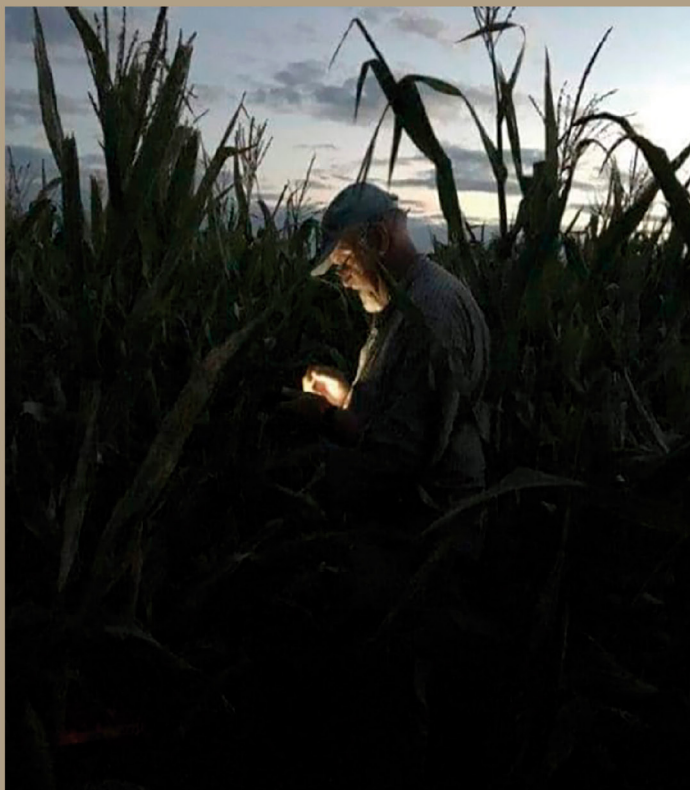


Ecofisiología y manejo del cultivo de maíz



Fernando Andrade
María Elena Otegui
Alfredo Cirilo
Sergio Uhart

Ecofisiología y manejo del cultivo de maíz / Fernando Héctor Andrade ... [et al.]. -
1a ed. - Balcarce : Fernando Héctor Andrade, 2023.
Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-987-88-8326-7

1. Agricultura. I. Andrade, Fernando Héctor.
CDD 633.15



Ecofisiología y manejo
del cultivo de maíz

Fernando Andrade, María Elena Otegui, Alfredo Cirilo, Sergio Uhart
(Editores)



Autores

Ecofisiología y manejo del cultivo de maíz

- Fernando Andrade.** Unidad Integrada Balcarce (INTA, UNMP, CONICET).
José Andrade. Facultad de Agronomía, UBA; CONICET.
Lucas Bonelli. Unidad Integrada Balcarce (INTA, UNMP, CONICET).
Lucas Borrás. Corteva Agriscience, Iowa, USA.
Octavio Caviglia. Facultad de Ciencias Agropecuarias, UNER; CONICET.
Anibal Cerrudo. Unidad Integrada Balcarce (INTA, UNMP, CONICET).
Ignacio Ciampitti. Kansas State University, USA.
Alfredo Cirilo. EEA INTA Pergamino, Buenos Aires.
Adrian Correndo. Kansas State University, USA.
Karina D'Andrea. Facultad de Agronomía, UBA; CONICET.
Abelardo de la Vega. Corteva Agriscience, Iowa, USA.
Juan Manuel de Santa Eduvigis. División Crop Science, Bayer SA.
Javier Di Matteo. KWS Argentina SA.
Laura Echarte. Unidad Integrada Balcarce (INTA, UNMP, CONICET).
Juan Matías Ferreyra. División Crop Science, Bayer SA.
Luciana Galizia. INTA EEA Pergamino, Buenos Aires; Facultad de Agronomía, UBA.
Brenda Gambin. Iowa State University, USA.
Fernando García. Consultor y Facultad de Ciencias Agrarias, UNMP.
Ignacio Hisse. Facultad de Agronomía, UBA.
Gustavo Maddonni. Facultad de Agronomía, UBA; CONICET.
Matías Marcantonio. División Crop Science, Bayer SA.
Jorge Mercau. AER INTA San Luis.
Juan Pablo Monzon. Unidad Integrada Balcarce (CONICET).
Nicolás Neiff. Facultad de Ciencias Agrarias, UNNE.
María Elena Otegui. CONICET en INTA EEA Pergamino; Facultad de Agronomía UBA.
Nahuel Peralta. División Crop Science, Bayer SA; CONICET.
Nahuel Reussi Calvo. Unidad Integrada Balcarce (UNMP, CONICET).
Fernando Salvaggiotti. EEA INTA Oliveros, Santa Fe; CONICET.
Tomás Sarlangue. Corteva Agriscience, Pioneer Argentina SRL.
Emilio Satorre. Facultad de Agronomía, UBA; AACREA.
Oscar Valentinuz. EEA INTA Paraná, Entre Ríos; Facultad de Cs Agrarias, UNER.
Guillermo Van Becelaere. División Crop Science, Bayer SA.
Federico Vartorelli. División Crop Science, Bayer SA.
Claudia Vega. EEA INTA Manfredi, Córdoba; Facultad de Cs Agropecuarias, UNC.

Índice



Introducción	13
1. El maíz en los sistemas productivos de Argentina: Un análisis global y regional de su desarrollo reciente	25
2. Desarrollo del cultivo	51
3. Crecimiento del cultivo	73
4. Determinación del número de granos	107
5. Determinación del peso del grano y su impacto sobre el rendimiento del cultivo	131
6. Relaciones fuente/destino durante el llenado de granos	145
7. Nutrición del cultivo	175
8. Consumo y eficiencia en el uso de agua	221
9. Densidad de plantas	245
10. Espaciamiento entre hileras del cultivo	275
11. Desuniformidad del stand de plantas del cultivo	295
12. Fecha de siembra	311
13. Elección del cultivar	329
14. El maíz y la intensificación sostenible	353
15. Calidad del grano	385
16. Efectos del mejoramiento genético sobre el rendimiento y sus determinantes	411
17. Interacción Genotipo × Ambiente	451
18. Mejoramiento genético - Mirada de la industria	467



Prólogo



Nosotros, los editores de esta obra, publicamos en 1996 el libro titulado “Ecofisiología del Cultivo de Maíz” que se basó mayormente en conocimientos adquiridos a través de experimentaciones conducidas en la Unidad Integrada Balcarce INTA-UNMP. Han transcurrido 26 años desde entonces y mucho se ha avanzado en la disciplina con el aporte de distintos grupos de investigación del país. El presente libro intenta recopilar dichos progresos.

La obra refleja la contribución del conocimiento del funcionamiento del cultivo en interacción con el ambiente para orientar la elección de prácticas de manejo y el mejoramiento genético tendientes a una producción alta, eficiente, estable y sostenible, tanto en cantidad como en calidad. El lector notará la cantidad de veces que los capítulos básicos de la obra (los que abordan el desarrollo, el crecimiento y su partición, la determinación del número de granos y el peso del grano y la relación fuente-destino) son citados o referenciados en aquellos otros capítulos dedicados a diversas prácticas de manejo del cultivo y a su mejoramiento genético. Esto obedece a que en ellos se encuentran los marcos conceptuales que permiten asistir a la toma de decisiones priorizando la racionalidad al empirismo.

Como se menciona en el capítulo introductorio, los editores de esta obra hemos contribuido en la formación académica de postgrado de jóvenes ecofisiólogos que hoy están distribuidos a todo lo largo y ancho del país, incluyendo el estudio de especies y sistemas que exceden al cultivo de maíz. Gran parte de los avances reflejados en el libro son fruto del esfuerzo y entusiasmo de esos estudiantes de postgrado que multiplicaron, a la vez, la generación de conocimientos formando otros nuevos investigadores en sus respectivos lugares de trabajo, constituyéndose así una amplia y virtuosa red de aprendizaje y colaboración. Esta construcción nos llena de orgullo en la etapa final de nuestras carreras de investigación y docencia.

Una mención especial va para nuestro querido amigo y co-editor Sergio Uhart quien hoy ya no está entre nosotros, pero los frutos de su trabajo están muy presentes en este libro y mucho más allá. La fotografía que ilustra la portada es un reconocimiento a su legado y nos recuerda, a todos quienes tuvimos la suerte de conocerlo, la grandeza de su espíritu, su firme dedicación y su inquebrantable tenacidad.

Deseamos agradecer a los autores y coautores de los capítulos por sus valiosos aportes a la generación y divulgación de los conocimientos en la disciplina. También agradecemos a la Asociación Maizar y, a través de ella, a las empresas Bayer, Corteva y Syngenta por la financiación de la impresión, y sumamos nuestro reconocimiento a Julián Martínez Quijano por su compromiso en la gestión para concretar dicha financiación. También agradecemos a Matías Marcantonio por el estímulo para encarar y concretar la obra, a Tomás Sarlangue por su idea para la financiación del libro y a Guillermo Fernández y Verónica Heredia por su tareas de edición e impresión.

El libro está dedicado a los estudiantes de agronomía con el deseo de que contribuya a su formación profesional y al desarrollo de su espíritu crítico y creatividad. También esperamos que sea de utilidad para los profesionales del campo, los pro-

ductores agropecuarios y los docentes de las carreras de agronomía de las distintas casas de estudios superiores, quienes año tras año realizan su valiosa tarea que tanta significancia tiene para el país.

Deseamos que la integración, síntesis y ordenamiento de ideas que intentamos en este libro contribuyan a incrementar la productividad y la sostenibilidad de la producción del cultivo de maíz y sean la base de renovados estudios, emprendimientos e innovaciones, tal como lo hiciera la primera edición del libro hace 26 años atrás. Deseamos y alentamos también que jóvenes investigadores continúen trabajando para enriquecer y transmitir conocimientos sobre este noble cultivo que tanto aporta al desarrollo del sistema agrobioindustrial de la Argentina.

Finalmente, esperamos que esta obra sea útil para todos sus lectores. Bienvenidos a ella.

Los editores



Introducción

Fernando Andrade
María Elena Otegui
Alfredo Cirilo



Los logros de la agricultura han sido notables. Sin embargo, el impacto ambiental resultante de la actividad agropecuaria marca la necesidad de encontrar maneras más eficientes y sostenibles para satisfacer las demandas de productos del campo (Andrade, 2020).

En la literatura internacional, los expertos coinciden en que los incrementos necesarios de producción deben lograrse por rendimientos mayores y más estables en las actuales áreas agrícolas, minimizando y revirtiendo el impacto ambiental, y utilizando más eficientemente los recursos e insumos. Esto se enmarca en el concepto de intensificación sostenible, estrategia que permite aumentar producción y rentabilidad y a la vez mejorar la situación ambiental (Pretty et al., 2018; Cassman y Grassini, 2020).

Las tecnologías disponibles y a desarrollar, englobadas en una estrategia común, pueden contribuir a alcanzar estos objetivos. Entre estas tecnologías se destacan las de procesos basados en conocimientos de los componentes del sistema que a la vez presentan fuertes sinergismos con el mejoramiento genético y con tecnologías duras novedosas de gran potencial como la robótica, la geoespacial, la inteligencia artificial, la nanotecnología, entre otras (Satorre y Andrade, 2021).

Los conocimientos del ambiente, del funcionamiento de los cultivos, de la biología de las plagas y las interacciones entre los componentes del sistema son fundamentales para el desarrollo, selección y aplicación de las tecnologías de procesos asociadas con el manejo del suelo, de los cultivos, las pasturas y los pastizales, las rotaciones, la intensificación de la secuencia de cultivos, el manejo integrado de plagas, las producciones ecológicas y las buenas prácticas de utilización de insumos. Contribuyen, además, a los progresos en el campo del mejoramiento genético y de la biotecnología y al mejor aprovechamiento de las tecnologías duras novedosas anteriormente indicadas (Andrade, 2020). Las tecnologías de procesos, necesarias para una intensificación sostenible, son en general de bajo costo y apropiables por el productor. Requieren, sin embargo, mayor dedicación por parte de los productores y grandes esfuerzos de capacitación.

Entre los conocimientos necesarios destacamos a la Ecofisiología de Cultivos. Esta disciplina comprende el estudio de los procesos y mecanismos determinantes del crecimiento, desarrollo y rendimiento de los cultivos en interacción con el ambiente. Estos conceptos son críticos para diseñar estrategias de manejo intensivas en conocimiento con el fin de aumentar la producción agrícola, la estabilidad del rendimiento a través de ambientes, la productividad de los recursos e insumos y reducir el impacto ambiental (Andrade y Sadras, 2002; Andrade et al., 2005; Andrade et al., 2010, Otegui et al., 2021; Sadras y Calderini, 2021).

El rol del maíz para aumentar la producción de alimentos en cantidad y calidad y para disminuir el impacto ambiental vinculado a la agricultura es particularmente importante porque i) es el cultivo de mayor producción global, ii) es un componente importante en muchos sistemas de producción relevantes, iii) presenta elevados rendimientos potenciales de grano, iv) muestra alta sensibilidad a la disponibilidad

de recursos e insumos y v) contribuye considerablemente a la sostenibilidad de los sistemas productivos por mejorar la productividad, la eficiencia de uso de insumos y recursos del sistema, la diversidad, la intensificación de la secuencia, y los aportes de C y rastrojos al suelo.

Un aspecto distintivo de la producción de maíz fue el marcado incremento que registró durante las dos últimas décadas en comparación con la segunda mitad del siglo XX (Otegui et al., 2021). La característica sobresaliente fue que su aumento global de producción se ha sustentado principalmente en la expansión del área sembrada más que en la mejora del rendimiento de granos, desafiando el paradigma indicado de basar los incrementos en la productividad y estabilidad del rendimiento y la mejora de la captura y la eficiencia de uso de recursos e insumos. No obstante, en zonas de Argentina y otras regiones productivas, el maíz ha evidenciado importantes progresos en rendimiento y estabilidad tanto a través de tecnologías duras como el mejoramiento genético y la biotecnología, como de tecnologías de procesos y conocimientos como el manejo del cultivo con base ecofisiológica (Satorre y Andrade, 2021). Ambos tipos de tecnologías mostraron, además, fuertes sinergias.

El conocimiento y la cuantificación de los factores y mecanismos ecofisiológicos que subyacen en la determinación del desarrollo, crecimiento y rendimiento del maíz son valiosos para i) establecer los rendimientos potenciales y entender las causas de las brechas entre estos y los rendimientos reales, (ii) diseñar estrategias de manejo de cultivos intensivas en conocimiento para combinaciones específicas de genotipo y ambiente orientadas a una producción alta y sostenible, (iii) comprender las respuestas diferenciales del maíz a las prácticas de manejo observadas entre cultivares, así como entre diferentes condiciones ambientales y sistemas de producción y iv) mejorar la captura y uso eficiente de los recursos e insumos que resulte en una menor dependencia relativa, e incluso en menores valores absolutos de insumos no renovables o contaminantes (Otegui et al., 2021). Este enfoque constituye una tecnología de bajo costo que ayuda a adecuar las demandas del cultivo a cada oferta ambiental y a mejorar la productividad y la eficiencia en el uso de los recursos e insumos ambientales, primer paso para una producción sostenible. También contribuye, junto con el mejoramiento genético del maíz, a adaptar el cultivo al cambio climático y otorgarle resiliencia frente a la creciente variabilidad climática y a la degradación ambiental.

Para orientar el manejo de los cultivos es fundamental conocer la fenología del cultivo, los factores determinantes del crecimiento, los periodos críticos para la determinación del número de granos, la relación fuente/destino durante el llenado de granos, entre otros conceptos que se desarrollan a lo largo de este libro. Conocer la fenología del cultivo permite adecuar su ciclo al ambiente específico de producción. Si identificamos los periodos críticos para la determinación del número de granos y del rendimiento, podremos manejar el cultivo con el fin de que alcance un óptimo crecimiento en dichas etapas (Andrade et al., 2005; Otegui et al., 2021). Asimismo, la relación entre la fuente fotosintética y la demanda de los granos en el periodo de llenado permite entender las variaciones en el rendimiento por efectos bióticos y

abióticos en dicha etapa.

La Ecofisiología de Cultivos contribuye, además, con el mejoramiento genético vegetal i) caracterizando los ambientes de producción, ii) identificando los rasgos claves para rendimientos altos y estables y para una alta productividad de recursos e insumos en dichos ambientes, iii) señalando caracteres secundarios fáciles de monitorear, de alta heredabilidad y asociados con el desempeño del cultivo y iv) entendiendo y explicando las complejas interacciones de dichos rasgos con el ambiente y con el fondo genético del cultivar (Hall y Sadras, 2009; Andrade et al., 2015).

La disciplina también aporta las bases conceptuales para el desarrollo de los modelos de simulación del crecimiento del cultivo que son útiles para rediseñar estrategias de manejo y mejoramiento genético (Mercau y Otegui, 2015). Además, constituyen las bases para el estudio de los efectos del genotipo, el ambiente y el manejo del cultivo sobre la composición y calidad del producto primario (Aguirrezábal y Andrade, 1998; Cirilo et al., 2011).

El conocimiento del funcionamiento del cultivo de maíz en interacción con el ambiente orienta, entonces, las prácticas de manejo, el mejoramiento genético y el desarrollo de modelos de simulación del crecimiento del cultivo, por lo que constituye un factor de gran utilidad para alcanzar mayor productividad en cantidad y calidad y mayor sostenibilidad.

Los aportes del conocimiento de la Ecofisiología de Cultivos a la producción son frecuentemente soslayados en la discusión sobre la futura seguridad alimentaria. No obstante, los datos presentados en el presente libro permiten dimensionar las contribuciones pasadas, actuales y futuras de estas estrategias innovadoras.

Para que las mencionadas tecnologías, englobadas en una estrategia común, puedan contribuir a alcanzar el objetivo de satisfacer demandas crecientes de productos agrícolas, incrementar la productividad de recursos e insumos y reducir el impacto ambiental deben ser pensadas dentro de un sistema de producción, considerando las sinergias, las complementaciones y los posibles efectos compensatorios entre las prácticas, y sus interacciones con el ambiente (Andrade, 2016; Sadras y Denison, 2016).

Modelo conceptual

La Figura 1 presenta el modelo que integra y ordena los principales temas y conceptos que serán desarrollados en el libro. Dicho modelo general consiste en un diagrama de relaciones que vincula los principales procesos determinantes del desarrollo, crecimiento y rendimiento del cultivo de maíz y las variables agroambientales que los controlan. En el gráfico de la derecha, sobre el eje horizontal se representan las etapas del desarrollo del cultivo desde emergencia (VE) hasta madurez fisiológica (R6) durante el cual se van produciendo los cambios fenológicos. La temperatura controla la duración del ciclo del cultivo entre siembra y madurez fisiológica ($c +$

d), mientras que el fotoperiodo afecta el tiempo entre emergencia y floración (R1). Sobre el eje vertical se indica la tasa de crecimiento del cultivo (TCC; arriba) o la biomasa acumulada (B; abajo) en función del ciclo del cultivo. La función sigmoidea de B representa la integral de TCC y, a la inversa, TCC es la derivada de la función sigmoidea de B. A su vez, TCC es función de la radiación incidente (Rad_{inc}) y de las eficiencias con las que el cultivo intercepta dicha radiación (ei) y convierte la radiación interceptada en biomasa (ec). La integral de la tasa de crecimiento del cultivo entre emergencia y madurez fisiológica es el rendimiento biológico o biomasa total acumulada (BT). La parte superior de la curva de biomasa acumulada (sector gris) representa la evolución de la biomasa reproductiva y la relación entre ésta y la curva sigmoidea indica la partición de biomasa entre órganos vegetativos y reproductivos. La partición de biomasa (p) entre los distintos destinos de la planta está regulada por el desarrollo del cultivo.

El rendimiento reproductivo final (RG) es el producto del número de granos (NG) por el peso medio del grano (PG) o bien, el resultado de multiplicar la biomasa total por el índice de cosecha (IC, que es la fracción final de esa biomasa que termina particionada en los granos cosechables). El número de destinos reproductivos (NG) se determina principalmente en función de la tasa de crecimiento del cultivo y la partición de materia seca a espigas (p_e) en la etapa de alrededor de floración o perifloral (a), de la duración de dicha etapa y del factor de fertilidad (ff) definido como el número de granos fijado por unidad de biomasa particionada a espigas. Los 3 primeros componentes están contemplados en la integral en a (entre R1-x y R3) de $[(TCC \times p_e) dt]$.

El peso del grano (PG) depende de i) la relación entre la fuente de asimilados (F) y la demanda conjunta de las espigas (DCE) durante el llenado efectivo de los granos (etapa b, que se extiende desde R_3 hasta R_6) y ii) del peso potencial del grano (PG_{pot}) que se determina entre R1 y R3. La fuente de asimilados (F) está determinada por la integral de la capacidad fotosintética del cultivo (F_s o TCC) durante el llenado efectivo de granos (etapa b; bajo el supuesto de ausencia de retrocontrol por baja actividad de destinos) y por las reservas removilizables (R), principalmente, las acumuladas en tallos entre R1 y R3. La DCE durante el llenado de los granos surge del producto del NG y del PG_{pot} .

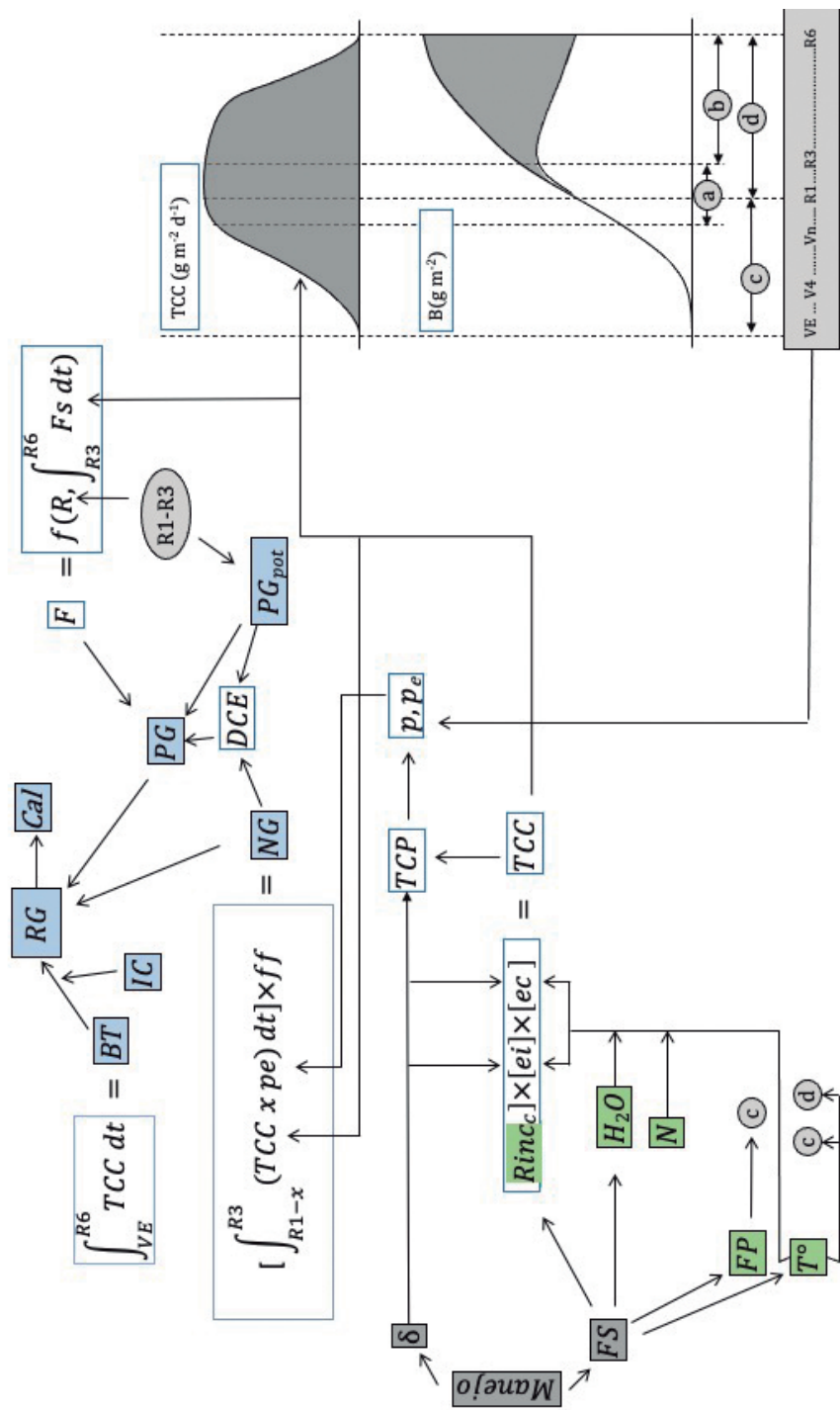
Los nutrientes (N) y el agua (H_2O) tienen importantes efectos sobre la tasa de crecimiento del cultivo, afectando la acumulación de biomasa total y el rendimiento en grano. Por ello, para un manejo adecuado del maíz, es necesario conocer los requerimientos y la disponibilidad de nutrientes y de agua y los factores determinantes del consumo y de la eficiencia de uso.

Las prácticas de manejo también modifican sustancialmente los componentes del modelo presentado en la Figura 1. Como ejemplo de estas prácticas, el esquema incluye los efectos de la fecha de siembra y la densidad de plantas sobre los componentes ecofisiológicos de la producción de maíz. La fecha de siembra modifica el ambiente térmico y radiativo durante las distintas etapas del maíz produciendo cambios en la fenología, el crecimiento y el rendimiento del cultivo. Puede, además,

modificar la disponibilidad de agua alrededor de la floración (a) afectando así el estado fisiológico del cultivo durante dicha etapa crítica para la determinación del número de granos. La densidad de plantas modifica el crecimiento por unidad de superficie y por planta; esta última variable tiene importantes efectos en la partición de asimilados a estructuras reproductivas (p_e) durante la etapa a.

Los procesos fisiológicos descritos y las variables agroambientales que los controlan determinan el rendimiento en grano (RG) obtenido en los campos de producción y afectan, además, la composición química del grano y, por lo tanto, la calidad de producto (Cal).

Figura 1: Diagrama de relaciones del modelo conceptual (explicación en el texto). Las variables de manejo están indicadas en gris oscuro, las ambientales en verde, las de desarrollo del cultivo en gris claro, los componentes o procesos ecofisiológicos en cuadros blancos y los componentes numéricos del rendimiento en celeste. VE...R6 = diferentes estados fenológicos del maíz (V= vegetativos, R = reproductivos); VE = emergencia del cultivo; R1 = floración femenina (o emergencia de estigmas); R3 = comienzo del período de llenado efectivo de grano; R6 = madurez fisiológica; (a) período perifloral (entre R1-x y R3); (b) período comprendido entre R3 y R6; (c) período previo a la floración (crecimiento vegetativo); (d) período posterior a la floración (crecimiento reproductivo); T° = temperatura; FP = fotoperiodo; FS = fecha de siembra; δ = densidad de plantas; N = nutrientes; H_2O = agua; TCP = tasa de crecimiento por planta; p = partición a estructuras reproductivas; p_e = partición a estructuras reproductivas en el período a; ff = factor de fertilidad; TCC = tasa de crecimiento del cultivo; Rinc = radiación fotosintéticamente activa incidente, e_i = eficiencia con la que el cultivo intercepta Rinc; e_c = eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa. B = curva de acumulación de biomasa. BT = biomasa total que resulta de integrar TCC entre emergencia y madurez fisiológica. NG = número de granos; PG = peso del grano; PG_{pot} = peso potencial del grano; RG = rendimiento en grano; IC = índice de cosecha; F = fuente fotosintética en etapa b (llenado efectivo de los granos); R = hidratos de carbono de reserva (se acumulan principalmente entre R1 y R3); Fs = fotosíntesis; DCE = demanda conjunta de destinos reproductivos en etapa b; Cal = calidad de producto. Las flechas indican relaciones causales. El esquema presenta sólo las principales relaciones que se tratan en el libro.



