*	
	N+	160 ± 44,2	0,00 ± 0,04	0,03 ± 0,21	0,61	111		
DK-4F37	N-	235 ± 130	0,00 ± 0,06	0,19 ± 0,19	0,60	111	*	
	N+	203 ± 53,6	0,00 ± 0,20	0,06 ± 0,06	0,54	107		
DK-664	N-	460 ± 227	0,84 ± 0,37	0,50 ± 0,42	0,71	113	*	
	N+	286 ± 294	0,09 ± 0,22	0,15 ± 0,99	0,56	113		
DK-747	N-	475 ± 164	1,28 ± 0,24	0,43 ± 0,25	0,77	109	*	
	N+	1062 ± 1088	1,50 ± 1,32	1,17 ± 1,02	0,39	113		
DK-7210	N-	509 ± 204	1,23 ± 0,30	0,50 ± 0,34	0,68	116	*	
	N+	274 ± 218	0,16 ± 0,21	0,15 ± 1,67	0,53	117		

$Y = [m * (X - \tilde{n})] / [1 + o * (X - \tilde{n})]$, si $X > \tilde{n}$. El nivel de significancia se indica como: * $p < 0,05$ y ns: no significativo.

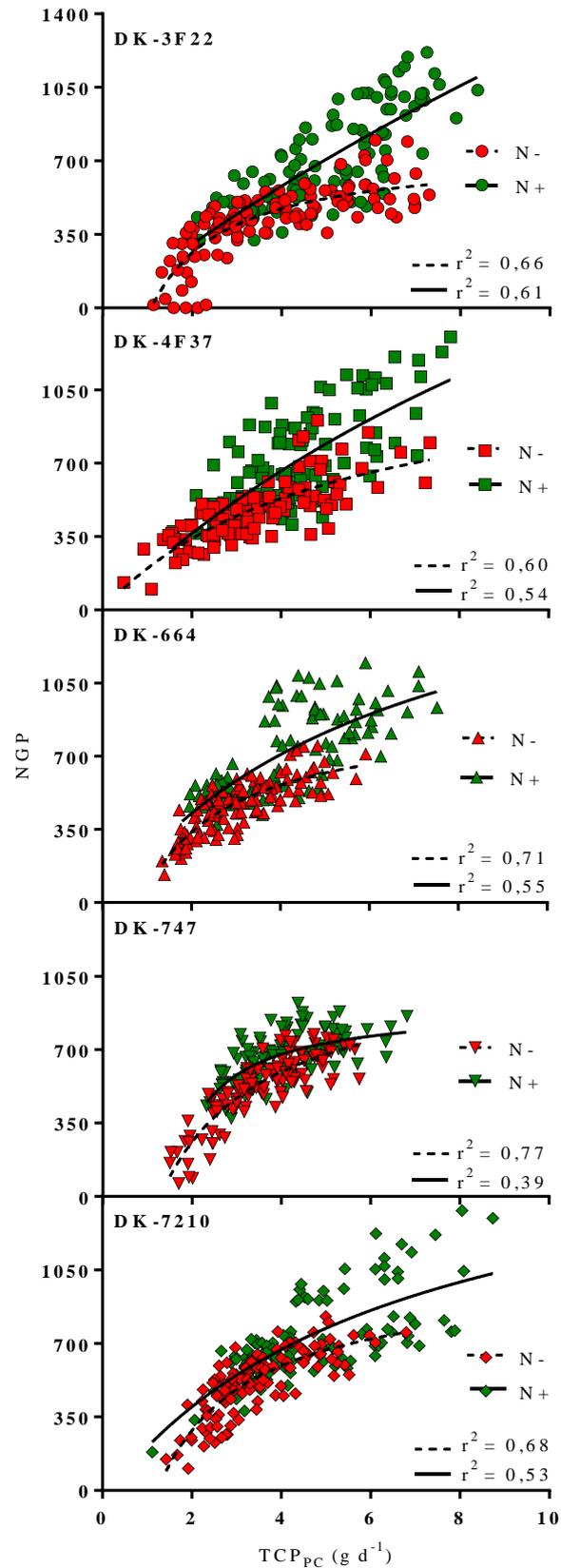


Figura 3.2: Número de granos por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas.

Para el NGE_1 y la TCP_{PC} se obtuvo una única relación curvilínea para ambas ofertas de N (Fig. 3.3 y Cuadro 3.6). En promedio, los híbridos DK-664, DK-747 y DK-7210 exhibieron una mayor ER inicial (mayor valor del parámetro m) a bajas TCP_{PC} y el híbrido DK-4F37 presentó el menor umbral de esterilidad (parámetro \tilde{n}) (Cuadro 3.6). Asimismo, el genotipo DK-664 alcanzó el máximo NGP a menores TCP_{PC} respecto a los demás genotipos (i.e., mayor valor del parámetro o). Para todos los híbridos la fijación de granos en la E_2 ocurrió con valores de TCP_{PC} mayores a 4 g d^{-1} , a excepción del DK-4F37 el cual exhibió E_2 granadas aún con menores TCP_{PC} (Fig. 3.3).

Cuadro 3.6: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones curvilíneas ajustadas para las relaciones entre el número de granos de la espiga apical (NGE_1) y la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función curvilínea se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n : número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para todos los híbridos (Global).

H	NGE ₁ vs TCP _{PC}					Global
	Parámetros			r ²	n	p
	m	\tilde{n}	o			
DK-3F22	647 ± 164	1,09 ± 0,17	0,95 ± 0,30	0,62	209	ns
DK-4F37	522 ± 200	0,23 ± 0,32	0,78 ± 0,37	0,42	208	
DK-664	1189 ± 328	1,23 ± 0,14	1,82 ± 0,59	0,56	232	
DK-747	859 ± 234	1,57 ± 0,16	0,95 ± 0,34	0,63	225	
DK-7210	911 ± 231	1,54 ± 0,17	1,09 ± 0,34	0,64	226	

$Y = [m * (X - \tilde{n})] / [1 + o * (X - \tilde{n})]$, si $X > \tilde{n}$. El nivel de significancia se indica como: * $p < 0,05$ y ns: no significativo.

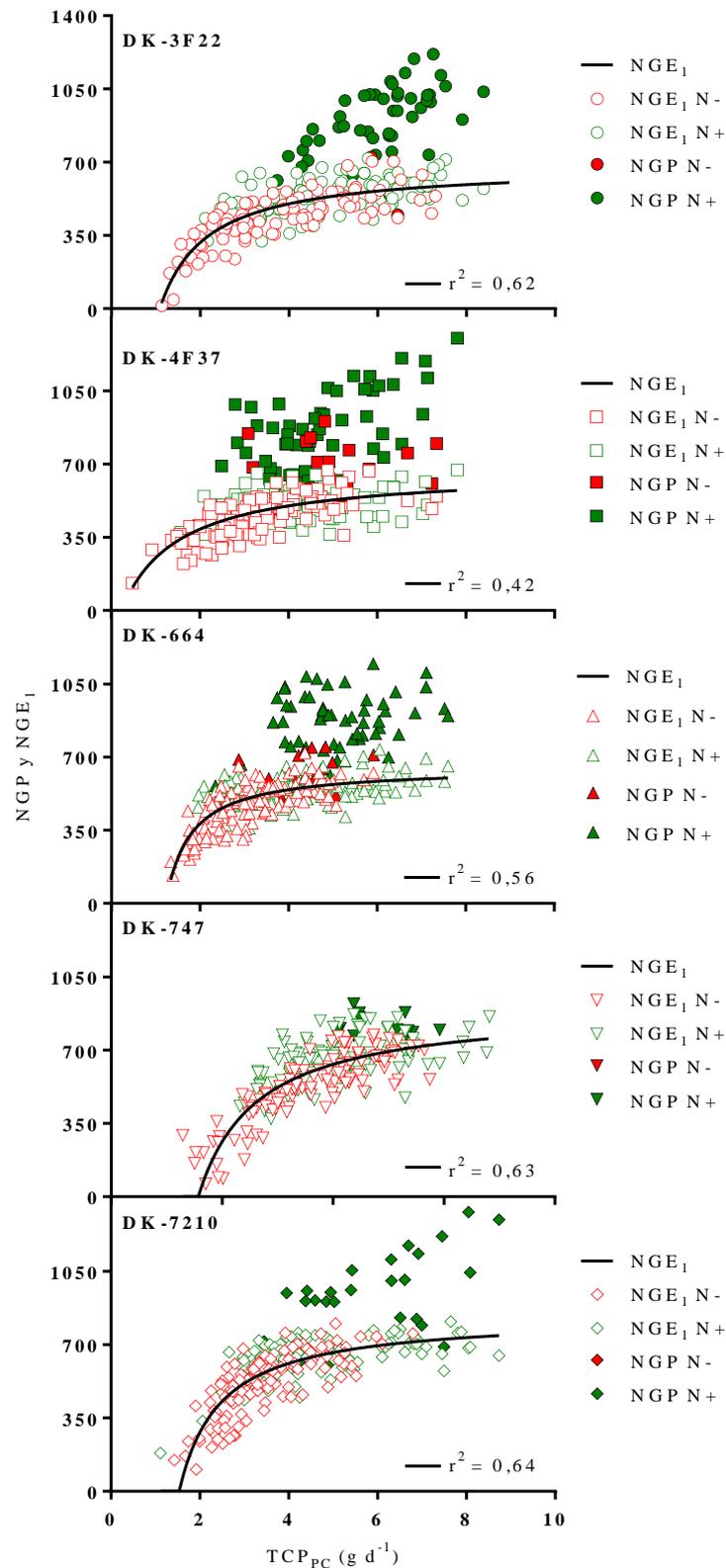


Figura 3.3: Número de granos por planta (NGP) y de la espiga apical (NGE_1) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas.

3.3.2. Partición de biomasa hacia las espigas y eficiencia reproductiva

En términos comparativos los valores de $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ (ca. 0,52) resultaron siempre mayores que los de $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$ (ca. 0,08) (Cuadro 3.7). A diferencia de lo observado para las tasas de crecimiento, número de granos y rendimientos, los mayores valores de $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ se registraron en los ambientes con alta densidad de siembra y alta oferta de N (ca. 0,589; $N \times D$; $p < 0,05$). El híbrido DK-747 presentó la mayor $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ ante el agregado de N (i.e., 0,634; $N \times H$; $p < 0,01$). Por el contrario, los mayores valores de $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$ se registraron en baja densidad de siembra y con alta oferta de N ($N \times D$; $p < 0,05$), y en los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 en ambientes con alta oferta de N ($N \times H$; $p < 0,05$) (Cuadro 3.7).

Cuadro 3.7: Valores medios y ANVAs de la partición de biomasa hacia la espiga apical ($TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$) y sub-apical ($TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$) durante el período crítico. Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	$TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$		$TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$	
N-	D ₄	DK-3F22	0,456		0,079	
		DK-4F37	0,490		0,109	
		DK-664	0,536		0,094	
		DK-747	0,527		0,015	
		DK-7210	0,484		0,035	
	D ₈	DK-3F22	0,447		0,016	
		DK-4F37	0,476		0,042	
		DK-664	0,519		0,011	
		DK-747	0,524		0,002	
		DK-7210	0,465		0,001	
N+	D ₄	DK-3F22	0,402		0,228	
		DK-4F37	0,440		0,240	
		DK-664	0,489		0,246	
		DK-747	0,593		0,104	
		DK-7210	0,505		0,111	
	D ₈	DK-3F22	0,486		0,105	
		DK-4F37	0,567		0,121	
		DK-664	0,633		0,054	
		DK-747	0,675		0,015	
		DK-7210	0,631		0,022	
N-			0,492		0,040	
N+			0,542		0,125	
<i>p</i>			*		***	
	D ₄		0,492		0,126	
	D ₈		0,542		0,039	
	<i>p</i>		*		**	
		DK-3F22	0,448	d	0,107	ab
		DK-4F37	0,493	c	0,128	a
		DK-664	0,544	b	0,101	b
		DK-747	0,580	a	0,034	c
		DK-7210	0,521	b	0,042	c
		<i>p</i>	*		***	
N×D		<i>p</i>	*		*	
D×H		<i>p</i>	ns		ns	
N×H		<i>p</i>	**		*	
N×D×H		<i>p</i>	ns		ns	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

Los cambios en la relación entre la TCE_{1PC} y la TCP_{PC} de cada híbrido originados por la oferta de N y la densidad de siembra, estuvieron explicados con funciones bi-lineales (Fig. 3.4 y Cuadro 3.8). Los híbridos principalmente se diferenciaron (i) en el punto de quiebre de TCP_{PC} (parámetro t), siendo menor en el híbrido DK-664 ($2,66 \text{ g d}^{-1}$) y mayor en el DK-3F22 ($4,80 \text{ g d}^{-1}$) y (ii) en la segunda pendiente (parámetro u), la cual presentó los mayores valores en los híbridos DK-664, DK-747 y DK-7210 (Cuadro 3.8). En este sentido, los valores de partición (i.e., $TCE_1 TCP_{PC}^{-1}$) de estos tres híbridos se mantuvieron cercanos a 0,50 aún en TCP_{PC} altas, i.e., por encima del punto de quiebre. Los valores de los parámetros de las funciones bi-lineales ajustadas para la E_2 resultaron opuestos a los de la E_1 , indicando cambios en las particiones entre ambas estructuras reproductivas. Para todos los híbridos el valor de la ordenada al origen y de la primera pendiente no difirieron de cero o fueron despreciables hasta valores de punto de quiebre de TCP_{PC} entre $2,77 \text{ g d}^{-1}$ (DK-664) y $5,08 \text{ g d}^{-1}$ (DK-4F37) (Cuadro 3.8). La mayor diferencia en la partición a la E_2 entre los híbridos se detectó en el valor de la segunda pendiente (parámetro u), que resultó mayor (ca. 0,43) en los genotipos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 respecto de la de los otros dos híbridos (ca. 0,23) (Fig. 3.4 y Cuadro 3.8).

Al graficar la partición hacia la E_2 sólo de las espigas que fijaron al menos un grano (i.e., $NGE_2 > 0$) (Fig. 3.5) se pudo observar que, para todos los híbridos, dicha partición de biomasa se encontró cercana a la isolínea de 0,25, siendo superada por algunas plantas únicamente en los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 en la condición de mayor disponibilidad de N. Cabe destacar que los genotipos DK-747 y DK-7210 presentaron una cantidad sumamente inferior de plantas con NGE_2 en comparación con los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664, además de que en estos últimos se fijaron granos aún en ambientes con baja oferta de N.

Cuadro 3.8: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones bilineales ajustadas para la relación entre la tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) o subapical (TCE_{2PC}) y la tasa de crecimiento de la planta (TCP_{PC}) durante el período crítico. Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación y n: número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Un modelo para todos los híbridos (Global).

TCE _{1PC} vs TCP _{PC}							Global
H	Parámetros				r ²	n	p
	r	s	t	u			
DK-3F22	0,00 ± 0,11	0,47 ± 0,06	4,80 ± 0,56	0,13 ± 0,10	0,71	230	
DK-4F37	-0,06 ± 0,11	0,55 ± 0,08	4,09 ± 0,37	0,12 ± 0,09	0,67	224	
DK-664	-0,24 ± 0,25	0,78 ± 0,22	2,66 ± 0,38	0,38 ± 0,05	0,75	235	*
DK-747	-0,15 ± 0,19	0,68 ± 0,13	3,38 ± 0,91	0,51 ± 0,08	0,76	228	
DK-7210	-0,13 ± 0,26	0,63 ± 0,17	3,72 ± 0,93	0,40 ± 0,08	0,63	238	
TCE _{2PC} vs TCP _{PC}							
DK-3F22	-0,12 ± 0,16	0,14 ± 0,11	3,96 ± 0,83	0,37 ± 0,07	0,59	235	
DK-4F37	-0,16 ± 0,09	0,21 ± 0,05	5,08 ± 0,75	0,50 ± 0,15	0,56	234	
DK-664	-0,01 ± 0,24	0,03 ± 0,21	2,77 ± 0,41	0,41 ± 0,05	0,66	237	*
DK-747	-0,02 ± 0,12	0,02 ± 0,08	3,72 ± 0,47	0,25 ± 0,07	0,33	227	
DK-7210	-0,04 ± 0,16	0,03 ± 0,11	3,49 ± 0,65	0,21 ± 0,04	0,45	239	

$Y = r + s * X$, si $X \leq t$, $Y = (r + s * t) + u * (X - t)$, si $X > t$. El nivel de significancia se indica como: * $p < 0,05$ y ns: no significativo.

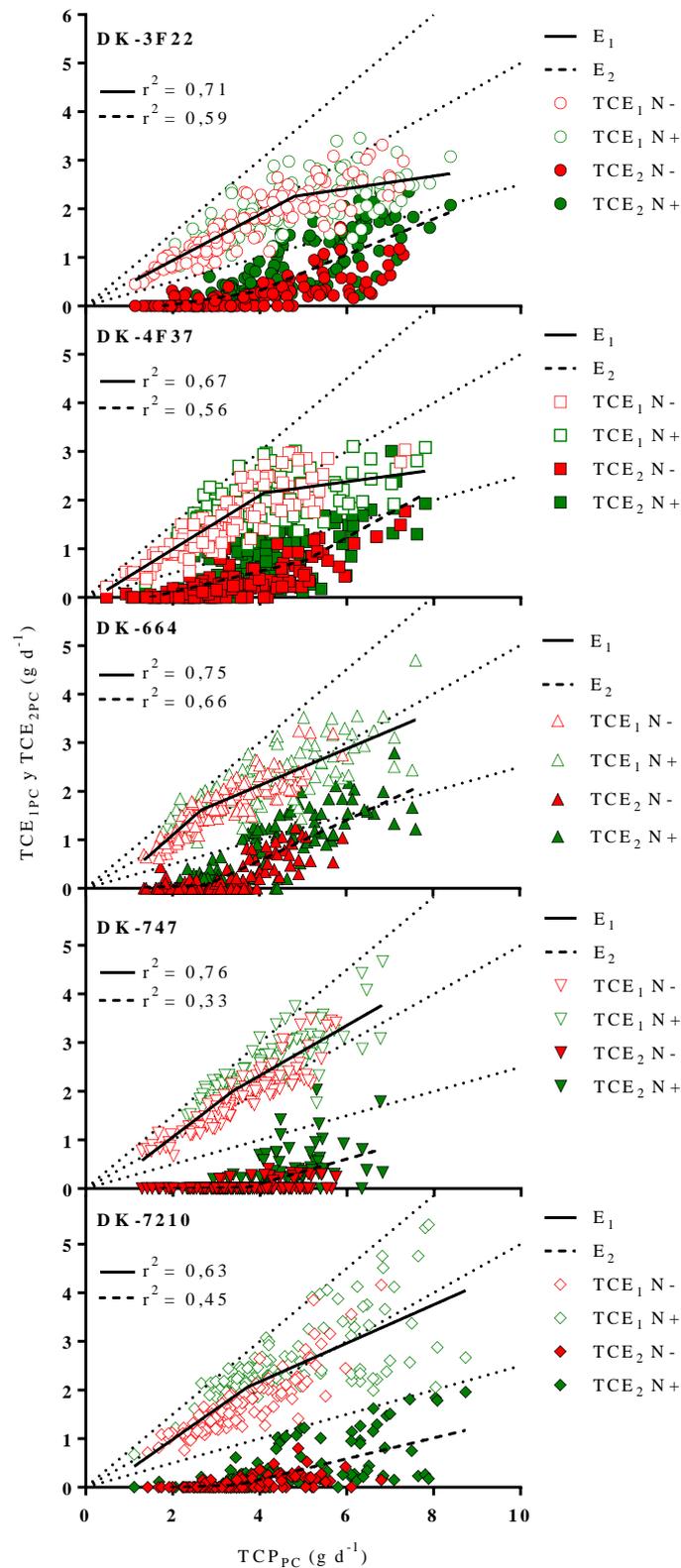


Figura 3.4: Tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas finas representan cocientes iguales entre las TCEs y la TCP_{PC} al 25, 50 y 75%.

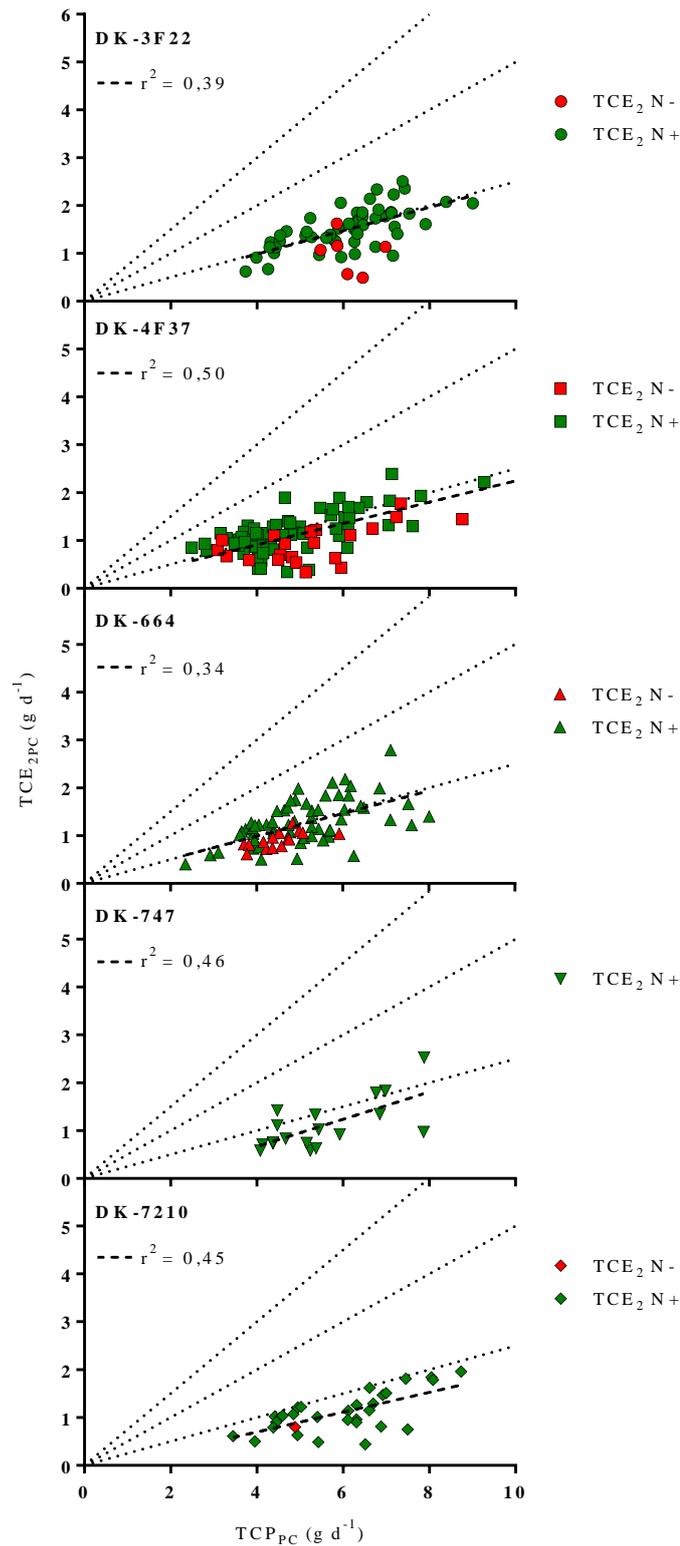


Figura 3.5: Tasa de crecimiento de la espiga sub-apical (TCE_{2PC}) con $NGE_2 > 0$ en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP_{PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas finas representan cocientes iguales entre la TCE_{2PC} y la TCP_{PC} al 25, 50 y 75%.