Descripción de los contenidos y objetivos de cada capítulo

Los sucesivos capítulos del libro van desarrollando los distintos aspectos del esquema conceptual que hemos presentado. Así, luego del Capítulo 1 que describe la situación mundial y local del maíz, se discute en el Capítulo 2 el desarrollo del cultivo analizando las fases en que se divide el ciclo del maíz, los componentes del rendimiento que quedan fijados en cada una de ellas y los factores ambientales que controlan la duración de las fases. En el Capítulo 3 se discuten los factores que determinan el crecimiento del cultivo y se analiza la acumulación de biomasa y su partición entre los distintos órganos de la planta. En los siguientes dos capítulos (Capítulo 4 y Capítulo 5) se indaga sobre la determinación del rendimiento a través de sus componentes, es decir, el número de granos por unidad de superficie y el peso medio del grano. En el Capítulo 6 se discute la relación entre la demanda de los destinos reproductivos y la fuente de asimilados durante el llenado de granos. Los siguientes dos capítulos (Capítulo 7 y Capítulo 8) tratan sobre los requerimientos y el consumo de agua y nutrientes y los efectos de dichos factores sobre los componentes ecofisiológicos del crecimiento y rendimiento del maíz. Los siguientes cinco capítulos (del Capítulo 9 al Capítulo 13) detallan los efectos de prácticas de manejo de fuerte impacto sobre la producción de maíz como son la fecha de siembra, la densidad de plantas, el espaciamiento entre hileras, la uniformidad y la elección del cultivar, considerando los principios ecofisiológicos presentados en el libro. El Capítulo 14 enfatiza la relevancia de alcanzar una producción sostenible, desacoplando la producción del impacto ambiental, y destaca el rol del cultivo de maíz para alcanzar dicho objetivo. El Capítulo 15 presenta los aspectos ecofisiológicos de la determinación de la calidad del grano. Finalmente, los efectos del mejoramiento genético sobre el rendimiento y sus determinantes ecofisiológicos, la interacción genotipo por ambiente, y los principales elementos de un programa de mejoramiento genético se presentan del Capítulo 16 al Capítulo 18. Al final de cada capítulo se reseñan los principales conceptos prácticos o las conclusiones de los temas abordados.

Conceptos finales

Esta obra integra casi 40 años de progresos en conocimientos ecofisiológicos del cultivo de maíz. Una primera Edición publicada en el año 1996 (Andrade et al., 1996) se basó en gran medida en trabajos realizados en Balcarce (Provincia de Buenos Aires), localidad ubicada en el sur de la región maicera argentina, por lo que presentaba limitaciones para la extrapolación de la información allí contenida. Además, el Cambio Climático alteró las condiciones ambientales en las últimas décadas, lo que ha incidido en los efectos de las prácticas de manejo del cultivo respecto de los esperados hace cuatro décadas atrás. Aun así, ese libro fue un aporte importante para la producción de maíz a nivel nacional por poner énfasis en el entendimiento de los mecanismos y procesos que determinan el desarrollo, crecimiento y generación del

rendimiento del cultivo. Esta aproximación basada en dichos conocimientos sirvió de base para posteriores trabajos en la disciplina en diferentes regiones del país que contribuyeron a adecuar los cultivos a sus respectivos ambientes de producción e incrementar la productividad de los recursos e insumos involucrados.

Los editores de este libro tuvieron un rol relevante en la capacitación de recursos humanos en Ecofisiología de Cultivos en todos esos años, en el marco del Área Estratégica y la Red de Ecofisiología Vegetal del INTA y dentro del ámbito académico de las escuelas de postgrado de la Facultad de Agronomía de la UBA y de la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNMP. Esos esfuerzos en capacitación se sumaron a los de otros colegas de distintas casas de estudio y, luego, los jóvenes ecofisiólogos formados multiplicaron los esfuerzos de capacitación en la disciplina en muchas universidades e institutos de distintas regiones del país conformando sus grupos de trabajo. Muchos de los integrantes de esta gran comunidad son autores de los distintos capítulos de este libro.

Cabe destacar que el progreso logrado en el conocimiento ecofisiológico del cultivo de maíz rescata la virtud de la colaboración y la interdisciplina. Muchos de los trabajos que se reflejan en este libro se realizaron en cooperación entre colegas que aportaron, además de sus visiones, la riqueza del contraste de diversas condiciones ambientales en la producción de maíz a lo largo y ancho del país. Esto permitió un mayor entendimiento de la Ecofisiología del Cultivo y una mayor precisión en las recomendaciones de manejo convenientemente adecuadas a las situaciones propias de los distintos ambientes de producción. Este trabajo es también, en buena medida, el resultado de un modelo interactivo de innovación que se fundamenta en la articulación de investigación, extensión y comunidad para conformar sociedades que aprenden y se adaptan a través del sinergismo de la virtuosa interacción entre actores, visiones y disciplinas. Este modelo, que ha permitido notables avances en el entendimiento del cultivo de maíz, requiere, de modo indispensable, de la investigación y la extensión de calidad y pone en evidencia la importancia de generar ambientes efectivos y armónicos de articulación público-privada y público-público para promover la innovación (Andrade et al., 2018; Sadras et al., 2020).

Finalmente, deseamos que esta nueva edición, superadora de la anterior en cuanto a la profundidad de los temas tratados y a la riqueza de información, sirva de inspiración y de guía para que los productores y profesionales del campo continúen utilizando los conceptos ecofisiológicos para mejorar la productividad y adaptación del maíz, cultivo que, por sus aportes a la eficiencia y sostenibilidad de los sistemas de producción y por su efecto dinamizador de la actividad agrobioindustrial, es clave para el desarrollo de los territorios del país.

Referencias

Aguirrezábal L. y F. Andrade. 1998. Calidad de productos agrícolas. Bases ecofisiológicas, genéticas y de manejo agronómico. Unidad Integrada Balcarce INTA, FCA UNMP. 315

- p.
- Andrade J. 2016. Intensificación de los sistemas de producción de granos en la región pampeana: productividad y uso de recursos. Tesis doctoral. Escuela para Graduados Facultad de Agronomía UBA. 146p. Sadras, V.; R. Denison. 2016. Neither crop genetics nor crop management can be optimised. *Field Crops Res.* 189:75-83.
- Andrade F. 2020. Los desafíos de la agricultura global. Ediciones INTA. 250p. <https://repositorio.inta.gob.ar/handle/20.500.12123/9137>.
- Andrade F. y V. Sadras. 2002. Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja, INTA Balcarce, Facultad de Ciencias Agrarias, UNMP, Buenos Aires, Argentina. 450 p.
- Andrade F.H., A.G. Cirilo, S.A. Uhart y M.E. Otegui. 1996. *Ecofisiología del cultivo de Maíz*. 1st ed. INTA FCA-UNMdP, Editorial La Barrosa, Dekalb Press, Balcarce, Argentina. 292 p.
- Andrade F., V. Sadras, C. Vega y L. Echarte. 2005. Physiological determinants of crop growth and yield. Applications to crop management and modeling. *Journal of Crop Improvement* 14: 51-101.
- Andrade F., P. Abbate, M. Otegui, A. Cirilo y A. Cerrudo. 2010. Ecophysiological basis for crop management. *The Americas Journal of Plant Science & Biotechnology* 4: 23-34.
- Andrade F., R. Sala, A. Pontaroli, A. León y S. Castro. 2015. Capítulo 19. Integration of biotechnology, plant breeding and crop physiology. Dealing with complex interactions from a physiological perspective. En: Sadras, V.; D. Calderini (Eds.). *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy*. 2nd Edition.. Academic Press. Elsevier.
- Andrade, F.; J. Elverdín; E. Bedascarrasbure; D. Ramilo. 2018. La innovación. En: Ligier H.D.; G. Bravo (Comp.). *PRET: guía de Referencia para Proyectos Regionales con Enfoque Territorial*. 1.a ed. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Ediciones INTA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. 175-178 pp.
- Cassman, K. y P. Grassini. 2020. A global perspective on sustainable intensification research. *Nature sustainability* 3: 262-268.
- Cirilo A., M. Actis, F. Andrade y O. Valentinuz. 2011. Crop management affects dry-milling quality of flint maize kernels. *Field Crops Res.* 122:140-150.
- Hall, A. y V. Sadras. 2009. Chapter 21. Whither crop physiology? En: Sadras, V.; D. Calderini (Eds.). *Crop Physiology. Applications for genetic Improvement and agronomy*. Academic Press.Elsevier. Amsterdam.
- Mercau, J.L., Otegui, M.E., 2015. A Modeling Approach to Explore Water Management Strategies for Late-Sown Maize and Double-Cropped Wheat-Maize in the Rainfed Pampas Region of Argentina, in: Ahuja, L.R., Ma, L., Lascano, R.J. (Eds.), *Advances in Agricultural Systems Modeling*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI., pp. 351–373. <https://doi.org/10.2134/advagricsystem5.c13>.
- Otegui M., A. Cirilo, S. Uhart y F. Andrade. 2021. Chapter 1. Maize. En: Sadras V. y D. Calderini (Eds.). *Crop Physiology: Case histories for major crops*. Elsevier, Academic Press. London.
- Pretty J., T. Benton, Z. Pervez Bharucha, L. Dicks, C. Flora, H. Godfray, D. Goulson, S. Hartley, N. Lampkin, C. Morris, G. Pierzynski, P. Vara Prasad, J. Reganold, J. Rockström, P. Smith, P. Thorne y S. Wratten. 2018. Global assessment of agricultural system redesign for sustainable intensification. *Nature Sustainability* 1: 441-446.
- Sadras, V.; R. Denison. 2016. Neither crop genetics nor crop management can be optimised. *Field Crops Res.* 189:75-83.
- Sadras, V.; J. Alston; P. Aphalo; D. Connor; R. Ford Denison; T. Fischer; R. Gray; P. Hayman; J. Passioura; J. Porter; T. Reeves; D. Rodriguez; M.R. yan; F. Villalobos; D. Wood. 2020. Making science more effective for agriculture. *Advances in Agronomy*. <https://>

doi.org/10.1016/bs.agron.2020.05.003.

Sadras V. y D. Calderini. 2021. *Crop Physiology: Case histories for major crops*. Elsevier, Academic Press. London. 756 p.

Satorre, E. y F. Andrade. 2021. Cambios productivos y tecnológicos de la agricultura extensiva argentina en los últimos quince años. *Ciencia Hoy* 29: 19-27.



Capítulo 1

El maíz en los sistemas productivos de argentina: un análisis global y regional de su desarrollo reciente

Emilio Satorre
José Andrade



1. El maíz en los sistemas productivos de Argentina: Un análisis global y regional de su desarrollo reciente

Emilio Satorre y José Andrade

El cultivo de maíz en Argentina ha experimentado grandes cambios en las últimas décadas. Entre los cultivos de grano es posible señalar, sin temor a equivocarse, que el maíz ha sido la especie que ha integrado más fuertemente las interacciones entre ciencia, tecnología y producción sosteniendo y potenciando la creación de nuevas alternativas al desarrollo del sector agropecuario (Satorre y Andrade, 2021). La biotecnología y las tecnologías de producción orientadas al manejo de este cultivo han incorporado transformaciones de alto impacto sobre la productividad y han permitido llevar las áreas de producción a ambientes y condiciones previamente insospechadas. El sistema productivo extensivo de granos en Argentina se diversificó, incorporando especies y novedosos manejos de la mano de los nuevos conocimientos del funcionamiento del maíz que contribuyeron a mejorar los rindes y reducir la variabilidad de los resultados de las producciones extensivas. En síntesis, el ecosistema alrededor del maíz muestra un cultivo altamente tecnificado, enriquecido en información y conocimientos y dinamizador del sector agropecuario (Satorre y Andrade, 2021). Este capítulo, analizará distintos aspectos claves que han caracterizado la evolución y el desarrollo del maíz en los sistemas de producción de Argentina. El capítulo parte interpretando el marco general global que define la importancia del cultivo y se sumerge luego en el análisis de los principales desarrollos locales de los sistemas productivos de maíz con el objetivo de identificar los procesos de cambio que han colocado al cultivo en un papel relevante de la agricultura extensiva del país.

1.1. El maíz en el mundo

1.1.1. Distribución global del maíz

Si bien el centro de origen del maíz se extiende desde México hacia el Sur, recorriendo los Andes de Latinoamérica (Jennings y Cock, 1977), hoy se encuentra ampliamente difundido en muchas regiones del mundo (Figura 1.1). Actualmente el maíz es, después del trigo, el segundo cultivo con mayor superficie encontrándose vastas áreas de producción en países donde pueden explorarse ambientes tropicales, subtropicales o templados, tal como en China (21% del área mundial), Estados Unidos (17%), Brasil (9%), India (4.6%), Argentina (3,7%), Nigeria (3,5%), México (3,4%), Indonesia (2,9%), Ucrania (2,5%) y Tanzania (1,7%) (FAOSTAT, 2021). Por esta razón, las prácticas de manejo del cultivo y los genotipos empleados han debido adaptarse específicamente para diferentes condiciones de crecimiento (Fischer

et al., 2014). Si bien el maíz es una especie adaptada a ambientes cálidos, su mejoramiento, productividad y expansión han sido mayores en los ambientes templados y templado-cálidos. Sin embargo, la mejora en la fecundidad de las plantas lograda en las últimas décadas ha contribuido a su expansión global, principalmente hacia ambientes tropicales de África y Asia (Edmeades et al., 2017). La historia de mejoramiento del cultivo y adaptación a los trópicos es más reciente. Los efectos de la mayor temperatura y humedad presentes en los trópicos y sub-trópicos sobre la fenología y fisiología de las plantas, así como sobre la mayor presión de enfermedades y plagas, establecieron diferencias importantes en el mejoramiento, por lo que es frecuente la distinción entre híbridos “templados” y “tropicales” para referirse a los genotipos adaptados y de uso específico para esos ambientes.

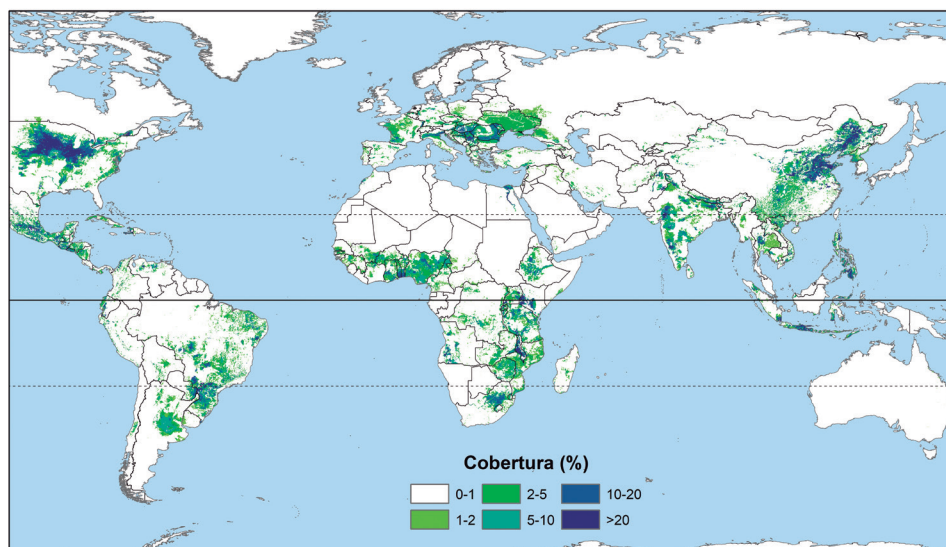


Figura 1.1: Distribución global del área cosechada de maíz alrededor de 2010 (2009-2011; MAPSPAM). Datos de cobertura del cultivo de maíz, expresada como porcentaje de la superficie total.

1.1.2. Principales destinos del maíz

Los usos del maíz son diversos (Orthofer y Eastman, 2004; Wisner y Baldwin, 2004), pero su uso industrial y para el consumo animal mediante grano, silaje o bien pastoreo directo pueden considerarse como los más relevantes a nivel global. Sin embargo, es reconocido que el maíz es un componente esencial de la agricultura familiar y la alimentación humana en amplias regiones de América, desde el Noroeste de Argentina hasta México y también en otras regiones del mundo, principalmente en Asia y África. El consumo directo por humanos depende fuertemente de cada

país, en base a sus costumbres y nivel de ingresos. Por ejemplo, en Estados Unidos sólo el 3% de la producción es consumido directamente por humanos pero en África llega a cerca del 70%. El uso de grano para consumo en humanos y animales monogástricos en general requiere de una mejora del perfil proteico del grano debido a la deficiencia en aminoácidos esenciales, o de la dieta que lo contiene. Por ello, el uso para la alimentación de bovinos de carne o leche y otras especies es el más extendido, dónde adquiere mayor relevancia el aporte de energía que el maíz realiza en la dieta. El consumo directo del maíz está tendiendo a disminuir en países en desarrollo a medida que la producción aumenta y las preferencias de los consumidores cambian hacia una dieta más rica en proteínas (Fischer et al., 2014). En la medida que el poder adquisitivo aumenta, lo hace también el consumo de carne en la población y con ello aumenta el uso del maíz que es una fuente importante de energía para la producción animal (Andrade, 2020). La tracción que genera la demanda de las poblaciones por dietas de mayor valor nutricional seguramente tendrá o incrementará la demanda de este cultivo en los próximos años (Andrade, 2020).

Además de su uso directo como fuente de energía en la nutrición, los productos industrializados del maíz tienen una gran cantidad de destinos. La industrialización del maíz comprende dos procesos tecnológicamente distintos, la molienda húmeda y la seca (Capítulo 15). En la molienda húmeda, luego del macerado con agua de los granos, estos se trituran y mediante centrifugación se separa el embrión de maíz, rico en aceite, de los distintos componentes del resto del grano, los que serán usados y procesados diferencialmente según sus destinos. Por este medio se obtendrán almidón, edulcorantes, alcohol, jarabes, acetona, aceites, etc. (Watson, 1988). En la molienda seca, los granos son triturados y sus fracciones separadas por tamices para su procesamiento en la producción de copos, harinas y sémolas para consumo humano directo o su uso como materia prima en otros procesos industriales que agregan valor al grano de maíz. Una mención aparte merece el creciente uso de este cultivo para la producción de biocombustibles. El método de producción de bioetanol a partir de maíz normalmente comienza con la molienda seca del grano, luego se humedece y se incorporan enzimas a diferentes temperaturas con el fin de convertir los polisacáridos presentes en el almidón en azúcares simples. A este producto se le adiciona levadura para la fermentación de los azúcares en alcohol que luego deberá ser destilado para incrementar su concentración (Fraguío, 2008; Ruffo, 2008). Actualmente, cerca del 50% de la producción mundial de bioetanol proviene de la fermentación del grano de maíz (en su gran mayoría en los Estados Unidos); este proceso es también la fuente de bioetanol más utilizada en Argentina (Bušić et al., 2018; Fraguío, 2008; Ruffo, 2008).

1.1.3. Producción de maíz a nivel mundial

La producción mundial de maíz se incrementó de 600 M t en el año 2000 a cerca de 1150 M t en 2020, lo que significa que prácticamente se duplicó la producción en tan solo dos décadas. Esto ocurrió como resultado de un incremento en el área de cultivo, que aumentó 60 M ha (de 137 a 197 M ha; +43%) y de un aumento de 1,5 t en los rendimientos promedio por ha (de 4.3 a 5.8 t ha⁻¹; 35%) en ese período. Históricamente, el área de producción de maíz más importante del mundo se encontraba en el Centro-Norte de Estados Unidos, conocido como el Cinturón Maicero Norteamericano. Sin embargo, tal como se mencionó anteriormente, en los últimos 20 años se ha incrementado sustancialmente la producción de este cultivo en otras regiones debido a la expansión del área cultivada, a un aumento de los rendimientos por unidad de superficie, o a una combinación de ambos factores (Figura 1.2).

En el período 2000-2020 el área cosechada de maíz se incrementó notablemente en Asia (+60%), África (+70%) y América del Sur (+55%). Asimismo, el rendimiento por unidad de superficie también ha aumentado a razón de 78 kg/ha año en promedio a nivel global en ese período; aunque la ganancia global estimada de rendimiento en un período más amplio, desde 1960, resulta algo inferior (66 kg ha⁻¹ año⁻¹; Otegui et. al., 2021). En la mayoría de los continentes, este indicador de mejora de productividad se encuentra dentro del rango 55-140 kg ha⁻¹ año⁻¹. Sin embargo, el incremento en los rendimientos de este cultivo en África (19 kg ha⁻¹ año⁻¹) aún está muy por debajo de la media mundial y, en consecuencia, el rendimiento promedio actual es inferior al resto de los continentes, con valores cercanos a las 2 t ha⁻¹. Dados los niveles de disponibilidad de agua para la producción de este cultivo en África, los rendimientos alcanzados en lotes de producción solo representan el 18% del potencial en secano de los híbridos utilizados, lo que significa que existe un gran margen para aumentar la producción de maíz por unidad de superficie en este continente. En otras importantes regiones productoras de maíz, este indicador alcanza valores cercanos a 50% en Europa del Este, 55% en América del Sur y 78% en Estados Unidos (Rattalino Edreira et al., 2018) indicando que, aunque en menor medida, también existe margen para aumentar la productividad por unidad de superficie. La brecha entre el rendimiento potencial en secano y el logrado en lotes de producción suele reducirse a medida que los productores ganan acceso a la información, a la tecnología y a los mercados, lo que favorece la adopción de prácticas de manejo que optimizan la estructura del cultivo (fecha de siembra, densidad de plantas), así como la fertilización y el control de malezas, enfermedades y plagas.

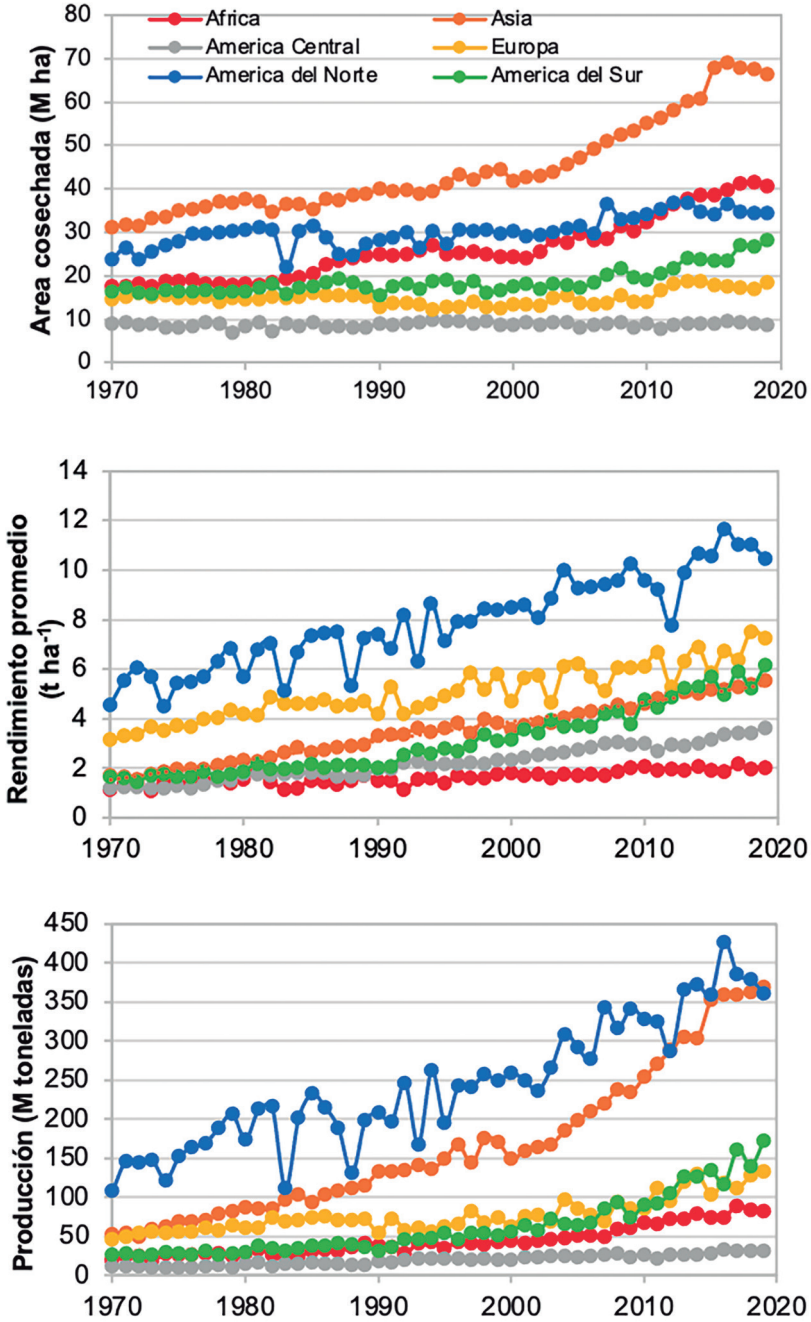


Figura 1.2: Evolución del área cosechada, rendimiento promedio y producción total de maíz en distintos continentes y regiones.

1.2. El maíz en Argentina

En Argentina, el principal uso del maíz es como cultivo forrajero (grano, silo o pastoreo directo) o como base para la fabricación de productos alimenticios o químicos en la industria. En mucha menor medida el maíz es utilizado para el consumo directo humano, particularmente en el Noroeste del país (NOA) dónde el grano se incorpora en la dieta preparado de diferentes maneras. El uso predominante del maíz como grano forrajero o industrializado lo ubica como un actor relevante de las agriculturas abiertas de mercado mundial, entre las que se destaca Argentina como el tercer exportador mundial con un 20% del valor global en 2019 (FAOSTAT, 2021). De la mano de esta característica del cultivo se ha moldeado su desarrollo en el escenario argentino y permitido su creciente expansión, en la que intervienen una compleja interacción de factores que se introducirán en las siguientes secciones.

1.2.1. Evolución de la producción y superficie a nivel nacional

Argentina produce actualmente 60 M t de maíz al año, lo que representa cerca del 5% de la producción global de este cultivo. Este valor triplica la producción nacional de hace tan solo 10 años atrás (Satorre y Andrade, 2021). Históricamente, el área de cultivo dedicada a la producción de maíz oscilaba entre 2 y 4 M ha. Sin embargo, en los últimos años el área de maíz se expandió a razón de cerca de 0,5 M ha por año hasta llegar a 8 M ha. Pero en la última década, el rendimiento promedio se ha mantenido en el rango de entre 7 y 8 t/ha en años normales (Figura 1.3). Esta tendencia se explica parcialmente porque el crecimiento de área de este cultivo en Argentina ha ocurrido en parte a través de su expansión en ambientes de menor productividad, en los cuales, a su vez, los cambios en el sistema de producción del cultivo tienden a mejorar su estabilidad antes que maximizar rendimiento por unidad de área (Satorre y Andrade, 2021) (ver Sección 1.3).

Respecto al crecimiento de área, en una región fuertemente dominada por el cultivo de soja como es Argentina, la expansión del maíz en la última década se debió tanto a factores ecológicos, tecnológicos, así como económicos. Por un lado, el incremento en el régimen de precipitaciones en el límite de la frontera agrícola alrededor de la isohieta de 600 mm (Sierra et al, 1994) y el mejor conocimiento de algunos factores asociados con la variabilidad climática interanual (Messina, 1999; Podestá et al., 1999; Barros, 2008) abrieron la oportunidad del cultivo en ambientes subhúmedos predominantemente ganaderos. A este escenario, se sumó la aparición de síntomas de deterioro y externalidades negativas vinculadas a la expansión de la monocultura de soja, reforzando la necesidad de plantear rotaciones con gramíneas. La pérdida de fertilidad de suelos, complicaciones en el manejo debido a la aparición de genotipos de malezas resistentes a herbicidas y mermas de productividad en los lotes de soja introdujeron la necesidad de diversificar las secuencias de cultivos y su manejo con rotaciones. En línea con estos procesos, la adopción ma-

siva de nuevas prácticas de manejo (siembras tardías y reducción de la densidad, entre otras; Capítulos 9 y 12) permitió expandir el área de cultivo de maíz en esos ambientes con limitaciones. Por otro lado, desde el punto de vista económico, cambios en el precio relativo de los granos de maíz/soja, que dio un salto de 0,45 a 0,60 a fines de 2015 y la liberación de las retenciones al cultivo convirtieron al maíz en una alternativa de muy buen resultado económico en los últimos años, incentivando su rápida expansión. Así también, la alta participación del costo del flete (transporte) del grano en el resultado productivo incentivó el desarrollo de oportunidades locales de agregar valor a través de la intensificación de la ganadería (feedlot) o la instalación de plantas para su procesamiento industrial en regiones lejanas a los puertos. De este modo, aumentó la presencia del cultivo en las siembras extensivas y éste se expandió territorialmente conformando un nuevo mapa del cultivo en Argentina (Figuras 1.3 y 1.4).

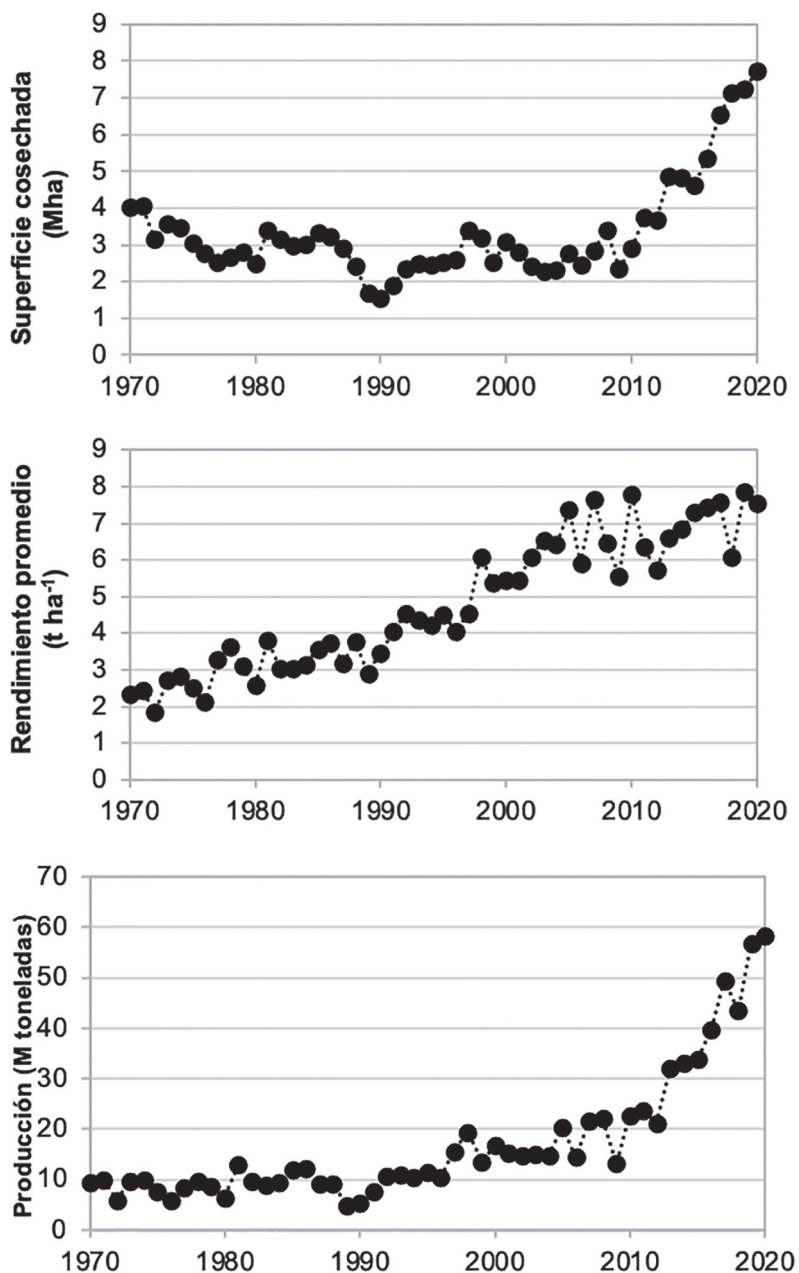


Figura 1.3: Evolución del área cosechada, rendimiento promedio y producción total de maíz en Argentina (1970-2020).

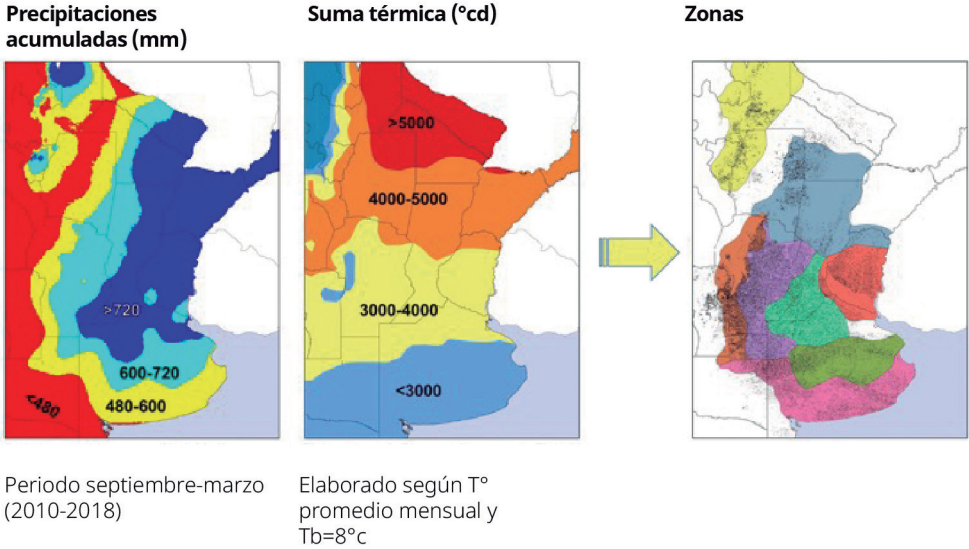


Figura 1.4: Condiciones ambientales durante la estación de crecimiento del maíz (<https://crudata.uea.ac.uk>) y distribución del área de cultivo de maíz en Argentina (INTA, 2019). Precipitaciones en periodo de Septiembre-Marzo (2010-2018). Suma térmica calculada según promedio mensual y temperatura base = 8°C. Los puntos en la figura de la derecha indican la distribución del cultivo.

El cultivo de maíz en Argentina se encuentra hoy distribuido principalmente en las provincias de Córdoba y Buenos Aires. De hecho, casi el 60% del área a nivel país se encuentra en esas dos provincias. Las siguen las provincias de Santa Fe y Santiago del Estero y en un tercer escalón se encuentran San Luis, Entre Ríos, Salta, La Pampa y Chaco (Figura 1.4). Durante muchos años la producción estuvo centrada en el núcleo maicero argentino, abarcando el Sur de las provincias de Córdoba y Santa Fe y el Norte de Buenos Aires, pero la expansión de la última década incorporó superficie en varias provincias fuera de la zona núcleo que ahora aportan importantes volúmenes de producción al total del país. El núcleo maicero es un área de suelos fértiles, profundos, en su mayoría Argiudoles o Hapludoles típicos, con una estación de crecimiento relativamente extensa (acumula entre 3000 y 4000 °Cd por encima de una temperatura base de 8°C) y reciben en promedio más de 700 mm de agua de lluvia entre septiembre y marzo cada año. Estas condiciones determinan que esta sea la región más propicia para alcanzar altos niveles de productividad con maíz en Argentina (Andrade y Satorre, 2015). En esas latitudes, el régimen de precipitaciones se incrementa y la amplitud térmica se reduce de oeste a este. Además, los suelos se tornan más arenosos hacia el oeste (Córdoba y norte de La Pampa) y más arcillosos hacia el este de la zona núcleo (Entre Ríos) donde predominan suelos Vertisoles. Hacia el norte de la zona núcleo (Norte de Santa Fe, Santiago del Estero, Chaco), la estación de crecimiento se extiende (>4000 °Cd),

pudiendo encontrarse además un gradiente muy acentuado de precipitaciones que mantiene el mismo patrón creciente de oeste a este. El Noroeste (NOA) incluye a las provincias de Salta, Tucumán y oeste de Santiago del Estero principalmente, ya que la superficie sembrada en Catamarca y Jujuy es muy pequeña. Está dominado por suelos de textura franco limosa-limosa. Es una región con una estación de crecimiento definida por un patrón de lluvias monzónico, fuertemente concentradas entre los meses de Diciembre y Marzo y con un fuerte gradiente (Figura 1.4). Este patrón determina el inicio de la siembra y la duración de la estación de crecimiento, la que transcurre en condiciones de alta temperatura y tiene una fuerte influencia en los rendimientos y características productivas de la región. Por último, al sur de la zona núcleo (sur de la provincia de Buenos Aires) se reduce tanto el régimen de precipitaciones en primavera-verano como la estación de crecimiento ($<3000\text{ }^{\circ}\text{Cd}$).

Si bien los rendimientos promedios parecen haber alcanzado un plateau, es notable como se ha reducido la variación interanual e interprovincial de los rendimientos en los últimos años (Figura 1.5). Prueba de ello es que prácticamente ninguna provincia tuvo rendimientos promedios inferiores a 5 t ha^{-1} a partir de 2015, valores muy frecuentes hasta esa fecha. Entre las razones se encuentra la implementación de técnicas de cultivo más defensivas como son los planteos productivos de siembra tardía, la reducción en la densidad de plantas en ambientes limitantes y la introducción de nuevos híbridos. El aumento de la superficie sembrada diversificando el manejo técnico según la calidad de los ambientes disponibles habría ayudado también, permitiendo ganar estabilidad sin perder rendimientos (Gregoret, 2014; Rossi, 2014; Turchi y Moreno, 2014). A pesar de este incremento en la superficie sembrada en áreas fuera de la zona núcleo de alta productividad, Argentina ha sostenido una tasa de mejora de rendimiento ($+114\text{ kg/ha año}$) superior al promedio mundial en un período extenso (1970-2020)

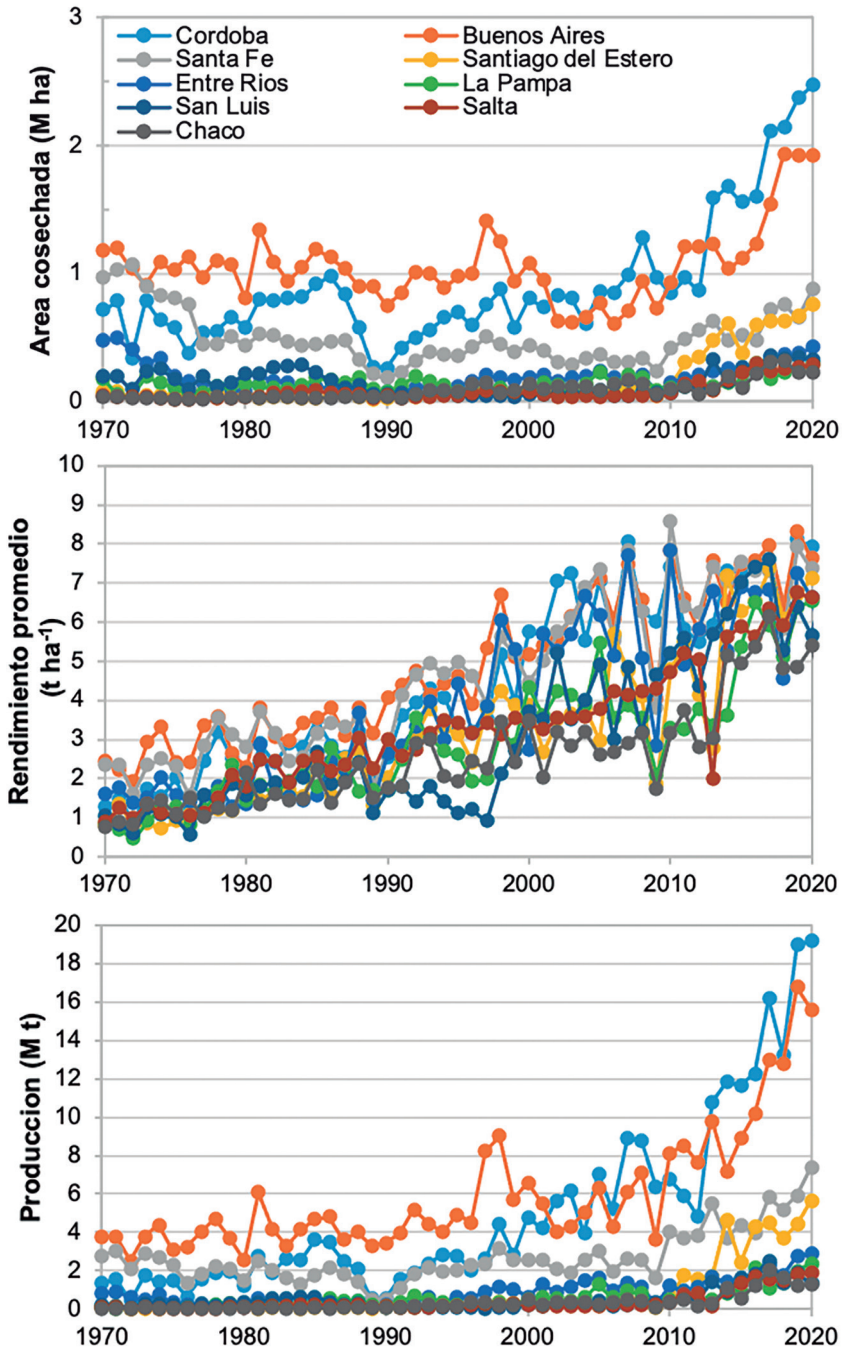


Figura 1.5: Evolución del área cosechada, rendimiento promedio y producción total en las principales provincias productoras de maíz en Argentina (1970-2020).

1.2.2. El maíz y los sistemas de producción agrícola de Argentina

La mejora productiva del cultivo y su expansión en Argentina y el mundo han evolucionado en las últimas décadas inmersos en un paradigma agrícola establecido a fines de los 80, el de la sostenibilidad (Brundtland, 1987), del que el cultivo de maíz es un componente esencial en los sistemas extensivos de granos (Capítulo 14). Resumidamente, sostenibles son los sistemas que (i) protegen la integridad de los recursos naturales (introducen un eje ecológico); (ii) son rentables para el productor (eje económico); y (iii) son socialmente aceptables (eje social), para contribuir al crecimiento económico y el bienestar de la sociedad. En una definición operativa, en el contexto de la actividad agropecuaria de la mayor parte de los sistemas occidentales de producción, sostenibles son los sistemas (y empresas) capaces de lograr la mayor producción con la menor cantidad de efectos negativos. En Argentina, el concepto se introduce a mediados de los 90 (Satorre, 2003a) en mayor o menor medida en los sistemas de producción agrícola y en el manejo tecnológico de sus cultivos, estableciendo nexos entre la producción, el ambiente físico (sus recursos, servicios y calidad), el ambiente social y las generaciones futuras (Satorre 2003b, c, d).

La producción de maíz en Argentina se extiende en la actualidad desde el NOA y NEA hasta el Sur de la Región Pampeana, por gran parte del territorio de nuestro país (Figura 1.4). En el país, el aumento y la creciente incorporación del cultivo de maíz a las rotaciones impactó positivamente en el resultado de una agricultura dominada por el cultivo de soja tanto de un modo directo (ej. sobre el rinde o resultado económico) como indirecto (ej. sobre la producción de rastrojo, mantenimiento del balance de materia orgánica, eficiencia en el uso del agua y a través del aporte de una gran diversidad de estrategias de control de malezas y el control de plagas).

En Argentina, los sistemas de producción extensivos y sus paisajes aparecen dominados por un relativamente bajo número de especies invernales o estivales (ver adelante). Sin embargo, la diversidad de formas de cultivo y la secuencia de los mismos suelen conformar rotaciones diversas (Capítulo 14). A través de la diversidad que aporta el cultivo de maíz, favoreciendo distintas rotaciones, se incorporan al sistema productivo diferentes herbicidas, tipos de rastrojo, mecanismos de exploración de los suelos y nutrición de los cultivos que contribuyen a regular la población de malezas y otros procesos del agro-ecosistema (Andrade et al., 2015; Andrade et al., 2017b; Satorre et al., 2020; Rimski Korsakov y Lavado, 2021). El cultivo ha sido también un partícipe crucial en la exploración y desarrollo de nuevos modelos productivos y de la intensificación en el uso y productividad de la tierra a través de intersembras en planteos extensivos (por ejemplo, de maíz y soja en franjas o hileras alternadas) (Coll et al., 2012; Monzon et al., 2014) y cultivos sucesivos (trigo/maíz de 2da; garbanzo o arveja/maíz de 2da) (Andrade et al., 2015; 2017a) que se sumaron a los conocidos en la agricultura familiar.

Desde comienzos del siglo 20, el maíz ha sido crucial por su aporte a los modelos tradicionales de ganadería bovina en los sistemas mixtos de Argentina (Solbrig y Viglizzo, 1999; Satorre, 2014) y, recientemente, a la intensificación de la ganadería

y a la creación de nuevas alternativas de negocios en las empresas productivas vinculadas a esta actividad (ej. engorde a corral, silo de autoconsumo). Por otro lado, en las últimas décadas ha contribuido al desarrollo de energía renovable permitiendo la expansión de plantas modelo de bioetanol y el acercamiento a esquemas de economía circular (ej. www.bio4.com.ar; www.portahnos.com.ar). El consumo de maíz destinado a este proceso en Argentina posee un gran potencial de crecimiento ya que la industria de bioetanol agrega valor y dinamiza la actividad económica en las regiones alejadas de los puertos. La industria tuvo una fuerte expansión entre 2013 y 2018 desde cerca de 200.000 a 574.000 m³ de bioetanol con una cantidad de maíz insumida que creció desde cerca de 518.000 a 1,5 millones de toneladas. La campaña 19/20 sufrió el impacto de la pandemia de COVID y la reducción del consumo de nafta afectó marcadamente esta industria. Sin embargo, se proyecta que se recupere su producción y dinamismo en la campaña 21/22 (Calzada et al., 2021). A pesar de ello, el crecimiento de esta industria está amenazada por aspectos ligados a la reducción del corte obligatorio en naftas bajo la nueva legislación, la capacidad de procesamiento instalada en el país y la relación de precio bioetanol/grano que se ubica entre las más bajas de la historia.

La agricultura es fuertemente dependiente de las condiciones climáticas (Oram, 1989). A diferencia de lo que ocurre en varias de las regiones más productivas del mundo donde un área significativa de maíz se realiza bajo riego, en Argentina gran parte de la superficie se siembra en seco. De este modo, la variabilidad climática es una de las principales fuentes de incertidumbre y riesgo en el resultado del maíz y muchos de los modernos sistemas de cultivo y las tecnologías adoptadas en el país han contribuido a atenuar sus efectos negativos.

Existen a lo largo del país, distintos sistemas productivos para el cultivo y diferentes tecnologías para su producción. En la región Pampeana (Soriano, 1991; Hall et al, 1992), principal región productiva de maíz que concentra cerca del 80% de la producción, pueden distinguirse al menos dos sistemas productivos diferentes. Por un lado, el sistema tradicional de producción, que usualmente se denomina “Maíz temprano”, donde el cultivo se siembra hacia fines del invierno-inicio de primavera, y el sistema usualmente denominado “Maíz tardío” en el que el cultivo se siembra a fin de primavera-inicio de verano (Capítulo 12). Además de estas alternativas, es posible identificar la siembra del maíz luego de un cultivo de cosecha fina de invierno, usualmente denominado “maíz de segunda” o, luego de un cultivo de cosecha gruesa (de verano, sembrado a fines de invierno), sistema usualmente denominado “maíz de tercera” que predomina mayormente en las provincias del NEA.

Los sistemas productivos arriba mencionados exploran diferentes ambientes, ya sea por ubicar sus etapas fenológicas bajo distintas condiciones climáticas como por implantarse sobre condiciones iniciales de estado del suelo diferentes (ej., maíz de segunda; Andrade et al., 2017). Así, cada sistema presenta ventajas y desventajas que se manifiestan en distintos rendimientos, estabildades y oportunidades (Maddonni, 2012; Otegui et al., 2021). Tradicionalmente, el maíz temprano fue el sistema productivo predominante. Sin embargo, durante las últimas campañas, el

maíz tardío alcanzó entre el 30 y 40 % del área sembrada. En general, los sistemas de cultivo temprano se destinan a los ambientes más productivos, con menores restricciones, en tanto que los cultivos tardíos aumentan su participación en los ambientes con restricciones o condiciones limitantes. Los sistemas de producción de secuencia intensificada con maíz de 2da predominan en la región núcleo y centro de Santa Fe en donde pueden alcanzar cerca del 10 - 20 % de la superficie sembrada con el cultivo (Boxler y Pozzi, 2014; Turchi y Moreno, 2014) mientras que los cultivos de 3ra (frecuentemente sobre girasol) ocupan poca superficie y son usuales en las provincias del NEA.

1.3. Los principales cambios tecnológicos del maíz en Argentina

Cambios en la genética y el manejo del cultivo han sido cruciales para mantener las tasas de aumento de la productividad a nivel global y local durante el siglo 20 y 21. Varios trabajos han intentado evaluar la contribución relativa a la mejora de la productividad de ambos aspectos (Tollenaar y Lee, 2002; Lee y Tollenaar, 2007). En líneas generales, concluyen que la mejora genética y la de tecnologías de manejo ha contribuido en partes equivalentes al aumento de los rendimientos y señalan que las interacciones entre diferentes aspectos de estos factores jugarían un papel central en las tendencias globales de la productividad (Duvick, 2005). En Argentina, trabajos recientes han contribuido a estimar el progreso genético del maíz y el papel de la heterosis en el mismo (Curin, et. al. 2021).

1.3.1. Cambios en la genética del cultivo

El cultivo de maíz en Argentina ha sido enriquecido genéticamente en forma continua desde la década del 50, en la que comenzaron a expandirse los primeros híbridos dobles (Rossi, 2007; Capítulo 16). Sin embargo, recién a partir de la década del 60 comienza a crecer su adopción en el país en relación a los cultivares de polinización abierta. Para entonces, Estados Unidos ya contaba con 100% de adopción de esta tecnología (USDA, 2006, en Rossi, 2007). La siembra de híbridos dobles se intensifica en la década del 70 desplazando a los cultivares de polinización abierta y poco después, en la década del 80 se comienzan a difundir los híbridos de tres líneas. A partir de 1990 es mayoritaria la adopción de híbridos simples y en 1998 se liberan los primeros híbridos transgénicos al mercado argentino con resistencia a Glifosato. Los híbridos simples y transgénicos contribuyeron a un salto sustancial de la productividad del cultivo, desde cerca de 61 kg ha⁻¹ año⁻¹ entre 1971 y 1980 a 203 kg ha⁻¹ año⁻¹ entre 1990 y 2007 (Rossi, 2007). Además, la selección de genotipos en condiciones de alta densidad y sobre condiciones ambientales que exploran un rango amplio de variabilidad ha permitido no sólo el aumento del potencial de rendimiento de los híbridos modernos sino también su mayor estabilidad y rendimiento en los ambientes con limitaciones (Di Matteo et al., 2016; Curin et al., 2021; Capítulo 13). En la actualidad predominan en el mercado argentino los

híbridos simples, mayoritariamente transgénicos, con atributos que, según el híbrido, confieren resistencia o tolerancia a enfermedades, insectos, herbicidas y estrés abiótico conjuntamente con mejoras en el rendimiento y la calidad nutricional de los granos y planta.

La adopción de cultivos genéticamente modificados fue muy rápida en el escenario agrícola argentino, particularmente con la introducción de la soja resistente a Glifosato (Trigo y Cap, 2006). Si bien a una tasa inicial de adopción algo menor que para el caso del cultivo de soja, los híbridos de maíz genéticamente modificados fueron registrados e introducidos con diversos eventos de protección contra insectos y herbicidas. En la página web de Argenbio se pueden consultar detalles sobre atributos conferidos y eventos utilizados en maíces transgénicos de Argentina y su año de liberación (www.argenbio.org/cultivos-transgénicos/). Híbridos Bt, MG, TD, HX, Vip y diferentes variantes de eventos apilados (34 en total) fueron liberados continuamente desde 1998 hasta el presente. Estos genotipos son sembrados protegiendo los cultivos contra insectos lepidópteros, principalmente *Diatraea saccharalis*; *Helicoverpa zea* y *Spodoptera frugiperda* y coleópteros, principalmente del género *Diabrotica*. La expresión de endotoxina insecticida en la planta brindó una protección contra estas plagas que favoreció el desarrollo de las siembras tardías del cultivo y su expansión en regiones al norte del país. Diversos genotipos de maíz fueron simultáneamente registrados con tolerancia a herbicidas, de hecho el marcador genético utilizado en varios híbridos ofreció tolerancia a glufosinato de amonio. Los atributos que confieren mejores y amplias posibilidades del control de malezas se incorporaron al cultivo a comienzos de los 90 con tecnologías convencionales (no-transgénicos). Los maíces IMI o CI, tolerantes a imidazolinonas fueron obtenidos por técnicas de mutaciones inducidas a partir de germoplasma de la propia especie y mejorados convencionalmente. Aún hoy constituyen una alternativa para el control de malezas problema solos o apilados conjuntamente con eventos transgénicos. Por otra parte, híbridos genéticamente modificados por resistencia a los herbicidas glufosinato de amonio y a glifosato, liberados poco después de los primeros maíces IMI, alcanzaron difusión a comienzos de los 2000 y desde entonces han predominado en el mercado en combinaciones con otros eventos. Recientemente híbridos ENLIST, tolerantes al herbicida haloxyfop (graminicida) y 2-4 D comenzaron a formar parte del elenco de alternativas tecnológicas para el control de malezas del cultivo. Desde la liberación de los primeros 3 eventos transgénicos para el cultivo de maíz en 1998 (eventos 176, T25 y Mon810), un total de 34 eventos y sus combinaciones han sido registrados para el uso en Argentina y sólo dos de ellos, 176 y T25 han sido prohibidos para su uso en Argentina. La difusión de híbridos con eventos apilados (stack) para el control de insectos y malezas, convierten a este cultivo en el de mayor diversidad tecnológica y hoy son ampliamente sembrados ocupando más del 97% de la superficie en Argentina (www.argenbio.org). La contribución del mejoramiento genético y de los híbridos transgénicos al éxito y expansión del cultivo ha sido reconocida entre los productores y profesionales con una amplia adopción. Sin embargo, algunos problemas han surgido de la rápida adopción y expansión alcanzada por algunas de estas tecnologías. Entre ellas, la

aparición de resistencias en insectos (*Diatraea saccharalis* y *Spodoptera frugiperda*) y malezas (varias especies han sido reconocidas como resistentes a glifosato). En particular, el uso de refugios no-Bt se encuentra aún debajo de lo recomendado para prevenir o demorar la generación de resistencias en insectos.

1.3.2. Cambios en el manejo del cultivo de maíz

La adopción y expansión de la siembra directa, iniciada en la segunda mitad de la década del 80, ha sido un factor estabilizador de los rendimientos de los cultivos en la agricultura de secano argentina. Independientemente del impacto de la tecnología en la gestión empresarial de la actividad agrícola debido a la simplificación operativa del sistema, sus beneficios productivos han sido enormes a través de (i) un mejor manejo de la economía del agua del cultivo, (ii) el aumento de la respuesta a la fertilización y (iii) la sinergia con la incorporación de tecnologías de procesos y del conocimiento apoyadas en las bases funcionales del cultivo. En este último aspecto, los progresos en la ecofisiología de los cultivos logrado por los investigadores argentinos en las últimas décadas han sido esenciales para la adaptación del cultivo y sus nuevas tecnologías en el cambiante escenario que enfrentaba la agricultura (Andrade et al., 1999; Andrade et al., 2005; Slafer et al., 2018). Ante el nuevo escenario que planteaba la siembra directa y la genética, los procesos de toma de decisión sobre el manejo del cultivo se moldearon incorporando el conocimiento como factor clave de producción del cultivo (Satorre, 2005; Satorre y Andrade, 2021). A modo de ejemplo, decisiones basadas en pronósticos climáticos de mediano plazo de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) fueron incorporadas a la asignación de área de siembra al cultivo o a decisiones sobre su manejo, tales como la fertilización y densidad de plantas (Ropelewski y Halpert, 1996; Vargas et al., 1999; Grimm et al., 2000; Bert et al., 2006). Los rendimientos de maíz temprano muestran una estrecha asociación con la señal de El Niño (ENOS) en Argentina. Los eventos cálidos (El Niño) tienen un efecto positivo en el rendimiento, mientras que los eventos fríos (La Niña) tienen un efecto negativo (Magrin et al., 1998; Podestá et al., 1999). De este modo, la asignación de superficie a planteos de siembras de maíz tempranas o tardías y su manejo guarda estrecha relación con la calidad del ambiente y el pronóstico climático de mediano plazo en amplias regiones productivas de Argentina.