Analizando la ER de las plantas y de cada espiga, la menor ERP se registró en el híbrido DK-3F22 con baja oferta de N y baja densidad ($99 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$), contrariamente el mayor valor fue detectado para los genotipos DK-664 y DK-747 en alta oferta de N y alta densidad ($187 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$; $N \times D \times H$; $p < 0,01$; Cuadro 3.9).

Para ERE_1 , los mayores valores se registraron en la alta densidad de siembra sin detectarse cambios con la distinta oferta de N (Cuadro 3.9). Asimismo, el híbrido DK-7210 exhibió los mayores valores de ERE_1 (i.e., $291 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$).

Para ERE_2 los mayores valores se registraron en la baja densidad con alta fertilización (i.e., $159 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$), siendo casi despreciable con baja oferta de N y alta densidad (i.e., $1,3 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) ($N \times D$; $p < 0,05$; Cuadro 3.9). El híbrido DK-4F37 en ambientes con alta oferta de N exhibió los mayores valores de ERR_2 (i.e., $189 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$), seguido por los genotipos DK-664 y DK-3F22 en la misma condición de fertilización ($N \times H$; $p < 0,05$; Cuadro 3.9). En términos comparativos, los valores de ERE_2 (ca. $55 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) resultaron menores que los de ERE_1 (ca. $277 \text{ granos g}^{-1} \text{ d}^{-1}$).

A partir del ajuste del NG fijados en cada espiga con la TC de estas estructuras reproductivas (Fig. 3.6 y Cuadro 3.10), se pudo observar que para valores similares de TCE_{1PC} y de TCE_{2PC} , el NGE_1 fue siempre mayor al NGE_2 , demostrando la menor ERE_2 (Cuadro 3.9). Cada híbrido presentó una función particular entre el NGE_1 y la TCE_{1PC} que no varió entre las condiciones de N. Únicamente el modelo ajustado para el híbrido DK-4F37 difirió de los demás genotipos en los valores de dos de sus tres parámetros (i.e., el parámetro f: umbral de esterilidad no distinto de cero y el parámetro e: menor ER a bajas TCE_{1PC} ; Cuadro 3.10).

Cuadro 3.9: Valores medios y ANVAs de la eficiencia reproductiva de la espiga apical (ERE₁), sub-apical (ERE₂) y de la planta (ERP). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	ERE ₁		ERE ₂		ERP	
			(granos g ⁻¹ d ⁻¹)					
N-	D ₄	DK-3F22	221		19,8		99,1	g
		DK-4F37	264		63,2		133	ef
		DK-664	273		27,4		152	bcdef
		DK-747	280		0,00		144	cdef
		DK-7210	304		3,23		144	cdef
	D ₈	DK-3F22	302		0,00		131	f
		DK-4F37	342		6,51		162	abcd
		DK-664	302		0,00		155	bcdef
		DK-747	272		0,00		142	def
		DK-7210	326		0,00		151	cdef
N+	D ₄	DK-3F22	247		176		141	def
		DK-4F37	270		239		177	ab
		DK-664	239		215		170	abc
		DK-747	247		41,4		155	bcdef
		DK-7210	267		122		153	bcdef
	D ₈	DK-3F22	290		34,1		145	cdef
		DK-4F37	264		140		154	bcdef
		DK-664	295		7,83		187	a
		DK-747	277		0,00		187	a
		DK-7210	266		2,34		169	abc
N-			288		12,0		141	
N+			266		97,7		164	
<i>p</i>			ns		*		**	
	D ₄		261		90,7		147	
	D ₈		294		19,0		158	
	<i>p</i>		**		*		*	
		DK-3F22	265	b	57,5	b	129	b
		DK-4F37	285	b	112	a	157	a
		DK-664	277	b	62,5	a	166	a
		DK-747	269	b	10,3	c	157	a
		DK-7210	291	a	32,0	bc	154	a
		<i>p</i>	*		*		***	
N×D		<i>p</i>	ns		*		ns	
D×H		<i>p</i>	ns		ns		ns	
N×H		<i>p</i>	ns		*		ns	
N×D×H		<i>p</i>	ns		ns		**	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

La función curvilínea entre el NGE_2 y la TCE_{2PC} también difirió entre híbridos, detectándose (i) valores umbrales de TCE_{2PC} (parámetro \tilde{n}) para la fijación de granos en E_2 cercanos a 1 g pl^{-1} en los híbridos DK-3F22 y DK-4F37 y a $0,5 \text{ g pl}^{-1}$ en el resto de los genotipos, y (ii) menor ER a bajas TCE_{2PC} (parámetro m), en los híbridos DK-747 y DK-7210 (Fig. 3.6 y Cuadro 3.10).

Cuadro 3.10: Parámetros (valores e intervalos de confianza con $p < 0,05$) de las funciones curvilíneas ajustadas para las relaciones entre (i) el número de granos de la espiga apical (NGE_1) y la tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico (TCE_{1PC}), y (ii) el número de granos de la espiga sub-apical (NGE_2) y la tasa de crecimiento de la espiga sub-apical durante el período crítico (TCE_{2PC}). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. La función curvilínea se detalla al final del cuadro. r^2 : coeficiente de determinación. n: número de plantas analizadas. Se detalla la significancia del valor p para el rechazo de la hipótesis nula: Una curva para todos los híbridos (Global).

NGE ₁ vs TCE _{1PC}						Global
H	Parámetros			r ²	n	p
	m	\tilde{n}	o			
DK-3F22	1817 ± 632	0,51 ± 0,10	2,79 ± 1,17	0,57	212	
DK-4F37	732 ± 351	-0,09 ± 0,33	0,97 ± 0,62	0,49	210	
DK-664	1488 ± 417	0,50 ± 0,09	2,15 ± 0,75	0,64	226	*
DK-747	1164 ± 280	0,64 ± 0,09	1,25 ± 0,41	0,67	230	
DK-7210	1529 ± 345	0,63 ± 0,08	1,82 ± 0,52	0,66	227	

NGE ₂ vs TCE _{2PC}						Global
H	Parámetros			r ²	n	p
	m	\tilde{n}	o			
DK-3F22	1378 ± 505	0,86 ± 0,05	2,26 ± 1,22	0,87	219	
DK-4F37	976 ± 333	0,74 ± 0,06	1,02 ± 0,68	0,82	206	
DK-664	756 ± 303	0,62 ± 0,09	0,96 ± 0,75	0,83	197	*
DK-747	266 ± 63,0	0,46 ± 0,06	0,01 ± 0,17	0,96	118	
DK-7210	329 ± 63,0	0,41 ± 0,07	-0,13 ± 0,09	0,94	230	

$Y = [m * (X - \tilde{n})] / [1 + o * (X - \tilde{n})]$, si $X > \tilde{n}$. El nivel de significancia se indica como: * $p < 0,05$ y ns: no significativo.

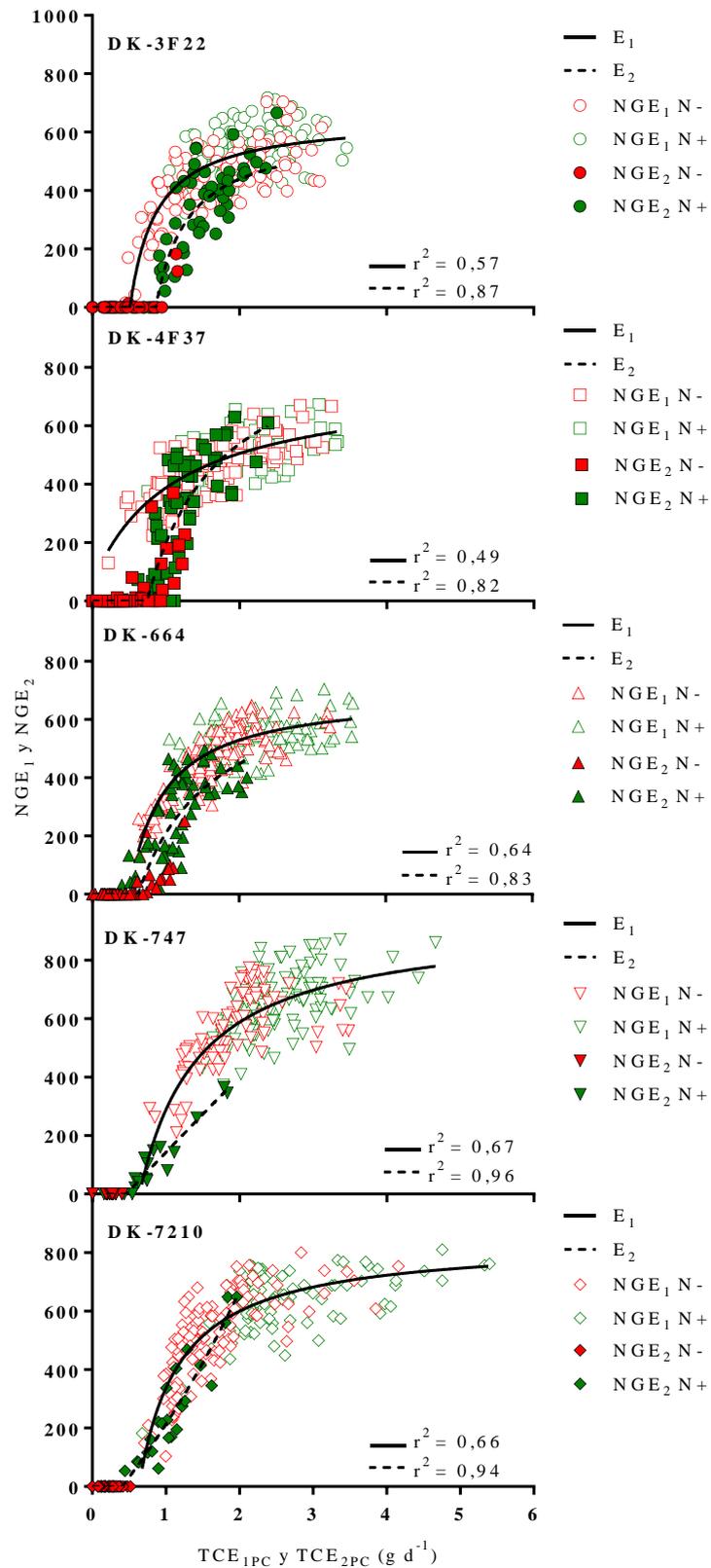


Figura 3.6: Número de granos de la espiga apical (NGE₁) y sub-apical (NGE₂) en función de la tasa de crecimiento de la espiga apical (TCE_{1PC}) y sub-apical (TCE_{2PC}) durante el período crítico. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Las líneas representan las funciones ajustadas.

3.3.3. Aborto de flores fecundadas y relación entre la fijación de granos y la sincronía floral

En términos comparativos el aborto resultó mayor para E₂ (ca. 90%) que para E₁ (ca. 21%) (Cuadro 3.11). En ambas espigas los mayores porcentajes de aborto se detectaron en las situaciones de baja oferta de N y alta densidad de siembra, siendo aún más evidente en la E₂. Asimismo, para la E₁ los mayores porcentajes de aborto se registraron para los híbridos DK-664 y DK-747 (ca. 25,6%) (Cuadro 3.11).

Los menores porcentajes de aborto para E₂ se detectaron en los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 en la condición de alta oferta de N (N×H; $p<0,01$; Cuadro 3.11). También en ambientes con alta fertilización con N, pero combinado con baja densidad de siembra, se detectaron los menores valores de aborto de la E₂ (N×D; $p<0,01$; Cuadro 3.11).

Cuadro 3.11: Valores medios y ANVAs del aborto de la espiga apical (E₁) y sub-apical (E₂). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	Aborto (%)			
			E ₁	E ₂		
N-	D ₄	DK-3F22	16,9	97,5		
		DK-4F37	8,35	91,3		
		DK-664	16,6	96,1		
		DK-747	16,4	100		
		DK-7210	10,6	99,7		
	D ₈	DK-3F22	37,6	100		
		DK-4F37	28,7	98,8		
		DK-664	34,4	99,9		
		DK-747	47,3	100		
		DK-7210	34,4	100		
N+	D ₄	DK-3F22	11,5	55,1		
		DK-4F37	15,4	51,9		
		DK-664	19,4	56,0		
		DK-747	25,9	91,3		
		DK-7210	6,07	80,5		
	D ₈	DK-3F22	15,0	95,3		
		DK-4F37	4,74	89,8		
		DK-664	20,7	97,7		
		DK-747	23,7	100		
		DK-7210	19,5	100		
N-			25,1	98,3		
N+			16,2	81,8		
<i>p</i>			*	***		
	D ₄		14,7	81,9		
	D ₈		26,6	98,1		
	<i>p</i>		**	*		
		DK-3F22	20,2	bc	87,0	b
		DK-4F37	14,3	c	82,9	c
		DK-664	22,8	ab	87,4	b
		DK-747	28,3	a	97,8	a
		DK-7210	17,7	bc	95,0	a
		<i>p</i>	*		*	
N×D			<i>p</i>	ns	***	
D×H			<i>p</i>	ns	ns	
N×H			<i>p</i>	ns	***	
N×D×H			<i>p</i>	ns	ns	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

Al relacionar el NGE₁ con el ASI de la E₁ (Fig. 3.7), el NGE₂ con el ESI (Fig. 3.8a) y la prolificidad con el ESI (Fig. 3.8b) se detectaron relaciones negativas de tipo

lineal y exponencial, respectivamente. El aumento de ASI redujo el NGE₁ mientras que el del ESI redujo no sólo la proporción de plantas con más de una espiga fértil sino también el NGE₂ de esas plantas prolíficas, especialmente en los ambientes con alto aporte de N y baja densidad de siembra.

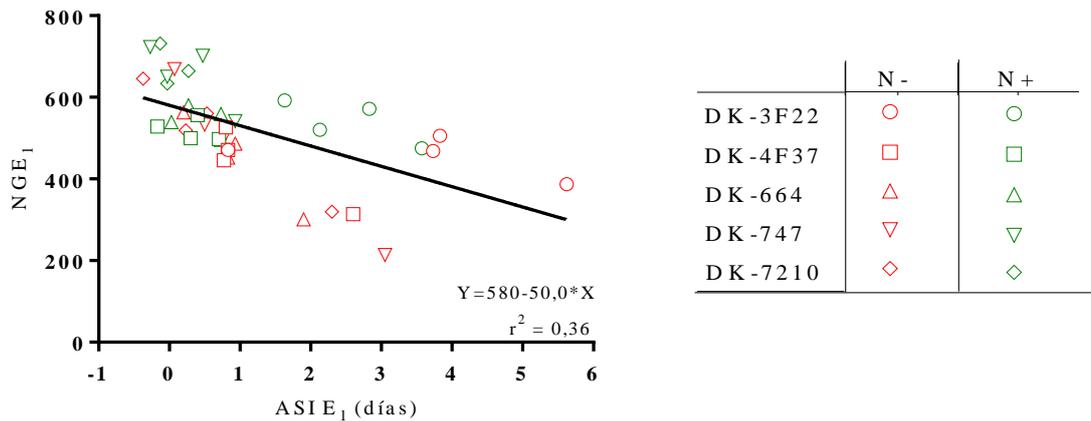


Figura 3.7: Número de granos de la espiga apical (NGE₁) en función del intervalo antesis-silking (ASI) de la espiga apical (E₁). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor promedio del NGE₁ de las plantas muestreadas en cada combinación (N×D×Exp) y del ASI de la E₁ de las mismas plantas. La línea representa la función ajustada

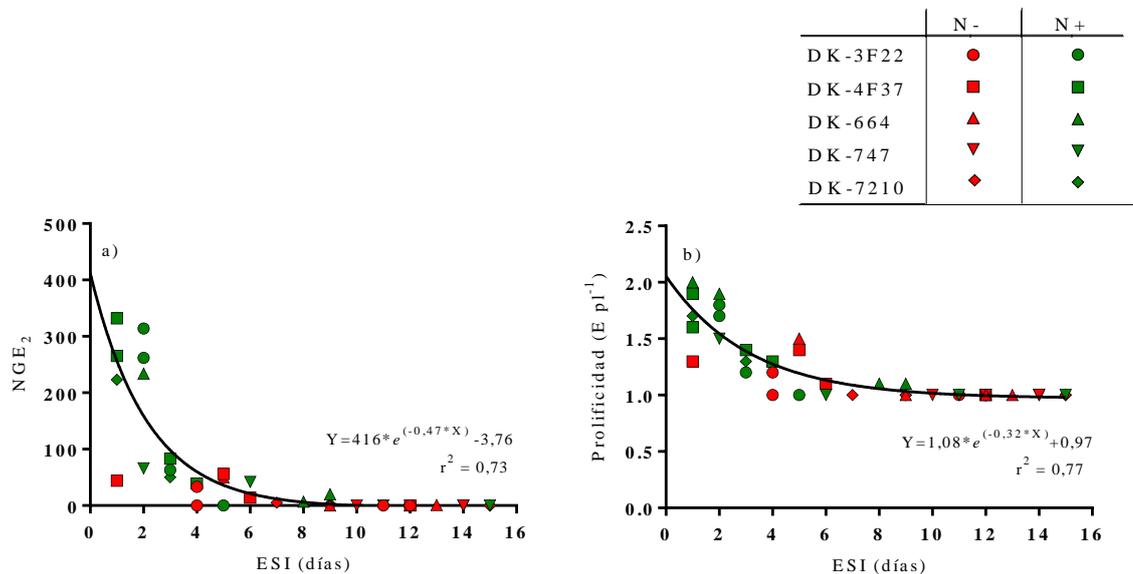


Figura 3.8: Número de granos de la espiga sub-apical (NGE₂) (a) y prolificidad (b) en función del intervalo entre la emergencia de estigmas de la E₁ y la E₂ (ESI). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor promedio del NGE₂ y de la prolificidad de las plantas muestreadas en cada combinación (N×D×Exp) y del ESI de las mismas plantas. Las líneas representan las funciones ajustadas.

3.4. Discusión

En este capítulo se analizó como el crecimiento individual de las plantas y las espigas modificaron la fijación de granos durante el PC. Dicho análisis se realizó en cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas y con disponibilidades contrastantes de recursos (i.e., distintas disponibilidades de N y densidades de siembra). Se evaluó si las condiciones ambientales impuestas modifican o no las relaciones existentes entre la acumulación de biomasa de las plantas y sus espigas, así como las relaciones entre las biomásas mencionadas y el NG.

En general, la mayor oferta de N y la baja densidad de siembra provocaron incrementos en el crecimiento individual de las plantas durante el PC (Cuadro 3.3). Estos aumentos en la TCP_{PC} generaron aumentos de las TCE_{PC} , en coincidencia con lo encontrado por Rossini *et al.* (2011) para la TCE_{1PC} , que se vieron reflejados en incrementos en el NGP, en la prolificidad (únicamente con mayor oferta de N) y en el RG (Adriaanse y Human, 1992; Anderson *et al.*, 1984a; D'Andrea *et al.*, 2006; D'Andrea *et al.*, 2008; Sarquís *et al.*, 1998; Tollenaar y Lee, 2002; Uhart y Andrade, 1995a).

La menor disponibilidad de N generó un desacople de las relaciones entre el NGP y la TCP_{PC} resultando en diferentes modelos para ambientes con baja y alta oferta de N (Fig. 3.2). Estos resultados se contraponen con los trabajos realizados por Andrade *et al.* (2002), pero coinciden con lo documentado para algunos genotipos por D'Andrea *et al.* (2008). En todos los genotipos, la mayor oferta de N generó mejoras en la fijación de granos por unidad de TCP_{PC} (i.e., $> ERP$; Cuadro 3.9). Este resultado fue originado por un incremento en la partición de biomasa hacia ambas espigas (Cuadro 3.7) tal como fue documentado por D'Andrea *et al.*, (2008) para E_1 y en la ERE_2 sin afectar la ERE_1 (Cuadro 3.9), incrementándose así el NG de ambas espigas (Cuadro 3.3). Se destaca así el rol del N sobre la contribución de los granos de la E_2 al NGP en los híbridos más

prolíficos, rasgo asociado a la alta disponibilidad de recursos originada por disminuciones de la densidad de siembra (Andrade *et al.*, 1999; Ciancio *et al.*, 2016; Tollenaar *et al.*, 1992; Vega *et al.*, 2001a,b), pero por primera vez documentado ante cambios en la oferta de N aún en baja densidad de siembra.

A diferencia de los modelos lineales (Ciancio *et al.*, 2016) y curvilíneos (Vega *et al.*, 2001b) utilizados previamente para describir los cambios en la partición de biomasa hacia la E₁ durante el PC, en este trabajo se encontró por primera vez que dicha relación puede ser explicada mediante una función bilineal, similar a la documentada por Ciancio *et al.*, (2016) para la partición de biomasa a E₂. Considerando el ajuste bilineal para ambas espigas, se establecieron rangos similares de TCP_{PC} (2,7 - 4,8 g d⁻¹ para la E₁ y 2,8 - 5,0 g d⁻¹ para la E₂) a partir del cual se generaron cambios complementarios en las segundas pendientes de las funciones principalmente en los genotipos más prolíficos (i.e., DK-3F22, DK-4F37). Así ante incrementos en la TCP_{PC}, debidos a los efectos de la baja densidad de siembra y la alta oferta de N (i.e., por encima del punto de quiebre), el flujo de foto-asimilados hacia la E₂ aumentó a partir de disminuciones del mismo hacia la E₁ (Fig. 3.4 y Cuadro 3.8). La única excepción fue el híbrido DK-664 que siendo capaz de fijar granos en la E₂ también sostuvo la partición a la E₁ en los ambientes con altas TCP_{PC}. Para las plantas que lograron fijar granos en la E₂ de todos los genotipos, se pudo establecer que la partición hacia dicha espiga se sostuvo ante cambios de la TCP_{PC} por encima del punto de quiebre (Fig. 3.5), indicando un valor mínimo de TCP_{PC} a partir del cual comienza la fijación de granos en la E₂. Por otro lado, en coincidencia con lo documentado por Ciancio *et al.* (2016) y en oposición con el trabajo de Andrade *et al.* (1999), la partición hacia la E₁ en los genotipos con baja prolificidad (i.e., DK-747 y DK-7210) no presentó una saturación para altas TCP_{PC} (i.e., el valor de la segunda pendiente fue similar al de la primera pendiente; Fig. 3.4 y Cuadro 3.8). Estos resultados destacan

la preponderancia y estabilidad de la E_1 como destino de asimilados en genotipos poco prolíficos y complementan las evidencias del capítulo anterior sobre la mayor fuerza de la E_1 vs la E_2 como destino de los asimilados durante todo el PC y el efecto del ambiente y genotipo como moduladores de estos procesos.