Las rotaciones son reconocidas estrategias que pueden mejorar la eficiencia de uso del agua, aumentar el ciclado de nutrientes, reducir pérdidas por plagas, malezas y enfermedades y mejorar la duración de tecnologías de control de adversidades, reduciendo los impactos ambientales (Matson et al., 1997; Tilman et al., 2002). En Argentina, los cultivos de granos se rotan en una secuencia que incluye al menos de 3 a 5 especies anuales diferentes, dependiendo de las características ecológicas de la región. Los cultivos de trigo y cebada, en mayor proporción, seguidos por los de colza, arveja y garbanzo son los principales en siembras de invierno, mientras que los de soja y maíz, en mayor proporción, seguidos por los de girasol y sorgo son los cultivos de verano más sembrados. Actualmente las rotaciones predominantes

en Argentina incluyen la secuencia soja-trigo/soja de 2da-maíz, es decir cuatro cultivos (siembras) cada 3 años. Variaciones a esta rotación se presentan en distintas eco-regiones productivas dónde el cultivo de soja o de girasol puede preceder al maíz (especialmente en el oeste pampeano, el NEA o el Sur de la provincia de Buenos Aires). En los últimos años una secuencia más simple e intensa, maíz-trigo/soja de 2da se ha extendido en el núcleo maicero argentino del Sur y Centro de Santa Fe.

La rotación con maíz contribuye a (i) aumentar la eficiencia de uso de los recursos (radiación, nutrientes y agua (Andrade et al., 2015); (ii) reducir el riesgo económico y ambiental, aumentando la diversidad de especies y de modelos productivos sembrados; (ii) mejorar el control de plagas, el control y regulación de malezas y a reducir el riesgo de enfermedades; (iii) mejorar la oportunidad de trabajo e intervención; y (iv) elevar los aportes de MO y rastrojo, lo que favorece en siembra directa la reducción de la erosión y la evaporación de agua del suelo, mejorando la infiltración y el mantenimiento de la calidad química, física y biológica del suelo (Capítulo 14).

Entre los cambios tecnológicos de mayor relevancia en Argentina, la reciente diversificación de la fecha de siembra del cultivo, entre siembras tempranas (Agosto – mediados de Octubre) y tardías (desde mediados de Noviembre a Enero) ha sido de gran impacto (Capítulo 12). Otegui et al. (1996) habían establecido que la fecha de siembra que maximiza el rendimiento y minimiza el riesgo de heladas en el área central productiva de Argentina era la comprendida entre fines de Septiembre y fines de Octubre, típicas del maíz convencional o temprano. Fechas anteriores presentan la mayor potencialidad de rendimiento, aunque con una alta probabilidad de daños por heladas, mientras que las más tardías tienen menor potencialidad. Sin embargo, especialmente en áreas con limitaciones productivas y prolongadas estaciones de crecimiento, el cultivo sembrado tardíamente enfrenta mejores condiciones ambientales durante la determinación del número de granos (mayores precipitaciones y/o menores déficits de presión de vapor de agua en la atmósfera; Maddonni, 2012; Mercau y Otegui, 2015) y atenúa el efecto de las limitaciones edáficas y la variabilidad climática interanual (Otegui et al., 2021). Similarmente, Ruiz et al. (2004) mostraban el mejor comportamiento del rendimiento en siembras tardías de maíz en Entre Ríos, en suelos pesados. El análisis de las interacciones entre el tipo de suelo y el ambiente fue determinando la expansión de un sistema modulado por la dinámica y demanda de agua, la dinámica de los nutrientes y la búsqueda de una mayor estabilidad en los rendimientos (Mercau, 2002; Otegui et al., 2002; Maddonni et al., 2004;).

El manejo de la densidad del cultivo (Capítulo 9), particularmente en ambientes con restricciones donde predominan enfoques defensivos del cultivo ha recibido mucha atención en la última década (Satorre y Maddonni, 2018; Rotili et al., 2019; Ross et al., 2020; Maddonni et al., 2021). Las ventajas en ambientes marginales del uso de bajas densidades, en conjunto con siembras tardías e híbridos de maíz de mayor plasticidad ha sido documentada recientemente (Maddonni et al., 2021) y contribuyen a facilitar la introducción del cultivo en nuevas áreas y a potenciar las

actividades que allí utilizan al maíz como forraje o insumo industrial.

De la mano de la siembra directa el aumento de uso de fertilizante ha sido un cambio tecnológico de importancia en el manejo de maíz. En Argentina, se utiliza poca cantidad de fertilizante en relación a otras partes del mundo (Austin et al., 2006). Sin embargo, la mayor proporción del fertilizante nitrogenado y fosfatado que se utiliza es el aplicado a los cultivos de trigo y maíz (Satorre, 2001). Diversos criterios basados en estudios regionales o nacionales contribuyen a decidir las dosis, momentos y fuentes de fertilizante a utilizar en los cultivos extensivos (Satorre et al., 2003; Capítulo 7). En general, el manejo de la fertilización nitrogenada y fosfatada del cultivo de maíz se apoya en el análisis de los nutrientes en el suelo previo a la siembra (Correndo y García, 2014). El costo del fertilizante es una proporción importante (35 – 45%) de los costos directos de producción, por lo que la eficiencia de utilización y el retorno de esa inversión cobran importancia al decidir el uso de fertilizante. Si bien la importancia de las respuestas a otros nutrientes ha sido observada, principalmente a azufre (Salvagiotti et al., 2017; Vittantonio-Mazzini et al., 2020) y a zinc (Ratto y Diggs, 1990; Ratto y Fatta, 1990), los resultados son erráticos y dependientes de condiciones locales, por lo que su uso no se ha extendido.

La introducción de tecnologías digitales y sensores remotos como herramientas de las tecnologías de procesos ha sido también importante, expandiéndose en la agricultura argentina de la mano del cultivo de maíz. La agricultura de precisión, por su denominación inicial y actualmente referida como agricultura por ambiente, ha crecido en superficie con el aumento del número de equipos y sensores remotos de alta definición. Estas tecnologías, definiendo la magnitud de la heterogeneidad ambiental en lotes y establecimientos productivos, han permitido mejorar la planificación y las decisiones de manejo del cultivo de maíz para incrementar la productividad y la estabilidad de sus resultados en condiciones muy diversas (Monzón et al., 2018). La agricultura por ambientes contribuye de este modo a aumentar la sostenibilidad, mejorando la eficiencia del uso de los recursos, la seguridad de los resultados y el desarrollo de las comunidades directa o indirectamente ligadas al cultivo (Bragachini, et al., 1997).

1.4. Comentarios finales

Los aumentos de la producción de maíz y los otros cultivos de los sistemas productivos no pueden basarse principalmente en la expansión de la superficie cultivada pues esta resulta en pérdida de biodiversidad, emisiones de gases de efecto invernadero, excesos hídricos y exposición de tierras frágiles a procesos de degradación (Andrade, 2020). Los mayores esfuerzos deben enfocarse en la intensificación del uso de la tierra y la mejora en la productividad por unidad de área. Sin embargo, muchas dudas existen sobre la capacidad de sostener una creciente productividad futura del cultivo.

La ganancia genética global se ha mantenido en niveles elevados para el culti-

vo de maíz (1,77% año⁻¹; Otegui et al, 2021) y la argentina muestra recientemente valores aún superiores en sus áreas más productivas (2,36 % año⁻¹; Curin et al., 2021). Asimismo, en las últimas décadas los avances biotecnológicos en la mejora de la genética del maíz han impactado significativamente en el manejo y rendimiento del cultivo en el mundo y Argentina. Se reconoce que los genotipos transgénicos de maíz ocupan aproximadamente el 30% de la superficie sembrada del cultivo mundialmente (Yassitepe et al., 2021). Aunque el desafío a la genética resulta de magnitud, se espera que nuevas tecnologías biotecnológicas emergentes puedan conducir a progresos muy significativos en el rendimiento, calidad y estabilidad del cultivo (Yassitepe et al, 2021). Mientras esto ocurra, las mejoras en las técnicas agronómicas parecen ser llamadas a tener un rol central. Estudios en períodos cortos (2005 – 2018) en Nebraska, una de las regiones más productivas del planeta, muestran que las técnicas agronómicas han sido responsables del 39% del aumento del rinde, en tanto que la variabilidad climática explicó el 48% y la genética sólo el 13% (Rizzo et al., 2022).

Mucho se habla del importante papel que tienen las tecnologías de procesos basadas en conocimientos y la innovación como factores clave de una nueva agricultura. El cultivo de maíz ha sido un ejemplo exitoso de este enfoque, poniendo de manifiesto el rol de los conocimientos de ecofisiología y ecología del cultivo en sinergia con las tecnologías duras para generar contribuciones efectivas a la productividad y estabilidad del cultivo.

La expansión del cultivo hacia áreas y sistemas de manejo de menor productividad ha sido una característica del cultivo en las últimas décadas, en el mundo y Argentina. En Argentina el desafío de sostener el crecimiento de un cultivo en áreas marginales fue sobrellevado exitosamente gracias a una fuerte interacción entre la ciencia, la tecnología y la producción. El modelo de desarrollo tecnológico participativo de la mano de ONGs del sector productivo (AACREA, AAPRESID), de instituciones públicas (INTA, Universidades) y los proveedores de insumos (semillas y agroquímicos, entre otros) es muy dinámico y activo y ha mostrado su eficacia en Argentina en la expansión y el número de cambios tecnológicos que el cultivo ha tenido en los últimos 40 años.

Los contenidos de los siguientes capítulos son una muestra clara de la importancia del conocimiento de la ecofisiología del maíz, para que el cultivo continúe siendo un actor central en la pugna por alcanzar objetivos de una producción sostenible para Argentina y el mundo.

1.5. Referencias

- Andrade F.H. 2020. Los desafíos de la agricultura global. Ediciones INTA, colección Divulgación, Buenos Aires, Argentina. 250 p. <https://repositorio.inta.gov.ar/handle/20.500.12123/9137>
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero y O. Valentinuz. 1999. Kernel

- Number Determination in Maize. *Crop Science* 39, 453–459. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X0039000200026x>
- Andrade F.H., V.O. Sadras, C.R.C. Vega y L. Echarte. 2005. Physiological Determinants of Crop Growth and Yield in Maize, Sunflower and Soybean. *Journal of Crop Improvement* 14: 51–101. https://doi.org/10.1300/J411v14n01_05
- Andrade J.F., S.L. Poggio, M. Ermácora y E.H. Satorre. 2017a. Land use intensification in the Rolling Pampa, Argentina: Diversifying crop sequences to increase yields and resource use. *European Journal of Agronomy* 82:1-10.
- Andrade J.F., S.L. Poggio, M. Ermácora y E.H. Satorre. 2015. Productivity and resource use in intensified cropping systems in the Rolling Pampa, Argentina. *European Journal of Agronomy*, 67: 37-51.
- Andrade J.F. y E.H. Satorre. 2015. Single and double crop systems in the Argentine Pampas: Environmental determinants of annual grain yield. *Field Crops Research*, 177:137-147.
- Andrade J.F., E.H. Satorre, M. Ermácora, y S.L. Poggio. 2017b. Weed communities respond to changes in the diversity of crop sequence composition and double cropping. *Weed Research* 57:148-158.
- Austin M.T., G. Piñeiro y M. González Polo. 2006. More is less: agricultural impacts on the N cycle in Argentina. *Biogeochemistry* 79: 45–60.
- Barros V.A. 2008. Adaptation to climatic trends: lessons from the argentine experience. In: Leary N, Burton I, Adejuwon J, Barros V, Lasco R, Kulkarni JI (eds). *Climate change and adaptation*. Earthscan, London, pp 296–350.
- Bert F., E.H. Satorre, F. Ruiz Toranzo. y G. Podestá. 2006. Climatic information and decision-making in maize crop production systems of the Argentinean Pampas. *Agricultural Systems* 88(2-3):180-204.
- Bert F.E., E.H. Satorre, F. Ruiz Toranzo y G.P. Podestá. 2006. Climatic Information and decision-making in maize crop production systems of the Argentinean Pampas. *Agricultural Systems* 88:180-204.
- Boxler M. y R. Pozzi 2014. Región Sur de Santa Fe. Modelos zonales de Producción de maíz en el movimiento CREA. En: G. Sibaja, E. Satorre y M. Suárez (Eds). *Maíz. Técnicas probadas para una producción rentable*. AACREA, Unidad de Comunicación y Marketing, Buenos Aires, Argentina. pp 63-65.
- Bragachini M., Bongiovanni R. y E. Martelotto. 1997. *Agricultura de precisión: manejo localizado de los nutrientes del cultivo*. Ediciones INTA Manfredi, 12pp
- Brundtland G.H. 1987. *Our common future*. Report of the World Commission on Environment and Development. 300 pp
- Bušić A. N. Marđetko, G. Morzak, S. Kundas, H. Belskaya, M.I. Šantek, D. Komes, S. Novak y B. Šanteket. 2018. Bioethanol Production from Renewable Raw Materials and Its Separation and Purification: A Review. *Food Technology and Biotechnology*, 56(3): 289-311. doi:10.17113/ftb.56.03.18.5546
- Calzada J., T. Rodríguez Zurro, D. Sigauco y E. Terré. 2021. Perspectivas para la molienda de maíz: de la polenta y los corn cakes a los endulzantes de alta fructosa y el etanol. *Informativo Semanal, Mercados. Especial campaña de maíz 2020/21*. Bolsa de Comercio de Rosario 38 (1993): 19-25.
- Coll L., A. Cerrudo, R. Rizzalli, J.P. Monzon y F.H. Andrade. 2012. Capture and use of water and radiation in summer intercrops in the south-east Pampas of Argentina. *Field Crops Research* 134:105–113. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2012.05.005>
- Correndo A. y F. García. 2014. Bases de la nutrición del cultivo de maíz. En: G. Sibaja, E. Satorre y M. Suárez (Eds). *Maíz. Técnicas probadas para una producción rentable*. AACREA, Unidad de Comunicación y Marketing, Buenos Aires, Argentina. pp 37-44.
- Curin F., K.E. D'Andrea, S.F. Luque, A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2021. Mejoramiento de

- maíz en la argentina: Efecto sobre el progreso genético del rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos. *Agronomía & Ambiente, Revista de la Facultad de Agronomía UBA*, 41(2): 59-68.
- Di Matteo J., J.M. Ferreyra, A.A. Cerrudo, L. Echarte y F.H. Andrade. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Research* 197:107–116. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.07.023>.
- Duvick D N., 2005. The Contribution of Breeding to Yield Advances in maize (*Zea mays* L.). *Advances in Agronomy*, 86: 83-145. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(05\)86002-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(05)86002-X)
- Edmeades G.O., W. Trevisan, B.M. Prasanna y H. Campos. 2017. Tropical Maize (*Zea mays* L.), in: H. Campos, Caligari P.D.S. (Eds), *Genetic Improvement of Tropical Crops*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59819-2_3
- Edmeades G. O., Bolaños, J., Chapman, S. C., Lafitte, H. R. y Bänziger, M. (1999). Selection Improves Drought Tolerance in Tropical
- FAOSTAT. 2021. Food and Agriculture data. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- Fischer R.A., D. Byerlee y G.O. Edmeades. 2014. Crop yields and global food security: will yield increase continue to feed the world? *ACIAR Monograph Series* N° 158, 634p.
- Fraguío M. 2008. El maíz y la producción de etanol. En: E.H. Satorre (Ed). *Producción de Maíz*. Ediciones AACREA, Argentina. (ISBN 978-987-1513-00-0) 132p.
- Gregoret M.C. 2014. Región Córdoba Norte. Modelos zonales de Producción de maíz en el movimiento CREA. En: G. Sibaja, E. Satorre y M. Suárez (Eds). *Maíz. Técnicas probadas para una producción rentable*. AACREA, Unidad de Comunicación y Marketing, Buenos Aires, Argentina. pp 80-82.
- Grimm A.M., V.R. Barros y M.E. Doyle. 2000. Climate variability in southern South America associated with El Niño and La Niña events. *Journal of Climate* 13: 53-58.
- Hall A.J., C.M. Rebella, C.M. Ghera y J.P. Cullot. 1992. Field-Crop Systems of the Pampas. En: C.J. Pearson (Ed), *Ecosystems of the world. Field crop ecosystems*. Elsevier Scientific, Amsterdam, Londres, New York, Tokio. pp 413-450.
- Jennings P.R. y J.H. Cock. 1977. Centres of origin of crops and their productivity. *Economic Botany* 31:51-54.
- Lee, E.A. y M. Tollenaar. 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Science*, 47 (Supplement): S-202-S-215. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0010IPBS>
- Maddonni G.A. 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina, a probabilistic approach. *Theoretical and Applied Climatology*, 107:325-345. <https://doi.org/10.1007/s00704-011-0478-9>
- Maddonni G.A., M. Parco y D.H. Rotili. 2021. Manejo de la estructura del cultivo de maíz en ambientes marginales de la Argentina. *Agronomía & Ambiente, Revista de la Facultad de Agronomía UBA*, 41(2): 84-99.
- Maddonni G.A., J.L. Mercou, R.A. Ruiz y E.H. Satorre. 2004. Esquemas de alta producción de maíz en la región litoral sur de AACREA (Provincia de Entre Ríos). Impacto de variables edáficas y climáticas. *Revista Científica Agropecuaria* 8(1): 79-90.
- Magrin G.O., M.O. Grondona, M.I. Travasso, D.R. Boullón, G.R. Rodríguez y C.D. Messina, C. D. (1998). Impacto del Fenómeno “El Niño” sobre la Producción de Cultivos en la Región Pampeana. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Instituto de Clima y Agua, Castelar, Argentina.
- Matson P.A., W.J. Parton, A.G. Power y M J. Swift. 1997. Agricultural Intensification and Ecosystem Properties. *Science* 277: 504-509.
- Mercou J.L. 2002. Modelos de simulación y aplicación de herramientas informáticas para el manejo del cultivo. En E.H. Satorre (Ed). *Guía Dekalb del cultivo de Maíz*. Monsanto,

- Buenos Aires, Argentina. pp 203-218.
- Mercau J.L. y M.E. Otegui. 2015. A Modeling Approach to Explore Water Management Strategies for Late-Sown Maize and Double-Cropped Wheat-Maize in the Rainfed Pampas Region of Argentina, in: Ahuja, L.R., Ma, L., Lascano, R.J. (Eds.), *Advances in Agricultural Systems Modeling*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI., pp. 351–373. <https://doi.org/10.2134/advagricsystmodel5.c13>
- Messina C.D. 1999. El Niño Southern Oscillation y la productividad de los cultivos en la zona pampeana: Evaluación de estrategias para mitigar el riesgo climático. Tesis de Maestría. Universidad de Buenos Aires. 135 p.
- Monzon J.P., J.L. Mercau, J.F. Andrade, O.P. Caviglia, A.G. Cerrudo, A.G. Cirilo, C.R.C. Vega, F.H. Andrade y P.A. Calviño. 2014. Maize–soybean intensification alternatives for the Pampas. *Field Crops Research* 162: 48–59. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.03.012>
- Monzón J.P., J.L. Mercau, J.F. Andrade, O.P. Caviglia, A.G. Cerrudo, A.G. Cirilo, C.R.C. Vega, F.H. Andrade y P.A. Calviño. 2014. Maize–soybean intensification alternatives for the Pampas. *Field Crops Research* 162:48–59. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2014.03.012>
- Oram P.A. 1989. Sensitivity of agricultural production to climatic change, an update. In: *Climate and Food Security*. IRRI, Manila, The Philippines, pp. 25-44.
- Orthofer F.T. y J. Eastman. 2004. Corn processing and products. C. Wayne Smith, J. Betrán y E.C.A. Runge (Eds), *Corn, origin, History, Technology and production*. Edited by, J. Wiley series in crop science.. John Wiley ANS Sons, Inc. Hoboken, New Jersey, pp867 – 896.
- Otegui M.E., J.L. Mercau y F.J. Menéndez. 2002. Estrategias de manejo para la producción de maíz tardío y de segunda. En E.H. Satorre (Ed). *Guía Dekalb del cultivo de Maíz*. Monsanto, Buenos Aires, Argentina. pp 171-186.
- Otegui M.E., M. Riglos y J.L. Mercau. 2021. Genetically modified maize hybrids and delayed sowing reduced drought effects along a rainfall gradient in temperate Argentina. *Journal of Experimental Botany* 72 (14): 5180-5188.
- Otegui M.E., Ruiz, R.A. y D.Petrucci.1996. Modeling hybrid and sowing date effects on potential grain yield of maize in a humid temperate region. *Field Crops Research* 47:167-174. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00031-7](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00031-7)
- Podestá G., C. Messina; M. Grondona y G. Magrin. 1999. Associations between grain crop yields in Central-Eastern Argentina and El Niño-Southern Oscillation. *Journal of Applied Meteorology*. 38: 1488-1498.
- Ratto de Míguez S. y C.A. Diggs. 1990. Niveles de Boro en suelos de la pradera pampeana. *Aplicaciones al cultivo de Girasol*. *Ciencia del Suelo* Vol 8(2): 93-100
- Ratto de Míguez S. y N. Fatta. 1990. Disponibilidad de micronutrientes en suelos del área maicera núcleo. *Ciencia del Suelo* 8(1): 9-15.
- Rimski Korsakov, E. y R.S. Lavado. 2021. ¿cambian los flujos de nitrógeno en maíz fertilizado seguido por un cultivo de cobertura ante diferentes condiciones hídricas? *Agronomía & Ambiente, Revista de la Facultad de Agronomía UBA*, 41(2): 138-148.
- Rizzo G., J.P. Monzon, F.A. Tenorio, R. Howard, K.G. Cassman y P. Grassini. 2022. Climate and agronomy, not genetics, underpin recent maize yield gains in favorable environments. *PNAS* 119 (4): 1-6. <https://doi.org/10.1073/pnas.2113629119>
- Ropelewsky C.F. y M.S. Halpert. 1996.. Quantifying Southern Oscillation-Precipitation relationships, *Journal of Climate*, 9: 1043-1059,
- Ross F., J. Di Matteo y A. Cerrudo. 2020. Maize prolificacy: A source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought-prone environments. *Field Crops Research* 247: 107699.
- Rossi D.E. 2014. Región NOA. Modelos zonales de Producción de maíz en el movimiento CREA. En: G. Sibaja, E. Satorre y M. Suárez (Eds). *Maíz. Técnicas probadas para una*

- producción rentable. AACREA, Unidad de Comunicación y Marketing, Buenos Aires, Argentina. P. 82-83.
- Rossi D. 2007. Evolución de los cultivares de maíz utilizados en Argentina. *Revista Agramensajes*, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario, 22: 3-11.
- Rotili D.H., A. Giorno, P.M. Tognetti y G.A. Maddonni. 2019. Expansion of maize production in a semi-arid region of Argentina: climatic and edaphic constraints and their implications on crop management. *Agricultural and Water management*, Vol 226 105761. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.105761>
- Ruffo M. 2008. El manejo del cultivo y su influencia en el rendimiento de etanol. En: E.H. Satorre (Ed). *Producción de Maíz*. Ediciones AACREA, Argentina. (ISBN 978-987-1513-00-0) 132p.
- Ruiz R.A., G.A. Maddonni, J.L. Mercau y E.H. Satorre. 2004. Bases para la fertilización de maíz en la región litoral sur de AACREA (Provincia de Entre Ríos). En: *Actas del XIX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo*, Paraná p197.
- Salvagiotti F., P. Prystupa, G. Ferraris, L. Couretot, L. Magnano, D. Dignani y F. Gutierrez-Boem. 2017. N:P:S stoichiometry in grains and physiological attributes associated with grain yield in maize as affected by phosphorus and sulfur nutrition. *Field Crops Research* 203 (1): 128-138.
- Satorre E.H. 2001. Production systems in the Argentine Pampas and their ecological impact. En: O. Solbrig, R. Paalberg, y F. Di Castri (Eds). *Globalization and the rural environment*. Cambridge, MA: Harvard University Press, pg 81-102.
- Satorre E.H. 2003a. La Sustentabilidad en las empresas CREA. En: *Congreso de Asesores y Presidentes*. AACREA Huerta Grande, Córdoba, 15 y 16 de Mayo.
- Satorre E.H. (2003)b. Los caminos de la sustentabilidad. *Revista de los CREA* 273: 52-56.
- Satorre E.H. (2003)c. Cambios en la agricultura Pampeana. *Sustentabilidad y nuevas tecnologías*. Encrucijadas UBA, 21: 21-27.
- Satorre E.H. 2003d. Integrando el Concepto de Sustentabilidad a las Empresas CREA. En: *Actas del XXVII Congreso de la Región Centro de AACREA*.
- Satorre E.H. 2005. Cambios tecnológicos en la agricultura actual. *Ciencia Hoy* Vol 15:24-31.
- Satorre E.H. 2014. Mirando al maíz desde el eje ecológico de la sustentabilidad: aportes y desafíos. En: *Actas del X Congreso Nacional de Maíz*. Rosario, 3-5 Septiembre 2014.
- Satorre E.H. y F.H. Andrade. 2021. Cambios productivos y tecnológicos de la agricultura extensiva argentina en los últimos quince años. *Ciencia Hoy* Vol 29 (173): 18-27.
- Satorre E.H. y G.A. Maddonni. 2018. Spatial crop structure in agricultural systems. En: R.A. Meyers (Ed.) *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. Springer, New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2493-6_223-3
- Satorre E.H., R.L. Benech Arnold, G.A. Slafer, E.B. de La Fuente, D.J. Miralles, M.E. Otegui y R. Savin. 2003. *Producción de Granos*. Bases funcionales para su manejo. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina. 783 pp.
- Satorre E.H., E.B. de la Fuente, M.T. Mas, S.A. Suárez, B.C. Kruk, A.C. Guglielmini, y A.M.C. Verdú. 2020. Crop rotation effects on weed communities of soybean (*Glycine max* L. Merr.) agricultural fields of the Flat Inland Pampa. *Crop Protection* 130, 105068: 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.105068>.
- Sierra E.M., R.H. Hurtado y L. Spescha. 1994. Corrimiento de las isoyetas anuales medias decenales en la región pampeana 1941-1990. *Revista de la Facultad de Agronomía* 14:139-144.
- Slafer G.A, A.J. Hall y D.J. Miralles. 2018. Aportes argentinos a la ecofisiología de cultivos *Agronomía&ambiente*, *Rev. Facultad de Agronomía UBA* 38(2): 137-146.
- Solbrig O.T y E.F. Viglizzo. 1999. Sustainable farming in the Argentine pampas: history,

- society, economy and ecology. Paper No. 99/00-1, DRCLAS (Working papers on Latin America), Harvard University, Cambridge, MA, 40 p.
- Soriano A. 1991. Río de la Plata grasslands. En: R.T. Coupland (Ed), *Ecosystems of the world. Natural grasslands*. Elsevier Scientific, Amsterdam, pp 367-407.
- Tilman D., K.G. Cassman, P.A. Matson, R. Naylor y S. Polasky. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418: 671-677.
- Tollenaar M. y E.A. Lee. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research*, 75(2-3):161-169. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00024-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00024-2)
- Trigo E.J. y E.J. Cap. 2006. Ten Years of genetically modified crops in Argentine agriculture. Ediciones Argenbio, Argentina. 52pp
- Turchi D. y M. Moreno. 2014. Región Santa Fe centro. Modelos zonales de Producción de maíz en el movimiento CREA. En: G. Sibaja, E. Satorre y M. Suárez (Eds). *Maíz. Técnicas probadas para una producción rentable*. AACREA, Unidad de Comunicación y Marketing, Buenos Aires, Argentina. pp 77-79.
- Vargas W.M., C. Penalba y J.L. Minetti. 1999. Las precipitaciones mensuales en zonas de la Argentina y el ENOS. Un enfoque hacia problemas de decisión. *Meteorológica* 24: 2-22.
- Vitantonio-Mazzini L.N., L. Borrás, L.A. Garibaldi, D.H. Perez, S. Gallo, y B.L. Gambin. 2020. Management options for reducing maize yield gaps in contrasting sowing dates. *Field Crops Research* 251: 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107779>
- Watson S.A., 1988. Corn Marketing, Processing, and Utilization. En: Sprague, G.F., Dudley, J.W. (Eds.), *Corn and Corn Improvement*. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI, pp. 881-940
- Wisner R.N. y E.D. Baldwin, 2004. Corn marketing. C. Wayne Smith, J. Betrán y E.C.A. Runge (Eds), *Corn, origin, History, Technology and production*. Edited by, J. Wiley series in crop science.. John Wiley ANS Sons, Inc. Hoboken, New Jersey, pp 753-770.
- Yassitepe J.E.C.T., V.C.H. da Silva, J. Hernandez-Lopes, R.A.Dante, I.R. Gerhardt, F.R. Fernandes, P.A. da Silva, L.R. Vieira, V. Bonatti y P. Arruda P. 2021. Maize Transformation: From Plant Material to the Release of Genetically Modified and Edited Varieties. *Frontiers in Plant Science* <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.766702>



Capítulo 2

Desarrollo del cultivo

María Elena Otegui



2. Desarrollo del cultivo

María Elena Otegui

2.1. Introducción

La obtención de granos cosechables al final del ciclo de un cultivo es el resultado de dos procesos simultáneos e interdependientes, el desarrollo y el crecimiento. El desarrollo es la sucesión a través del ciclo ontogénico (ontos: el ser, genos: origen) de eventos organogénicos, mientras que el crecimiento (Capítulo 3) es el aumento en el número y tamaño de las células que constituyen los órganos diferenciados. Las fases del desarrollo (fenología) resultan así la referencia temporal a través de la cual la biomasa producida es distribuida entre las diferentes partes de la planta.

Mientras los primeros estudios fenológicos en maíz estuvieron basados en fenómenos visibles externos como la aparición de hojas (Hanway, 1963), los trabajos posteriores se concentraron en la actividad de los meristemas (Kiniry et al., 1983; Stevens et al., 1986), permitiendo establecer un paralelismo entre los caracteres externos e internos.

En el presente capítulo se analizarán las fases en que se divide el ciclo del cultivo de maíz, los componentes del rendimiento que quedan fijados en cada una de ellas, y los factores ambientales que controlan la duración de las fases.

2.2. Fenología

La escala más utilizada para el estudio de los cambios cíclicos del cultivo de maíz en respuesta al ambiente es la de Ritchie et al. (1986). Esta escala (Figura 2.1) resume el desarrollo del cultivo a partir de la descripción de órganos visibles (i.e. escala macroscópica), dividiendo el ciclo en dos grandes períodos, el vegetativo y el reproductivo. El primero, que transcurre entre VE (emergencia) y VT (panojamiento), abarca la etapa en que se despliegan nuevas hojas, proceso que se va describiendo como V_n (siendo *n* el número de 'collares' de hojas visibles). El segundo comienza con la floración femenina (R1) y finaliza con la madurez fisiológica de los granos (R6). La floración femenina se identifica como la aparición de los estigmas en las espigas y se suele describir también como *silking* por su denominación en inglés. La madurez fisiológica se identifica por la formación de una capa negra en la base de los granos de la porción central de la espiga (Daynard y Duncan, 1969), producto de la necrosis de los haces vasculares que unen al grano con el marlo.

Con adecuada humedad edáfica, en las primeras 24 hs tiene lugar la imbibición de la semilla y se inician los procesos metabólicos que conducen a la germinación, cuyo primer síntoma visible es la aparición de la radícula, seguido de la elongación

del mesocótilo que permite ubicar al coleoptilo cerca de la superficie del suelo. Este proceso puede extenderse hasta 21 días con temperaturas de suelo de 10-13 °C y sólo 5 días con temperaturas cercanas a los 30 °C. Así, el crecimiento de la raíz anticipa al de la parte aérea, reconociéndose (i) un sistema primario denominado usualmente radicular, seminal o embrionario, y (ii) un sistema radical propiamente dicho, secundario, postembrionario y formado a partir de yemas ubicadas en los primeros 3-4 nudos del tallo que no se elongan (Trachsel et al., 2011; Capítulos 3 y 8). Estos nudos, que permanecen bajo la superficie del suelo, forman una estructura denominada corona (por el anillo de yemas que da lugar a las raíces) o nudo de macollaje. La segunda denominación se debe a los macollos que se pueden originar a partir de la yema axilar ubicada en cada uno de los nudos, particularmente en algunos híbridos creciendo a muy bajas densidades (Kapanigowda et al., 2010; Rotili et al., 2021).

El sistema seminal está constituido por unas pocas raíces y usualmente deja de crecer hacia V3, cuando las plantas pasan de la fase heterótrofa (dependiente de las reservas de la semilla) a la autótrofa (dependiente de la fotosíntesis). El sistema secundario, en cambio, continúa su crecimiento hasta poco después de la floración. Sus raíces reciben comúnmente el nombre de adventicias (por provenir del tallo), nodales o 'de corona'. Aquellas raíces nodales que crecen a partir de nudos ubicados sobre la superficie del suelo se suelen denominar 'de anclaje'.

Simultáneamente a los cambios macroscópicos descritos por la escala de Ritchie et al. (1986), el meristema apical y las yemas axilares del tallo también sufren modificaciones (Bonnett, 1966; Stevens et al., 1986), que incluyen (i) la iniciación floral (IF) del meristema apical (Figura 2.1), momento en el cual el mismo deja de formar primordios de hojas y pasa a diferenciar las estructuras de la inflorescencia masculina (IF_M), y (ii) la IF en los meristema axilares, momento en el cual dejan de formar chalas para diferenciar las estructuras de la inflorescencia femenina (IF_F). La primera dará lugar a la panoja, responsable de la producción de polen. La segunda producirá la espiga, que contiene los ovarios. La IF_M define el número total de hojas que tendrá el vástago principal y generalmente tiene lugar cuando el número de hojas con collar visible es un tercio del número total de hojas (NTH), i.e. ca. 6-7 hojas con collar visible para los genotipos utilizados en la región templada de Argentina. Existe así una fuerte coordinación entre el número de hojas iniciadas por el meristema apical y el número de hojas visibles (Tollenaar y Hunter, 1983; Padilla y Otegui, 2005). Esta coordinación es válida para híbridos de ciclo muy diferente, cuyo NTH varía entre 15 o menos (como los precoces utilizados en altas latitudes) y 23 o más (como los tropicales utilizados en bajas latitudes).

Una particularidad del maíz es la ausencia de yemas axilares en las axilas de las hojas ubicadas por encima de la hoja que lleva la espiga, pues la dominancia apical impide la diferenciación de nuevas yemas axilares al momento de la IF_M (Lejeune y Bernier, 1996). Dicha dominancia también conlleva un retraso de la IF_F respecto de la IF_M (Otegui y Melón, 1997). Así, la IF_F ocurre con 7-9 hojas con collares visibles para los híbridos cultivados en la región templada de Argentina. Si bien las yemas

axilares se originan acrópetamente (i.e. las yemas más viejas son las basales), la primera cuyo meristema cambia de vegetativo a reproductivo es la superior (i.e. la última yema formada). La hoja que porta la espiga recibe el nombre de *hoja de la espiga* mientras la última hoja desplegada recibe el nombre de *hoja bandera*. La hoja de la espiga es una de las más grandes de la planta y se ubica aproximadamente a un tercio del NTH contando desde la hoja bandera (Dwyer et al., 1992). Esta proporción, sin embargo, presenta una variabilidad genotípica importante que afecta la distribución de área foliar respecto a la posición de la espiga (Tollenaar y Hunter, 1983; Padilla y Otegui, 2005; Li et al., 2015).

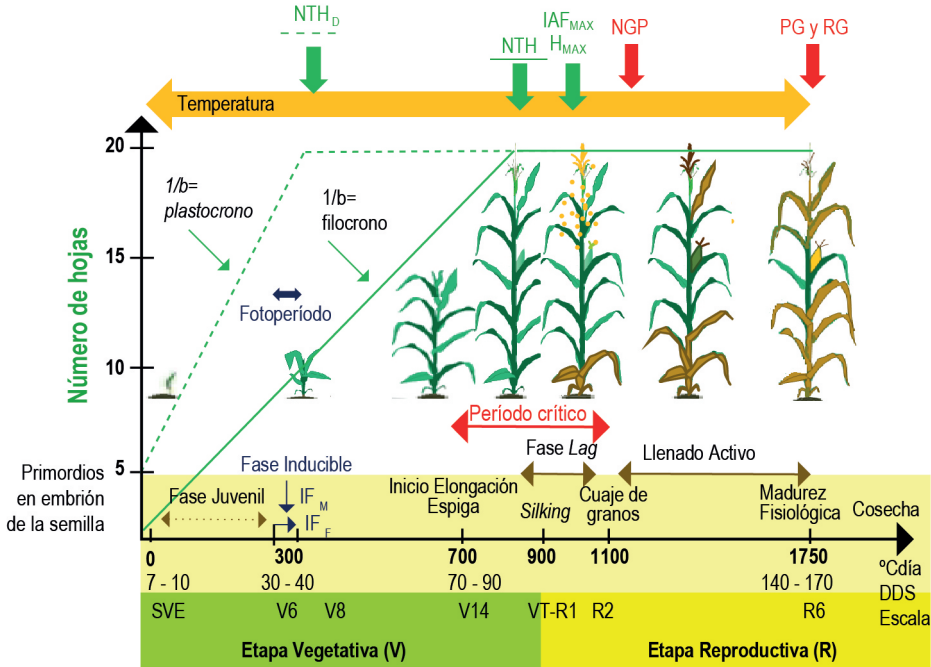


Figura 2.1. Fenología del maíz. En el eje x se presenta la escala de Ritchie et al. (1986) junto con la duración del ciclo en tiempo térmico (°Cdía) y días calendarios desde la siembra (DDS). También se presentan los principales eventos y fases. La extensión de las flechas horizontales gruesas indica el período en el cual el cultivo responde a la temperatura (naranja) y el fotoperíodo (negra llena). Con flechas finas se indica también la duración de las fases juvenil e inducible (negras punteadas), del período crítico para la determinación del número de granos (roja) y de las principales fases del llenado del grano (*lag* y llenado activo, en marrón). Las flechas verticales señalan el momento de definición del número total de hojas diferenciadas (NTH_D) y visibles (NTH_V), el índice de área foliar máximo (IAF_{MAX}), la altura de planta máxima (H_{MAX}), el número de granos por planta (NGP), el peso del grano individual (PG) y el rendimiento en grano (RG). Los valores de duración del ciclo son representativos de híbridos con NTH ≈ 20 y madurez relativa de ≈ 120. La inversa de cada pendiente previa a alcanzar el plateau del NTH representa al *plastocrono* (°Cdía por primordio de hoja diferenciado por el meristema) para el NTH_D y al *filocrono* (°Cdía por punta de hoja visible) para el NTH_V. IF_M: iniciación floral masculina; IF_F: iniciación floral femenina.

Al igual que para el meristema apical, al momento de IF_F cesa la diferenciación de estructuras vegetativas en el meristema axilar (en este caso las chalas) para comenzar la formación de espiguillas pistiladas. La diferenciación reproductiva de las yemas axilares continúa basípetamente, pudiendo haber simultáneamente hasta siete yemas en estado de diferenciación floral. Esto explica la presencia de más de una espiga granada por planta (i.e. $\text{prolificidad} > 1$) dependiendo del genotipo, la disponibilidad de recursos por planta y su interacción (Otegui, 1995; Tetio-Kagho y Gardner, 1988a).

La elongación de los entrenudos se inicia junto con la IF_F y continúa hasta la aparición de los estigmas por entre las chalas (floración femenina o *silking*). El orden de elongación de entrenudos es acrópeto, y normalmente hasta cuatro entrenudos se elongan simultáneamente (Morrison et al., 1994). A temperatura constante, la duración del período de elongación de cada entrenudo aumenta acrópetamente hasta el entrenudo correspondiente a la espiga, resultando cada entrenudo más largo que su inmediato anterior, excepto el entrenudo de la espiga. El entrenudo correspondiente a la espiga presenta el mayor período de elongación, pero es más corto que los adyacentes al mismo. La longitud de los entrenudos comienza a disminuir nuevamente a partir del inmediato superior a la espiga, aunque la máxima longitud le corresponde al pedicelo (pedúnculo) de la panoja.

A partir de IF , en las yemas reproductivas tienen lugar los procesos que otorgan la forma característica a la panoja y espigas del maíz (Bonnett, 1966). En cada inflorescencia, la diferenciación de espiguillas es acrópeta. En el caso de la panoja, las ramificaciones serán las primeras en diferenciarse como proyecciones alrededor del eje central. El desarrollo del polen tiene lugar desde poco después de la iniciación floral hasta poco antes del panojamiento (Begcy y Dresselhaus, 2017). En el caso de la espiga, temprano en su diferenciación queda fijado el número de hileras (≈ 12 a 20), a lo largo de las cuales se irán diferenciando las espiguillas (≈ 40 a 50). A diferencia del trigo (*Triticum aestivum* L.), en el caso del maíz la finalización de la diferenciación no se evidencia por la formación de una espiguilla terminal sino por un cambio en el aspecto del domo apical. Este evento suele coincidir con el comienzo de la elongación de los estigmas de las espiguillas del tercio inferior de la espiga (Ruget y Duburcq, 1983; Otegui y Melón, 1997). En ese momento queda determinado el número potencial de granos que podrá producir la planta. El desarrollo de las inflorescencias concluye con la emisión de polen desde las anteras de la panoja (antesis: al menos una antera visible) y la aparición de los estigmas a través de las chalas (*silking*: al menos un estigma visible) de una o más espigas de cada planta. La antesis comienza en la porción media del eje principal de la panoja y desde allí continúa en ambos sentidos para terminar en las ramificaciones. En ese momento se han expandido todas las hojas diferenciadas, el cultivo ha alcanzado su máxima área foliar y altura (Figura 2.1), y la mayoría de las espiguillas a lo largo de la espiga apical están totalmente desarrolladas y han iniciado la elongación de estigmas. La elongación de estigmas procede acrópetamente, pero los primeros en aparecer suelen ser los de la parte superior del tercio basal de la espiga y los últimos los apicales (Bassetti y Westgate, 1993a). Los estigmas que son fecundados cesan su

crecimiento inmediatamente, mientras que los no fecundados continúan creciendo hasta ca. 15 días después de su aparición. La receptividad de los estigmas decae marcadamente a partir de los 7 días de su aparición (Sadras et al., 1985; Bassetti y Westgate, 1993b), tornándose nula a partir de los 14 días de su emergencia. Los estigmas no fecundados se diferencian de aquellos cuya base ha sido atravesada por el tubo polínico porque no se desprenden del ovario aunque muestren síntomas de senescencia (Herrero y Johnson, 1981; Nielsen, 2016). Al finalizar la emisión de polen en el cultivo, queda determinado el número de ovarios fecundados. No obstante, el número de granos por planta (NGP) puede disminuir durante el período de *cuaje*, que según la temperatura se extiende entre 7 y 20 días postfloración (Kiniry y Ritchie, 1985; Cirilo y Andrade, 1994a). Consecuentemente, el NGP, principal determinante del rendimiento en grano por planta (Capítulo 4), queda establecido en este momento (Figura 2.1).

En el maíz, el desarrollo floral no constituye una restricción a la determinación del número de granos fijados (*cuaje*) en la mayoría de las condiciones de producción (Otegui et al., 1995; Otegui, 1997; Otegui y Melón, 1997; Rattalino Edreira et al., 2011), pero las restricciones al crecimiento pueden provocar un retraso en el desarrollo de la espiga (morfogénesis) y afectar el patrón de emisión de estigmas (Bassetti y Westgate, 1993c; Rossini et al., 2012; Oury et al., 2016). La polinización y fertilización de los ovarios a lo largo de la espiga tiene lugar a partir del inicio de emisión de estigmas (R1) y generalmente continúa durante aproximadamente una semana, aunque el éxito reproductivo de aquellos de la mitad superior de la espiga, de fertilización más tardía, dependerá de que no transcurra una ventana de tiempo superior a 4-5 días (Cárcova y Otegui, 2007). Una leve *protandria* (i.e. anticipación de la antesis respecto a la emisión de estigmas de la espiga superior) es común en maíz, lo cual usualmente da lugar a un intervalo antesis-*silking* (ASI) de unos pocos días. Las restricciones al crecimiento alrededor de floración provocan un incremento de este intervalo (Hall et al., 1982; Bolaños y Edmeades, 1993; Edmeades et al., 1993; D'Andrea et al., 2009) y reducen el número total de estigmas expuestos de manera sincrónica (Oury et al., 2016; Debruin et al., 2018; Messina et al., 2019; Rossini et al., 2020), lo cual provoca un efecto negativo sobre el cuaje de granos. Por el contrario, algunos genotipos expresan anticipación de la emisión de estigmas respecto a la antesis o *protoginia* (Haskell, 1953), particularmente cuando crecen en bajas densidades de plantas y sin restricciones abióticas ni bióticas (Borrás et al., 2009). La protoginia suele mejorar la sincronía de polinización entre ovarios de una misma espiga y también entre espigas (Uribelarrea et al., 2002), promoviendo un aumento de la prolificidad y el cuaje de granos (Cárcova et al., 2000). En condiciones de estrés que aumentan la protandria suele existir falta de polen para los estigmas de aparición tardía (Hall et al., 1982), pero el agregado de polen fértil a esos estigmas no mejora el cuaje (Otegui et al., 1995a) pues se trata de estructuras jerárquicamente dominadas por aquellas polinizadas tempranamente (Cárcova y Otegui, 2007; Capítulo 4). Esta condición 'abortiva' sí pudo ser parcialmente revertida a través de la suplementación de un medio nutritivo mediante perfusión del tallo (Boyle et al., 1991).

Si bien cada planta puede llegar a diferenciar espiguillas en 6 ó 7 yemas axilares, sólo 1 ó 2 darán granos en la mayoría de las condiciones de producción comercial. El número de espigas por planta depende del genotipo y del ambiente (disponibilidad de recursos por planta), siendo particularmente importantes en su determinación las condiciones de los 7 a 15 días previos a la floración (Prine, 1971; Fischer y Palmer, 1984; Jacobs y Pearson, 1991, 1992). Existe una variación importante en la expresión de prolificidad entre genotipos de maíz (De Leon y Coors, 2002), aunque sin un beneficio claro sobre el rendimiento entre híbridos prolíficos y no prolíficos para la mayoría de condiciones de producción (Otegui, 1995), en que se utilizan densidades de plantas $\geq 5\text{-}6$ plantas m^{-2} . Una excepción a esta tendencia se verifica en aquellos ambientes proclives a sequías para los cuales se recomiendan bajas densidades (< 5 plantas m^{-2}), en los cuales los híbridos prolíficos suelen presentar una mayor estabilidad interanual en rendimiento (Ross et al., 2020). En estos casos, la expresión de la prolificidad suele estar asociada con la presencia de más de una espiga con granos en el vástago principal, aunque también existen genotipos que la manifiestan a través del macollaje (Rotili et al., 2021; Capítulo 9).

El llenado del grano comienza a partir de la fertilización del ovario y suele dividirse en tres fases para su estudio: i) la inicial o de crecimiento lento, comúnmente denominada fase *lag*, ii) la de llenado efectivo o de crecimiento lineal, y iii) la final o de maduración (Bewley y Black, 1985; Capítulo 5). En la fase *lag* se define el tamaño potencial de grano (Gambín et al., 2006). El contenido de agua del grano (CAG) aumenta rápidamente, mientras que la tasa de acumulación de biomasa o de crecimiento del grano (TCG) es relativamente baja (Borrás et al., 2003). No obstante, existe en ella una activa división y diferenciación celular, definiéndose los lugares (amiloplastos) en que se depositará el almidón, principal constituyente del tejido endospermático (Capitanio et al., 1983; Reddy y Daynard, 1983; Jones y Schreiber, 1996). Durante la fase de llenado efectivo la TCG se hace máxima, mientras el CAG continúa incrementándose hasta que alcanza un máximo (MCAG) a partir del cual el agua es desplazada por la materia seca que sigue acumulándose en el grano y comienza la pérdida neta de agua (Gambín et al., 2007). Esta segunda fase del llenado es la más larga y considerada crítica, ya que la ocurrencia de condiciones adversas para el cultivo puede verse reflejada en mermas importantes de peso del grano y, en consecuencia, de rendimiento (Borrás et al., 2004). Finalmente, en la fase de maduración, la TCG declina progresivamente hasta hacerse nula. Los granos alcanzan su peso seco máximo y entran en un estado de inactividad (Bewley y Black, 1985), momento en que se produce la necrosis (capa negra) de los haces vasculares en la región de la placenta (Daynard y Duncan, 1969) y se alcanza la “madurez fisiológica” (Brooking, 1990) o R6 (Figura 2.1). Entonces queda definido el PG final y, por lo tanto, el rendimiento en grano del cultivo. En este momento su contenido hídrico ha caído a $\approx 30\text{-}40\%$ (Borrás et al., 2004; Gambín et al., 2007). Otro indicador de la evolución final del llenado del grano es el avance de la *línea de leche*, la cual representa la interfase entre el endosperma harinoso (más sólido) y el lechoso (más líquido). Esta línea progresa desde la corona del grano hacia su base (Afuakwa y Crookston, 1984). Una línea de leche de 50% suele corresponder

a \approx 40% de humedad del grano y \approx 90-95% de su peso final, en tanto que ya no hay línea de leche visible cuando tiene lugar la formación de la capa negra. Así, la línea de leche se anticipa a la ocurrencia de R6 y puede ser un indicador importante de la evolución del llenado del grano en la producción de maíz para silo (Ma et al., 2006). El tramo final de la fase del llenado efectivo y el período que sigue a R6 se caracterizan por una activa pérdida de humedad del grano (Daynard, 1972), fuertemente controlada por la humedad del ambiente, que condiciona la humedad de equilibrio (Martinez-Feria et al., 2019). Este proceso se extiende hasta que los granos alcanzan valores adecuados para su cosecha y posterior comercialización (14,5%).

2.3. Factores ambientales que modulan el desarrollo

Si bien las características fenológicas descritas son válidas para todos los cultivos de maíz, la duración de cada una de las etapas mencionadas puede presentar gran variabilidad. El desarrollo del maíz está influenciado por el genotipo (Shaw y Thom, 1951; Derieux y Bonhomme, 1982; Bonhomme et al., 1994; Infante et al., 2018) y por variables ambientales, principalmente la temperatura y el fotoperíodo (Warrington y Kanemasu, 1983a; b; Kumudini et al., 2014). A continuación, se analizan estos factores y sus interacciones, dejando para secciones posteriores los posibles efectos de restricciones edafoclimáticas (e.g. deficiencias hídricas y nutricionales, golpe de calor) sobre el desarrollo.

2.3.1. Temperatura

Para un genotipo dado, la duración del ciclo es modificada principalmente por la temperatura (Figura 2.2. A), cuya importancia sobre las etapas fenológicas del maíz fue puesta de manifiesto ya en 1914 por Lehenbauer. En casi todos los ambientes estudiados, la temperatura afectó la duración de todas las etapas (Capristo et al., 2007; Tsimba et al., 2013; Kumudini et al., 2014; Shim et al., 2017), motivo por el cual su efecto se describe como ‘universal’. Si bien el tiempo real (i.e., en días) que transcurre hasta alcanzar un estado de desarrollo determinado no es una función lineal de la temperatura (Tollenaar et al., 1979; Warrington y Kanemasu, 1983a), la respuesta de la velocidad o tasa de desarrollo a la misma durante la etapa vegetativa (VE-VT) es aproximadamente lineal en el rango térmico comprendido entre la temperatura base (T_b : temperatura en la cual y por debajo de la cual la velocidad de desarrollo es nula) y la temperatura óptima (T_{op} : temperatura en la cual se alcanza la máxima velocidad de desarrollo; no es sinónimo de óptimo agronómico), denominado ‘rango sub-óptimo’ (Figura 2.2. B). Por encima de la T_{op} el desarrollo se reduce progresivamente, hasta cesar a un umbral definido como temperatura máxima (T_x). T_b , T_{op} y T_x se conocen como temperaturas cardinales, y en maíz tienen valores de \approx 8-10 °C, \approx 30-35 °C y \approx 40-45 °C (Kiniry, 1991; Ritchie y Nesmith, 1991).

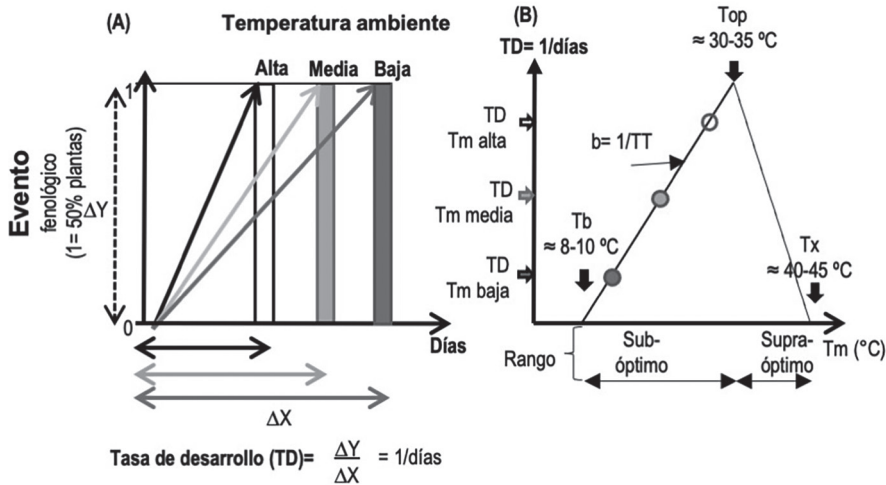


Figura 2.2. Respuesta del desarrollo a la temperatura. (A) Representación de la respuesta general de la fenología a la temperatura, describiendo esquemática y matemáticamente a la tasa de desarrollo (TD). (B) Respuesta de la TD a la temperatura media (T_m) identificando cada una de las situaciones descritas en (A). Se indican los valores más comunes de las temperaturas cardinales (T_b : temperatura base; T_{op} : temperatura óptima; T_x : temperatura máxima). TT : tiempo térmico en $^{\circ}C\text{día}$.

La relación entre temperatura y desarrollo conlleva el concepto de tiempo térmico (TT , en $^{\circ}C\text{día}$), ampliamente utilizado para predecir, con éxito variable, el momento de ocurrencia de los eventos fenológicos de maíz (Kumudini et al., 2014). En la función lineal simple, el TT es la inversa de la pendiente del modelo ajustado entre la tasa de desarrollo y la temperatura para el rango comprendido entre T_b y T_{op} (Ellis et al., 1992), y varía con el genotipo. A partir de este modelo surge la fórmula de cálculo corrientemente utilizada (Ecuación 2.1)

$$TT (^{\circ}C\text{día}) = \sum_0^n (T_m - T_b) \quad [2.1]$$

Siendo T_m la temperatura media del ambiente. Idealmente, en la etapa vegetativa la T_m debería representar al ambiente percibido por el meristema apical, por lo que en etapas tempranas puede ser más preciso emplear la temperatura de los primeros centímetros del suelo que la del aire en abrigo meteorológico (Stone et al., 1999).