Análogamente a lo detectado por Ciancio *et al.* (2016) y por Echarte *et al.* (2004), los cambios observados en el NGE_1 entre híbridos estuvieron principalmente asociados a distintas ERE_1 para TCP_{PC} medias o altas. Por otro lado, Echarte *et al.* (2004) también documentaron que en TCP_{PC} bajas las variaciones en el NGE_1 son explicadas por una mayor $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ y no por diferentes ERE_1 . En oposición a lo descrito para la E_1 , el mayor NGE_2 entre híbridos estuvo asociado a la mayor TCE_{2PC} , dada por la mayor partición pero también por la mayor ERE_2 (Anderson *et al.*, 1984a; Anderson *et al.*, 1984b). La caída de la $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ de los híbridos más prolíficos en altas TCP_{PC} , en general no se vio reflejada en una menor ERE_1 (i.e., saturación en el NGE_1), que a pesar de ser inferior a las ERE_1 de los híbridos menos prolíficos, fue compensada con aumentos en la ERE_2 (Figs. 3.4 y 3.6), sosteniendo de esta forma valores similares de ERP entre casi todos los genotipos, a excepción del DK-3F22 (Cuadro 3.9). Estos resultados confirman que la partición y las ERs explican las variaciones en el NGP, pero dichas variaciones dependen del valor de TCP_{PC} alcanzado y/o del genotipo utilizado (Laserna *et al.*, 2019).

Las reducciones observadas en el NG de las plantas creciendo a bajas tasas en ambientes restrictivos por la escasa oferta de N y la alta densidad de siembra, fueron determinadas por un mayor aborto de flores polinizadas de la E_1 (Rossini *et al.*, 2012), pero principalmente de la E_2 (Cuadro 3.11). En este sentido, el aborto de granos de la E_2 pudo ser explicado a través de los parámetros de la función (Cuadro 3.8) que describe la partición de biomasa hacia dicha estructura reproductiva (Fig. 3.9). Así, el porcentaje de

aborto de la E_2 presentó un 92, 63 y 80% de regresión negativa con i) la primera partición (parámetro s), ii) el punto de quiebre para el cambio de pendiente (parámetro t) y iii) la segunda partición (parámetro u), respectivamente. A partir de dichas regresiones los menores valores de aborto y los mayores valores de dichos parámetros correspondieron a los genotipos más prolíficos (Fig. 3.9). Por otro lado, la relación entre la segunda (parámetro u) y la primera partición (parámetro s) explicó casi el 60% de la variabilidad entre ambos parámetros. Estas relaciones confirman lo descrito anteriormente, ya que los genotipos más prolíficos (i.e., DK-3F22, DK-4F37 y DK-664) requieren mayores particiones iniciales, mayores TCP_{PC} a partir de la cual inicia el crecimiento activo de la E_2 y, principalmente, mayores $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$ efectivas. Estos mecanismos evolutivos habrían asegurado aumentar las probabilidades del éxito reproductivo de las plantas, a través de un mayor NG fijado en estructuras reproductivas secundarias que fácilmente pueden ser suprimidas ante restricciones en el crecimiento durante el PC (Sadras, 2006).

Finalmente, los cambios en el NGE_1 y NGE_2 se correlacionaron con variaciones en el ASI (Hall *et al.*, 1982) y el ESI (Cárcova *et al.*, 2000), tal como lo habían documentado anteriormente otros autores para similares rangos de cada intervalo (Figs. 3.7 y 3.8a) (Chapman y Edmeades, 1999; Cárcova *et al.*, 2000; Sangoi, 2001). Adicionalmente la función ajustada entre la prolificidad y el ESI agrega información valiosa e inédita, que junto a la función NGE_2 vs ESI permite escalar los registros de estas observaciones a la escala de cultivo. En el trabajo de Chapman y Edmeades (1999), los cambios en la prolificidad entre 0,73 y 1,15 $E\ pl^{-1}$ fueron explicados por variaciones del ASI de la E_1 entre 0 y 7 días. Sin embargo, el mayor rango de prolificidad de los genotipos de esta tesis (1-2 $E\ pl^{-1}$) no pudo ser explicado para un rango de ASI de la E_1 similar al de Chapman y Edmeades (1999) pero si por el rango de ESI. Estos resultados y la falta de correlación entre el ESI y el ASI de la E_1 ($r = 0,09$) sugieren que ambos rasgos podrían

ser considerados conjuntamente para seleccionar genotipos prolíficos con alto NGE_1 y NGE_2 en ambientes de baja densidad de siembra y con alta oferta de N.

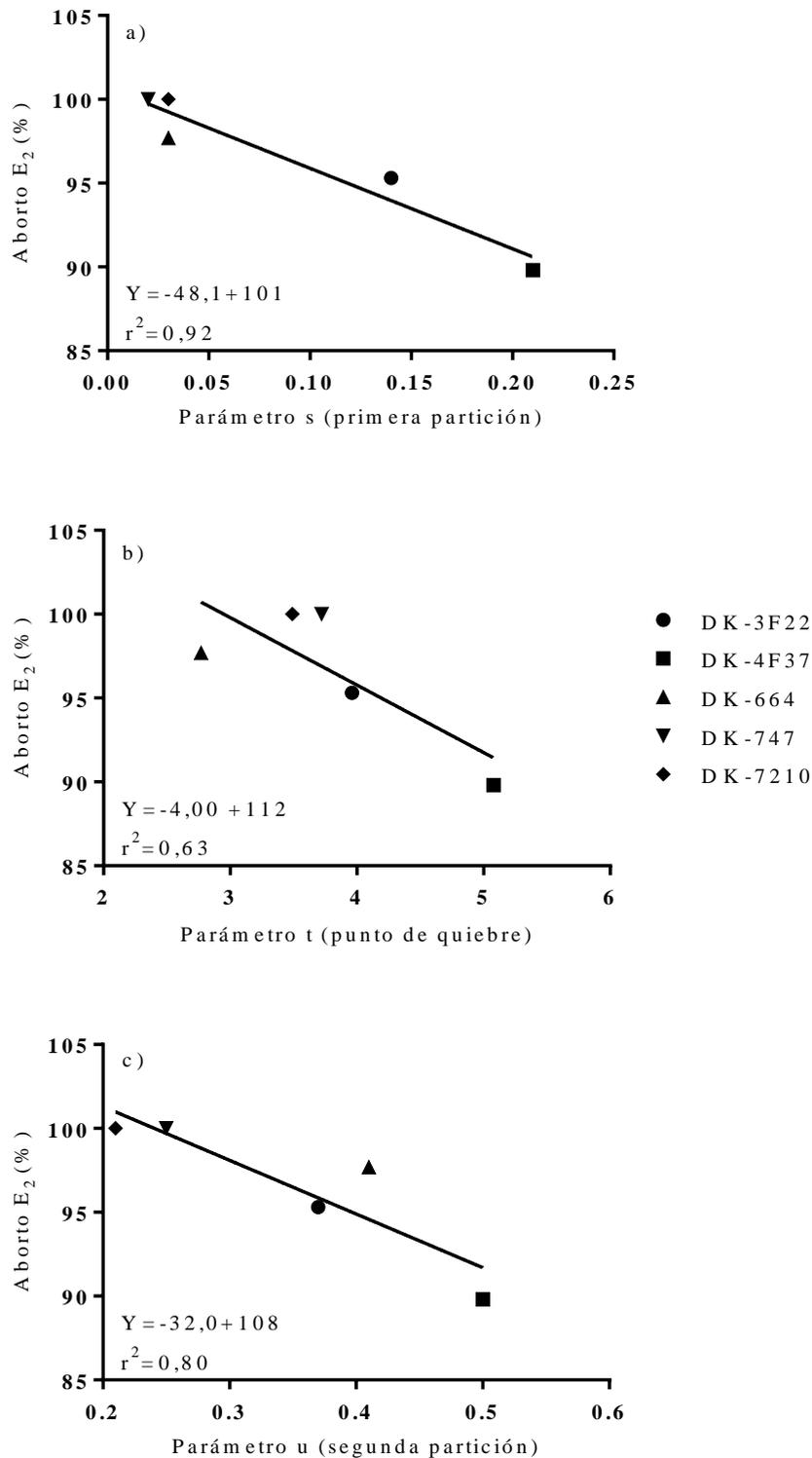


Figura 3.9: Porcentaje de aborto de la espiga sub-apical (E_2) en función de los parámetros s (a), t (b) y u (c) de las funciones obtenidas para dicha espiga (Cuadro 3.8). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos.

3.5. Conclusiones

En este capítulo se analizó, a través de relaciones funcionales, como el crecimiento individual de las plantas y las espigas alrededor de floración impactan en la determinación del NGE_1 , NGE_2 y NGP en ambientes contrastantes por la oferta de N y la densidad de siembra. En coincidencia con varios autores, la mayor oferta de N y la baja densidad de siembra generaron incrementos en la acumulación de biomasa de las plantas y las espigas, reflejándose positivamente en mayores NGE_1 , NGE_2 y en consecuencia en mayores NGP . Sin embargo, se ha demostrado en forma inédita la necesidad de la oferta de N aún en baja densidad de siembra para permitir la expresión de la prolificidad. Asimismo, se detectaron diferencias genotípicas en la fijación de granos en las cuales los híbridos con mayores prolificidades (i.e., DK-3F22, DK-4F37 y DK-664) presentaron mayores NGE_2 en oposición al resto de los materiales, los cuales exhibieron menores valores de prolificidad y mayores NGE_1 . Estas diferencias se correlacionaron con aumentos en las particiones de biomasa hacia la E_2 , observadas a través de un cambio en la pendiente de la relación $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$ (Fig. 3.4), lo que permitió no rechazar la hipótesis 4: *“En ambientes menos restrictivos (i.e., con mayor oferta de N y baja densidad de siembra), diferencias genotípicas en el número de granos de la espiga sub-apical están determinadas por cambios en la partición de foto-asimilados hacia esta espiga en el período crítico; observada como un aumento en la partición de biomasa en altas tasas de crecimiento individual de las plantas”*. Si bien, los genotipos con mayores prolificidades presentaron elevados valores tanto del NGE_2 (por mayores particiones y ERE_2) como del RGE_2 , esos aumentos no lograron compensar las reducciones detectadas en la partición y en la ERE_1 . Es por ello que, el RGP de dichos híbridos resultó menor que el RGP de los híbridos con menores prolificidades, permitiendo así rechazar la hipótesis 5 (*“Los híbridos con mayores prolificidades, cultivados en ambientes con baja*

densidad de siembra y alta oferta de N, alcanzan rendimientos similares a los genotipos con menores o nulas prolificidades. Esto se debe a la capacidad de los híbridos con mayor prolificidad de aumentar la partición de foto-asimilados hacia la espiga sub-apical en floración y/o la mayor eficiencia reproductiva de esta espiga, sosteniendo los valores de partición y eficiencia reproductiva de la espiga apical”). La función ajustada entre el NGE_2 y prolificidad vs el ESI, demostró que la mayor disponibilidad de N disminuyó en mayor medida los valores de dicho intervalo en los híbridos más prolíficos que en los genotipos menos prolíficos, permitiendo tanto una mayor población de las plantas con dos espigas como un mayor NG en las E_2 . En consecuencia, no se rechaza la hipótesis 6: *“En híbridos con mayores prolificidades, la menor oferta de N genera un aumento en el intervalo entre la floración de ambas espigas lo cual determina una fuerte caída en el número de granos de la espiga sub-apical”*.

En el próximo capítulo se analiza la EIN a nivel de planta y de cultivo y su relación con la prolificidad.

Eficiencia interna de nitrógeno y su relación con la prolificidad*

*El contenido de este capítulo fue publicado en Parco, M., Ciampitti, I.A., D'Andrea, K. E., Maddonni, G. A. 2020. Prolificacy and Nitrogen Internal Efficiency in Maize Crops. Field Crops Research, Volume 256, 107912.

4.1. Introducción

En ambientes menos restrictivos, la expresión de la prolificidad puede permitir que los híbridos prolíficos presenten una elevada eficiencia en la utilización de recursos y, a su vez, rendimientos más estables en comparación con genotipos menos o no prolíficos (Varga *et al.*, 2004). Particularmente en ambientes con deficiencias de N, Moll *et al.* (1987) reportaron que algunos híbridos prolíficos de maíz presentaron una mayor EUN que los genotipos no prolíficos, pero esta respuesta del rendimiento en función de la disponibilidad de N no fue estrictamente correlacionada con una mejora en la eficiencia con la que se genera el rendimiento en grano en función de la absorción total de N, i.e., en la EIN (Anderson *et al.*, 1985).

Considerando al N como recurso escaso, y bajo un marco eco-fisiológico de la economía del N, el rendimiento puede ser definido en función de i) la absorción total de N y la EIN o de ii) la absorción total de N, del índice de cosecha de N (i.e., ICN; relación entre el N absorbido en los granos y el N total absorbido) y la concentración de N en grano (Tamagno *et al.*, 2017). Basándose en i) y ii) la EIN podría estar positivamente relacionada con el ICN pero negativamente con la concentración de N en grano (Ciampitti y Vyn, 2012). El análisis de estas relaciones puede ayudar a comprender las diferencias existentes en la EIN generadas en distintas estrategias de manejos de los cultivos que involucran las interacciones entre la elección del genotipo (Echarte *et al.*, 2008), la densidad de siembra y la oferta de N (Ciampitti y Vyn, 2011).

Debido a que el retraso de la fecha de siembra en ambientes limitados por la disponibilidad de agua generalmente resulta en una mejora en el balance hídrico en el PC (Maddonni, 2012), el N se convierte en el principal recurso abiótico determinante del rendimiento en grano. Es por ello que el análisis de la economía del N de maíz, a nivel de planta y de cultivo, provee un adecuado marco de estudio para describir los cambios

en la EIN, y en sus componentes relacionados, regulados por la prolificidad para híbridos argentinos de maíz cultivados en ambientes con densidad de siembra y oferta de N variable.

4.1.1. Objetivos específicos

Los objetivos de este capítulo (centrados en la EIN y su relación con la prolificidad) fueron:

- v. Analizar la eficiencia interna de N y sus componentes (rendimiento y N total absorbido y su partición en tallo y granos).
- vi. Determinar las relaciones entre el rendimiento y la absorción total de N (a nivel de planta y cultivo).
- vii. Establecer las relaciones entre los residuales de vi) y el índice de cosecha de N y la concentración de N en grano.
- viii. Determinar las relaciones entre las variaciones en la eficiencia interna de N, el rendimiento y el N total absorbido, generadas por cambios en la prolificidad (a nivel de cultivo).

Dicho análisis se llevó a cabo en cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas cultivados en ambientes contrastantes por el manejo de la densidad de siembra y la oferta nutricional.

4.1.2. Hipótesis

Hipótesis 7): La prolificidad genera aumentos en el rendimiento, pero reduce la EIN debido a un incremento en la concentración de N en grano, sin generar cambios en el índice de cosecha de N (i.e., compensación entre el índice de cosecha de carbono y la concentración de N en el grano).

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Diseño experimental

Las mediciones informadas en este capítulo fueron realizadas sobre los mismos experimentos detallados en la sección 2.2.1 del capítulo 2.

4.2.2. Rendimiento, prolificidad, absorción y eficiencia interna de N

Se utilizaron los datos de biomasa, NGP, RGP y prolificidad de las diez plantas marcadas en cada sub-sub-parcela (ver sección 3.2.2 del capítulo 3). La biomasa de tallo (comprendiendo a la biomasa de las hojas, caña, chalas y marlo de cada planta), se secó hasta 0% de contenido de humedad y se molió utilizando un molino de tipo Wiley con una malla < 1 mm, luego se muestreó una alícuota de 10 mg para la determinación de la concentración de N utilizando el método de micro-Kjeldahl (Nelson y Sommers, 1973). Complementariamente, se utilizó una muestra representativa de los granos de la E₁ y de la E₂ con un contenido de humedad cercano al 10,5% para estimar la concentración de N en grano a través de la transmisión espectroscópica del infrarrojo cercano (NIR5000, Foss, Denmark) (Borrás *et al.*, 2002). La curva de calibración utilizada fue realizada por el fabricante con datos provenientes de experimentos que incluyeron numerosos genotipos, densidades de siembra, ofertas de N y condiciones climáticas (917 muestras). La concentración de proteína de las muestras usadas en la calibración osciló entre 6,3 y 12,3% con un desvío estándar de 0,99 y un $r^2 = 0,83$. La concentración de N estimada por NIR esta expresada con un contenido de humedad del 0%.

Para expresar el rendimiento, el NG y la biomasa aérea por unidad de área, se multiplicó el valor promedio de cada atributo de cada planta individual por la densidad de siembra. El IC se calculó como la relación entre la biomasa de los granos y la biomasa total. Adicionalmente, se calculó para cada fracción de la planta (i.e., tallo y granos) la

absorción total de N, multiplicando el peso seco por la concentración de N de cada fracción. La suma de la absorción de N en tallo con la absorción de N en grano permitió determinar la absorción total de N. El ICN se calculó mediante la relación entre la absorción de N en grano y la absorción total de N. Finalmente, la EIN fue calculada como la relación existente entre el rendimiento y la absorción total de N.

Tanto a nivel de planta como a nivel de cultivo, se ajustó una regresión lineal (Ec. 15) entre el rendimiento y la absorción total de N, con la intercepción del eje Y con el eje X forzada a cero:

$$\text{Rendimiento} = \text{EIN} * X \quad (15)$$

donde X es la absorción total de N.

Asimismo, para explicar las posibles variaciones entre el rendimiento y la absorción total de N se graficó mediante funciones lineales (Ec. 18) los residuales de esta relación, en función de la concentración de N en grano y del ICN (Tamagno *et al.*, 2017)

Por otra parte, se relacionó las variaciones de la EIN, del rendimiento por unidad de área y de la absorción total de N entre densidades, expresadas en unidades relativas (i.e., relación entre el valor de la diferencia de cada atributo entre alta y baja densidad y el valor de dicho atributo en alta densidad), en función de la prolificidad lograda en baja densidad a través de regresiones bi-lineales (Ecs. 16 y 17):

$$Y = v, \text{ si } X \leq w \quad (16)$$

$$Y = [v - x * (X - w)], \text{ si } X > w \quad (17)$$

donde Y es la variación relativa de la EIN, del rendimiento por unidad de área o de la absorción total de N entre alta y baja densidad, X es la prolificidad lograda en baja densidad, v es una constante, x es la pendiente de la variación relativa y w es el punto de quiebre de la función.

Luego, se relacionó el valor medio de cada atributo (i.e., EIN, rendimiento o absorción total de N) en alta densidad con el valor medio en baja densidad a través de funciones lineales, con el objetivo de estudiar como la densidad de siembra afecta la EIN y sus componentes. Por último, para cada híbrido se ajustó una función hiperbólica (Ec. 18) según Vega *et al.* (2001a) para la relación entre el rendimiento y la absorción total de N por planta:

$$Y = \frac{y^*(X-z)}{1+aa*(X-z)}, \text{ si } X > z \quad (18)$$

donde Y es el rendimiento, X es la absorción total de N por planta, y es la pendiente inicial (indicativa de la EIN a bajas absorciones de N), aa es el coeficiente de curvilinealidad de la función hiperbólica a altas absorciones de N y z es el valor umbral de absorción por debajo del cual no se genera rendimiento (i.e., umbral de esterilidad).

4.2.3. Análisis estadístico

El análisis estadístico utilizado en este capítulo se describe en la sección 2.2.4 del capítulo 2. Particularmente en este capítulo se analizó el efecto de los factores (N, D, H) y de sus interacciones a nivel de cultivo, y el efecto del factor grupo a nivel de planta. En el último nivel, se compararon los grupos de plantas de cada híbrido para así evitar los efectos confundidos de un mayor rendimiento y/o una diferente expresión de la prolificidad entre los genotipos. Para establecer los grupos, en cada sub-sub-parcela, se separaron plantas sólo con E₁ (Grupo 1 = G1) de plantas con E₁ y E₂ (Grupo 2 = G2). Esta clasificación fue posible solamente para los tratamientos con alta oferta de N, pero no para los tratamientos de baja oferta de N debido a que la baja representatividad de las plantas prolíficas de esa condición (i.e., casi todas las plantas presentaban solamente la E₁) generó datos desbalanceados entre grupos.

4.3. Resultados

4.3.1. Análisis a nivel de cultivo

4.3.1.1. Atributos relacionados con el N y el rendimiento

En general, las distintas ofertas de N generaron diferencias en el rendimiento por unidad de área, en el NG, en el PG, en el IC y en la prolificidad (Cuadro 4.1), encontrándose los mayores valores en los ambientes con alta oferta de N. La densidad de plantas sólo generó efectos significativos en el NG m^{-2} (26% mayor en alta densidad) y en el PG (8% mayor en baja densidad); aunque también se encontró una tendencia en el rendimiento (26% mayor en alta densidad) y la prolificidad (32 % mayor en baja densidad) (Cuadro 4.1). A pesar de que no se registraron diferencias significativas, al realizar un ANVA para cada Exp, la densidad de plantas sí afectó significativamente ($p < 0,001$) el rendimiento (ca. 820 y 1080 $g m^{-2}$ en D₄ y D₈ en el Exp 1; respectivamente y ca. 650 y 790 $g m^{-2}$ en D₄ y D₈ en el Exp 2; respectivamente). El rendimiento por unidad de área y la prolificidad aumentaron y disminuyeron, progresiva y respectivamente, desde el híbrido DK-3F22 hasta el híbrido DK-7210. Los mayores rendimientos, PG e IC fueron detectados en los genotipos DK-747 y DK-7210.

Por otro lado, los mayores valores de NG m^{-2} se registraron en ambientes de alta densidad y alta oferta de N en los híbridos DK-747 (4769 granos m^{-2}) y DK-7210 (4752 granos m^{-2}) (N×D×H; $p < 0,05$; Cuadro 4.1). En general, el mayor IC (ca. > 0,51) se registró en ambientes con mayor oferta de N en ambas densidades y en los híbridos DK-664, DK-747 y DK-7210. Por el contrario, el híbrido DK-3F22 exhibió el menor valor de IC (ca. 0,36) en ambas densidades y en ambientes con baja disponibilidad de N (N×D×H; $p < 0,05$; Cuadro 4.1).