Utilizando el concepto de TT se desarrollaron varios modelos de complejidad variable para predecir la duración del ciclo (Kumudini et al., 2014), que son a su

vez utilizados en modelos de simulación de cultivos ampliamente difundidos como el CERES-Maize (Jones y Kiniry, 1986) y el APSIM (Keating et al., 2003). Estos modelos difieren en las temperaturas cardinales y las funciones asociadas para el cálculo de TT, por lo que las comparaciones de resultados utilizando modelos diferentes deben tomarse con cautela. Las predicciones de los modelos de simulación usualmente se focalizan en el TT hasta antesis, *silking* y madurez fisiológica. A su vez, los valores de temperaturas cardinales son menos precisos para la etapa reproductiva. Por ejemplo, la T_b utilizada para todo el ciclo a partir de VE en el modelo CERES-Maize es 8 °C (Kiniry, 1991), mientras que otros autores consideran $T_b = 0^\circ\text{C}$ para el llenado del grano (Sinclair et al., 1990; Tsimba et al., 2013). Hasta el momento, las predicciones de los modelos mencionados no incluyen el período de secado del grano post R6. Los únicos métodos desarrollados para describir la duración del ciclo que sí lo hacen son el de FAO y el de la madurez relativa comparada o simplemente madurez relativa (MR). En su primera versión, el método de FAO utilizó un contenido de humedad del grano de 34-36% como referencia para la comparación de genotipos (Jugenheimer, 1958), que se modificó a menos de 20% en la década de 1990 (Marton et al., 2008). El método MR es el más difundido en el continente americano y consiste en una adaptación del original, denominado *Minnesota Relative Maturity Rating* (MRMR) por su origen en ese estado (Peterson y Hicks, 1973). Este método ordena (*ranking*) a los híbridos de modo tal que dos unidades de MR representa una diferencia del 1% en humedad del grano a cosecha. Así, los híbridos con TT entre 1014 y 1453 °Cdía para todo el ciclo corresponden a unidades FAO 100-500, MRs 75-100 y son recomendados para latitudes entre 48° y 39°, respectivamente, en Canadá y EEUU (Dwyer et al., 1999; Troyer, 2001). Para ambientes de latitud intermedia (30-38 °S) como los de la región Pampeana de Argentina, los híbridos recomendados tienen 1700-1200 °Cd de ciclo total (Otegui et al., 1996; Capristo et al., 2007), lo cual corresponde a MRs 128-110 y FAO 600-500 (Troyer, 2001; Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016), respectivamente. El ciclo recomendado en TT se hace máximo en los ambientes tropicales y subtropicales como algunos de Brasil (Tojo Soler et al., 2005; Bergamaschi et al., 2013) e India (Thimme Gowda et al., 2013), para los cuales las MRs crecen a 125-140 y el ranking FAO a 600-800.

En lo que concierne a los procesos de diferenciación y expansión foliar, que definirán la extensión de la etapa vegetativa y consecuentemente la ubicación de la floración en relación a la oferta ambiental, ya en el embrión de la semilla madura de maíz existen alrededor de 5 hojas diferenciadas además del coleoptile (Bonnett, 1966), con muy poca variabilidad entre híbridos templados (Padilla y Otegui, 2005). Si $T_m > T_b$, todos los meristemas seminales retoman su actividad en las primeras 24 hs luego de la imbibición promovida por la humedad del sustrato. Tanto la diferenciación foliar en el meristema apical durante su fase vegetativa (i.e. pre IF_M) como la aparición de nuevas hojas visibles hasta panojamiento también responden lineal y positivamente a la temperatura en el rango sub-óptimo (Warrington y Kanemasu, 1983b; Hardacre y Turnbull, 1986; Hesketh y Warrington, 1989). El requerimiento de TT para la diferenciación de un primordio foliar recibe el nombre de *plastocrono*

(°Cdía por primordio diferenciado), y varía entre 24,3 y 36,4 °Cdía hoja⁻¹ en función del genotipo (Padilla y Otegui, 2005), con un rango de Tb que ha sido estimado entre 4 y 8,1 °C. La expansión de todas las hojas diferenciadas tiene lugar entre VE y VT. El requerimiento de TT que media entre sucesivas hojas visibles recibe el nombre de *filocrono* (°Cdía por hoja visible). Su valor oscila entre 37-42 °Cdía hoja⁻¹ para híbridos comerciales (Hesketh y Warrington, 1989), aunque puede alcanzar 75 °Cdía hoja⁻¹ para algunos híbridos (Hoogenboom et al., 2017) y variar entre 33 y 62 °Cdía hoja⁻¹ para líneas endocriadas (Giauffret et al., 1995), con un rango de Tb similar al del *plastocrono* dependiendo del genotipo y utilizando la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad (Padilla y Otegui, 2005).

2.3.2. Fotoperíodo

El maíz pertenece a las plantas llamadas 'de día corto', por presentar la mayor tasa de desarrollo bajo fotoperíodos (FP) cortos (Connor et al., 2011). Como consecuencia de su respuesta al FP, el número total de hojas (NTH) puede variar dependiendo de la duración del FP en la fase inducible y el grado de sensibilidad de cada genotipo. Respecto al primer aspecto, el meristema apical del maíz pasa por dos sub-fases durante su etapa vegetativa. La primera, identificada como juvenil, es insensible al FP. La segunda, denominada inducible, sí es sensible al estímulo fotoperiódico y es seguida por una fase de realización, en la cual el meristema ya ha iniciado la diferenciación de estructuras reproductivas (Kiniry et al., 1983). La IF_M se ubica entre estas dos últimas fases y se hace evidente como una elongación del meristema apical (Bonnett, 1966; Stevens et al., 1986). Por el contrario, no existe un cambio morfológico evidente entre la fase juvenil y la inducible, motivo por el cual la detección de la fase juvenil sólo fue posible mediante experimentos de exposición de plantas a una alternancia de FPs cortos y largos de diferente duración y el posterior registro de cambios en la fecha de panojamiento en condiciones controladas de temperatura (Kiniry et al., 1983). En estas condiciones se pudo establecer que, según el genotipo, la fase juvenil concluía entre 4 y 8 días antes de la IF_M cuando las plantas eran sometidas a FPs altamente inducibles (i.e. cortos), mientras que FPs poco inducibles (i.e. superiores a cierto valor umbral) provocaban el alargamiento de esta fase.

Experimentos posteriores conducidos en condiciones controladas permitieron cuantificar con más detalle los principales parámetros de la respuesta al fotoperíodo del maíz, definidos y explicados en la Figura 2.3A. En dichos ensayos se obtuvieron valores que oscilan entre (i) 139 y 344 °Cdía para la fase vegetativa básica (FVB), (ii) 10 y 13 h para el FP umbral (FP_U), y (iii) 0 y 36 °Cdía h⁻¹ para la sensibilidad fotoperiódica (SF) cuando FP>FP_U. La FVB es mínima para los genotipos más precoces (≤ 139 °Cdía) y máxima para los más tardíos (≥ 251 °Cd). Pese a estas características generales de la especie, existen genotipos sin respuesta al FP (Bonhomme et al., 1994). Actualmente, la duración de la fase juvenil documentada para los genotipos de la base de datos del modelo CERES-Maize varía entre 110 y 458

°Cdía, en tanto que la SF se expresa en días calendario por hora de cambio del FP y varía entre 0 y 5 días h⁻¹ (Hoogenboom et al., 2017). Debido a que la interacción FP × SF modifica la duración en días de la fase inducible, una misma variación en días puede significar distintos valores en TT según la temperatura imperante durante dicha fase, lo cual puede o no representar una variación en el NTH. Este aspecto es crítico para capturar los efectos de la interacción genotipo × ambiente sobre dicho rasgo morfológico en condiciones de campo (Tollenaar y Hunter, 1983), y puede explicar las diferencias en el NTH para el mismo híbrido sembrado en el mismo sitio y fecha a través de campañas agrícolas (Cirilo y Andrade, 1994a; Otegui et al., 1995b). Independientemente de estas consideraciones, una cierta sensibilidad fotoperiódica constituye un rasgo adaptativo de la especie, que le permite compensar el acortamiento del ciclo que resulta del aumento de la temperatura que acompaña al alargamiento del día. En términos generales se puede decir que, en regiones templadas como la Pampeana, un genotipo que presenta algo de respuesta fotoperiódica tiende a tener (i) menor NTH en siembras tempranas de principio de primavera que en siembras tardías de fin de primavera, y consecuentemente (ii) un menor requerimiento de TT entre VE y VT para las tempranas que para las tardías, aunque la duración de la etapa vegetativa en días calendarios sea más larga para las primeras que para las segundas (Figura 2.3B). Esto ocurre pues, aunque los FPs más inductivos (i.e., óptimos, porque determinan la menor duración de la FVB) y las temperaturas más bajas durante la fase inducible determinan un menor NTH en siembras tempranas, las temperaturas también más bajas durante su etapa vegetativa (VE-VT) determinan un mayor requerimiento en días calendarios para alcanzar el TT hasta antesis, aunque este TT sea menor que en siembras tardías.

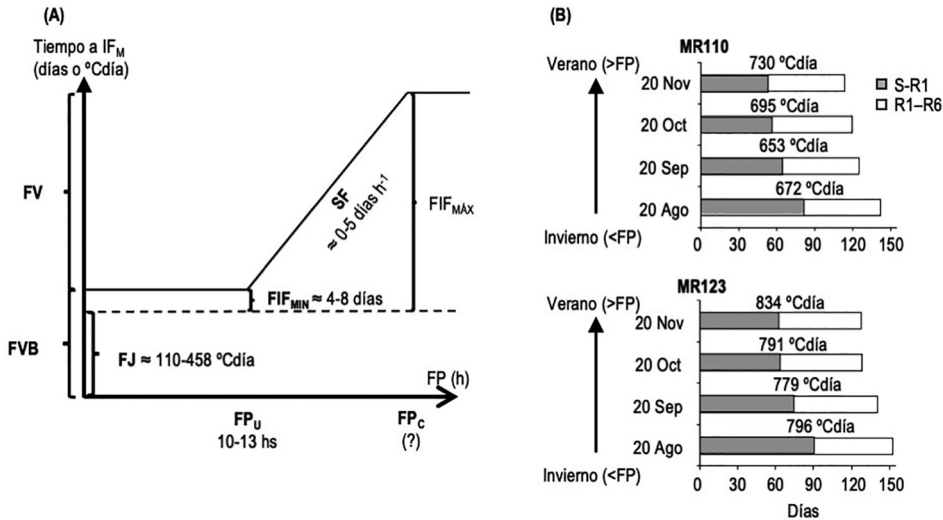


Figura 2.3. (A) Respuesta general del desarrollo al fotoperíodo en maíz para la etapa VE-IF_M. La figura representa esquemáticamente los principales parámetros de la respuesta fotoperiódica y los rangos de valores indicados en la literatura para algunos de ellos. FJ: fase juvenil

(valor constante para un genotipo en tiempo térmico); FIF: fase inducible por FP (con valores mínimos de 4-8 días); FP: fotoperíodo; FP_c : FP crítico (FP a partir del cual la respuesta se satura); FP_u : FP umbral (FP a partir del cual la FIF ya no es mínima y la FV ya no es FVB); FV: fase vegetativa (i.e., bajo FP no óptimo); FVB: fase vegetativa básica (i.e. bajo FP óptimo); IF_M : iniciación floral masculina; SF: sensibilidad al FP. (B) Respuesta del desarrollo para cultivos creciendo a campo en condiciones variables de temperatura y fotoperíodo. Los datos corresponden a dos híbridos de maíz templado de diferente madurez relativa (MR) cultivados a campo en cuatro fechas de siembra entre fin del invierno (20-Ago) con FP corto (<FP) y primavera tardía (20-Nov) con FP largo (>FP) en Rojas (34° 08' S, 60° 59' O), Argentina. Se indica la duración del ciclo en días para las etapas pre (S-R1) y post (R1-R6) *silking* y el requerimiento en tiempo térmico hasta *silking*. Adaptado de (Otegui et al., 1995b).

La interpretación correcta de la interacción genotipo x temperatura x FP es crítica para el ajuste adecuado del ciclo total de un cultivar a la estación de crecimiento disponible en cada sitio, para lo cual se debe evitar también la ocurrencia de temperaturas muy bajas tanto al inicio como al final de la estación de crecimiento. Esta condición puede ser frecuente tanto en siembras muy tempranas (Otegui et al., 1996) como muy tardías en ciertos ambientes templados (Mercau y Otegui, 2014; Bonelli et al., 2016). La ocurrencia de heladas al inicio del ciclo suele tener efectos negativos sobre la estructura del cultivo a través de (i) la disminución de la densidad, cuando se llega al extremo de la muerte de plantas, y (ii) la desuniformidad del *stand* de plantas, porque el maíz no tiene capacidad de compensar la pérdida de individuos y porque las plantas sobrevivientes no retoman el crecimiento de manera uniforme. Los canopeos desuniformes son particularmente críticos en maíz (Liu et al., 2004) porque promueven el establecimiento de jerarquías entre individuos (i.e., plantas dominadas y dominantes) que afectan negativamente la determinación del número de granos y el rendimiento (Maddonni y Otegui, 2004) (Capítulo 11). Las heladas al final del ciclo pueden provocar la finalización anticipada del llenado del grano con la consecuente reducción del rendimiento (Mercau y Otegui, 2014; Bonelli et al., 2016; Baum et al., 2019). Este efecto negativo también puede ocurrir ante condiciones de muy baja irradiancia al final del ciclo, que reducen el crecimiento disponible por cada grano fijado (Cirilo y Andrade, 1996; Maddonni et al., 1998), lo cual acelera el uso de reservas hasta agotarlas anticipadamente (Jones y Simmons, 1983; Uhart y Andrade, 1991) y acorta así el período de llenado, determinando un mayor contenido de humedad del grano en madurez fisiológica (Sala et al., 2007).

Una vez ajustado el ciclo a la estación de crecimiento disponible, la elección correcta del genotipo y la fecha de siembra también debe satisfacer el requisito de adecuar la ocurrencia del período crítico para la fijación de granos con las mejores condiciones para el crecimiento del cultivo. De este modo se busca evitar los efectos negativos de un ambiente estresante sobre la tasa de crecimiento del cultivo (TCC, en $g\ m^{-2}\ día^{-1}$) durante el periodo crítico alrededor de la floración y el intervalo anthesis-*silking* (ASI, expresado en días) (Hall et al., 1982; Bolaños y Edmeades, 1993) y maximizar la duración de dicho periodo (Otegui y Bonhomme, 1998). El logro de este objetivo permite maximizar el número de granos (NG) por unidad de superficie (Andrade et al., 1999) y con ello el rendimiento en grano (Capítulo 4).

2.4. Conclusiones

La sucesión de los eventos fenológicos del cultivo define el esquema temporal de la actividad meristemática generadora de estructuras y de la producción y distribución de biomasa en la planta. El ambiente y el genotipo tienen un efecto importante en el desarrollo del maíz. Así, la temperatura y el fotoperíodo que experimenta el cultivo afectan, en mayor o menor medida según el genotipo, el tiempo y momento en que puede capturar y aprovechar los recursos disponibles. Por lo tanto, el conocimiento de la fenología permite una mejor comprensión de la generación del rendimiento y torna más eficiente la aplicación de prácticas agronómicas.

2.5. Principales conceptos prácticos

- El conocimiento de la fenología del cultivo y de los factores que la determinan orientan la correcta elección del genotipo y de la fecha de siembra para adecuar los cultivos a la oferta ambiental existente en cada localidad.
- Este conocimiento también permite estimar el momento de ocurrencia de periodos críticos para la determinación del rendimiento, lo cual posibilita manejar el cultivo para optimizar su estado fisiológico en dichos periodos.
- El empleo oportuno de distintas técnicas culturales (de manejo) es otro factor altamente dependiente del conocimiento de la fenología. La elección del genotipo apropiado y su fecha de siembra para cada ambiente, la aplicación oportuna de pesticidas y fertilizantes, el ordenamiento más exitoso de los cultivos en una rotación y la sincronización precisa de las floraciones en la producción de semilla híbrida dependen de la posibilidad de predecir con la mayor precisión posible los estados del desarrollo.
- En la última década existió una expansión dramática de la superficie sembrada con maíz en el mundo, tendencia que también se verificó en Argentina. En nuestro país se asoció más con la realización del cultivo en ambientes otrora considerados marginales para el cultivo que con la sustitución de otros cultivos por maíz en las áreas consideradas tradicionales. Esta expansión, que se discute en detalle en los Capítulos 1 y 12, requirió adecuar la fenología del cultivo a condiciones ambientales hasta entonces poco exploradas, lo cual fue posible mediante el uso de modelos de simulación agronómicos que contemplan los conceptos discutidos en este capítulo.

2.6. Referencias

Afuakwa J.J., y R.K. Crookston. 1984. Using the Kernel Milk Line to Visually Monitor Grain Maturity in Maize 1. *Crop Sci.* 24(4): 687–691. doi: 10.2135/cropsci1984.0011183X00

- 2400040015x.
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero, et al. 1999. Kernel Number Determination in Maize. *Crop Sci.* 39(2): 453–459. doi: 10.2135/cropsci1999.0011183X0039000200026x.
- Bassetti P., y M.E. Westgate. 1993a. Emergence, Elongation, and Senescence of Maize Silks. *Crop Sci.* 33(2): 271–275. doi: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300020011x.
- Bassetti P., y M.E. Westgate. 1993b. Senescence and receptivity of maize silks. *Crop Sci.* 33(2): 275–278. doi: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300020012x.
- Bassetti P., y M.E. Westgate. 1993c. Water deficit affects receptivity of maize silks. *Crop Sci.* 33(19): 279–282. doi: 10.2135/cropsci1993.0011183X003300020013x.
- Baum M.E., S. V. Archontoulis, y M.A. Licht. 2019. Planting date, hybrid maturity, and weather effects on maize yield and crop stage. *Agron. J.* 111(1): 303–313. doi: 10.2134/agronj2018.04.0297.
- Begcy K., y T. Dresselhaus. 2017. Tracking maize pollen development by the Leaf Collar Method. *Plant Reprod.* 30(4): 171–178. doi: 10.1007/s00497-017-0311-4.
- Bergamaschi H., S.M.S. da Costa, T.R. Wheeler, and A.J. Challinor. 2013. Simulating maize yield in sub-tropical conditions of southern Brazil using Glam model. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 48(2): 132–140. doi: 10.1590/S0100-204X2013000200002.
- Bolaños J., y G.O. Edmeades. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *F. Crop. Res.* 31(3–4): 253–268. doi: 10.1016/0378-4290(93)90065-U.
- Bonelli L.E., J.P. Monzon, A. Cerrudo, R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *F. Crop. Res.* 198: 215–225. doi: 10.1016/j.fcr.2016.09.003.
- Bonhomme R., M. Derieux, y G.O. Edmeades. 1994. Flowering of Diverse Maize Cultivars in Relation to Temperature and Photoperiod in Multilocation Field Trials. *Crop Sci.* 34(1): 156–164. doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400010028x.
- Bonnett O.T. 1966. Inflorescences of maize, wheat, rye, barley and oats: their initiation and development. University of Illinois, Urbana.
- Borrás L., J.P. Astini, M.E. Westgate, y A.D. Severini. 2009. Modeling anthesis to silking in maize using a plant biomass framework. *Crop Sci.* 49(3): 937–948. doi: 10.2135/cropsci2008.05.0286.
- Borrás L., G.A. Slafer, y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *F. Crop. Res.* 86(2–3): 131–146. doi: 10.1016/j.fcr.2003.08.002.
- Boyle M.G., J.S. Boyer, y P.W. Morgan. 1991. Stem Infusion of Liquid Culture Medium Prevents Reproductive Failure of Maize at Low Water Potential. *Crop Sci.* 31: 1246–1252.
- Capitanio R., E. Gentinetta, y M. Motto. 1983. Grain weight and its components in maize inbred lines. *Maydica* 28: 365–379.
- Capristo P.R., R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2007. Ecophysiological yield components of maize hybrids with contrasting maturity. *Agron. J.* 99(4): 1111–1118. doi: 10.2134/agronj2006.0360.
- Cárcova J., y M.E. Otegui. 2007. Ovary growth and maize kernel set. *Crop Sci.* 47(3). doi: 10.2135/cropsci2006.09.0590.
- Cárcova J., M. Urbelarrea, L. Borrás, M.E. Otegui, y M.E. Westgate. 2000. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Sci.* 40(4).
- Cirilo A.G., y F.H. Andrade. 1994a. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Sci.* 34(4): 1044–1046. doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400040038x.
- Cirilo A.G., y F.H. Andrade. 1994b. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry

- matter partitioning. *Crop Sci.* 34(4): 1039–1043. doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400040037x.
- Cirilo A.G., y F.H. Andrade. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Sci.* 36(2): 325–331. doi: 10.2135/cropsci1996.0011183X003600020019x.
- Connor D.J., R.S. Loomis, y K.G. Cassman. 2011. Crop ecology: productivity and management in agricultural systems.
- D’Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo, y G.H. Eyhérbide. 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *F. Crop. Res.* 114(1): 147–158. doi: 10.1016/j.fcr.2009.07.016.
- Daynard T.B., y W.G. Duncan. 1969. The Black Layer and Grain Maturity in Corn. *Crop Sci.* 9(4): 473–476. doi: 10.2135/cropsci1969.0011183x000900040026x.
- Debruin J.L., B. Hemphill, y J.R. Schussler. 2018. Silk development and kernel set in maize as related to nitrogen stress. *Crop Sci.* 58(6): 2581–2592. doi: 10.2135/cropsci2018.03.0160.
- De Leon N., y J.G. Coors. 2002. Twenty-four cycles of mass selection for prolificacy in the Golden Glow maize population. *Crop Sci.* 42(2): 325–333. doi: 10.2135/cropsci2002.3250.
- Derieux M., y R. Bonhomme. 1982. Heat unit requirements for maize hybrids in Europe. Results of the European FAO sub-network I. Sowing-silking period. *Maydica* 27: 59–77.
- Di Matteo J.A., J.M. Ferreyra, A.A. Cerrudo, L. Echarte, y F.H. Andrade. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *F. Crop. Res.* 197: 107–116. doi: 10.1016/j.fcr.2016.07.023.
- Dwyer L.M., D.W. Stewart, L. Carrigan, B.L. Ma, P. Neave, et al. 1999. Guidelines for comparisons among different maize maturity rating systems. *Agron. J.* 91(6): 946–949.
- Dwyer L.M., D.W. Stewart, R.I. Hamilton, y L. Houwing. 1992. Ear Position and Vertical Distribution of Leaf Area in Corn. *Agron. J.* 84(3): 430–438. doi: 10.2134/agronj1992.00021962008400030016x.
- Edmeades G.O., J. Bolaños, M. Hernández, y S. Bello. 1993. Causes for silk delay in lowland tropical maize population. *Crop Sci.* 1035(July 1992): 1029–1035.
- Ellis R.H., R.J. Summerfield, G.O. Edmeades, y E.H. Roberts. 1992. Photoperiod leaf number and interval from tassel initiation to emergence in diverse cultivars of maize. *Crop Sci.* 32(2): 398–403. doi: 10.2135/cropsci1992.0011183X003200050033x.
- Fischer K.S., y F.E. Palmer. 1984. Tropical maize. In: Goldsworthy, P.R. and Fischer, N.M., editors, *The physiology of tropical field crops*. Wiley, Chichester. p. 213–248
- Gambín B.L., L. Borrás, y M.E. Otegui. 2007. Kernel water relations and duration of grain filling in maize temperate hybrids. *F. Crop. Res.* 101(1): 1–9. doi: 10.1016/j.fcr.2006.09.001.
- Giauffret C., R. Bonhomme, y M. Derieux. 1995. Genotypic differences for temperature response of leaf appearance rate and leaf elongation rate in field-grown maize. *Agronomie* 15(2): 123–137. doi: 10.1051/agro:19950204.
- Hall A.J., F. Vilella, N. Trapani, y C. Chimenti. 1982. The effects of water stress and genotype on the dynamics of pollen-shedding and silking in maize. *F. Crop. Res.* 5(C): 349–363. doi: 10.1016/0378-4290(82)90036-3.
- Hardacre A.K., y H.L. Turnbull. 1986. The Growth and Development of Maize (*Zea mays* L.) at Five Temperatures. *Ann. Bot.* 58(6): 779–787.
- Haskell G. 1953. The graphic evaluation of a breeding system. *Heredity (Edinb.)* 7(2): 239–245. doi: 10.1038/hdy.1953.31.
- Herrero M.P., y R.R. Johnson. 1981. Drought Stress and Its Effects on Maize Reproductive Systems. *Crop Sci.* 21(1): 105. doi: 10.2135/cropsci1981.0011183X002100010029x.
- Hesketh J.D., y I.J. Warrington. 1989. Corn Growth Response to Temperature: Rate and Duration of Lead Emergence. *Agron. J.* 81(4): 696–701. doi: 10.2134/agronj1989.00021962008100040027x.

- Hoogenboom G., J.W. Jones, C.H. Porter, P.W. Wilkens, K.J. Boote, et al. 2017. Decision Support System for Agrotechnology Transfer Version 4.7.0.0.
- Infante P.A., K.J. Moore, A.W. Lenssen, S. V. Archontoulis, P. Scott, et al. 2018. Phenology and biomass production of adapted and non-adapted tropical corn populations in central Iowa. *Agron. J.* 110(1): 171–182. doi: 10.2134/agronj2016.11.0666.
- Jacobs B.C., y C.J. Pearson. 1991. Potential yield of maize, determined by rates of growth and development of ears. *F. Crop. Res.* 27(3): 281–298. doi: 10.1016/0378-4290(91)90067-6.
- Jacobs B.C., y C.J. Pearson. 1992. Pre-flowering Growth and Development of the Inflorescences of Maize. *J. Exp. Bot.* 43(4): 557–563. doi: 10.1093/jxb/43.4.557.
- Jones C.A., y J.R. Kiniry. 1986. CERES-Maize. A simulation model of maize growth and development. Texas A&M University Pres, College Station, TX.
- Jones R.J., y B.M.N. Schreiber. 1996. Kernel Sink Capacity in Maize: Genotypic and Maternal Regulation. *Crop Sci.* 36: 301–306.
- Jones R.J., y S.R. Simmons. 1983. Effect of Altered Source-Sink Ratio on Growth of Maize Kernels. *Crop Sci.* 23(1): 129–134. doi: 10.2135/cropsci1983.0011183X002300010038x.
- Jugenheimer R.W. 1958. Hybrid maize breeding and seed production. FAO, Rome.
- Kapanigowda M., B.A. Stewart, T.A. Howell, H. Kadasrivenkata, y R.L. Baumhardt. 2010. Growing maize in clumps as a strategy for marginal climatic conditions. *F. Crop. Res.* 118(2): 115–125. doi: 10.1016/j.fcr.2010.04.012.
- Keating B.A., P. Carberry, G. Hammer, M. Probert, M. Robertson, et al. 2003. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *Eur. J. Agron.* 18(3–4): 267–288. doi: 10.1016/S1161-0301(02)00108-9.
- Kiniry J.R. 1991. Maize Phasic Development. *Modeling Plant and Soil System.* p. 55–70
- Kiniry J.R., y J.T. Ritchie. 1985. Shade-Sensitive Interval of Kernel Number of Maize. *Agron J* 77(5): 711–715. doi: 10.2134/agronj1985.00021962007700050012x.
- Kiniry J.R., J.T. Ritchie, R.L. Musser, E.P. Flint, y W.C. Iwig. 1983. The Photoperiod Sensitive Interval in Maize. *Agron. J.* 75(4): 687–690. doi: 10.2134/agronj1983.00021962007500040026x.
- Kumudini S., F.H. Andrade, K.J. Boote, G.A. Brown, K.A. Dzotsi, et al. 2014. Predicting Maize Phenology: Intercomparison of Functions for Developmental Response to Temperature. *Agron. J.* 106(6): 2087–2097. doi: 10.2134/agronj14.0200.
- Lehenbauer P.A. 1914. Growth of maize seedlings in relation to temperature. *Physiol. Res.* 1(5): 247–288.
- Lejeune P., y G. Bernier. 1996. Effect of environment on the early steps of ear initiation in maize (*Zea mays* L.). *Plant, Cell Environ.* 19(2): 217–224. doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00243.x.
- Li D., X. Wang, X. Zhang, Q. Chen, G. Xu, et al. 2015. The genetic architecture of leaf number and its genetic relationship to flowering time in maize. *New Phytol.* 210(1): 256–268. doi: 10.1111/nph.13765.
- Liu W., M. Tollenaar, G. Stewart, y W. Deen. 2004. Response of Corn Grain Yield to Spatial and Temporal Variability in Emergence. *Crop Sci.* 44(3): 847. doi: 10.2135/cropsci2004.8470.
- Luque S.F., A.G. Cirilo, y M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *F. Crop. Res.* 95(2–3): 383–397. doi: 10.1016/j.fcr.2005.04.007.
- Ma B.L., K.D. Subedi, D.W. Stewart, y L.M. Dwyer. 2006. Dry matter accumulation and silage moisture changes after silking in leafy and dual-purpose core hybrids. *Agron. J.* 98(4): 922–929. doi: 10.2134/agronj2005.0299.

- Maddoni G.A., y M.E. Otegui. 2004. Intra-specific competition in maize: Early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *F. Crop. Res.* 85(1): 1–13. doi: 10.1016/S0378-4290(03)00104-7.
- Maddoni G.A., M.E. Otegui, y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize. II. Postsilking growth and kernel weight. *F. Crop. Res.* 56(3): 257–264. doi: 10.1016/S0378-4290(97)00093-2.
- Major D.J. 1980. Photoperiod Response Characteristics Controlling Flowering of Nine Crop Species. *Can. J. Plant Sci.* 60(3): 777–784. doi: 10.4141/cjps80-115.
- Marton L.C., D. Szieberth, y M. Csuros. 2008. New method to determine FAO number of maize, *Zea mays* L. *Genetika* 36(1): 83–92. doi: 10.2298/gensr0401083m.
- Mercau J.L., y M.E. Otegui. 2014. A Modeling Approach to Explore Water Management Strategies for Late-Sown Maize and Double-Cropped Wheat-Maize in the Rainfed Pampas Region of Argentina. *Practical Applications of Agricultural System Models to Optimize the Use of Limited Water.* p. 351–373
- Messina C.D., G.L. Hammer, G. McLean, M. Cooper, E.J. van Oosterom, et al. 2019. On the dynamic determinants of reproductive failure under drought in maize. *in silico Plants* 1(1): 1–14. doi: 10.1093/insilicoplants/diz003.
- Morrison T.A., J.R. Kessler, y D.R. Buxton. 1994. Maize internode elongation patterns. *Crop Sci.* 34(4): 1055–1060. doi: 10.2135/cropsci1994.0011183X003400040040x.
- Nielsen R.L. 2016. A Fast & Accurate “Pregnancy” Test for Corn. *Corny News Network*, Purdue Univ. <http://www.kingcorn.org/news/timeless/EarShake.html>.
- Otegui M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinian maize hybrids. *Maydica* 40: 371–376.
- Otegui M.E. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: II. Plant population effects. *Crop Sci.* 37(2): 448–455. doi: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700020024x.
- Otegui M.E., F.H. Andrade, y E.E. Suero. 1995a. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *F. Crop. Res.* 40(2): 87–94. doi: 10.1016/0378-4290(94)00093-R.
- Otegui M.E., y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize I. Ear growth and kernel set. *F. Crop. Res.* 56(3): 247–256. doi: 10.1016/S0378-4290(97)00093-2.
- Otegui M.E., y S. Melón. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: I. Sowing date effects. *Crop Sci.* 37(2): 441–447. doi: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700020023x.
- Otegui M.E., M.G. Nicolini, R.A. Ruiz, y P. Dodds. 1995b. Sowing Date Effects on Grain Yield Components for Different Maize Genotypes. *Agron. J.* 87(1): 29–33. doi: 10.2134/agronj1995.00021962008700010006x.
- Otegui M.E., R.A. Ruiz, y D. Petrucci. 1996. Modeling hybrid and sowing date effects on potential grain yield of maize in a humid temperate region. *F. Crop. Res.* 47(2–3): 167–174. doi: 10.1016/0378-4290(96)00031-7.
- Oury V., F. Tardieu, y O. Turc. 2016. Ovary Apical Abortion under Water Deficit Is Caused by Changes in Sequential Development of Ovaries and in Silk Growth Rate in Maize. *Plant Physiol.* 171(2): 986–996. doi: 10.1104/pp.15.00268.
- Padilla J.M., y M.E. Otegui. 2005. Co-ordination between leaf initiation and leaf appearance in field-grown maize (*Zea mays*): Genotypic differences in response of rates to temperature. *Ann. Bot.* 96(6): 997–1007. doi: 10.1093/aob/mci251.
- Peterson R.H., y D.R. Hicks. 1973. *Minnesota relative maturity rating of corn hybrids.* Saint Paul, MN.
- Prine G.M. 1971. A Critical Period for Ear Development in Maize. *Crop Sci.* 11(6): 782–786. doi: 10.2135/cropsci1971.0011183x001100060003x.

- Rattalino Edreira J.I., E. Budakli Carpici, D. Sammarro, y M.E. Otegui. 2011. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *F. Crop. Res.* 123(2): 62–73. doi: 10.1016/j.fcr.2011.04.015.
- Reddy V.M., y T.B. Daynard. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28: 339–355.
- Ritchie S.W., J.J. Hanway, y G.O. Benson. 1986. How a corn plant develops. *Spec. Rep.* 48: 24.
- Ritchie J.T., y D.S. Nesmith. 1991. Temperature and Crop Development. *Modeling Plant and Soil System.* p. 5–29
- Ross F., J. Di Matteo, y A. Cerrudo. 2020. Maize prolificacy: A source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought-prone environments. *F. Crop. Res.* 247(December 2019): 107699. doi: 10.1016/j.fcr.2019.107699.
- Rossini M.A., I.R. Hisse, M.E. Otegui, y K.E. D'Andrea. 2020. Heterosis and parent-progeny relationships for silk extrusion dynamics and kernel number determination in maize: nitrogen effects. *Crop Sci.*: csc2.20123. doi: 10.1002/csc2.20123.
- Rossini M.A., G.A. Maddonni, y M.E. Otegui. 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N \times stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. *F. Crop. Res.* 133: 90–100. doi: 10.1016/j.fcr.2012.03.010.
- Rotili D.H., V.O. Sadras, L.G. Abeledo, J.M. Ferreyra, J.R. Micheloud, et al. 2021. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *F. Crop. Res.* 265(February). doi: 10.1016/j.fcr.2021.108107.
- Ruget F., y J.B. Duburcq. 1983. Développement reproducteur des bourgeons axillaires chez le maïs : stades de différenciation, nombre de fleurs. *Agronomie* 3(8): 797–808. doi: 10.1051/agro:19830811.
- Sadras V.O., A.J. Hall, y T.M. Schlichter. 1985. Kernel set of the uppermost ear in maize: I. Quantification of some aspects of floral biology. *Maydica* 30: 37–47.
- Sala R.G., M.E. Westgate, y F.H. Andrade. 2007. Source/sink ratio and the relationship between maximum water content, maximum volume, and final dry weight of maize kernels. *F. Crop. Res.* 101(1): 19–25. doi: 10.1016/j.fcr.2006.09.004.
- Shaw R.H., y H.C.S. Thom. 1951. On the Phenology of Field Corn, the Vegetative Period 1. *Agron. J.* 43(1): 9–15. doi: 10.2134/agronj1951.00021962004300010003x.
- Shim D., K.J. Lee, y B.W. Lee. 2017. Response of phenology- and yield-related traits of maize to elevated temperature in a temperate region. *Crop J.* 5(4): 305–316. doi: 10.1016/j.cj.2017.01.004.
- Sinclair T.R., J.M. Bennett, y R.C. Muchow. 1990. Relative Sensitivity of Grain Yield and Biomass Accumulation to Drought in Field-Grown Maize. *Crop Sci.* 30(3): 690. doi: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000030043x.
- Stevens S.J., E.J. Stevens, K.W. Lee, A.D. Flowerday, y C.O. Gardner. 1986. Organogenesis of the Staminate and Pistillate Inflorescences of Pop and Dent Corns: Relationship to Leaf Stages 1. *Crop Sci.* 26(4): 712. doi: 10.2135/cropsci1986.0011183x002600040016x.
- Stone P.J., I.B. Sorensen, y P.D. Jamieson. 1999. Effect of soil temperature on phenology, canopy development, biomass and yield of maize in a cool-temperate climate. *F. Crop. Res.* 63(2): 169–178. doi: 10.1016/S0378-4290(99)00033-7.
- Tetio-Kagho F., y F.P. Gardner. 1988. Responses of Maize to Plant Population Density. II. Reproductive Development, Yield, and Yield Adjustments. *Agron. J.* 80(6): 935. doi: 10.2134/agronj1988.00021962008000060019x.
- Thimme Gowda P., S.I. Halikatti, y S.B. Manjunatha. 2013. Thermal Requirement of Maize (

- Zea mays* L.) as Influenced by Planting Dates and Cropping Systems. Res. J. Agric. Sci. 4(2): 207–210.
- Tojo Soler C.M., P.C. Sentelhas, y G. Hoogenboom. 2005. Thermal time for phenological development of four maize hybrids grown off-season in a subtropical environment. J. Agric. Sci. 143(2–3): 169–182. doi: 10.1017/S0021859605005198.
- Tollenaar M., T.B. Daynard, y R.B. Hunter. 1979. Effect of Temperature on Rate of Leaf Appearance and Flowering Date in Maize. Crop Sci. 19(May-June): 363–366. doi: 10.2135/cropsci1979.0011183X001900030022x.
- Tollenaar M., y R.B. Hunter. 1983. A Photoperiod and Temperature Sensitive Period for Leaf Number of Maize. Crop Sci. 23(3): 457. doi: 10.2135/cropsci1983.0011183X002300030004x.
- Trachsel S., S.M. Kaepler, K.M. Brown, y J.P. Lynch. 2011. Shovelomics: High throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. Plant Soil 341(1–2): 75–87. doi: 10.1007/s11104-010-0623-8.
- Troyer F. 2001. Temperate Corn — Background, Behavior, and Breeding. Corn: Chemistry and Technology. CRC Press. p. 393–466
- Tsimba R., G.O. Edmeades, J.P. Millner, y P.D. Kemp. 2013. The effect of planting date on maize: Phenology, thermal time durations and growth rates in a cool temperate climate. F. Crop. Res. 150: 145–155. doi: 10.1016/j.fcr.2013.05.021.
- Uhart S.A., y F.H. Andrade. 1991. Source-sink relationships in maize grown in a cool-temperate area. Agronomie 11: 863–875.
- Uribelarrea M., J. Cárcova, M.E. Otegui, y M.E. Westgate. 2002. Pollen production, pollination dynamics, and kernel set in maize. Crop Sci. 42(6): 1910–1918. doi: 10.2135/cropsci2002.1910.
- Warrington I.J., y E.T. Kanemasu. 1983a. Corn growth response to temperature and photoperiod I. Seedling emergence, tassel initiation, and anthesis. Agron. J. 75(5): 794–754. doi: 10.2134/agronj1983.00021962007500050008x.
- Warrington I.J., y E.T. Kanemasu. 1983b. Corn Growth Response to Temperature and Photoperiod II. Leaf-Initiation and Leaf- Appearance Rates. Agron. J. 75(5): 755–761. doi: 10.2134/agronj1983.00021962007500050010x.



Capítulo 3

Crecimiento del cultivo

Fernando Andrade

Nicolás Neiff

José Andrade



3. Crecimiento del cultivo

Fernando Andrade, Nicolás Neiff y José Andrade

3.1. Introducción

El crecimiento del cultivo se debe, principalmente, al balance neto positivo del intercambio de carbono entre la planta y su ambiente. En dicho balance, las pérdidas por respiración son sobre compensadas a través del proceso de fotosíntesis, mediante el cual la planta transforma la energía solar en energía química.

El maíz, por ser una especie C₄, muestra una alta tasa de fotosíntesis foliar (Hesketh, 1963). La fotosíntesis neta responde positivamente a la temperatura hasta alcanzar valores máximos entre 28 y 35°C (Larcher, 2003), para luego declinar fuertemente por encima de 38°C (Craft-Brandner y Salvucci, 2002). La reducción de la fotosíntesis neta por altas temperaturas puede atribuirse en parte a incrementos en la tasa de respiración (Di Matteo et al., 2018; Kettler et al., 2022), principalmente la de mantenimiento (Pening de Devries, 1975; Barnes y Hole, 1978). Las altas temperaturas producen, además, daños a nivel fotoquímico (Sinsawat et al. 2004; Karim et al., 1999), reducciones en la estabilidad de las membranas celulares y sobre-producción de moléculas reactivas al oxígeno (Chen et al., 2010; Neiff et al., 2019). Las bajas temperaturas también reducen la fotosíntesis y el crecimiento de los tejidos por afectar la actividad enzimática, las estructuras celulares y la integridad de las membranas (Hale y Orcutt, 1987). La tasa de fotosíntesis foliar del maíz responde, además, a la radiación incidente, a la concentración de CO₂ (en menor medida que las especies C₃), a la disponibilidad de agua y nutrientes, entre otros factores ambientales (Larcher, 2003; Aschalew et al., 2016).

El maíz es muy eficiente en convertir radiación en biomasa. En un día diáfano de verano en la zona maicera núcleo argentina, un cultivo de maíz libre de limitaciones hídricas, nutricionales y sanitarias puede acumular más de 400 kg de materia seca aérea por hectárea (40 g m⁻²) (Andrade et al., 1996). Estos valores son superiores a los de otros cultivos pampeanos extensivos de verano como la soja.

En este capítulo se analizan para el cultivo de maíz, los componentes de la tasa de crecimiento, la acumulación de biomasa a lo largo del ciclo y la partición de materia seca entre los distintos órganos de la planta. Se discuten, además, los efectos de las principales prácticas de manejo en el crecimiento del cultivo.

3.2. Componentes de la tasa de crecimiento del cultivo

La tasa de crecimiento del cultivo (TCC; expresada en materia seca por unidad de superficie y por día; Ecuación 3.1) resulta del producto diario de la radiación

fotosintéticamente activa incidente (R_{inc}), la capacidad o eficiencia del cultivo para interceptar R_{inc} (e_i) y la eficiencia del cultivo para convertir la radiación interceptada en biomasa (e_c). Este último componente generalmente se describe como eficiencia de conversión. La radiación fotosintéticamente activa interceptada (R_{int}) es el producto de la R_{inc} y de la fracción de la misma que es interceptada por el cultivo (e_i).

$$TCC \text{ (g m}^{-2} \text{ d}^{-1}\text{)} = R_{inc} \text{ (MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}\text{)} \times e_i \times e_c \text{ (g MJ}^{-1}\text{)} \quad [\text{Ecuación 3.1}]$$

Así, en un día en el que la R_{inc} es $12,5 \text{ MJ m}^{-2}$ la fracción interceptada $0,95$ y la e_c 3 g MJ^{-1} , el cultivo acumula $35,6 \text{ g m}^{-2}$. A continuación, se describen los componentes de la Ecuación 3.1.

3.2.1 Radiación incidente

Las hojas individuales de maíz en posición perpendicular a los rayos emitidos por una fuente de radiación lumínica, incrementan su tasa fotosintética a medida que aumenta la radiación incidente, hasta alcanzar valores próximos a la saturación con niveles de radiación equivalentes a los que experimenta un cultivo en días de verano con alta heliofanía (Gardner et al., 1985; Larcher, 2003). Por el contrario, la fotosíntesis de un cultivo, cuyas hojas se disponen ofreciendo diversos ángulos con respecto a la dirección de los rayos solares y una proporción de la superficie de las mismas se encuentra sombreada en el interior del canopeo, muestra una respuesta lineal a aumentos de radiación incidente. Entonces, a nivel de cultivo, es de esperar obtener respuestas lineales de intercambio neto de carbono o de tasa de crecimiento a una mayor intensidad de radiación, sin observar saturación.

De la radiación incidente, solo la fracción comprendida entre longitudes de onda de 400 y 700 nanómetros es fotosintéticamente activa (R_{inc}). Además, la radiación incidente que recibe el cultivo de maíz a lo largo de su ciclo de crecimiento puede modificarse con el grupo de madurez relativa del cultivar y con la fecha de siembra (Capítulos 13 y 12).

3.2.2. Intercepción de radiación

No toda la R_{inc} durante el período de crecimiento es aprovechada por el cultivo. En los primeros estadios de su desarrollo éste carece de la superficie foliar suficiente como para captar una alta proporción de la luz incidente. A medida que despliega nuevas hojas, el cultivo incrementa el porcentaje de R_{inc} que es capaz de interceptar.

Durante las primeras etapas de crecimiento, el maíz invierte una gran parte de

recursos (fotoasimilados y nutrientes) en producir hojas, lo que a su vez promueve el aumento de la e_i . Desde la emergencia de las plántulas (VE) hasta la floración (VT-R1), el cultivo desarrolla un área foliar que llega a ser de 3 a 5 veces mayor al área de suelo que cubre, relación conocida como índice de área foliar (IAF). O sea, el IAF es la superficie foliar activa expresada por unidad de superficie de suelo. Por su parte, la e_i es una función exponencial de IAF (Figura 3.1), con una curvatura que depende de un coeficiente de extinción (k , Ecuación 3.2) que para el maíz suele oscilar entre 0,42 y 0,71, dependiendo del cultivar y del método de cálculo (Lacasa et al., 2021).

$$e_i = 1 - e^{-k \times IAF} \quad \text{[Ecuación 3.2]}$$

El coeficiente de extinción (k) se refiere a la atenuación de la luz a medida que atraviesa las capas de hojas del cultivo. Depende en gran medida de la disposición de las hojas, principalmente, su ángulo de inserción (Gardner et al., 1985). El maíz es una planta erectófila, con la mayoría de las hojas dispuestas con altos ángulos con respecto a la horizontal. En consecuencia, los cultivos de maíz necesitan más IAF que cultivos de especies más planófilas para interceptar una fracción de Rinc dada. El k varía con la etapa fenológica del cultivo y es afectado por la densidad y el espaciamiento entre hileras (Capítulos 9 y 10) y puede mostrar diferencias entre cultivares (Maddoni, et al. 2001). El IAF requerido para lograr el 95% de intercepción de la radiación incidente se denomina IAF crítico (IAF_c). Este comúnmente alcanza en maíz un valor entre 3 y 4 dependiendo de la disposición de las hojas del híbrido, de los patrones de siembra y de otros factores que afectan el k .

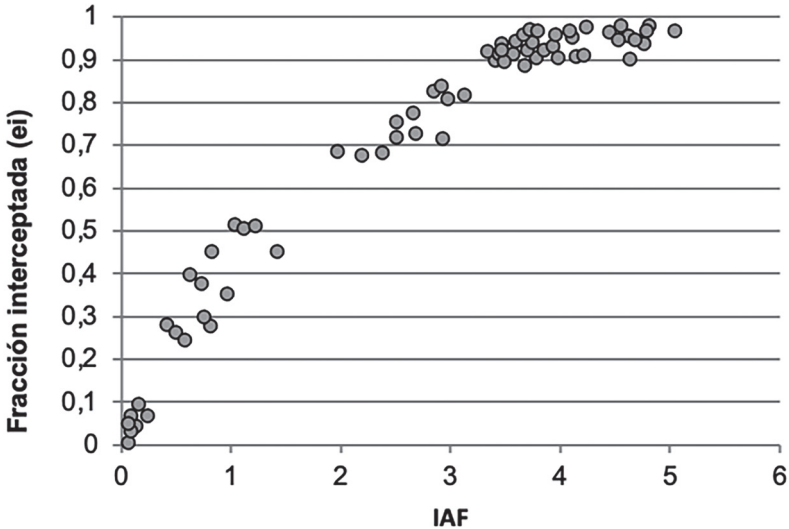


Figura 3.1: Fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente interceptada por el cultivo (e_i) en función del índice de área foliar (IAF), para maíces sembrados en Balcarce bajo riego y fertilización en esquemas de alta producción. Si los puntos se ajustan a la ecuación $e_i = 1 - e^{-k \times IAF}$, k representa el coeficiente de extinción de la radiación en el cultivo. Los ES variaron entre 0,1 y 0,3 para IAF y entre 0,03 y 0,05 para e_i (extraído de Andrade et al., 1996).

El área foliar es función del crecimiento y la senescencia foliar. El crecimiento del área foliar depende del número y tamaño de las hojas. El número de hojas está regulado principalmente por el genotipo (Dwyer et al., 1992) y por las condiciones ambientales, principalmente el fotoperiodo (Capítulo 2). Híbridos sensibles al fotoperiodo presentan mayor área foliar por planta bajo días largos debido a un mayor número de hojas diferenciadas durante el periodo inductivo (Bonhomme et al., 1991; Kiniry et al., 1983). Sin embargo, el desarrollo y la expansión de las hojas individuales dependen en gran medida de la temperatura (Ritchie y Nesmith, 1991).

La tasa de aparición de hojas aumenta entre 8 y 34°C y disminuye con temperaturas más altas (Kiniry, 1991). Por ser el maíz una especie de hábito de crecimiento determinado, la diferenciación foliar finaliza con el cambio de estado vegetativo a reproductivo en el ápice (estadio V6) y la aparición de hojas finaliza previo al panojamiento.

En condiciones de bajo o moderado déficit de presión de vapor, la tasa de expansión foliar es una función directa de la temperatura (máxima entre 22 y 32°C; Ritchie y Nesmith, 1991; Devi y Reddy, 2018) mientras que la duración del período de expansión está inversamente relacionada con la temperatura (Hay y Walker, 1989). Por la integración de estos dos procesos, el cultivo alcanza el área foliar máxima con temperaturas diarias promedio de 21°C (Hardacre y Turnbull, 1986; Reid et al., 1990; Wilson et al., 1973; Maddonni y Otegui, 1996).

Por ser el maíz una especie de hábito de crecimiento determinado, la máxima área foliar se alcanza en momentos cercanos a la floración (Figura 3.2). Posteriormente, el área foliar se reduce en función de la tasa de senescencia (Borrás et al., 2003).

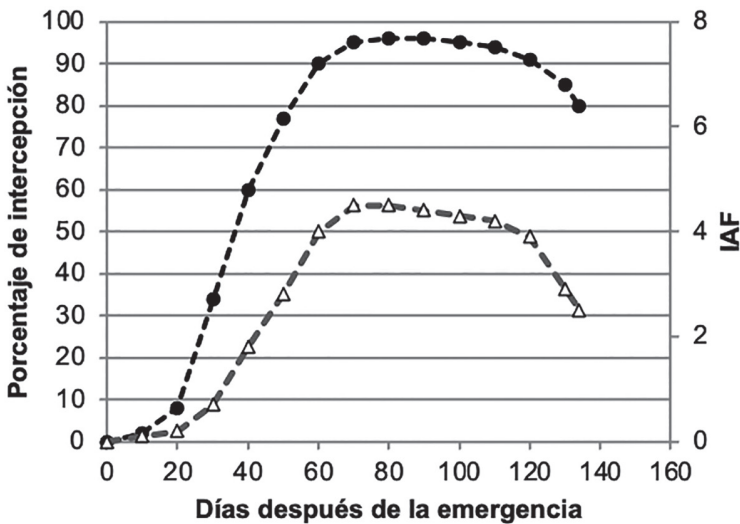


Figura 3.2: Evolución del porcentaje de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa incidente ($e_i \times 100$; círculos negros), y del IAF (triángulos) para un cultivo de maíz creciendo en Balcarce, Provincia de Buenos Aires (adaptado de Andrade et al., 1996). La floración ocurrió a los 75 días después de emergencia.

La fracción de la radiación incidente que es interceptada (e_i) aumenta en la medida que el cultivo despliega y expande sus hojas (Figura 3.1). A su vez, la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) aumenta con el incremento en la eficiencia de interceptación de radiación, alcanzándose los valores máximos cuando el porcentaje de interceptación se aproxima al 95% ($e_i = 0,95$; Figura 3.3). Por lo tanto, la TCC se incrementa con el IAF de manera curvilínea, observándose una respuesta de tipo crítico y no óptimo ya que las hojas sombreadas son generalmente las maduras y éstas no son parásitas (Gardner et al., 1985).

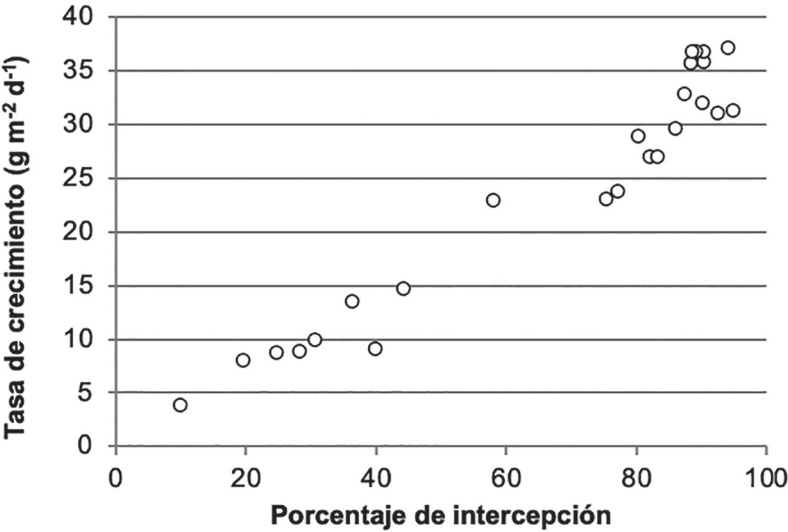


Figura 3.3: Tasa de crecimiento del cultivo en función del porcentaje de interceptación de la radiación fotosintéticamente activa ($e_i \times 100$). $y = 0,38x - 1,26$; $R^2 = 0,93$. Datos obtenidos para condiciones similares de Rinc. Híbrido DK636, meses de diciembre y enero de 2 campañas. Variables densidad de plantas y fecha de siembra.

La tasa de expansión de las hojas es muy sensible a los déficits hídricos y de nutrientes (Capítulos 8 y 7) y a otros factores de estrés.

Deficiencias de nitrógeno reducen la expansión foliar y el área foliar (Figura 3.4a) sin afectar mayormente el número de hojas (Uhart y Andrade, 1995; Muchow y Davis, 1988; McCullough et al., 1994; D’Andrea et al., 2006). Como consecuencia de la menor área foliar activa se reduce la proporción de la Rinc que es interceptada por el cultivo y, en consecuencia, la producción de biomasa. No obstante, algunos autores (Vos et al., 2005; Lemaire et al., 2008) concluyen que el maíz, ante deficiencias de nitrógeno, reduce más la cantidad de nitrógeno por unidad de área foliar (NFE) que el IAF. Además, reducciones de IAF no afectan o producen escaso efecto en e_i para valores cercanos o superiores al IAFc (Figura 3.1).