Como se mencionara en el capítulo 3, los mayores valores de prolificidad (ca. 1,65 $E pl^{-1}$) se registraron en ambientes con baja densidad de siembra y con alta oferta de

N. Sin embargo, en alta densidad de siembra los distintos escenarios de N no generaron cambios en el número final de espigas por planta (ca. 1,06 E pl^{-1} ; $\text{N} \times \text{D}$, $p < 0,001$; Fig. 4.1a). En promedio para todos los tratamientos ($p < 0,01$; Cuadro 4.1), los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 presentaron los valores más altos de prolificidad (ca. 1,30 E pl^{-1}), mientras que los genotipos DK-747 y DK-7210 exhibieron los menores valores (ca. 1,11 E pl^{-1}) ($p < 0,01$; Cuadro 4.1).

La mayor disponibilidad de N incrementó significativamente ($p < 0,001$) la absorción de N en tallo y en grano (ca. 53%) y la concentración de N en tallo (ca. 26%) (Cuadro 4.2). Por otro lado, la densidad de siembra generó pequeñas variaciones ($p < 0,05$) en la concentración de N en grano, ya que una disminución del 50% en la densidad de plantas fue acompañada por un aumento del 5,4% de la concentración de N en grano (Cuadro 4.2). Asimismo, los distintos genotipos demostraron diferencias en la concentración de N en grano ($p < 0,001$), detectándose el mayor valor (ca. 15,6 g N kg^{-1}) en el híbrido DK-4F37 y el menor (ca. 13,3) en el híbrido DK-7210.

Se detectaron interacciones $\text{N} \times \text{D}$ ($p < 0,001$) y $\text{N} \times \text{H}$ ($p < 0,05$) en la absorción de N en grano y en la EIN, respectivamente (Cuadro 4.2). Así, la absorción de N en grano se incrementó en respuesta al aumento de la densidad en ambientes con alta oferta de N (Fig. 4.1b). Por otro lado, los híbridos DK-664 y DK-7210 exhibieron los valores más altos de EIN en ambientes con alta oferta de N y también junto con el híbrido DK-747 en ambientes con baja oferta. Únicamente la EIN de los híbridos DK-747 y DK-7210 decreció en respuesta a la mayor oferta de N (Fig. 4.1c).

Cuadro 4.1: Valores medios y ANVAs del número de granos por unidad de área (NG), peso de granos (PG), rendimiento por unidad de área, índice de cosecha (IC) y prolificidad. Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	NG		PG	Rendimiento		IC	Prolificidad	
			(granos m ⁻²)			(g m ⁻²)				
N-	D ₄	DK-3F22	1986	h	227	455	0,37	kl	1,10	
		DK-4F37	2193	gh	235	516	0,46	fgh	1,32	
		DK-664	2199	gh	249	551	0,51	bcde	1,27	
		DK-747	2404	fgh	249	606	0,48	defg	1,00	
		DK-7210	2418	fg	252	618	0,50	cde	1,02	
	D ₈	DK-3F22	2748	efg	192	532	0,35	l	1,00	
		DK-4F37	3054	cde	209	646	0,45	ghi	1,03	
		DK-664	3023	cde	217	662	0,49	defg	1,00	
		DK-747	2862	def	227	631	0,42	j	1,00	
		DK-7210	3341	c	212	714	0,46	ghi	1,00	
N+	D ₄	DK-3F22	3479	cd	246	857	0,42	hij	1,77	
		DK-4F37	3288	cde	259	855	0,51	cdef	1,70	
		DK-664	3412	cde	287	983	0,57	a	1,92	
		DK-747	3066	cdef	310	952	0,51	cdef	1,37	
		DK-7210	3338	cde	301	1008	0,55	ab	1,50	
	D ₈	DK-3F22	4233	b	245	1040	0,41	ijk	1,12	
		DK-4F37	4592	ab	259	1186	0,48	efg	1,32	
		DK-664	4246	b	286	1215	0,55	ab	1,10	
		DK-747	4769	a	292	1399	0,53	abcd	1,00	
		DK-7210	4752	a	285	1355	0,55	abc	1,02	
N-			2623		227	593	0,45		1,07	
N+			3918		277	1085	0,51		1,38	
<i>p</i>			***		*	***	**		***	
	D ₄		2779		262	740	0,49		1,40	
	D ₈		3762		242	938	0,47		1,06	
	<i>p</i>		**		***	ns	ns		ns	
		DK-3F22	3112		228	721	0,39	c	1,25	b
		DK-4F37	3282		240	801	0,48	b	1,34	a
		DK-664	3220		260	853	0,53	a	1,32	ab
		DK-747	3276		270	897	0,48	b	1,09	c
		DK-7210	3462		263	924	0,52	a	1,13	c
		<i>p</i>	ns		*	*	***		**	
N×D		<i>p</i>	ns		*	ns	ns		***	
D×H		<i>p</i>	ns		**	ns	ns		ns	
N×H		<i>p</i>	ns		ns	ns	ns		ns	
N×D×H		<i>p</i>	*		ns	ns	*		ns	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo. E = espigas.

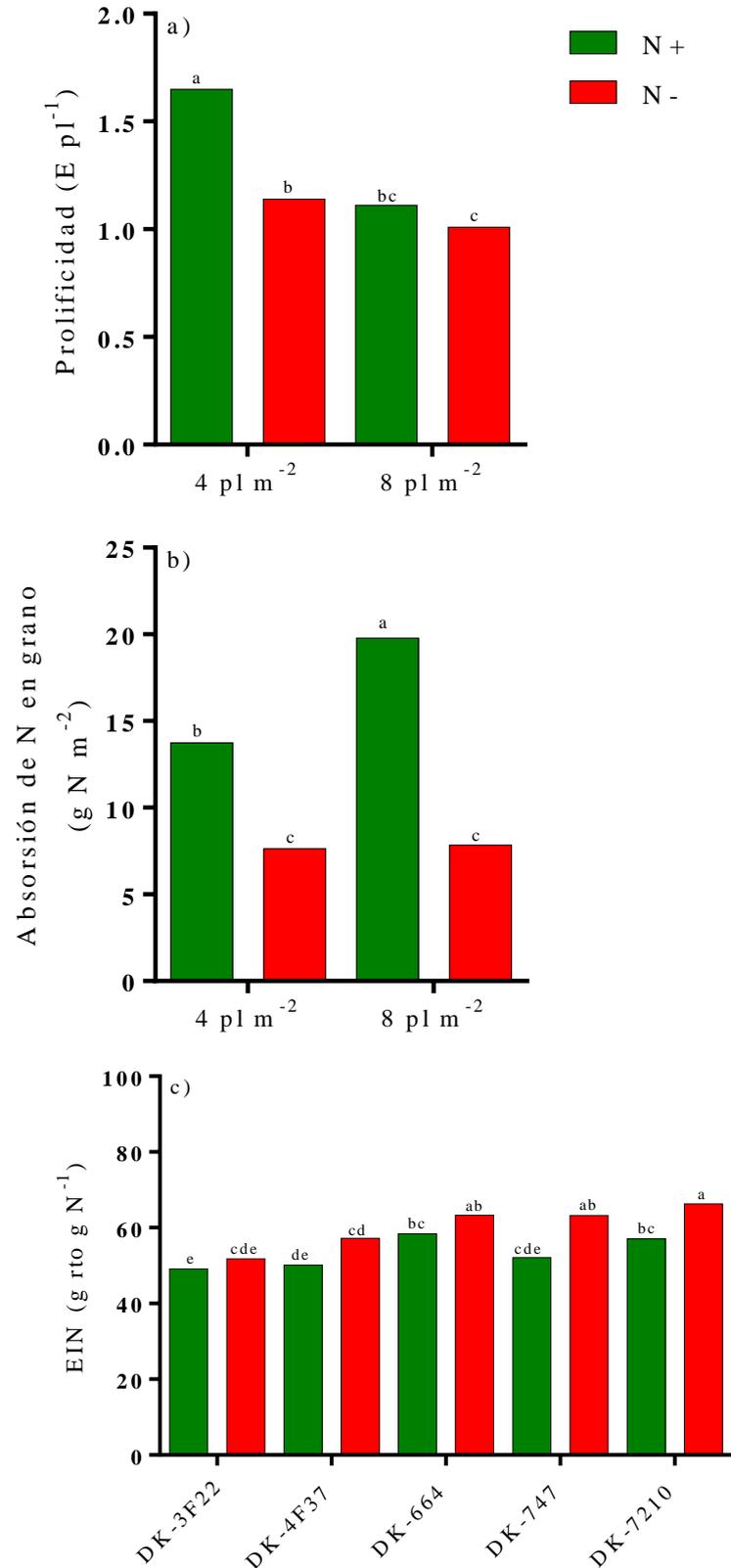


Figura 4.1: Valores medios de la prolificidad (a) y de la absorción de N en grano (b) para la interacción N×D, y de la eficiencia interna de N (EIN) (c) para la interacción N×H. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (4 y 8 pl m⁻²) durante los dos experimentos. E = espigas, rto = rendimiento.

Cuadro 4.2: Valores medios y ANVAs de la absorción de N en tallo (hojas+tallos+chapas+marlo), grano y total, de la concentración de N en tallo y grano, del índice de cosecha de N (ICN) y de la eficiencia interna de N (EIN). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

N	D	H	Absorción de N			Concentración de N		ICN	EIN		
			Tallo	Grano	Total	Tallo	Grano				
			(g N m ⁻²)			(g N kg ⁻¹)		(g rto g N ⁻¹)			
N-	D ₄	DK-3F22	2,16	6,99	9,16	3,93	15,1	0,76	49,2		
		DK-4F37	1,48	8,31	9,79	3,53	14,7	0,85	52,9		
		DK-664	1,41	7,50	8,73	3,50	13,7	0,86	63,5		
		DK-747	1,97	7,59	9,56	3,89	12,6	0,80	64,3		
		DK-7210	1,94	7,78	9,72	4,02	12,4	0,80	64,7		
	D ₈	DK-3F22	2,74	6,98	9,72	3,57	13,1	0,72	54,4		
		DK-4F37	1,93	8,59	10,5	3,40	13,3	0,81	61,4		
		DK-664	2,20	8,15	10,5	3,37	12,6	0,79	63,2		
		DK-747	2,31	7,41	9,72	3,66	12,4	0,75	62,2		
		DK-7210	2,36	8,12	10,5	3,65	11,7	0,77	67,8		
N+	D ₄	DK-3F22	5,38	12,0	17,3	5,94	15,6	0,69	54,3		
		DK-4F37	3,09	14,0	16,4	4,13	18,0	0,86	53,0		
		DK-664	2,56	12,9	15,6	3,49	15,7	0,86	63,4		
		DK-747	4,17	15,8	20,0	5,94	16,1	0,80	48,2		
		DK-7210	3,94	14,1	18,0	6,52	15,4	0,78	56,1		
	D ₈	DK-3F22	6,60	18,2	24,8	4,92	15,9	0,75	43,9		
		DK-4F37	4,98	20,4	25,1	4,24	16,5	0,81	47,2		
		DK-664	4,10	21,0	24,7	4,55	16,7	0,85	50,5		
		DK-747	4,89	20,4	25,2	4,79	14,5	0,81	55,9		
		DK-7210	4,71	18,9	23,6	5,19	13,9	0,80	57,9		
N-			2,05	7,74	9,79	3,65	13,2	0,79	60,4		
N+			4,44	16,8	21,0	4,97	15,8	0,80	53,3		
<i>p</i>			***	***	***	***	ns	ns	ns		
	D ₄			2,81	10,7	13,4	4,49	14,9	0,81	57,3	
	D ₈			3,68	13,8	17,5	4,13	14,1	0,79	57,5	
	<i>p</i>			ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	
		DK-3F22	4,22	11,0	15,2	4,59	14,9	ab	0,73	50,8	c
		DK-4F37	2,87	12,8	15,6	3,82	15,6	a	0,83	53,7	c
		DK-664	2,57	12,4	14,7	3,73	14,7	bc	0,84	60,9	ab
		DK-747	3,34	12,8	16,1	4,57	13,9	cd	0,79	57,6	b
		DK-7210	3,24	12,2	15,5	4,85	13,3	d	0,79	61,6	a
		<i>p</i>	ns	ns	ns	ns	**	ns	***		
N×D	<i>p</i>			ns	***	ns	ns	ns	ns	ns	
D×H	<i>p</i>			ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
N×H	<i>p</i>			ns	ns	ns	ns	ns	*		
N×D×H	<i>p</i>			ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un (LSD, $p < 0,05$). El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo. rto = rendimiento.

4.3.1.2. Eficiencia interna de N y sus componentes

El rendimiento por unidad de área se correlacionó positivamente ($r^2 = 0,80$) con el N total absorbido, a través de un modelo lineal ajustado a todo el conjunto de datos (Fig. 4.2a). En general, el rendimiento y el N total absorbido fluctuaron desde los 200 a los 1600 g m⁻² y desde los 4 a los 35 g N m⁻², respectivamente, con una EIN promedio (parámetro b) de 52,4 g rendimiento g N⁻¹. Los cultivos con prolificidades mayores a 1 (principalmente los híbridos DK-3F22 y DK-4F37 en ambientes con alta oferta de N) mostraron, en ambas densidades de siembra, una menor EIN a nivel de cultivo.

La relación entre los residuales de la función de rendimiento por unidad de área vs la absorción total de N y la concentración de N en grano (Fig. 4.2a), indicó que las variaciones de la concentración representaron un 55-83% de la variación observada en los residuales para cultivos con prolificidades mayores o iguales a 1 (en ambientes con baja oferta de N) e iguales a 1 (en ambientes con alta oferta de N) (Fig. 4.2b y c). Asimismo, no se encontró una relación entre los residuales y la concentración de N en grano para cultivos con prolificidades mayores a 1 cultivados en ambiente con alta oferta de N (Fig. 4.2c).

Por otra parte, en ambientes con baja oferta de N los cambios en el ICN no estuvieron asociados con las variaciones observadas en los residuales de la función entre el rendimiento y la absorción de N (Fig. 4.2d). Sin embargo, con alta disponibilidad de N, el ICN explicó cerca del 30% de la variación observada en los residuales de los cultivos prolíficos y no prolíficos (Fig. 4.2e), exhibiendo los cultivos con ICN menores a ca. 0,75, valores de EIN menores al promedio (i.e., < a 52,4 g rendimiento g N⁻¹).

Así, las variaciones detectadas en la EIN fueron explicadas principalmente por la concentración de N en grano en ambientes de bajo aporte de N para cultivos con prolificidades mayores o iguales a 1 ($r^2 = 0,55$) y en ambientes con alto aporte de N para

cultivos con prolificidades iguales a 1 ($r^2 = 0,83$). Asimismo, en ambientes con mayor oferta de N, el ICN explicó parcialmente las variaciones detectadas en la EIN para cultivos con prolificidades iguales ($r^2 = 0,28$) o mayores a 1 ($r^2 = 0,29$).

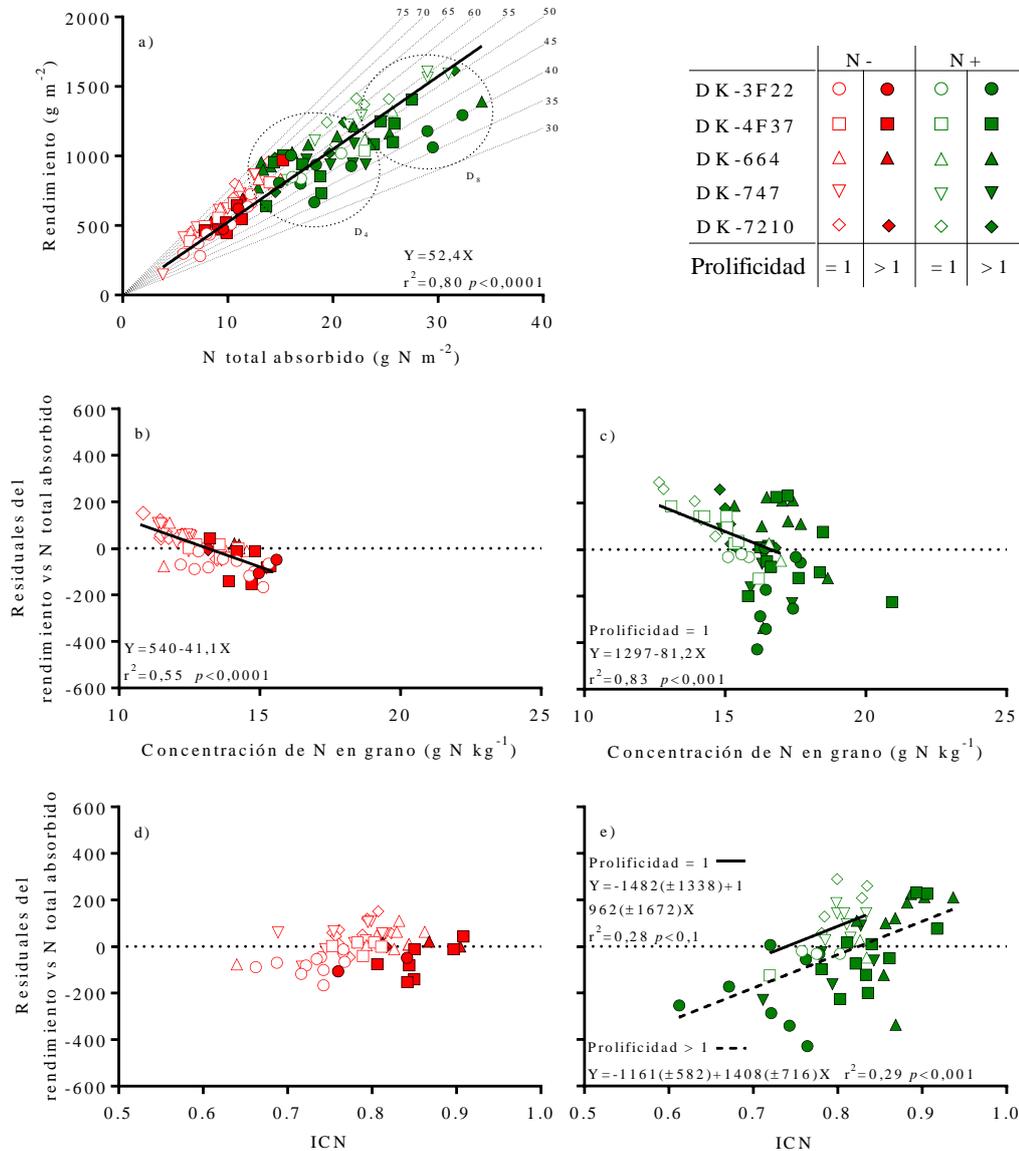


Figura 4.2: Rendimiento por unidad de área en función del N total absorbido (a), y residuales del modelo ajustado en la figura (a) en función de la concentración de N (b y c), y del índice de cosecha de N (ICN) (d y e). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N [N- (b y d) y N+ (c y e); bajo y alto aporte de N, respectivamente] y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos. Cada punto representa una sub-sub-parcela. Los intervalos de confianza al 95% se detallan entre paréntesis. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas en la figura (a) representan isolíneas de igual EIN.

4.3.1.3. Variaciones en la eficiencia interna de N, rendimiento y N total absorbido entre densidades y su relación con la prolificidad

Las diferencias en la EIN entre densidades resultaron mínimas y constantes (i.e., similares entre ambas densidades) para cultivos con prolificidades menores a $1,70 \text{ E pl}^{-1}$ en los ambientes con baja densidad de siembra. Por encima de este umbral de prolificidad, la EIN de cultivos en alta densidad fue menor que en baja densidad (i.e., unidades relativas negativas) respecto del aumento de la prolificidad en la baja densidad de siembra (Fig. 4.3a). Este efecto fue determinado principalmente por la menor EIN en alta densidad de los cultivos con prolificidades mayores a 1 (Fig. 4.3b), apartándose de la estrecha relación entre alta y baja densidad en la EIN de los cultivos con prolificidades iguales a 1 en ambas condiciones de N (Fig. 4.3b).

Las diferencias de rendimiento por unidad de área entre ambas densidades también variaron con los valores de prolificidad alcanzados por los cultivos en ambiente con baja densidad y alta oferta de N (Fig. 4.3c). En esta condición nitrogenada, el rendimiento en baja densidad fue un ca. 30% menor (i.e., 0,30 unidades relativas) respecto de la alta densidad de siembra para aquellos genotipos con prolificidades menores a $1,40 \text{ E pl}^{-1}$. Por encima de dicha valor umbral, las diferencias en los rendimientos entre densidades tendieron a desaparecer. Asimismo, para ambas condiciones de N, se ajustó una regresión lineal y positiva ($r^2 = 0,80$) entre el rendimiento en alta y en baja densidad de siembra (Fig. 4.3d). En esta regresión, el rendimiento en alta densidad fue mayor que en baja, a excepción de cultivos creciendo en ambientes con menor oferta de N y de ciertos genotipos con prolificidades mayores a 1 cultivados alta oferta de N y alta densidad (i.e., puntos cercanos a la línea 1:1).

La absorción total de N en ambientes con alta disponibilidad de N y baja densidad de siembra fue un 20% menor (i.e., 0,20 unidades relativas) que la absorción en alta

densidad cuando la prolificidad presentó valores menores a $1,75 \text{ E pl}^{-1}$. En cambio, por encima de este umbral, las diferencias en la absorción total de N entre densidades aumentaron hasta un 67% (Fig. 4.3e). La función ajustada reveló que la absorción total de N fue similar (N-) o ligeramente superior (N+) entre densidades en los cultivos con prolificidades iguales a 1 en alta densidad de siembra. Por otro lado, los genotipos con prolificidades mayores a 1 en alta densidad presentaron valores de absorción total de N mayores a los de la baja densidad (Fig. 4.3f).

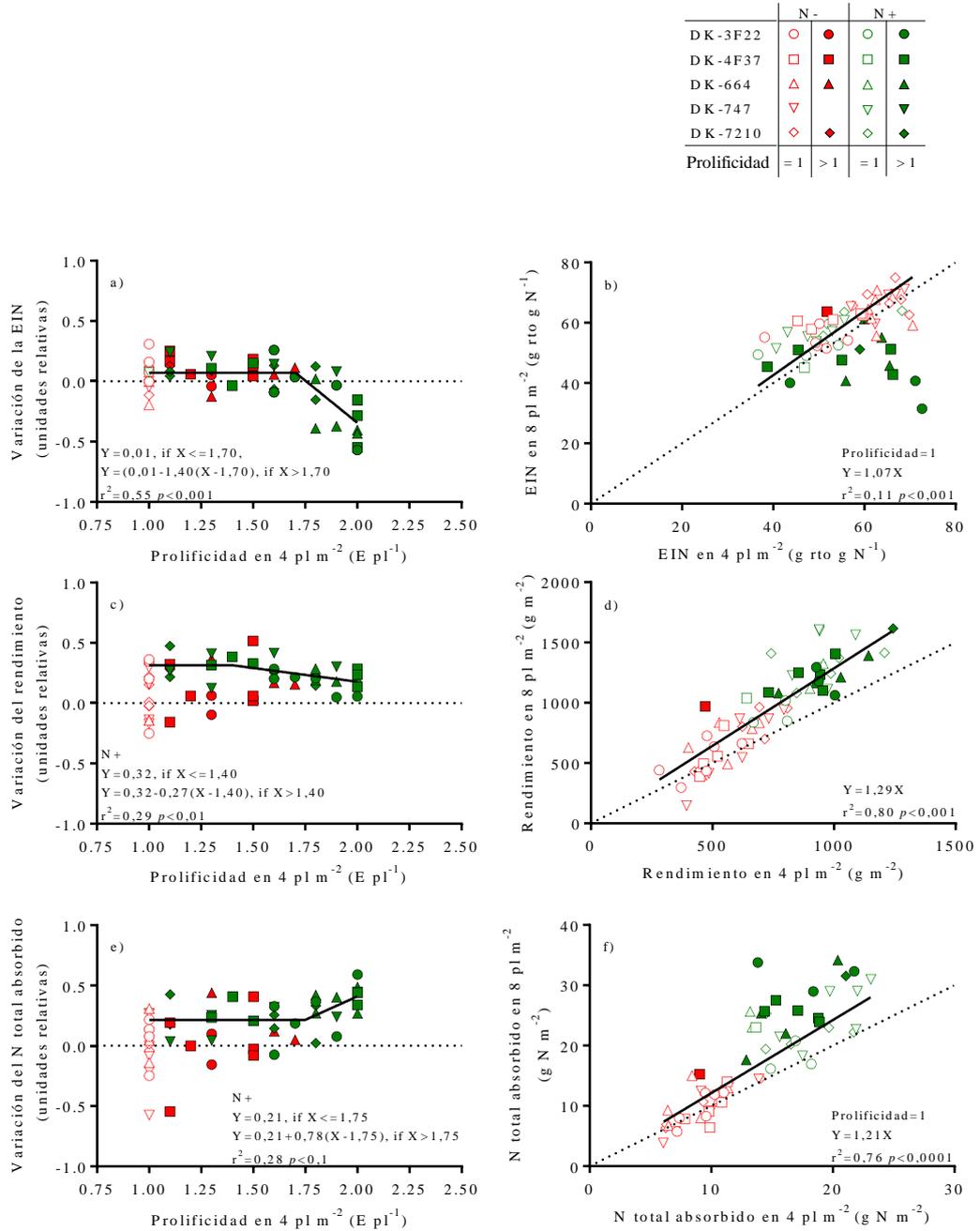


Figura 4.3: Variación relativa entre 8 y 4 plantas m⁻² en función de la prolificidad en 4 plantas m⁻² de la eficiencia interna de N (EIN) (a), del rendimiento por unidad de área (c) y del N total absorbido (e); y la EIN (b), el rendimiento por unidad de área (d) y del N total absorbido (f) en 8 plantas m⁻² en función de cada atributo en 4 plantas m⁻². Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. En a), c) y e) los símbolos identifican prolificidad en 4 plantas m⁻². En b), d) y f) los símbolos identifican prolificidad en 8 plantas m⁻². Las líneas continuas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas en las figuras (b), (d) y (f) representan la relación 1:1 entre ambas variables. E = espigas, rto = rendimiento.

4.3.2. Análisis a nivel de planta

4.3.2.1. Atributos relacionados con el N y el rendimiento

Generalmente, en ambientes con alta disponibilidad de N, las plantas del G2 (i.e., plantas prolíficas) alcanzaron mayores valores de rendimiento, NG, absorción total de N, IC e ICN que las del G1 (i.e., plantas no prolíficas) (Cuadro 4.3). Particularmente para estos dos últimos atributos, las plantas del G1 y del G2 del híbrido DK-7210 presentaron valores similares. Por otro lado, se detectaron reducciones significativas ($p < 0,01$) en plantas del G2 con respecto a las del G1 para (i) el N absorbido en el tallo (sólo en el híbrido DK-3F22) y (ii) la concentración de N en el tallo (híbridos DK-3F22 y DK-747). Asimismo, la concentración de N en grano de las plantas del G1 del híbrido DK-7210 fue menor ($p < 0,01$) que en las plantas del G2. Dentro de las plantas del G2, la concentración de N en grano en la E₂ de los híbridos DK-664 y DK-7210 fue mayor ($p < 0,05$) que en la E₁. Finalmente, se detectó una tendencia de mayores valores de EIN de las plantas del G2 con respecto a las del G1 en todos los híbridos, aunque sólo se registró un efecto significativo ($p < 0,05$) en el híbrido DK-3F22 (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3: ANVAs del número de granos (NG), del peso de los granos (PG), del rendimiento por planta, del índice de cosecha (IC), de la absorción de N en tallo (hojas+tallos+chapas+marlo), grano y total, de la concentración de N en tallo (hojas+tallos+chapas+marlo) y grano, del índice de cosecha de N (ICN) y de la eficiencia interna de N (EIN). Los datos corresponden a los grupos de plantas no-prolíficas (G1) y prolíficas (G2) de cinco híbridos (H) de maíz cultivados en ambientes con alto aporte de N (N+) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. Para la condición de bajo aporte de N (N-), se detallan los valores medios de los mismos atributos solo para el G1, el G2 no fue considerado debido a la baja representatividad de plantas prolíficas. n: número de plantas analizadas.

N	H	Grupo	n	Absorción de N				Concentración de N						
				NG (granos pl ⁻¹)	PG (mg)	Rendimiento (g pl ⁻¹)	IC	Tallo (g N pl ⁻¹)	Grano (g N pl ⁻¹)	Total	Tallo (g N kg ⁻¹)	Grano ^a (g N kg ⁻¹)	ICN	EIN (g rto g N ⁻¹)
N-	DK-3F22	G1	120	442	215	97,6	0,41	0,49	1,42	1,87	3,73	14,2	0,73	52,3
	DK-4F37	G1	120	528	230	123	0,53	0,36	1,74	2,06	3,46	14,2	0,82	60,0
	DK-664	G1	120	488	238	118	0,56	0,31	1,60	1,80	3,46	13,3	0,83	63,2
	DK747	G1	120	479	231	114	0,50	0,39	1,41	1,80	3,77	12,5	0,77	61,5
	DK-7210	G1	120	522	234	126	0,55	0,40	1,55	1,95	3,86	12,1	0,79	65,6
N+	DK-3F22	G1	67	548	248	138	0,45	1,11	2,32	3,45	6,19	16,6	0,69	41,8
		G2	53	877	237	209	0,53	0,92	3,50	4,33	4,95	16,3/17,0 (ns)	0,79	46,8
		<i>p</i>		***	ns	***	***	**	***	***	***	ns	***	*
	DK-4F37	G1	53	523	259	136	0,53	0,63	2,47	2,93	5,01	17,4	0,80	47,0
		G2	67	833	256	207	0,58	0,67	3,69	4,27	4,59	17,0/17,9 (ns)	0,84	49,1
		<i>p</i>		***	ns	***	***	ns	***	***	ns	ns	***	ns
	DK-664	G1	58	540	293	159	0,60	0,50	2,71	3,09	4,53	16,8	0,85	51,0
		G2	62	783	282	223	0,63	0,56	3,58	4,27	4,74	16,2/17,9 (*)	0,87	54,8
		<i>p</i>		***	ns	***	**	ns	***	***	ns	ns	*	ns
	DK747	G1	101	665	302	202	0,58	0,85	3,11	3,96	5,49	15,3	0,79	52,2
		G2	19	926	299	275	0,62	0,78	3,99	4,70	4,98	15,7/16,3 (ns)	0,83	53,5
		<i>p</i>		***	ns	***	***	ns	***	**	**	ns	***	ns
	DK-7210	G1	88	646	297	192	0,60	0,76	2,74	3,50	5,85	14,3	0,79	55,7
		G2	32	860	307	258	0,62	0,90	3,70	4,51	5,97	14,1/17,3 (***)	0,79	58,0
	<i>p</i>		***	ns	***	ns	ns	***	***	ns	**	ns	ns	

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un $p < 0,05$. El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo. ^aLos valores dentro del Grupo 2 representan la concentración de N de los granos de la E₁/E₂, con el nivel de significancia entre paréntesis. rto = rendimiento.

4.3.2.2. Eficiencia interna de N y sus componentes

El rendimiento por planta se correlacionó lineal y positivamente con la absorción total de N ($r^2 = 0,84$) en ambos grupos y niveles de N, detectándose un valor promedio de EIN de 50,1 g rendimiento g N⁻¹ (Fig. 4.4a). A pesar de los mayores rendimientos por planta y de las mayores absorciones totales de N registrados en las plantas del G2 cultivadas en ambientes con alta oferta de N y baja densidad de siembra, la mayoría de las plantas de los híbridos DK-3F22 y DK-4F37 exhibieron los menores valores de EIN (círculos verdes llenos ubicados por debajo de la función ajustada en la Fig. 4.4a). Similarmente, las plantas con prolificidades iguales a 1 de los híbridos DK-3F22 y DK-4F37 cultivados en ambientes con alta oferta de N y alta densidad de siembra, también presentaron valores de EIN menores a 50,1 g rendimiento g N⁻¹ (círculos verdes vacíos ubicados por debajo de la función ajustada en la Fig. 4.4a).

Los residuales obtenidos de la relación entre el rendimiento por planta y la absorción total de N se correlacionaron lineal y negativamente con la concentración de N en grano de las plantas no prolíficas ($r^2 = 0,34$ y $0,55$ en baja y alta oferta de N, respectivamente) (Fig. 4.4b y c). La mayoría de las plantas del G1 (ca. 90% y 60% en baja y alta oferta de N, respectivamente) exhibieron una EIN mayor a 50,1 g rendimiento g N⁻¹ y una concentración de N en grano menor a ca. 16,0 g N kg⁻¹. Esta tendencia presentó una correlación menor ($r^2 = 0,12$) para las plantas del G2 (Fig. 4.4c).

Los residuales obtenidos de la Fig. 4.4a se correlacionaron lineal y positivamente con el ICN (Fig. 4.4d, e). En ambientes de baja oferta de N, casi todas las plantas no prolíficas presentaron una EIN mayor a 50,1 g rendimiento g N⁻¹ y un ICN mayor a 0,68 (Fig. 4.4d). Similarmente, en ambientes con alta oferta de N, se ajustó una única relación para ambos grupos de plantas, en la cual casi todos los puntos del G2 exhibieron residuales cercanos a cero (i.e., valores de EIN cercanos al promedio) e ICN cercanos a

0,81. Asimismo, los residuales negativos (i.e., menor EIN, principalmente del híbrido DK-3F22) o positivos (i.e., mayor EIN, principalmente del híbrido DK-7210) de las plantas del G1, se relacionaron con valores de ICN menores y mayores a 0,81, respectivamente. Así a nivel de planta, las variaciones de la EIN se relacionaron con i) la concentración de N en grano y con el ICN para plantas no prolíficas en alta y baja oferta de N y ii) con el ICN para las plantas del G2 cultivadas en ambientes con alta oferta de N.

4.3.2.3. Variaciones genotípicas

Las relaciones entre i) el rendimiento (con E_1 y E_2 cuando estuvieron presentes) y la absorción total de N por planta y ii) el rendimiento de la E_1 y la absorción total de N por planta fueron descritas con funciones curvilíneas (Fig. 4.5). Para todos los genotipos, la prolificidad incrementó el rendimiento y la absorción total de N por planta, demostrando que la mejora en la EIN de las plantas del G2 (principalmente con alta oferta de N) proviene de aumentos en el NGE_2 , resultando en mayores NGP. Este efecto se detectó principalmente para los híbridos con mayores prolificidades (DK-3F22, DK-4F37 y DK-664). Adicionalmente, los híbridos DK-747 y DK-7210 alcanzaron los mayores valores de EIN por planta en ambientes con alta disponibilidad de N debido a los mayores rendimientos de la E_1 (Cuadro 4.3).

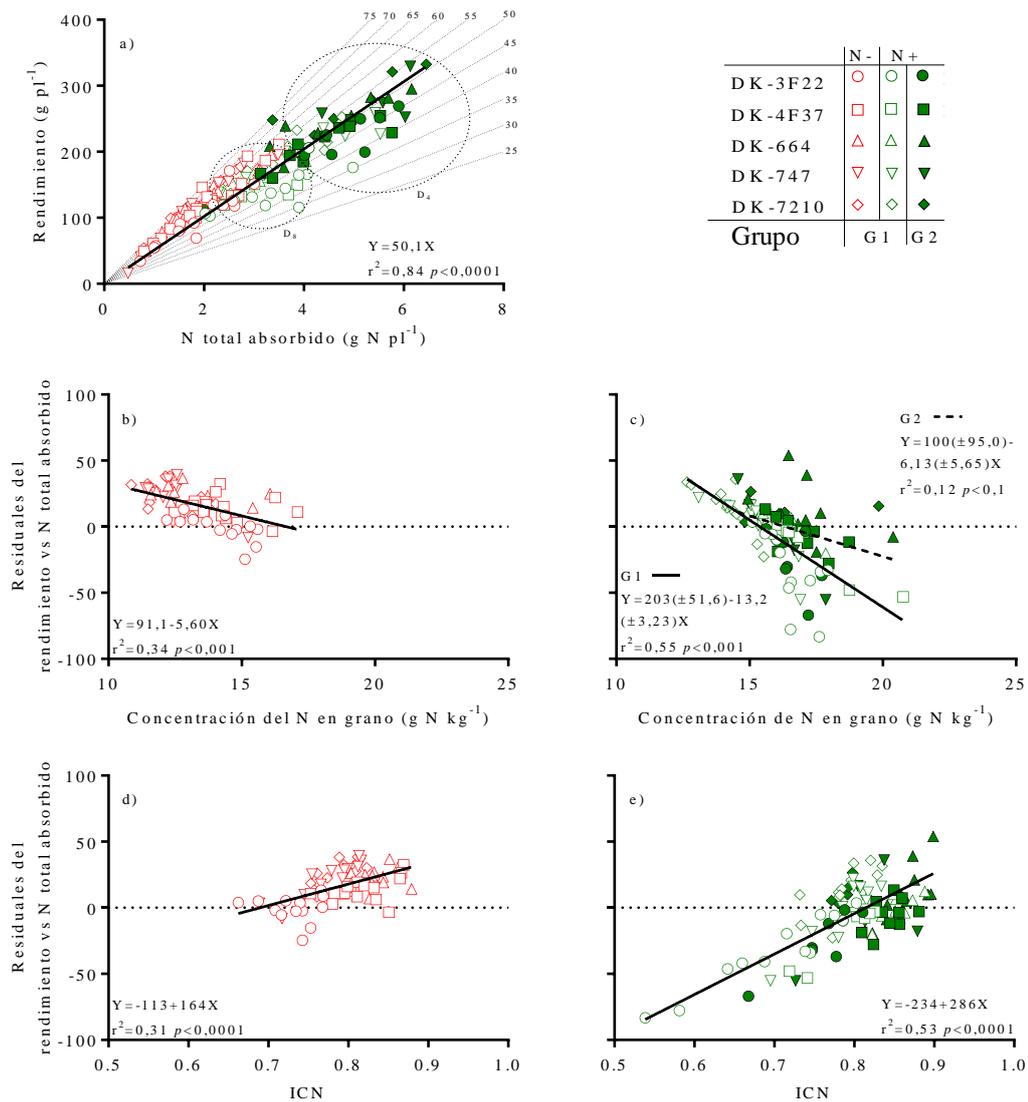


Figura 4.4: Rendimiento por planta en función del N total absorbido (a), y residuales del modelo ajustado en la figura (a) en función de la concentración de N (b y c) y del índice de cosecha de N (ICN) (d y e). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N [N- (b y d) y N+ (c y e); bajo y alto aporte de N, respectivamente] y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos. En N+, las plantas fueron agrupadas de acuerdo a su prolificidad (G1: no prolíficas y G2: prolíficas). En N-, G2 no se consideró debido a la baja representatividad de plantas prolíficas. Cada punto representa una sub-sub-parcela. Los intervalos de confianza al 95% se detallan entre paréntesis. Las líneas representan las funciones ajustadas. Las líneas punteadas en la figura (a) representan isolíneas de igual EIN.

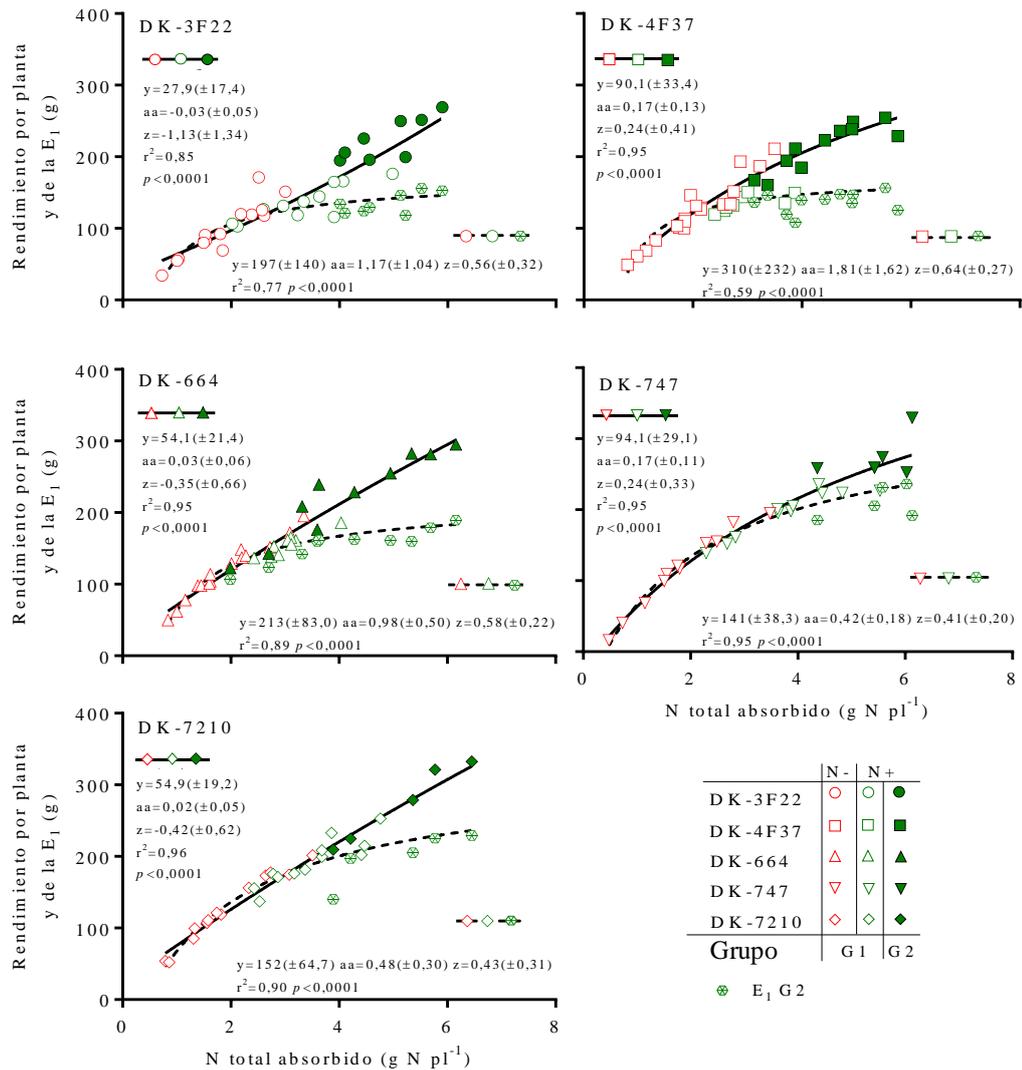


Figura 4.5: Rendimiento por planta y de la espiga apical (E₁) en función del N total absorbido. Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra durante los dos experimentos. En N+, las plantas fueron agrupadas de acuerdo a su prolificidad (G1: no prolíficas y G2: prolíficas). En N-, G2 no se consideró debido a la baja representatividad de plantas prolíficas. E₁ G2 representa el rendimiento de la espiga apical de las plantas del G2. Cada punto representa una sub-sub-parcela. Los intervalos de confianza al 95% se detallan entre paréntesis. Las líneas representan las funciones ajustadas para el rendimiento por planta (líneas continuas: G1 + G2) y de la espiga apical (línea punteada: G1 + E₁ G2) de cada conjunto de datos.

4.4. Discusión

En este capítulo se analizó cómo la economía del N puede proveer un marco de estudio adecuado para describir, a nivel de planta y de cultivo, los cambios en la EIN y sus componentes regulados por la prolificidad para cinco híbridos argentinos de maíz liberados en las últimas cuatro décadas ante disponibilidades contrastantes de recursos (i.e., distintas disponibilidades de N y densidades de siembra).

La alta disponibilidad de N generó un gran impacto en el rendimiento por unidad de área incrementando el NG, el PG y el IC (Moll *et al.*, 1987) (Cuadro 4.1). Por otro lado, en baja densidad de siembra la mayor oferta de N permitió la expresión de los mayores valores de prolificidad (Cuadro 4.1 y Fig. 4.1a) (Durieux *et al.*, 1993; Pan *et al.*, 1995). Los ambientes con mayor oferta de N y con baja densidad generaron incrementos en la TCP_{PC} y la TCE_{2PC} (Ciancio *et al.*, 2016; Uhart y Andrade, 1995a y resultados del capítulo 3, Cuadro 3.3) y posiblemente reducciones en la variabilidad en el crecimiento individual de las plantas (Rossini *et al.*, 2012), permitiendo que más plantas dentro del cultivo puedan fijar granos en la E₂ (i.e., mayor prolificidad; Fig. 4.1a).

Los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664, que presentaron los mayores valores de prolificidad (ca. 1,30 E pl⁻¹) pero los menores rendimientos por unidad de área y los menores PG (Cuadro 4.1), exhibieron las mayores concentraciones de N en grano (Cuadro 4.2). Probablemente, estos resultados son consecuencia de una mayor relación fuente/destino de estos genotipos en post-floración (Borrás *et al.*, 2002). Por otro lado, los híbridos DK-747 y DK-7210 que alcanzaron mayores rendimientos por unidad de área, mayores PG, valores intermedios de prolificidad (ca. < 1,13 E pl⁻¹) y similar absorción total de N que el resto de los genotipos, exhibieron una menor concentración de N en grano (i.e., mayor dilución de N) (Cuadro 4.2 y Fig. 4.2c). Las diferencias en las concentraciones de N en grano entre los genotipos (i.e., mayor concentración de N en los

híbridos más prolíficos) junto con una similar absorción total de N y un similar ICN, generó caídas en la EIN en los genotipos con prolificidades > 1 . Estos resultados difieren de lo documentado por Anderson *et al.* (1984a), quienes reportaron una mayor EIN en los híbridos con prolificidades $> 1,80 \text{ E pl}^{-1}$ cultivados a muy baja densidad (ca. $2,2 \text{ pl m}^{-2}$). En el estudio antes mencionado realizado con genotipos de la misma época, los híbridos más prolíficos alcanzaron los mayores rendimientos por unidad de área y los mayores ICN, pero los menores valores de concentración de N en grano.

Las variaciones en la EIN entre genotipos, densidades de siembra y años (Figura 4.2) fue determinada principalmente por la concentración de N en grano y el ICN (Anderson *et al.*, 1984a) estando su efecto modulado por la oferta de N y la prolificidad. Los resultados de este capítulo destacaron i) el principal efecto de la concentración de N en grano sobre la EIN de cultivos no prolíficos en ambientes con baja y alta oferta de N, y ii) el efecto significativo del ICN sobre la EIN de cultivos prolíficos y no prolíficos únicamente en ambientes con alta oferta de N.

En ambientes con alta oferta de N, el cultivo de maíz exhibió los mayores valores de rendimiento por unidad de área y N total absorbido (Cuadro 4.1 y 4.2). De esta manera la mayor demanda de N, producto de elevados rendimientos, fue reflejada en un incremento en la absorción de N del suelo (Triboi y Triboi-Blondel, 2002). Esta respuesta determinaría un mayor rendimiento producido por unidad de N aplicado (i.e., mayor EUN) si los cultivos también alcanzaran una mayor EIN (Ciampitti y Vyn, 2011). En esta tesis no se cuantificó la EUN, pero los híbridos con las mayores prolificidades (i.e., DK-3F22, D-4F37 y DK-664) presentaron los menores valores de EIN en alta densidad y alta oferta de N (Fig. 4.3a y b). Estos resultados se deben a que el aumento de la absorción total de N (Fig. 4.3c y d) no fue acompañado por un incremento similar en el rendimiento por unidad de área (Fig. 4.3e y f). Contrariamente, en alta densidad de siembra, los

genotipos con prolificidades cercanas a 1 (i.e., DK-747 y DK-7210) presentaron los mayores rendimientos por unidad de área, expresando su mayor tolerancia al estrés por alta densidad (Tollenaar y Lee, 2002), lo que se reflejaría en una mayor EUN (Ciampitti *et al*, 2012; Ferreyra *et al*, 2013).

A nivel de planta, las variaciones en la EIN entre genotipos, densidades de siembra y años (Fig. 4.4) estuvieron determinadas (i) negativamente por los cambios en la concentración de N en grano de las plantas no prolíficas bajo ambas disponibilidades de N y (ii) positivamente por el ICN de plantas prolíficas y no prolíficas en alta oferta de N y de las plantas no prolíficas en baja oferta de N (Fig. 4.4). Estos resultados destacan la importancia del ICN en las variaciones de la EIN halladas en las plantas prolíficas y agregan información nueva y relevante sobre este atributo para las plantas no prolíficas.

Debido a la diferente composición (NGE_1 , NGE_2 y PG) y nivel de rendimiento entre genotipos, se comparó para cada genotipo, el impacto de la prolificidad (i.e., grupos de plantas no-prolíficas vs prolíficas) sobre la EIN y sus componentes: el rendimiento y el N total absorbido (Cuadro 4.3). Para todos los híbridos, el mayor rendimiento por planta y la mayor absorción total de N se registró para las plantas prolíficas (i.e., G2), lo cual se vio reflejado en mayores valores absolutos de la EIN y del ICN. Así, de la misma manera que a nivel de cultivo, los mayores rendimientos por planta se asociaron con mayores absorciones totales de N (Triboi y Triboi-Blondel, 2002). Particularmente, para el híbrido DK-3F22, las diferencias detectadas en el rendimiento por planta (ca. 51%) y en la absorción total de N (ca. 26%) entre el G2 (con mayor contribución de E_2) y el G1, fueron mayores y menores que las detectadas para los otros genotipos (ca. 40 y 33% para el rendimiento por planta y la absorción total de N; respectivamente). Estos resultados permitieron documentar significativamente una mayor EIN de las plantas del G2 (Cuadro 4.3). Asimismo, se detectó que las plantas del G2 del híbrido DK-3F22 tuvieron una

menor absorción de N en tallo con respecto a las del G1, indicativa de una mayor removilización de N hacia los granos (i.e., reducción de la capacidad de almacenamiento del N; Ciampitti y Vyn, 2012). Esta respuesta fisiológica coincide con la mayor demanda de N detectada previamente en plantas prolíficas (Gallais y Coque, 2005).

A pesar del impacto positivo de la prolificidad sobre la EIN detectado en el híbrido DK-3F22, también se encontró que la principal mejora en la EIN provino de los mayores rendimientos logrados en la E_1 (Mueller y Vyn, 2016), especialmente en los híbridos DK-747 y DK-7210 (símbolos del G1 y de la E_1 del G2 en ambientes con mayor oferta de N, Fig. 4.5). Esta mejora en la EIN de dichos híbridos fue posible a través de reducciones en la concentración de N en grano, sosteniendo la absorción total de N (Ciampitti y Vyn, 2012; Mueller *et al.*, 2019).

4.5. Conclusiones

En este capítulo se analizó como la absorción de N impacta en el rendimiento y como esos mecanismos son regulados por la prolificidad, en plantas y cultivos creciendo en ambientes contrastantes por la oferta de N y la densidad de siembra. Se determinó que la prolificidad de los cultivos de maíz es muy sensible a la disponibilidad de recursos. Particularmente para los híbridos analizados, los cultivos expresaron valores de prolificidad $> 1 \text{ E pl}^{-1}$ en ambientes con baja densidad de siembra y principalmente con alta oferta de N. En estos ambientes, los híbridos DK-3F22, DK-4F37 y DK-664 presentaron mayor prolificidad que el resto de los genotipos. Sin embargo, a nivel de cultivo, los híbridos menos prolíficos alcanzaron los valores más altos de EIN debido a la mayor contribución de la E_1 al rendimiento final. El análisis de los componentes de la EIN reveló que las variaciones observadas en las eficiencias entre genotipos, densidades de siembra e incluso experimentos, estuvieron asociadas negativamente con la

concentración de N en grano principalmente para plantas y cultivos no prolíficos en ambientes con baja y alta oferta de N, y positivamente con el ICN para plantas y cultivos con prolificidades mayores a 1, en ambientes con alta oferta de N. Estos resultados permiten rechazar la hipótesis 7: *“La prolificidad genera aumentos en el rendimiento, pero reduce la EIN debido a un incremento en la concentración de N en grano, sin generar cambios en el índice de cosecha de N (i.e., compensación entre el índice de cosecha de carbono y la concentración de N en el grano)”*. Asimismo, para un genotipo dado, la expresión de la prolificidad permitió que se generen aumentos en el rendimiento en grano y en el ICN, promoviendo mejoras en la EIN. En resumen, la mayor oferta de N y la baja densidad de siembra generan ambientes que posibilitan la expresión de una mayor prolificidad (mecanismo que parece ser una adecuada estrategia para asegurar la estabilidad en los rendimientos y en la EIN), en respuesta a las mejoras impuestas en las condiciones ambientales.

Discusión general y consideraciones finales

5.1. Introducción

Numerosas investigaciones han analizado, desde distintos aspectos, cómo se genera el rendimiento en el cultivo de maíz, especialmente desde la escala de planta a través de la relación entre el NGP y la TCP_{PC} , la cual sintetiza y agrupa distintos procesos de crecimiento y desarrollo hasta la fijación de granos. Sin embargo, muy pocos trabajos han profundizado el análisis de dicha relación ante la presencia de plantas prolíficas, discriminando las posibles relaciones existentes entre cada uno de los componentes del NGP (i.e., NGE_1 y NGE_2) y de la TCP_{PC} (TCE_{1PC} y TCE_{2PC}). Debido a que los ambientes de menor productividad en los que actualmente se realiza parte de la producción nacional de maíz presentan una elevada heterogeneidad edáfica y climática, el uso de estrategias defensivas como el atraso de la fecha de siembra y la disminución de la densidad de plantas, posibilita una menor competencia por recursos a nivel de planta. De esta manera, en años favorables desde el punto de vista hídrico, se pueden generar incrementos en la TCP_{PC} y un significativo aumento de la fijación de granos en híbridos con mayores prolificidades debido a la contribución del NGE_2 al NGP. Sin embargo, en este manejo defensivo generalmente la oferta de N aportada por fertilización es baja debido a la incertidumbre en el rendimiento alcanzado, lo cual podría llevar a reducir la expresión de la prolificidad y limitar el rendimiento. Es por ello que un estudio conjunto (Fig. 5.1) i) del desarrollo morfogénico de las espigas y su relación con el crecimiento y la floración de ambas estructuras, ii) del crecimiento individual de las plantas y las espigas durante el PC y su relación con la fijación de granos y iii) de la absorción de N y su relación con el rendimiento y la prolificidad, resultan de gran importancia a la hora de intentar comprender cómo se compone el rendimiento en los nuevos planteos defensivos característicos de las zonas marginales y su posible impacto sobre la eficiencia de uso del N.

En el capítulo 2 de esta tesis se estudió la relación entre el desarrollo morfológico de la E_1 y la E_2 , el balance de carbono de las plantas y su partición hacia los órganos reproductivos en el período previo a floración antes variaciones en la densidad de siembra y en la oferta nutricional. Anteriormente, otros trabajos describieron comparativamente el desarrollo de ambas espigas, pero su análisis se realizó solo ante cambios en la fecha y la densidad de siembra (Otegui y Melón, 1997; Otegui, 1997) mientras que otros investigadores estudiaron la relación entre el desarrollo morfológico y el balance de carbono antes variaciones en la oferta de N, centrándose únicamente en la E_1 (Rossini *et al.*, 2012). La metodología propuesta en esta tesis permitió establecer si las diferencias del IP entre la E_1 y la E_2 , para un mismo estado ontogénico, son generadas (i) por un desfase del desarrollo floral entre espigas o (ii) porque existe una dominancia temprana por carbono de la E_1 sobre la E_2 que resulta independiente del estado de desarrollo floral alcanzado por cada espiga.

A pesar de que varios trabajos han descrito la relación existente entre NGP vs TCP_{PC} (Andrade *et al.*, 2002), NGE_1 y NGP (i.e., $NGE_1 + NGE_2$) vs TCP_{PC} (Tollenaar *et al.*, 1992; Andrade *et al.*, 1999; Vega *et al.*, 2001a; Echarte *et al.*, 2004; Pagano y Maddonni 2007; D'Andrea *et al.*, 2008; Rossini *et al.*, 2011; Laserna *et al.* 2012) y NGE_1 vs TCE_{1PC} (Vega *et al.*, 2001b; Echarte *et al.*, 2004; Pagano y Maddonni 2007; D'Andrea *et al.*, 2008; Rossini *et al.*, 2011; Laserna *et al.*, 2012) sólo uno investigó la relación entre NGE_2 vs TCE_{2PC} (Ciancio *et al.*, 2016), aunque la misma se analizó en condiciones ambientales que no presentaron limitaciones hídrico-nutricionales. En el capítulo 3 de esta tesis se profundizó el análisis de estas relaciones y de los atributos involucrados (i.e., $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$, $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$, ERE_1 y ERE_2) ante cambios en la densidad de siembra y, especialmente, en la oferta de N para poder identificar cuáles fueron los rasgos que explicaron en mayor medida cambios en el RG entre híbridos con distinta prolificidad.

Actualmente el estudio de la economía de N y la prolificidad es muy limitado. Algunos trabajos como los de Varga *et al.* (2004) y Moll *et al.* (1987) reportaron que los híbridos prolíficos pueden presentar una elevada eficiencia en la utilización de recursos, particularmente en ambientes con baja oferta de N. Sin embargo, esta respuesta del rendimiento a la disponibilidad de N no fue estrictamente correlacionada con una mejora en la EIN. Si bien estos trabajos estudiaron aspectos de la eficiencia y su relación con la prolificidad, dichas investigaciones no se enfocaron en determinar específicamente el impacto de la presencia o ausencia de la E_2 sobre la EIN. Es por ello que el estudio de la prolificidad y su relación con la absorción total de N y el rendimiento a través del ICN y de la concentración de N en los granos, desarrollado en el capítulo 4 de esta tesis, permitió detectar cuáles son los atributos con más inferencia sobre la EIN, a nivel de cultivo y de planta en híbridos con distinta expresión de la prolificidad.

5.2. Aportes originales al conocimiento científico

A partir de los resultados descritos en los diferentes capítulos que componen esta tesis, resumidos en la Fig. 5.1, se logró profundizar el conocimiento sobre la prolificidad como variable de plasticidad reproductiva que puede contribuir a incrementar o estabilizar el rendimiento de los cultivos de maíz en ambientes de baja productividad. También se determinó cuáles son los atributos que mejor explican las variaciones en la EIN y cuál es el impacto de la prolificidad sobre dicha eficiencia.

Bajo el marco eco-fisiológico de la economía del carbono, la producción de biomasa de un cultivo dependerá de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada durante el ciclo, producto de la RFA incidente y de la eficiencia de interceptación, y de la eficiencia con la que esa RFA interceptada es transformada en biomasa, i.e., la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) (Sinclair y Muchow, 1999). El

análisis de estos atributos no fue incorporado en esta tesis como un capítulo de resultados, pero si fueron medidos durante los experimentos y se los incluyó en el esquema general de las variables analizadas (Fig. 5.1). Para ello se determinó a nivel de cultivo los efectos del N, la densidad de siembra y los híbridos sobre la RFA interceptada y la producción de biomasa en madurez fisiológica y la EUR (Cuadro 5.1), con el mismo modelo de ANVA descrito en la sección 2.2.4 del capítulo 2. El aumento en la densidad de siembra generó un incremento en la producción de biomasa del cultivo ($p < 0,05$) a través de una mayor RFA interceptada ($p < 0,001$) sin generar cambios en la EUR. Por el contrario, la mayor disponibilidad de N incrementó la producción de biomasa ($p < 0,001$) tanto por una mayor RFA interceptada ($p < 0,001$) como por una mayor EUR ($p < 0,001$). Los aumentos en la RFA interceptada posiblemente se generaron por incrementos del índice de área foliar originados por la alta densidad de siembra (Maddonni *et al.*, 2006) y la mayor oferta de N (Uhart y Andrade, 1995a). Por otro lado, la restricción nutricional no sólo habría comprometido la expansión foliar sino también la funcionalidad del aparato fotosintético (Muchow y Davis, 1988; Uhart y Andrade, 1995a) (Cuadro 5.1 y Fig. 5.1). Los genotipos DK-747 y DK-7210 presentaron una cierta compensación entre una menor captura de RFA (tendencia no significativa) y una mayor EUR ($p < 0,001$), que no se transmitió en cambios en la producción de biomasa total. Estos genotipos a su vez presentaron mayores NG por unidad de área ante incrementos en la densidad de siembra y la oferta nutricional ($N \times D \times H$; $p < 0,05$; Cuadro 4.1). Posiblemente las diferencias en la EUR estimada para todo el ciclo entre híbridos con diferente NG por unidad de área, resulten de los cambios en la EUR durante el período post-floración promovidos por las distintas limitaciones reproductivas de cada genotipo (i.e., retrocontrol positivo del NG sobre la funcionalidad del área foliar) (Bonelli *et al.*, 2016).

Cuadro 5.1: Valores medios y ANVAs de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada, la biomasa a nivel de cultivo en madurez fisiológica y la eficiencia del uso de la radiación (EUR). Los datos corresponden a cinco híbridos (H) de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos.

		Madurez Fisiológica			
N	D	H	RFA int. acumulada (MJ m ⁻²)	Biomasa (g m ⁻²)	EUR (g MJ ⁻¹)
N-			528	1320	2,48
N+			615	2153	3,50
<i>p</i>			***	***	***
	D ₄		513	1506	2,93
	D ₈		630	1967	3,05
	<i>p</i>		***	*	ns
		DK-3F22	616	1831	2,93 c
		DK-4F37	572	1681	2,88 c
		DK-664	580	1599	2,71 d
		DK-747	566	1803	3,10 b
		DK-7210	522	1770	3,34 a
		<i>p</i>	ns	ns	***
N×D		<i>p</i>	ns	ns	ns
D×H		<i>p</i>	ns	ns	ns
N×H		<i>p</i>	ns	ns	ns
N×D×H		<i>p</i>	ns	ns	ns

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas con un (LSD, $p < 0,05$). El nivel de significancia de los tratamientos y sus interacciones se indican como: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ y ns: no significativo.

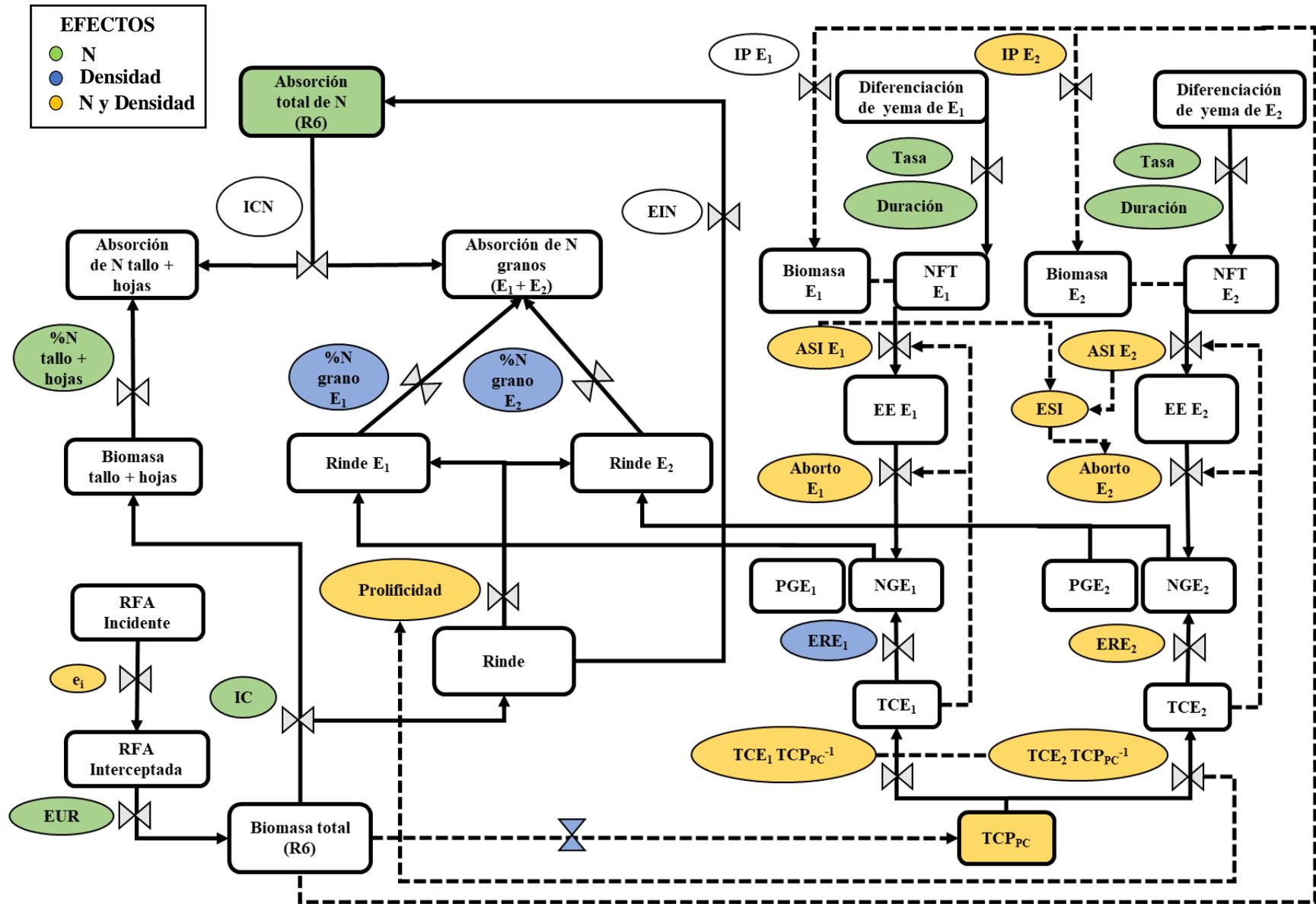


Figura 5.1: Diagrama conceptual que describe las conexiones encontradas entre los determinantes fisiológicos y numéricos del rendimiento en grano en híbridos prolíficos de maíz. Los óvalos representan variables de control y los rectángulos representan variables de estado. Los colores verde, azul y amarillo significan variables de control, estado o llaves que son afectadas por el N, la densidad y por ambos factores (en interacción o en forma independiente), respectivamente. Las líneas continuas representan relaciones entre variables de estado y las discontinuas indican variables o procesos que regulan dichas relaciones.

La menor biomasa por unidad de área detectada al final del ciclo del cultivo en ambientes con menores disponibilidades de N reflejó el menor crecimiento individual de las plantas desde etapas tempranas (i.e., desde V_8), mientras que el incremento de la densidad de siembra redujo el crecimiento individual de las plantas a partir de floración (Cuadro 2.2 y Fig. 5.1) (Maddonni y Otegui, 2004; Rossini *et al.*, 2011). Sin embargo, estas reducciones en el crecimiento individual de las plantas solamente generaron variaciones en el IP de la E_2 en floración sin registrarse cambios en el IP de la E_1 (Cuadro 2.3 y Figs. 2.3 y 5.1). Estos resultados revelan el distinto grado de dominancia de carbono entre ambas espigas y la prioridad de la partición de carbono hacia la E_1 en detrimento de la E_2 ante reducciones del crecimiento individual de las plantas en el período cercano a floración. De esta manera, no se rechaza la hipótesis 2: *“Ante una restricción en el crecimiento individual de las plantas (alta densidad y/o baja oferta de N), el crecimiento de la espiga sub-apical se reduce en una mayor magnitud que el de la espiga apical, debido a una menor partición de foto-asimilados de la planta hacia la espiga sub-apical”*.

El análisis temporal del desarrollo de las espigas permitió identificar que la deficiencia de N afectó la tasa y duración de la diferenciación floral de ambas espigas, resultando que en floración se detecte una disminución en el NFT de la E_1 (Rossini *et al.*, 2012) y de la E_2 (Cuadro 2.5 y Fig. 5.1). Con respecto a la densidad de siembra no se pudieron registrar cambios en la dinámica del desarrollo, pero sí en el NFT de ambas espigas en floración, coincidiendo con lo documentado previamente por Otegui (1997)

únicamente para la E_2 (Cuadro 2.5 y Fig. 2.4). Así, el menor crecimiento individual de las plantas registrado desde etapas reproductivas tempranas hasta floración ante la deficiencia de N y únicamente en floración ante aumentos de la densidad fue reflejado en disminuciones del NFT en R_1 , siendo de mayor magnitud en la E_2 . Asimismo, la existencia de una única pendiente para la relación entre el $\ln IP$ y el NFT de ambas espigas (Cuadro 2.7 y Figura 2.5) pero con menores valores del NFT de la E_2 , confirman una anticipación temporal en el desarrollo de la E_1 respecto a la E_2 (Otegui, 1997), pero además agrega información original sobre el retrocontrol positivo del grado de desarrollo floral de cada espiga sobre su crecimiento. Analizando comparativamente la evolución temporal del desarrollo floral y los IP de ambas espigas, se pudieron identificar dos patrones que ejemplifican diferencias genotípicas en estas evoluciones independientemente de la oferta de N y la densidad (Fig. 2.9). Así el patrón de la izquierda de la Fig. 2.9 sería característico de un híbrido prolífico, en el cual existe una única función para las relaciones entre el $\ln IP$ y el NFT de ambas espigas con el estado ontogénico (estado V), reflejando la sincronía en el desarrollo y crecimiento de ambas estructuras reproductivas al alcanzar un similar valor final del NFT y del $\ln IP$. En oposición, el patrón de la derecha ejemplifica el desacople entre dichos atributos a favor de la E_1 , i.e., mayor NFT y $\ln IP$ de la E_1 en comparación con la E_2 . Este patrón representaría el comportamiento de un híbrido no prolífico. Este hallazgo inédito de estos patrones diferenciales permite rechazar parcialmente la hipótesis 1 (*“En etapas reproductivas tempranas, existe un desfasaje temporal en el crecimiento y el desarrollo morfogénico entre la espiga apical y sub-apical. Este desfasaje se sostiene para el crecimiento, pero tiende a atenuarse para el desarrollo hacia la floración de la espiga apical”*), ya que solo en híbridos no prolíficos se detectó un desfasaje temporal en el crecimiento y desarrollo de ambas espigas, que no se atenuaron hacia floración.

Analizando las dinámicas de floración y la profusión de ambas espigas, los menores rangos y valores medios del ASI de las E_1 y E_2 se generaron en ambientes de alta fertilización con N y en baja densidad (Cuadro 2.8 y Fig. 5.1), mientras que solo el número de EE de la E_2 se redujo en ambientes con alta densidad de siembra (Cuadro 2.9), existiendo diferencias genotípicas en el número de EE de ambas espigas. En promedio, los genotipos más prolíficos (DK-3F22, DK-4F37 y DK-664) presentaron en ambas espigas una mayor proporción de EE respecto del total de estigmas y semejante entre espigas que los híbridos menos prolíficos (DK-747 y DK-7210) (Fig.2.8). Por otro lado, los genotipos menos prolíficos (DK-747 y DK-7210) exhibieron en ambientes de baja fertilización y alta densidad de siembra, menores valores del ASI de la E_1 pero mayores del ASI de la E_2 y del ESI respecto de los híbridos más prolíficos (Cuadro 2.8), indicando una mayor tolerancia al estrés generado por el ambiente para la E_1 en detrimento de la E_2 (Edmeades *et al.*, 1993). De esta manera no se rechaza la hipótesis 3: *“Durante el estado de floración del cultivo, definido por la emergencia de estigmas de la espiga apical, la población presenta una menor proporción de espigas sub-apicales con estigmas expuestos al polen debido a su retraso en el desarrollo floral. Dicha proporción se reduce aún más en los ambientes más restrictivos para el crecimiento, con el consecuente aumento del intervalo en la floración de ambas espigas”*.

Tal como se menciona anteriormente, durante el PC también se detectaron incrementos de la TCP_{PC} en ambientes con mayor disponibilidad de N y con baja densidad (Cuadro 3.3 y Fig. 5.1). Estos aumentos en la acumulación de biomasa a su vez generaron aumentos en las $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ y $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$ a diferencia de lo encontrado por Rossini *et al.* (2011) para la $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$ (Cuadros 3.3 y 3.7 y Fig. 5.1). Asimismo, los híbridos con mayores NGE_2 (i.e., más prolíficos) presentaron en ambientes menos restrictivos incrementos de la $TCE_{2PC} TCP_{PC}^{-1}$ en detrimento de la $TCE_{1PC} TCP_{PC}^{-1}$, en

posición a lo documentado para los híbridos menos prolíficos (Fig. 3.4). Estos resultados no permitieron rechazar la hipótesis 4: *“En ambientes menos restrictivos (i.e., con mayor oferta de N y baja densidad de siembra), diferencias genotípicas en el número de granos de la espiga sub-apical están determinadas por cambios en la partición de foto-asimilados hacia esta espiga en el período crítico”*.

En esta tesis se pudo observar que la menor oferta de N generó un desacople de las relaciones entre el NGP y la TCP_{PC} (D’Andrea *et al.*, 2008), reduciendo la ERP (Fig. 3.2). Mientras que los cambios en las ER de ambas espigas asociados a la densidad de siembra resultaron esperables a los documentados por otros autores (i.e., los mayores valores de ERE_1 y de ERE_2 se registraron en alta y baja densidad de siembra, respectivamente; Ciancio *et al.*, 2016), la mayor oferta de N únicamente aumentó la ERE_2 (Cuadro 3.9 y Fig. 5.1). Si bien los híbridos con mayores prolificidades (i.e., los híbridos antiguos) generaron mayores particiones y ER de la E_2 en ambientes menos restrictivos, registraron reducciones en ambos atributos para la E_1 . Estos mecanismos no permitieron compensar los mayores NGE_1 y RGE_1 de los híbridos menos prolíficos (i.e., híbridos modernos), los cuales finalmente presentaron los mayores RGP (Cuadro 3.3 y 3.4). En consecuencia, se rechaza de la hipótesis 5: *“Los híbridos con mayores prolificidades, cultivados en ambientes con baja densidad de siembra y alta oferta de N, alcanzan rendimientos similares a los genotipos con menores o nulas prolificidades. Esto se debe a la capacidad de los híbridos con mayor prolificidad de aumentar la partición de foto-asimilados hacia la espiga sub-apical en floración y/o la mayor eficiencia reproductiva de esta espiga, sosteniendo los valores de partición y eficiencia reproductiva de la espiga apical”*.

Analizando alguna de las fuentes de pérdidas del NG propuesta por Rattalino *et al.* (2011), los mayores porcentajes de aborto en ambas estructuras reproductivas se

detectaron en situaciones de baja oferta de N y alta densidad de siembra, siendo aún más evidente en la E₂ (Cuadro 3.11 y Fig. 5.1). Asimismo, se encontraron relaciones negativas entre el NGE₁ vs el ASI de E₁ (Chapman y Edmeades, 1999; Sangoi, 2001), el NGE₂ vs el ESI (Cárcova *et al.*, 2000) y por primera vez entre la prolificidad y el ESI. Estas relaciones indican una caída en el NGE₁, NGE₂ y prolificidad ante aumentos en los intervalos antes mencionados (Figs. 3.7 y 3.8). Particularmente la relación NGE₂ vs ESI demuestra que los híbridos prolíficos sin limitación de N redujeron en mayor magnitud dicho intervalo respecto de los genotipos menos prolíficos, lo que generó una mayor fijación de granos en la E₂. En consecuencia, no se rechaza la hipótesis 6: *“En híbridos con mayores prolificidades, la menor oferta de N genera un aumento en el intervalo entre la floración de ambas espigas lo cual determina una fuerte caída en el número de granos de la espiga sub-apical”*.

Al igual que lo descrito para el PC, la mayor oferta de N impactó positivamente en la biomasa total y el IC, indicando aumentos más que proporcionales en el rendimiento por unidad de área (Cuadro 4.1 y Fig. 5.1) (Moll *et al.*, 1987). A su vez, como se mencionó anteriormente, la contribución de la E₁ y de la E₂ al rendimiento estuvo estrechamente relacionada con la prolificidad la cual expresó sus valores máximos en ambientes con baja densidad de siembra y, principalmente, con alta disponibilidad de N (Durieux *et al.*, 1993; Pan *et al.*, 1995) (Cuadro 4.1 y Figs. 4.1a y 5.1). Estos resultados destacan la importancia de la economía de N sobre la expresión de este atributo.

Los híbridos menos prolíficos, que reportaron los mayores rendimientos por unidad de área y similares absorciones totales de N, presentaron una menor concentración de N en grano (Ciampitti y Vyn, 2012), reflejando una mayor dilución del N (Cuadro 4.2 y Fig. 4.2c). Estas diferencias junto con un similar ICN, generaron aumentos en la EIN

en los híbridos menos prolíficos debido a la mayor contribución de la E_1 al rendimiento final, en oposición a lo documentado por Anderson *et al.* (1984a).

Analizando los componentes de la EIN, las variaciones observadas de dicha eficiencia estuvieron asociadas (i) negativamente con la concentración de N en grano, principalmente para plantas y cultivos solo con E_1 independientemente de la oferta de N, y, (ii) positivamente con el ICN para plantas y cultivos con prolificidades mayores a 1, en ambientes con alta oferta de N (Figs. 4.2 y 4.4). Estos resultados permiten rechazar la hipótesis 7: “*La prolificidad genera aumentos en el rendimiento, pero reduce la EIN debido a un incremento en la concentración de N en grano, sin generar cambios en el índice de cosecha de N (i.e., compensación entre el índice de cosecha de carbono y la concentración de N en el grano)*”. Asimismo, para un genotipo en particular, las plantas prolíficas generaron aumentos en el rendimiento en grano y en el ICN, promoviendo mejoras en la EIN (Cuadro 4.3 y Fig. 4.5).

En resumen, la elevada oferta de N en planteos de baja densidad de siembra genera ambientes que posibilitan la expresión de una mayor prolificidad, mecanismo que parece ser una adecuada estrategia para asegurar la estabilidad en los rendimientos (Fig. 4.3c). Futuras mejoras de la EIN, originadas por la prolificidad, serían posibles en híbridos que no penalicen el rendimiento de la E_1 al fijar granos en la E_2 . La falta de correlación encontrada entre los valores del ESI (afectando negativamente la prolificidad) con el ASI de la E_1 (afectando negativamente el NGE_1), sugiere que sería posible identificar genotipos con bajos valores de ambos rasgos (e.g. menos de 2 días; puntos dentro del círculo en Fig. 5.2) y con valores medios a altos del NGE_1 y NGE_2 para su utilización en ambientes con baja densidad y sin limitaciones de N. Así, híbridos como el DK-7210 serían los genotipos más indicados para estos planteos productivos, ya que presenta bajos valores del ASI de la E_1 y elevados NGE_1 (ca. > a 600) (Fig. 3.7) y a su vez tiene la

capacidad de fijar una cantidad considerable de granos en la E₂ (ca. > a 200) en el ca. 50% de las plantas (Fig. 3.8).

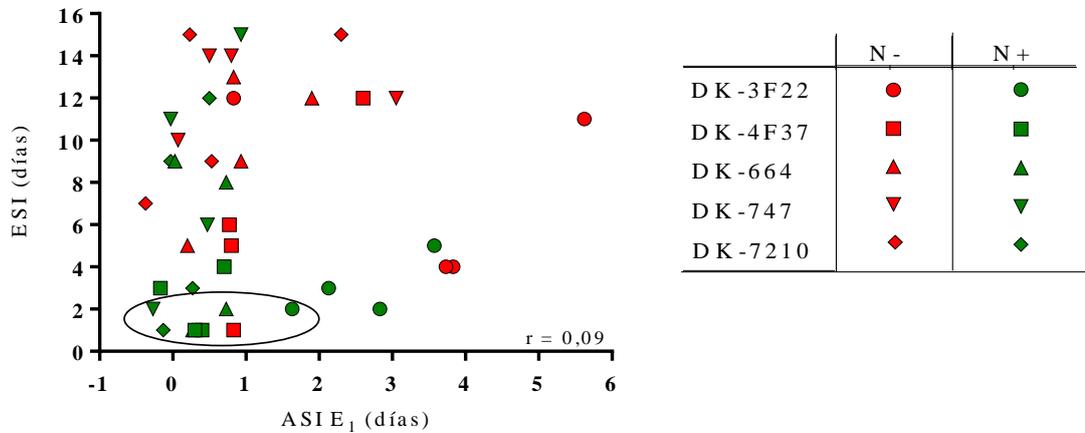


Figura 5.2: Intervalo entre la emergencia de estigmas de la E₁ y la E₂ (ESI) en función del intervalo antesis-silking (ASI) de la espiga apical (E₁). Los datos corresponden a cinco híbridos de maíz cultivados con dos ofertas de N (N- y N+; bajo y alto aporte de N, respectivamente) y en dos densidades de siembra (D) (D₄ y D₈; 4 y 8 pl m⁻², respectivamente) durante los dos experimentos. Cada punto simboliza el valor promedio del ESI de las plantas muestreadas en cada combinación (N×D×Exp) y del del ASI de la E₁ de las mismas plantas.

5.3. Implicancias de los resultados de esta tesis para futuras investigaciones y para el desarrollo de prácticas de manejo

En función de los avances logrados sobre los mecanismos fisiológicos determinantes de la prolificidad y su potencial impacto sobre el rendimiento de maíz y su estabilidad en ambientes de baja productividad, surgen nuevos interrogantes a resolver para el desarrollo de diversas tecnologías asociadas a los manejos defensivos. Algunos de estos aspectos se detallan a continuación.

5.3.1. Economía del N: Modelo de fertilización para ambientes de baja productividad

Los resultados del capítulo 3 y 4 de esta tesis han permitido identificar la importancia de la oferta N sobre la expresión de la prolificidad y su impacto sobre el rendimiento de maíz en el manejo de baja densidad de siembra y riego complementario.

La respuesta a la fertilización con N del cultivo de maíz en secano está estrechamente relacionada con la disponibilidad de agua (Pandley *et al.*, 2000). En las regiones marginales de producción de maíz, la demora en la fecha de siembra ha impactado positivamente sobre el balance hídrico a floración y la TCP_{PC} (Maddoni, 2012; Rotili *et al.*, 2019), que determina la expresión de la prolificidad (Echarte, *et al.*, 2004; Ciancio *et al.*, 2016). Esta mejora en la condición hídrica en conjunto con la importancia que presenta el N en estos ambientes como nutriente limitante, hace imprescindible la generación de un modelo de fertilización nitrogenada que complemente las variables de manejo desarrolladas en esta tesis (i.e., baja densidad y genotipos prolíficos) y la variabilidad ambiental de los suelos e interanual de las precipitaciones.

Los modelos actuales de fertilización con N en maíz (e.g. modelo Maicero o Granero) no contemplan las características de los nuevos ambientes de baja productividad. Estos modelos basados en curvas de respuesta a la fertilización y relaciones entre precios de insumo y producto, han sido desarrollados para distintos escenarios productivos (e.g. localidad, tipo de suelo, genotipo) de la zona tradicional de producción de maíz y tienen asociada la densidad y la fecha de siembra óptima de cada región (temprana en Maicero, tardía en Granero). Además, incorpora la estimación del impacto del riesgo climático (a partir de la variabilidad climática interanual) sobre las respuestas esperables a la fertilización en función de la dosis. Es por ello que, para la recomendación de dosis de N por fertilización en ambiente marginales a partir de este tipo de modelo, es necesario realizar previamente calibraciones y validaciones con resultados obtenidos en experimentos de fertilización conducidos en los mismos ambientes, incluyendo genotipos prolíficos y manejos de baja densidad de siembra. Dicho modelo permitiría incorporar la fertilización dentro de las prácticas de los manejos defensivos, a través del ajuste adecuado de las dosis de N en ambientes marginales.

5.3.2. Economía del agua en los sistemas de producción de maíz en ambientes marginales

La variabilidad existente en la frecuencia y el volumen de las precipitaciones característica de las zonas marginales, imponen un abastecimiento hídrico desuniforme durante el ciclo de los cultivos estivales (Barron *et al.*, 2003). Complementariamente, las características del sistema radical del maíz junto con la heterogeneidad de las propiedades edáficas, generada principalmente por variaciones en la profundidad efectiva y la texturalidad de los suelos, influyen en la oferta, el consumo de agua y en el rendimiento del cultivo de maíz (Calviño *et al.*, 2003). La baja densidad de siembra genera adicionalmente una exploración espacial desuniforme de los recursos, tanto aéreos como edáficos, impactando sobre la componente evaporativa (no productiva) y transpirativa (productiva) del consumo (Rotili *et al.*, 2019). Por otra parte, el uso de híbridos prolíficos en baja densidad podría incrementar el rendimiento por unidad de área a través de la fijación de granos en las E_2 posiblemente sin afectar el consumo, e impactando positivamente sobre la eficiencia en el uso del agua (EUA) para la producción de granos. En consecuencia, resulta de interés analizar el consumo y la EUA de genotipos prolíficos vs no prolíficos en distintas densidades de siembra y ambientes con distinta profundidad efectiva. Por otro lado, el uso de bajas densidades de siembra se propone como estrategia para disminuir el consumo temprano de agua para así poder diferirlo hacia etapas reproductivas críticas para la determinación del rendimiento (Jiang *et al.*, 2014; Rotili *et al.*, 2019). En consecuencia, resultaría de interés investigar el impacto de la partición del consumo entre las etapas vegetativas y reproductivas y su impacto sobre la TCP_{PC} y la prolificidad alcanzada en estos ambientes y manejos. Complementariamente la incorporación de modelos de simulación agronómica, validados previamente para genotipos prolíficos y no prolíficos con experimentos de campo, que caractericen la

expectativa del ambiente hídrico alrededor de floración (Hammer *et al.*, 2014) y su impacto sobre la TCP_{PC} , permitirá cuantificar la estabilidad o mejora del rendimiento generada por el uso de genotipos prolíficos vs no prolíficos en bajas densidades de siembra. Los resultados de estas simulaciones en conjunto con la identificación de alguna variable predictora cercana a la siembra (e.g. agua almacenada en el perfil), posibilitaría el desarrollo de esquemas de recomendaciones de manejo agronómico (i.e., ajuste de densidad y/o elección de la prolificidad como rasgo genotípico) en función de la probabilidad de ocurrencia de los distintos escenarios hídricos (Rodríguez *et al.*, 2018).

Finalmente, a nivel de sistema de producción, las bajas densidades de siembra y los arreglos espaciales utilizados en estos planteos productivos, además de disminuir la competencia intraespecífica en el cultivo de maíz, también generan reducciones en su habilidad competitiva con otros organismos como las malezas (Satorre y Ghera, 1987). La mayor disponibilidad de recursos en el sistema especialmente en etapas tempranas de cultivo de maíz, pero también en etapas reproductivas debido a la baja cobertura generada por la baja densidad, permite que otras especies vegetales no deseadas se establezcan e incrementen las pérdidas de agua del sistema que se sumarán a las pérdidas de la componente evaporativa. Una de las posibles alternativas para atenuar estos efectos es contemplar el uso de cultivos de servicio de invierno, previos a la siembra tardía del cultivo de maíz. Esta práctica tiene entre otros objetivos, reducir la presencia de las malezas existentes previo al establecimiento del cultivo de maíz y en consecuencia disminuir la cantidad de aplicaciones de herbicidas para su control, y mejorar el almacenamiento de agua en el perfil evitando o reduciendo las pérdidas por evaporación del suelo a través del rastrojo remanente. Sin embargo, esta práctica puede tener un costo extra debido al consumo de agua por el cultivo de servicio (Rimski-Korsakov *et al.* 2015).

Así, el estudio del impacto de la prolificidad, la densidad de siembra y el ambiente objetivo sobre la economía de agua con un enfoque sistémico que incluya la posibilidad de utilización de cultivos de servicio invernales con potencial uso forrajero, resulta de interés para definir las estrategias de manejo que permitan maximizar la componente transpirativa y la EUA para la producción de granos del sistema de maíz tardío de baja densidad en ambientes marginales.

5.3.3. Elección del genotipo para estabilizar el rendimiento

Los híbridos comerciales utilizados en los planteos productivos de ambientes marginales suelen ser los mismos que aquellos cultivados en ambientes de mayor potencialidad, seleccionados por una mayor tolerancia al estrés por alta densidad. Sin embargo, las bajas densidades utilizadas en los nuevos planteos productivos pueden favorecer la producción de múltiples espigas por planta a través de la expresión i) de la prolificidad y/o ii) de espigas de macollos o vástagos secundarios (Sangoi *et al.*, 2011). A pesar de que ambos mecanismos, en especial el macollaje, no han sido atributos de prioridad por parte del mejoramiento debido a que este proceso de selección se realiza en altas densidades de siembra y en ambientes de alta potencialidad (penalizando indirectamente la expresión de estos rasgos), existe una gran variabilidad genotípica de estos caracteres en los híbridos comerciales utilizados actualmente y una fuerte interacción con el ambiente. Debido a ello, se debería realizar la conformación de una red de ensayos que combine la gran oferta genotípica de los híbridos actuales con distintas condiciones climáticas y edáficas en un amplio rango de densidades y fechas de siembra. Esto permitirá identificar i) la expresión fenotípica (prolíficos, macolladores, prolíficos-macolladores) en cada ambiente, ii) cuáles son las variables ambientales que en interacción con la densidad permiten estas expresiones, iii) la contribución al rendimiento

de los granos provenientes de espigas de distintas jerarquías (apicales, y sub-apicales de vástagos principales y de macollos) y iv) la capacidad de iii) para estabilizar rendimientos.

Paralelamente, en una escala de análisis inferior se podrían identificar las regiones del genoma asociadas a las variaciones fenotípicas de la prolificidad y del macollaje en maíz y su respuesta al ambiente (e.g. cambio en la densidad de siembra). Para ello es necesario realizar el mapeo de loci de caracteres cuantitativos o QTL en poblaciones de mapeo. Esta información conformaría las bases genéticas necesarias para la inclusión de estos rasgos en nuevas líneas de mejoramiento asistidas por marcadores moleculares.

BIBLIOGRAFÍA

- Adriaanse, F., Human, J.J., 1992. A nitrogen-response comparison between semi-prolific and non-prolific maize hybrids with regard to grain yield and plant nitrogen concentrations. *Field Crops Res.* 30, 53-61.
- Alexandratos, N., Bruinsma J. 2012. World agriculture towards 2030/2050. The 2012 revision ESA working paper Nro 12-03. FAO. Rome.
- Anderson, E.L., Kamprath, E.J., Moll, R.H., 1984a. Nitrogen fertility effects on accumulation, remobilization, and partitioning of N and dry matter in corn Genotypes differing in prolificacy. *Agron. J.* 76, 397-404.
- Anderson, E.L., Kamprath, E.J., Moll, R.H., 1985. Prolificacy and N fertilizer effects on yield and N utilization in maize. *Crop Sci.* 25, 598-602.
- Anderson, E.L., Kamprath, E.J., Moll, R.H., Jackson, W.A., 1984b. Effect of N fertilization on silk synchrony, ear number, and growth of semiprolicific maize genotypes. *Crop Sci.* 24, 663-666.
- Andrade, F.H., 2016. Los desafíos de la agricultura. 1a ed. Acassuso : International Plant Nutrition Institute. ISBN 978-987-46277-0-4.
- Andrade, F.H., Cirilo, A., Uhart, S., Otegui, M.E., 1996. *Ecofisiología del Cultivo de Maíz*. Dekalb press, Buenos Aires, Argentina. 292 pp. ISBN 987-96163-0-8.
- Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R., Della Maggiora, A., Casanovas, M., 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Sci.* 42, 1173-1179.
- Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M., Valentinuz O., 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Sci.* 39, 453-459.

- Assefa, Y., Vara Prasad, P.V., Carter, P., Hinds, Bhalla, M.G., Schon, Jeschke, R.M., Paszkiewicz, S., Ciampitti, I.A., 2016. Yield responses to planting density for US modern corn hybrids: A synthesis-analysis. *Crop Sci.* 56, 2802-2817.
- Barron, J., Rockström, J., Gichuki, F. Hatibu, N., 2003. Dry spell analysis and maize yields for two semi-arid locations in East Africa. *Agric. For. Meteorol.* 117, 23-37.
- Below, F.E., Cazzetta, J.O., Seebauer, J.R., 2000. Carbon/Nitrogen interactions during ear and kernel development of maize in Westgate M. and Boote K. (Ed.) *Physiology and modeling kernel set in maize.* CSSA-ASA Spec. Publ. 29. CSSA, Madison, WI. p. 15-24.
- Bender, R.R., Haegele, J.W., Ruffo, M.L., Below, F.E., 2013. Nutrient uptake, partitioning, and remobilization in modern, transgenic insect-protected maize hybrids. *Agron. J.* 105, 161-170.
- Bonelli, L.E., Monzon, J.P., Cerrudo, A., Rizzalli, R.H., Andrade, F.H., 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Res.* 198, 215-225.
- Bonhomme, R., Ruget, F., Derieux, M., Vincourt, P., 1982. Relations entre production de matiere seche aerienne et energie interceptee chez diffedrents genotypes de mais. *C. R. Acad. Sci. (Paris), Serie III.*, 294, 393-398.
- Bonnett, O.T., 1948. Ear and tassel development in maize. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 35, 269-287.
- Boomsma, C.R., Santini, J.B., Tollenaar, M., Vyn, T.J., 2009. Maize morphophysiological responses to intense crowding and low nitrogen availability: An analysis and review. *Agron. J.* 101, 1426-1452.
- Borrás, L., Curá, J.A., Otegui, M.E., 2002. Maize kernel composition and post-flowering source-sink Ratio. *Crop Sci.* 42, 781-790.

- Buringh, P., Dudal, R., 1987. Agriculture land use in space and time. En: Land Agriculture. Wolman, M.G. y Fournier, F.G.A (eds.). John Willey and Sons, New York, USA.
- Calviño, P.A., Andrade, F.H., Sadras, V.O., 2003. Maize yield as affected by water availability, soil depth, and crop management. *Agron. J.* 95, 275-281.
- Camberato, J.J., Kamprath, E.J., Moll, R.H., Jackson, W.A., 1989. Apical and subapical ear shoot development of prolific maize hybrids (*Zea mays* L.): The role of nitrogen. *Maydica* 34, 309-317.
- Cárcova, J., Uribeharrea, M., Borrás, L., Otegui, M.E., Westgate, M.E., 2000. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Sci.* 40, 1056-1061.
- Cassman, K.G., Dobermann, A., Walters, D.T., Yang, H., 2003. Meeting cereal demand while protecting natural resources and improving environmental quality. *Annu. Rev. Env. Resour.* 28, 315-358.
- Chapman, S.C., Edmeades, G., 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Sci.* 39, 1315-1324.
- Chen, K., Vyn, T. J., 2017. Post-silking factor consequences for N efficiency changes over 38 years of commercial maize hybrids. *Front. Plant Sci.* 8, 1737.
- Ciampitti, I.A., Murrell, S.T., Camberato, J.J., Tuinstra, M., Xia, Y., Friedemann, P., Vyn, T.J., 2013. Physiological dynamics of maize nitrogen uptake and partitioning in response to plant density and nitrogen stress factors: II. Reproductive phase. *Crop Sci.* 53, 2588-2602.

- Ciampitti, I.A., Vyn, T.J., 2011. A comprehensive study of plant density consequences on nitrogen uptake dynamics of maize plants from vegetative to reproductive stages. *Field Crops Res.* 121, 2-18.
- Ciampitti, I.A., Vyn, T.J., 2012. Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen efficiencies: a review. *Field Crops Res.* 133, 48–67.
- Ciancio, N., Parco, M., Incognito, S.J.P.; Maddonni, G.A., 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Res.* 191, 101-110.
- Cirilo, A.G., Andrade, F.H., 1994. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Sci.* 34, 1039-1043.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, G.A., 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Res.* 105, 228-239.
- D'Andrea, K.E., Otegui, M. E., Cirilo, A. G., Eyhérabide, G., 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines. *Nitrogen Responses. Crop Sci.* 46, 1266-1276.
- Denmead, O.T., Shaw, R.H., 1960. The effects of soil moisture stress at different stages of growth on the development and yield of corn. *Agron. J.* 52, 272-275.
- Di Matteo, J.A., Ferreyra, J.M., Cerrudo, A.A., Echarte, L., Andrade, F.H., 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Res.* 197, 107-116.
- Durieux, R.P., Kamprath, E.J., Moll, R.H., 1993. Yield contribution of apical and subapical ears in prolific and nonprolific Corn. *Agron. J.* 85, 606-610.

- 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 Sci.* 44, 1654-1661.
- Echarte, L., Luque, S., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Cirilo, A., Otegui, M.E., Vega, C.R.C., 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.* 68, 1-8.
- Echarte, L., Rothstein, S., Tollenaar, M., 2008. The response of leaf photosynthesis and dry matter accumulation to nitrogen supply in an older and a newer maize hybrid. *Crop Sci.* 48, 656-665.
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Hernández, M., Bello, S., 1993. Underlying causes for silk delay in lowland tropical maize. *Crop Sci.* 33, 1029-1035.
- Epinat-Le Signor, C., Dousse, S., Lorgeou, J., Denis, J.B., Bonhomme, R., Carolo P., Charcosset, A., 2001. Interpretation of genotype \times environment interactions for early maize hybrids over 12 Years. *Crop Sci.* 41, 663-669.
- FAOSTAT. 2017. Food and Agriculture Organization of the United Nations Statistics Division. Página web: <http://www.fao.org/faostat/en/#home>. Último acceso: 30/11/2017.
- Ferreira, J.M., Arisnabarreta, S., Andrade, F., Valentinuz, O., 2013. Maize yield improvement in Argentina (1965-2010). Recovered from: Indirect effect in yield components and nitrogen use efficiency. <https://scisoc.confex.com/crops/2013am/webprogram/Paper81568.html>.
- Fischer, R.A., Edmeades, G.O., 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci.* 50, 85-98.
- Gallais, A., Coque, M., 2005. Genetic variation and selection for nitrogen use efficiency in maize: A synthesis. *Maydica.* 50, 531-547.

- Hall, A.J., Vilella, F., Trapani, N., Chimenti, C.A., 1982. The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollen-shedding and silking in maize. *Field Crops Res.* 5, 349-363.
- Hammer, G.L., McLean, G., Chapman, S., Zheng, B., Doherty, A., Harrison, M.T., van Oosterom, E., Jordan, D., 2014. Crop design for specific adaptation in variable dryland production environments. *Crop Pasture Sci.* 65, 614-626.
- Hanway, J.J., 1962. Corn growth and composition in relation to soil fertility: I. Growth of different plant parts and relation between leaf weight and grain yield. *Agron. J.* 54, 145-148.
- Jacobs, B.C., Pearson, C.J., 1992. Pre-flowering growth and development of the inflorescences of maize: I. Primordia production and apical dome volume. *J. Exp. Bot.*, 43, 557-563.
- Jiang, X., Kang, S., Tong, L., Li, F., Li, D., Ding, R., Qiu, R. 2014. Crop coefficient and evapotranspiration of grain maize modified by planting density in an arid region of northwest China. *Agric. Water Manag.* 142, 135-143.
- Kamprath, E.J., Broome, S.W., Raja, H.E., Tonapa, S., Baird, J.V., Rice, J.C., 1973. Nitrogen management, plant population and row width studies with corn. *Tech. Bull. No. 217, NC Agric. Exp. Stn.*, 19 pp.
- Kiniry, J.R., Ritchie, J.T., 1985. Shade-Sensitive Interval of Kernel Number of Maize. *Agron. J.* 77, 711-715.
- Kirschbaum, M.U.F., 1995. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biol. Biochem.* 27, 753-760.
- Laserna, M.P., Maddonni, G.A., López, C.G., 2012. Phenotypic variations between nontransgenic and transgenic maize hybrids. *Field Crops Res.* 134, 175-184.

- Laserna, M.P., Maddonni, G.A., López, C.G., 2019. Secondary traits related to kernel setting in transgenic maize hybrids at low and high plant densities and their potential use in breeding programs. *Maydica* 64 (2), 12.
- Lejeune, P., Bernier, G., 2006. Effect of environment on the early steps of ear initiation in maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Environ.* 19, 217-224.
- Lemcoff, J.H., Loomis, R.S., 1986. Nitrogen influence on yield determination in maize. *Crop Sci.* 26, 1017-1022.
- Luque, S.F., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in argentine maize hybrids. *Field Crops Res.* 95, 383-397.
- Ma, B.L., Dwyer, L.M., 1998. Nitrogen uptake and use of two contrasting maize hybrids differing in leaf senescence. *Plant Soil* 199, 283-291.
- MacDonald, N.W., Zak, D.R., Pregitzer, K.S., 1995. Temperature effects on kinetics of microbial respiration and net nitrogen and sulfur mineralization. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59, 233-240.
- Maddonni, G.A., 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina - a probabilistic approach. *Theor. Appl. Climatol.* 107, 325-345.
- Maddonni, G.A., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., 2006. Row width and maize grain yield. *Agron. J.* 98, 1532-1543.
- Maddonni, G.A., Martínez-Bercovich, J., 2014. Row Spacing, landscape position, and maize grain yield. *Int. J. Agr.* Volume 2014, Article ID 195012, 12 pp.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Res.* 85, 1-13.

- Maddoni, G.A., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize architecture and light attenuation. *Field Crops Res.* 71, 183-193.
- Matthiess, W., Cárcova, J., Cirilo, A., Otegui, M.E., 1999. Cambios introducidos por el mejoramiento genético en los distintos componentes del rendimiento del maíz. Congreso Binacional Argentino-Uruuguayo de Genética. Rosario, Santa Fe. Septiembre 1999. p. 432.
- Ministerio de Agroindustria. Secretaria de Agricultura, Ganaderia y Pesca. Presidencia de la Nación. Datos abiertos. Sitio Web: <https://datos.agroindustria.gob.ar/dataset/estimaciones-agricolas/archivo/95d066e6-8a0f-4a80-b59d-6f28f88eacd5>. Último acceso: 10/02/2019.
- Mitchell, R., 1970. *Crop growth and culture*. Iowa State University Press, Ames. 349 pp.
- Moll, R. H., Kamprath, E. J., Jackson, W. A., 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron J.* 74, 562-564.
- Moll, R.H., Kamprath, E.J., 1977. Effects of population density upon agronomic traits associated with genetic increases in yield of *Zea mays* L. *Agron. J.* 69, 81-84.
- Moll, R.H., Kamprath, E.J., Jackson, W.A., 1987. Development of nitrogen-efficient prolific hybrids of maize. *Crop Sci.* 27, 181-186.
- Monneveux, P., Zaidi, P.H., Sanchez, C., 2005. Population density and low nitrogen affects yield-associated traits in tropical maize. *Crop Sci.* 45, 535-545.
- Motulsky, H., Christopoulos, A., 2003. *Fitting models to biological data using linear and nonlinear regression: A practical guide to curve fitting*. GraphPad Software Inc., San Diego, CA. www.graphpad.com.

- Muchow, R.C., Davis, R., 1988. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in a semi-arid tropical environment II. Radiation interception and biomass accumulation. *Field Crops Res.* 18, 17-30.
- Mueller, S.M., Messina, C.D., Vyn, T.J., 2019. Simultaneous gains in grain yield and nitrogen efficiency over 70 years of maize genetic improvement. *Sci. Rep – UK.* 9-9095.
- Mueller, S.M., Vyn, T. J., 2016. Maize plant resilience to N stress and post-silking N capacity changes over time: A review. *Front. Plant Sci.* 7, 1-14.
- Nelson, D.W., Sommers, L.E., 1973. Determination of total nitrogen in plant material. *Agron. J.* 65, 109-112.
- Niklińska, M., Maryński, M., Laskowski, R., 1999. Effect of temperature on humus respiration rate and nitrogen mineralization: Implications for global climate change. *Biogeochemistry* 44, 239-257.
- Norse, D.C., James, C., Skinner, B.J., Zhao, Q., 1992. Agriculture, land use and degradation. En: *An agenda of science for environment and development into the 21st Century.* Doodge, J.C.I., Goodman, G.T., Rivière, J.W.M., Marton-Lefèvre, J., O’Riordan, T., Praderie, F. Compiled by M. Brenan (eds.). Based on a Conference held in Vienna, Austria, November 1991. Cambridge University Press, London, U.K.
- Olsen, R.A., Frank, K.D., Deibert, E.J., Dreier, A.F., Sander, D.H., Johnson, V.A., 1976. Impact of residual mineral N in soil on grain protein yields of winter wheat and corn. *Agron. J.*, 68, 769-772.
- Otegui, M.E., 1996. Mise en place de l’appareil reproducteur et détermination du nombre de grains chez le maïs. Tesis de Doctor en Ciencias, Especialidad Ecología Vegetal. Université Paris XI - UFRS Orsay. 129 pp.

- Otegui, M.E., 1997. Kernel set and flower synchrony within the Ear of Maize: II. Plant Population Effects. *Crop Sci.* 37, 448-455.
- Otegui, M.E., Andrade, F.H., Suero, E.E., 1995. Growth, Water Use, and Kernel Abortion of Maize Subjected to Drought at Silking. *Field Crops Res.* 40, 87-94.
- Otegui, M.E., Bonhomme, R., 1998. Grain yield components in maize: I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Res.* 56, 247-256.
- Otegui, M.E., Melón, S., 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: I. Sowing date effects. *Crop Sci.* 37, 441-447.
- Pagano, E., Cela, S., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2007. Intra-specific competition in maize: Ear development, flowering dynamics and kernel set of early-established plant hierarchies. *Field Crops Res.* 102, 198-209.
- Pan, W.L., Camberato, J.J., Moll, R.H., Kamprath, E.J., Jackson, W.A., 1995. Altering source-sink relationships in prolific maize hybrids: Consequences for nitrogen uptake and remobilization. *Crop Sci.* 35, 836-845.
- Pan, W.L., Kamprath, E.J., Moll, R.H., Jackson, W.A., 1984. Prolificacy in corn: Its effects on nitrate and ammonium uptake and utilization. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 1101-1106.
- Pandley, R.K., Maranville, J.W., Admou, A., 2000. Deficit irrigation and nitrogen effects on maize in a Sahelian environment. I. Grain yield and yield components. *Agric. Water Manag.* 46, 1-13.
- Paruelo, J.M., Guerschman, J.P., Verón, S.R., 2005. Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia Hoy* 15, 14-23.
- Penalba, O.C., Vargas, W.M., 2004. Interdecadal and interannual variations of annual and extreme precipitation over central-northeastern Argentina .Changes in the extreme precipitation seasonal cycle. *Int. J. Climatol.* 24, 1565-1580.

- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org.
- Rattalino Edreira, J.I., Budakli Carpici, E., Sammarro, D., Otegui, M.E., 2011. Kernel set of temperate and tropical maize hybrids exposed to heat stress around flowering. *Field Crops Res.* 123:62-73.
- Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C., Foley, J.A., 2013. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLOS ONE* 8, 6- e66428.
- Rimski-Korsakov, H., Alvarez, C., Lavado, R.S., 2015. Cover crops in the agricultural systems of the Argentine Pampas. *J. Soil Water Conserv.* 70, 134A-140A.
- Ritchie, J.T., Nesmith, D.S., 1991. Temperature and crop development. In: J. Hanks and J.T. Ritchie (eds). *Modelling plant and soil systems*. ASA-CSSA-SSSA. Agron. Series. 31, 5-29.
- Ritchie, S.W., Hanway, J.J., Benson, G.O., 1986. How a corn plant develops. Special Report, vol 48. Iowa State University of Science and Technology, pp. 21.
- Rodríguez, D., de Voil, P., Hudson, D., Brown, J.N., hayman, P., Marrou, H., Meinje, H., 2018. Predicting optimum crop designs using crop models and seasonal climate forecasts. *Sci. Rep – U.K.* 8, 2231.
- Rossini, M. A., Maddonni, G. A., Otegui, M. E., 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N × stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. *Field Crops Res.* 133, 90-100.
- Rossini, M. A., Maddonni, G. A., Otegui, M. E., 2016. Multiple abiotic stresses on maize grain yield determination: Additive vs multiplicative effects. *Field Crops Res.* 198, 280-289.

- Rossini, M.A., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: Variability in plant and ear growth. *Field Crops Res.* 121, 373-380.
- Rotili, D. H., Giorno, A., Tognetti, P. M., 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. *Field Crops Res.* 225-105761.
- Sadras, V. 2006. The N:P stoichiometry of cereal, grain legume and oilseed crops. *Field Crops Res.* 95, 13-29.
- Salazar Lea Plaza, J.C., Moscatelli, G., 1989. Mapa de Suelos de la Provincia de Buenos Aires. Escala 1:500.000. SEAGyP - INTA, Buenos Aires. 527 pp.
- Sangoi, L., 2001. Understanding plant density effects on maize growth and development: An important issue to maximize grain yield. *Cienc. Rural* 31, 159-168.
- Sangoi, L., Gracietti, M.A., Rampazzo, C., Bianchetti, P., 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Res.* 79, 39-51.
- Sangoi, L., Schweitzer, C., Ferreira da Silva, P.R., Schmitt, A., Vargas, V.P., Trezzi Casa, R., Arruda de Souza, C., 2011. Maize tillering, leaf area, and grain productivity under different spatial arrangement. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 46, 609-616.
- Sarquís, J.I., Gonzalez, H., Dunlap, J.R., 1998. Yield response of two cycles of selection from a semiprolific early maize (*Zea mays* L.) population to plant density, sucrose infusion and pollination control. *Field Crops Res.* 55, 109-116.
- Satorre, E.H., 1988. The competitive ability of spring cereals. PhD Thesis, University of Reading. UK.

- Satorre, E.H., 1999. En: E.H. Satorre, and G.A. Slafer (eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of yield determination*. The Haworth Press, Inc. New York, London, Oxford. pp.141-159.
- Satorre, E.H., Ghera, C.M., 1987. Relationship between canopy structure and weed biomass in different winter crops. Short communication. *Field Crops Res.* 17, 37-43.
- Shi, G., Chavas, J.-P., Lauer, J., 2013. Commercialized transgenic traits, maize productivity and yield risk. *Nat. Biotechnol.* 31, 111-114.
- Sinclair, T., Muchow, R.C., 1999. Radiation use efficiency. *Adv. Agron.* 65, 215-265.
- Tamagno, S., Balboa, G.R., Assefa, Y., Kovács, P., Casteel, S.N., Salvagiotti, F., García, F.O., Stewart, W.M., Ciampitti, I.A., 2017. Nutrient partitioning and stoichiometry in soybean: A synthesis-analysis. *Field Crops Res.* 200, 18-27.
- Tetio-Kagho, F., Gardner, F.P., 1988. Responses of maize to plant population density. I. Canopy development, light relationships, and vegetative growth. *Agron. J.* 80, 930-935.
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B.L., 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *P. Natl. A Sci. USA* 108, 20260-20264.
- Tollenaar, M., Dwyer, L.M., Stewart, D.W., 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Sci.* 32, 432-438.
- Tollenaar, M., Lee, E.A., 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Res.* 75, 161-169.
- Tollenaar, M., Wu, J., 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Sci.* 39, 1597-1604.
- Triboi, E., Triboi-Blondel, A.M., 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem - invited paper. *Eur. J. Agron.* 16, 163-186.

- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995a. Nitrogen Deficiency in Maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Sci.* 35, 13763.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995b. Nitrogen deficiency in maize: II. Carbon-nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. *Crop Sci.* 35, 1384-1389.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995c. Nitrogen and Carbon Accumulation and Remobilization during Grain Filling in Maize under Different Source/Sink Ratios. *Crop Sci.* 35, 183-190.
- UN, 2017. United Nations Population division. World population prospects. The 2017 revision. Sitio web: <http://www.un.org/esa/population/>. Último acceso: 12/06/2017.
- Uribelarrea, M., Cárcova, J., Otegui, M.E., Westgate, M.E., 2002. Pollen production, pollination dynamics, and kernel set in maize. *Crop Sci.* 42, 1910-1919.
- Varga, B., Svečnjak, Z., Knežević, M., Grbeša, D., 2004. Performance of prolific and nonprolific maize hybrids under reduced-input and high-input cropping systems. *Field Crops Res.* 90, 203-212.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., 2000. En: F.H. Andrade y V.O. Sadras (eds), Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja. Editorial Médica Panamericana S.A., Argentina. pp 97-133.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., 2001b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Res.* 72, 163-175.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A., Valentinuz, O.R., 2001a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Sci.* 41, 748-754.
- Walter, M., Satorre, E.H., 2014. 1ra ed. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Asociación Argentina de Consorcios Regionales de Experimentación Agrícola – AACREA.

Wang, E., Smith, C.J., 2004. Modelling the growth and water uptake function of plant root systems: a review. *Aust. J. Agr. Res.* 55, 501-523.