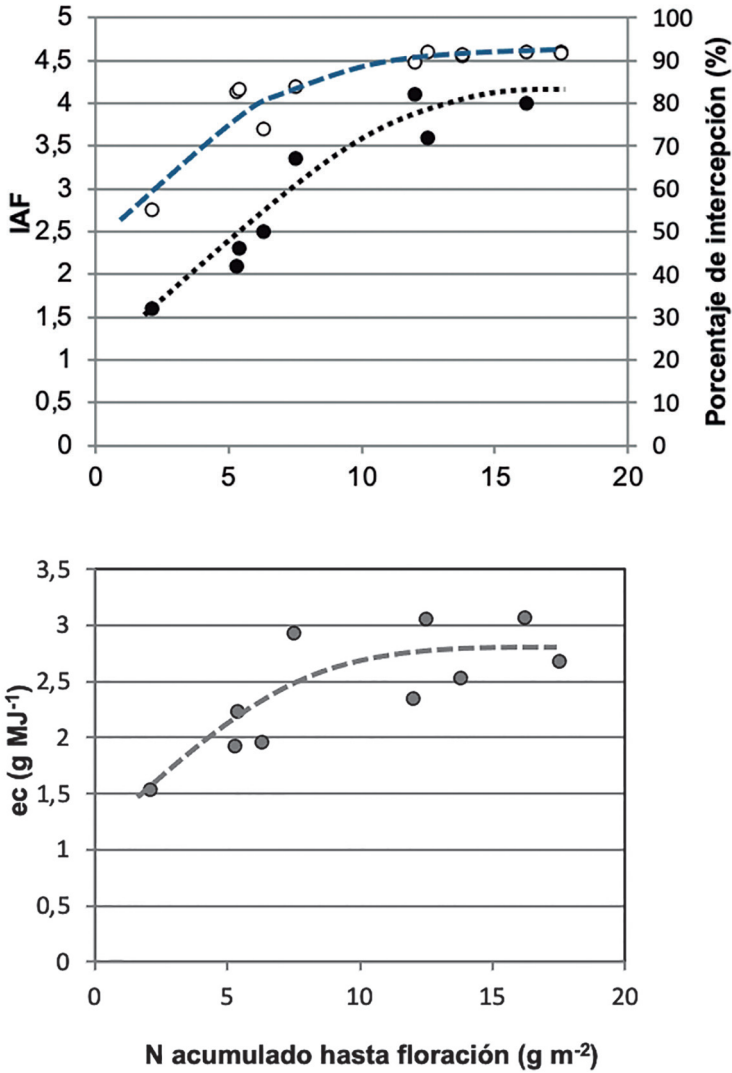


Figura 3.4: a) Índice de área foliar (IAF) en floración (círculos negros), porcentaje de intercepción ($e_i \times 100$) en floración (círculos blancos) y b) eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa (ec) promedio del ciclo (círculos grises) en respuesta al nivel de estrés nitrogenado expresado como N acumulado hasta floración. El N acumulado se relacionó estrecha e inversamente con el índice de estrés nitrogenado ($R^2 = 0,91$). Datos extraídos de (Uhart y Andrade, 1995).

La cobertura del cultivo está también fuertemente afectada por la disponibilidad de agua. Gran parte del efecto de deficiencias hídricas se explica a través de la re-

ducción en el crecimiento foliar (Figura 3.5) o de la aceleración de su senescencia y, por lo tanto, de la intercepción de radiación (Otegui et al., 1995a; Song et al., 2018; Capítulo 8). Ante deficiencias hídricas las células vegetales pierden turgencia lo que en interacción con señales químicas de las raíces reducen la tasa de expansión foliar (Hsiao y Acevedo, 1975; Salah y Tardieu, 1997). Este proceso fisiológico es afectado en niveles de potencial de agua en tejidos foliares aún no restrictivos para otros procesos metabólicos como la fotosíntesis y la respiración (Figura 3.5).

En ausencia de déficits hídricos, los tejidos se expanden más de día que de noche debido a las mejores condiciones térmicas diurnas. Con déficits hídricos, no obstante, el crecimiento y la expansión foliar se reducen durante el día por deshidratación, y se recuperan hacia la noche, cuando las plantas se rehidratan (Salah y Tardieu 1997). Para este crecimiento nocturno se utilizan los foto-asimilados producidos durante las horas de luz solar.

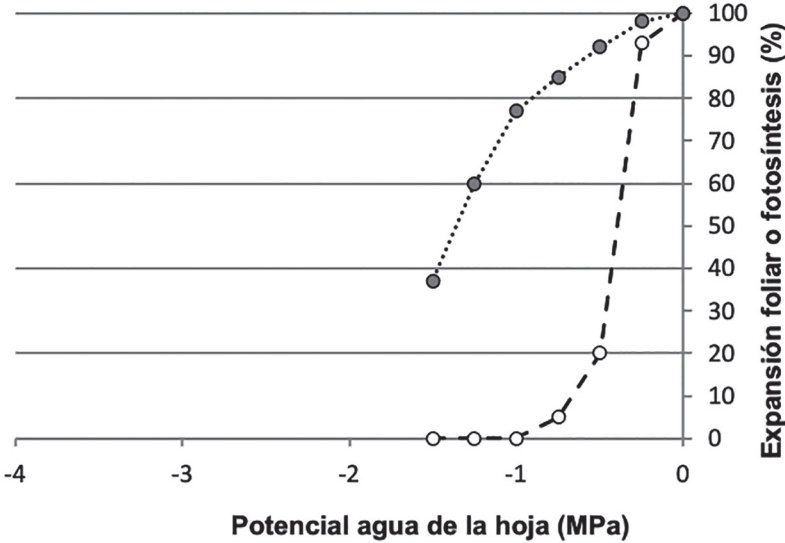


Figura 3.5: Tasa de expansión foliar (círculos blancos) y de fotosíntesis foliar (círculos grises) del maíz en función del potencial agua de la hoja expresado en Megapascales. Valores expresados en porcentaje del tratamiento testigo sin estrés. Adaptado de Boyer, 1970.

3.2.3. Eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa

La radiación solar capturada por el cultivo es convertida en biomasa a través de la fotosíntesis. La ec promedio del maíz durante la temporada de crecimiento es más alta que la de otros cultivos de verano como la soja y el girasol (Andrade et al., 2005). Para el cultivo de maíz, la ec generalmente se ubica entre 2 y 4 g MJ⁻¹

(Andrade et al., 1992; Hao et al., 2016; Lindquist et al., 2005; Otegui et al., 1995b; Westgate et al., 1997), cuando esta variable se expresa en biomasa aérea y sobre radiación fotosintéticamente activa interceptada (Rint).

El maíz presenta alta eficiencia de conversión ya que no presenta fotorespiración detectable por poseer un metabolismo de fijación de carbono por la vía C₄. Esta característica le confiere un ritmo fotosintético entre un 30 y un 40% mayor que el de las especies C₃ (Hesketh, 1963).

Además, su canopeo está conformado por hojas erectas y con buena separación vertical entre ellas, lo que le otorga un bajo coeficiente de extinción lumínica. Un bajo k posibilita una penetración y distribución más uniforme de la luz en el perfil, lo que aumenta el número de hojas por encima del punto de compensación lumínico y la eficiencia fotosintética. Ello le confiere ventajas comparativas para la fotosíntesis del cultivo una vez alcanzados altos valores de cobertura. Por último, el costo energético de los principales metabolitos producidos por la planta de maíz es bajo y prácticamente similar en sus distintas etapas de desarrollo. El maíz produce principalmente celulosa durante su fase de crecimiento vegetativo y almidón durante el llenado de los granos; ambos polisacáridos están conformados por moléculas de glucosa y poseen, por lo tanto, menor valor energético que las proteínas o las grasas (Varlet Grancher et al., 1982).

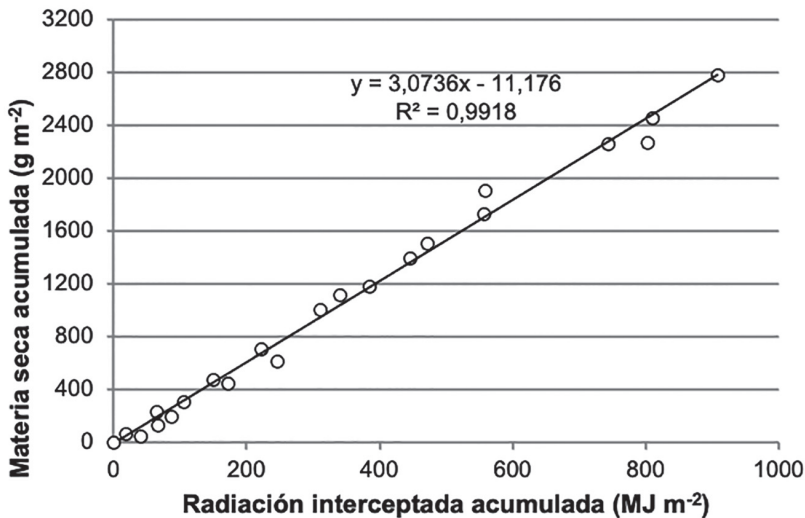


Figura 3.6: Relación entre la materia seca aérea acumulada y la radiación fotosintéticamente interceptada acumulada a lo largo del ciclo de un cultivo de maíz conducido bajo esquema de alta producción. La pendiente de la función lineal representa la eficiencia de conversión de la Rint en biomasa. La eficiencia de conversión fue 3,07 (error estándar = 0,04; R² = 0,99). Datos tomados de Andrade et al. (1996).

La Figura 3.6 muestra la relación lineal que se obtiene al graficar la producción de materia seca acumulada en función de la radiación interceptada acumulada. La pendiente de esta relación es una medida de la eficiencia de conversión de la Rint en biomasa vegetal (ec). Los ajustes de estas relaciones a modelos lineales obtenidos en varias condiciones ambientales y con diferentes cultivares resultaron ser altamente significativos, indicando valores de ec de 2,3 a 3 g MJ⁻¹. Las diferencias en valores de eficiencia de conversión estuvieron más ligadas a efectos ambientales que a variaciones genéticas. Las menores ec corresponden a ambientes con temperaturas más bajas que las óptimas para el proceso de fotosíntesis o con mayores déficits de presión de vapor (Andrade et al., 1996). Además, ambientes con altas temperaturas nocturnas aumentan la respiración y conducen a reducciones en la ec por un balance menos positivo entre la fotosíntesis y la respiración (Kettler et al., 2022)

En condiciones normales de cultivo (fecha de siembra oportuna, buena disponibilidad hídrica y nutricional, óptima sanidad) el maíz presenta una relación sostenidamente lineal entre la cantidad acumulada de materia seca y la de Rint acumulada a lo largo de su ciclo, aún hasta momentos próximos a la madurez fisiológica (Andrade et al., 1996; Figura 3.6). Sin embargo, dado que las bajas temperaturas ejercen un efecto negativo sobre la ec (Andrade et al., 1993a) (Figura 3.7), en ambientes templados esta variable es disminuida durante las etapas iniciales del período vegetativo en siembras tempranas, así como durante la fase final del llenado de granos en siembras tardías (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui et al., 1995b; Wilson et al., 1995; Bonelli et al., 2020; Capítulo 12).

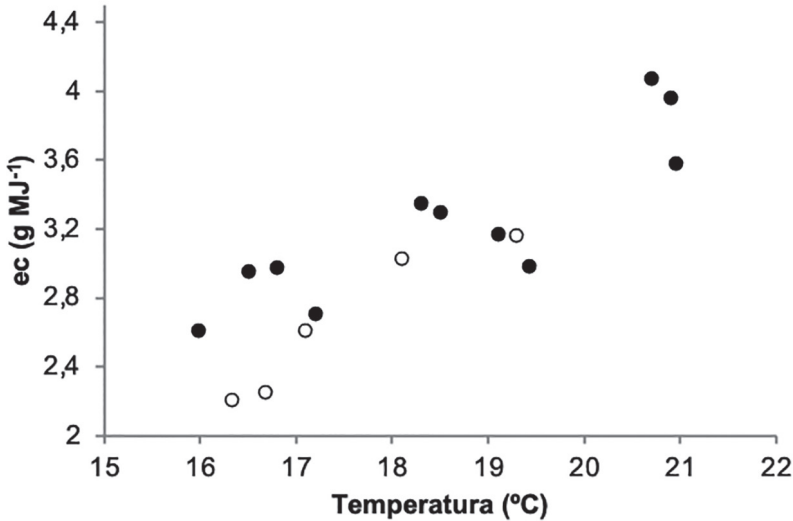


Figura 3.7: Relación entre la eficiencia de conversión de la radiación interceptada en biomasa aérea (ec) y la temperatura media diaria, durante el periodo comprendido entre la emergencia

y la floración. Los círculos negros corresponden a distintas fechas de siembra para un mismo año, mientras que los círculos vacíos corresponden a fechas de octubre de cinco años diferentes. La ecuación de regresión de los datos es $ec = -1,8 + 0,27 T$ ($r = 0,87$). Datos de Andrade et al. (1993).

Deficiencias hídricas, nutricionales, estrés térmico y otros factores de estrés también reducen la ec (Muchow, 1989; Muchow y Davis, 1988; Uhart y Andrade, 1995; Sinclair y Muchow, 1999; Cicchino et al., 2010 a y b; Rattalino Edreira y Otegui, 2012; Song et al., 2018; Bonelli y Andrade, 2020).

Deficiencias en la nutrición nitrogenada del cultivo afectan la ec por un bajo contenido de nitrógeno en hoja que disminuye su ritmo fotosintético (Sinclair y Horie, 1989; Acciaresi et al., 2014; Figura 3.4b). El estrés nitrogenado produce una coloración verde claro a amarillenta en las hojas debido a la merma en el contenido de clorofila y a su senescencia anticipada. Uhart y Andrade (1995) observaron que las deficiencias de N afectaron la ec en menor medida que el IAF (Figura 3.4). La eficiencia de intercepción de radiación fue relativamente menos afectada que el IAF (Figura 3.4) debido a la relación curvilínea entre ambas variables (Figura 3.1). Algunos autores, sin embargo, concluyeron que para especies C4 como el maíz, opuesto a lo que ocurre para especies C3, el valor crítico de nitrógeno foliar específico (contenido de N por unidad de superficie foliar) por debajo del cual se afecta la ec fue más alto que el valor crítico por debajo del cual se reduce la expansión foliar (Vos et al., 2005; Lemaire et al., 2008). Por lo tanto, estos autores afirman que, en maíz, la capacidad fotosintética y la ec son más sensibles a una deficiencia de nitrógeno que la expansión foliar y la intercepción de radiación.

Las deficiencias de agua también reducen la ec. No obstante, la tasa fotosintética por unidad de área foliar es menos sensible a los déficits de agua que la expansión de las hojas (Boyer, 1970; Gifford et al., 1984; Sadras y Milroy, 1996; Muller et al., 2011); (Figura 3.5). Las reducciones en ec ante deficiencias hídricas se deben a factores estomáticos y no estomáticos (Farquhar y Sharkey, 1982). El cierre estomático que permite regular eficazmente la pérdida de agua frente a altas demandas hídricas reduce también la difusión del dióxido de carbono hacia los sitios de carboxilación, disminuyendo el ritmo fotosintético. Por otro lado, la pérdida de potencial agua de la hoja afecta los procesos bioquímicos de la fotosíntesis (Muchow, 1989; Otegui, 1995a). La prevalencia de los factores estomáticos o no estomáticos está indicada por la dirección de los cambios en la concentración de CO_2 en la cámara subestomática (Neiff et al., 2019).

Episodios de estrés térmico con temperaturas superiores a 34°C alrededor de floración reducen la ec, existiendo un efecto de recuperación cuando las condiciones térmicas son más propicias (Rattalino Edreira y Otegui, 2012). Las caídas en ec por estrés térmico se asocian con reducciones en la tasa fotosintética (Neiff et al., 2016) y en la máxima eficiencia del fotosistema II (Neiff et al., 2019). A pesar de la recuperación post estrés térmico, las reducciones en fotosíntesis y consecuentemente en la ec, penalizan la tasa de crecimiento del cultivo.

Finalmente, desbalances en la relación fuente-destino durante el llenado de gra-

nos también pueden afectar la eficiencia de conversión en maíz (Capítulo 6). Por ejemplo, altas relaciones fuente-destino durante el llenado de los granos pueden reducir la *ec* (Borrás y Otegui, 2001; Rajcan y Tollenaar, 1999; Dalla Valle et al., 2008) posiblemente por mecanismos de retrocontrol de la fotosíntesis provocados por la acumulación de asimilados en hoja frente a limitaciones en la demanda de los destinos metabólicos (Zamski y Schaffer, 1996).

3.2.4. Senescencia

El porcentaje de intercepción de la Rinc y la *ec* son afectados por el proceso de senescencia. La senescencia de las hojas es un proceso complejo y altamente regulado que está determinado genéticamente y modulado por factores ambientales (Thomas y Ougham, 2015). Dicho proceso se produce como parte del desarrollo normal de las plantas, pero puede ser inducido tempranamente por factores de estrés (Buchanan-Wollaston et al., 2003). La senescencia genéticamente programada de la hoja consiste en una serie de eventos bioquímicos y fisiológicos que se suceden desde el estado de hoja completamente expandida hasta su muerte. Estos incluyen la degradación de estructuras celulares y subcelulares y de macromoléculas, y la removilización de los productos resultantes a otros destinos de la planta (Prochazkova et al., 2001). El proceso puede ser caracterizado entonces por medio de una secuencia de eventos moleculares, bioquímicos, fisiológicos y macroscópicos como área verde, contenido de clorofila, tasa de fotosíntesis, contenido de azúcares solubles, actividad de enzimas fotosintéticas (Venturino et al., 2010). Los principales factores ambientales que aceleran la senescencia incluyen baja radiación, baja proporción rojo:rojo lejano, deficiencias de agua y nutrientes, enfermedades vasculares y foliares, relación fuente-destino desequilibrada y estrés oxidativo inducido por ozono o radiación UV-B (Buchanan-Wollaston et al., 2003; Borrás et al., 2003; Rajcan y Tollenaar, 1999; Sadras et al., 2000; Dalla Valle et al., 2008; Venturino et al., 2010; Kumar et al., 2019). Demorar la senescencia puede favorecer la producción de biomasa. Por ejemplo, el maíz que expresa el factor de transcripción de girasol HaHB11 presenta un rendimiento mejorado principalmente a través de la senescencia tardía de las hojas (Raineri et al., 2019), aunque estos beneficios no se observan en todos los cultivares y condiciones (Acciaresi et al., 2014).

3.3. Acumulación de biomasa

La producción de biomasa en una etapa del desarrollo del cultivo se puede expresar como la acumulación, durante el número de días que dura la etapa, del producto diario de la radiación fotosintéticamente activa incidente (Rinc), la capacidad o eficiencia del cultivo para interceptar Rinc (*ei*) y la eficiencia del cultivo (*ec*) para convertir la radiación fotosintéticamente activa interceptada (Rint) en biomasa (Ecuación 3.3). El número de días que dura dicha etapa del desarrollo del cultivo se representa como *n* en la ecuación. La misma ecuación puede utilizarse para la

producción de biomasa total a lo largo del ciclo completo (entre la emergencia y la madurez fisiológica). En otras palabras, la acumulación de biomasa resulta de integrar la tasa de crecimiento del cultivo en el tiempo (Figura 3.8).

$$Biomasa \left(\frac{g}{m^2} \right) = \int_0^n \left[(Rinc \left(\frac{Mj}{m^2} \right) \times e_i \times ec \left(\frac{g}{Mj} \right)) \right] dt \quad \text{[Ecuación 3.3]}$$

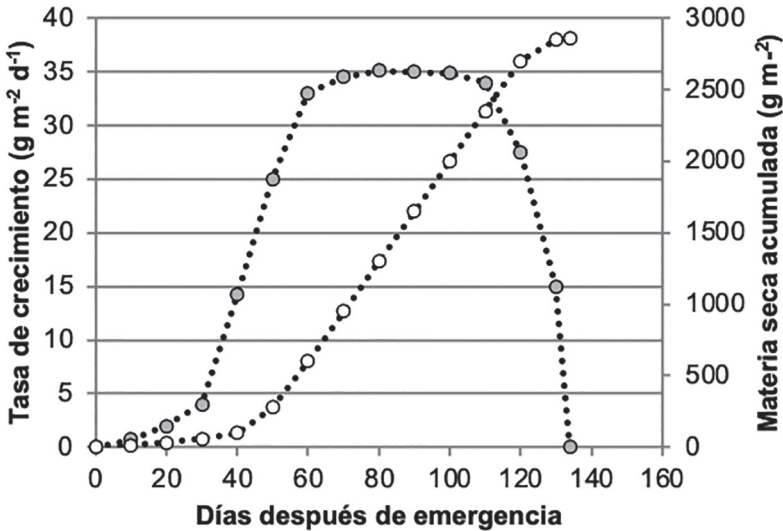


Figura 3.8: Evolución de la tasa de crecimiento del cultivo (círculos grises) y de la materia seca aérea acumulada (círculos blancos) para un cultivo de maíz creciendo en Balcarce, Provincia de Buenos Aires (adaptado de Andrade et al., 1996). Los valores no incluyen la biomasa de raíces. La floración femenina ocurrió alrededor de 75 días después de la emergencia. La tasa de crecimiento es la derivada de la acumulación de biomasa y la acumulación de biomasa es la integral de la tasa de crecimiento.

El aprovechamiento de la oferta de radiación por un cultivo en una localidad dada está condicionado por la oportunidad y duración de su crecimiento, en función de la fecha de siembra, del largo del ciclo del genotipo y de los factores que controlan su desarrollo.

Como ya se indicó, la TCC es función de Rint y de ec que a la vez dependen de la temperatura y el estado hídrico y nutricional del cultivo. Por su parte, la duración del crecimiento está determinada por factores que controlan el desarrollo fenológico, principalmente la temperatura (Capítulo 2). Para un genotipo dado, la tasa de crecimiento y la duración del crecimiento se integran en variables conceptuales que se correlacionan en gran medida con la acumulación de biomasa total, como, por ejemplo, el cociente fototérmico y el crecimiento por unidad de tiempo térmico (Andrade et al., 1999). Para maíz en condiciones potenciales, ambas variables son

función, principalmente, de la radiación incidente o interceptada, de la temperatura y de la amplitud térmica.

Como ya fuera indicado, la radiación incidente es el insumo básico de la fotosíntesis. Mediante el uso de modelos de simulación (CERES-Maize) calibrados para condiciones de crecimiento en la zona núcleo maicera argentina, se evaluaron los efectos de la variabilidad en la Rinc sobre la producción potencial de biomasa de cultivos de maíz. La variabilidad se exploró mediante la utilización de una serie histórica climática amplia (40 años; 1972-2012) y generando artificialmente dos situaciones adicionales, alterando ($\pm 10\%$) los niveles de Rinc diaria. La simulación mostró que, a mayor radiación incidente acumulada, mayor es la producción de biomasa y el rendimiento potencial de maíces conducidos bajo riego y fertilización y libres de adversidades bióticas (Figura 3.9). La regresión obtenida de los datos presentados en dicha figura indica que por cada 100 MJ m⁻² de Rinc acumulada adicional se obtienen en promedio 1400 kg ha⁻¹ extra de biomasa aérea de maíz. Existen, por lo tanto, relaciones directas entre indicadores del crecimiento del cultivo y la radiación incidente o interceptada (Muchow et al., 1990).

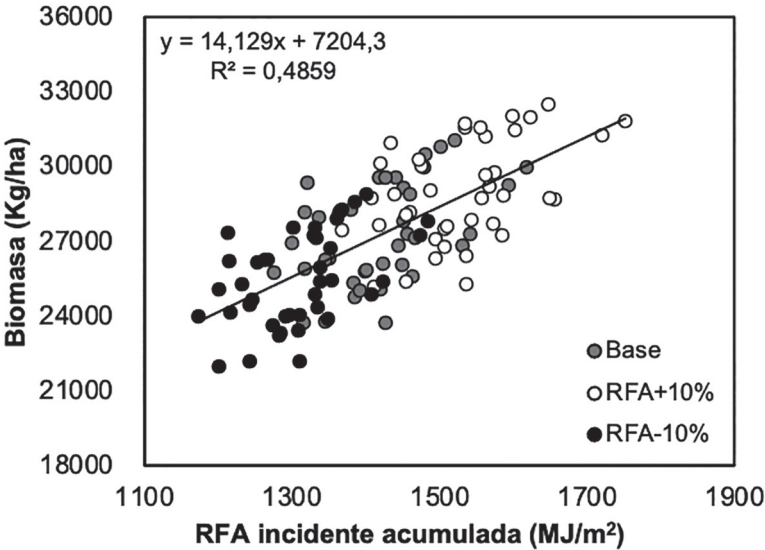


Figura 3.9: Biomasa aérea total producida en función de la radiación fotosintéticamente activa incidente (Rinc) acumulada total durante el ciclo del cultivo. Datos simulados (CERES-Maize) para maíces creciendo bajo condiciones de riego y fertilización y sin adversidades bióticas. Valores de radiación incidente base correspondientes a Pergamino, serie 1972-2012 (círculos grises) y para condición base más 10% (círculos blancos) y menos 10% (círculos negros) de radiación incidente. RFA = radiación fotosintéticamente activa incidente. Las respuestas son similares a las obtenidas por Andrade et al. (1996) utilizando datos de ensayos de distintas regiones del mundo.

De manera similar, se exploró utilizando modelos de simulación, el efecto de la

amplitud térmica (mediante modificación de las temperaturas nocturnas) sobre la producción potencial de biomasa del maíz (Figura 3.10). Los resultados muestran que, por cada grado de incremento en amplitud térmica promedio, la producción de biomasa se incrementa en 662 kg ha^{-1} . Esto se debe a la prolongación del ciclo y a la reducción de respiración nocturna. En el cultivo de maíz, tanto la fotosíntesis neta como el desarrollo son muy lentos a bajas temperaturas (prácticamente se detienen a una temperatura de 8°C) y alcanzan su máximo alrededor de los 30°C . Con temperaturas altas se acelera el desarrollo (Capítulo 2) y, por lo tanto, disminuye la duración del ciclo del cultivo, lo que termina reduciendo la cantidad total de Rinc que llega al mismo en una determinada etapa o en el ciclo completo. Debido a que la fotosíntesis es función de la temperatura diurna, mientras que el desarrollo lo es de la temperatura diurna y nocturna, lo ideal para el maíz es contar con un ambiente de alta amplitud térmica. De esta manera, temperaturas diurnas relativamente elevadas (sin llegar a valores supraóptimos) permiten altas tasas de fotosíntesis, mientras que bajas temperaturas nocturnas (sin llegar a las que producen daños por frío o heladas) prolongan el periodo de crecimiento, posibilitando al cultivo disponer de más días de fotosíntesis en el ciclo o entre dos eventos fenológicos dados. Adicionalmente, cuanto menor es la temperatura de la noche, menor es la respiración nocturna (Di Matteo et al., 2018; Kettler et al., 2022). Este último efecto puede tomar mayor magnitud en zonas subtropicales (Kettler et al., 2022) que en zonas templadas (Cantarero et al., 1999) debido a la relación curvilínea creciente entre respiración de mantenimiento y temperatura.

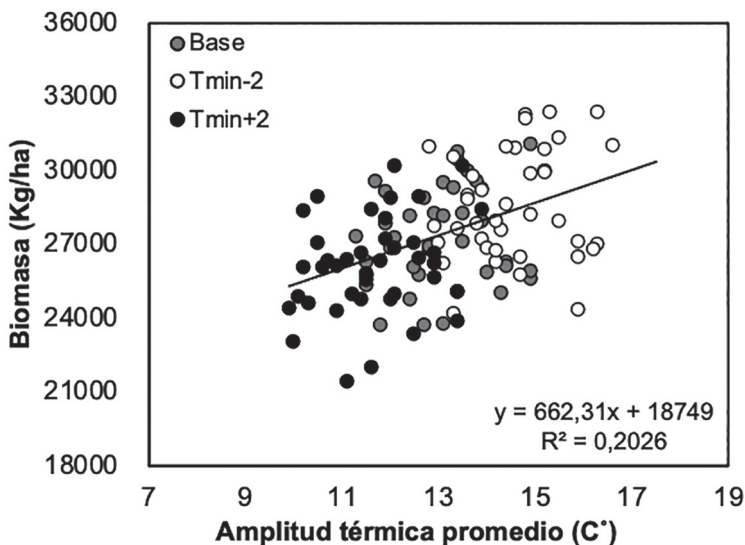


Figura 3.10: Biomasa aérea total producida en función de la amplitud térmica promedio a lo largo del ciclo del cultivo de maíz. Datos simulados (CERES-Maize) para maíces creciendo bajo condiciones de riego y fertilización y sin adversidades bióticas. Valores de amplitud térmica base correspondientes a Pergamino, serie 1972-2012 (círculos grises) y para condición base más 2°C (círculos blancos) y menos 2°C (círculos negros) de amplitud térmica logrados

a través de reducciones o aumentos de las temperaturas mínimas, respectivamente. Las respuestas son similares a las obtenidas por Andrade et al. (1996) utilizando datos de ensayos de distintas regiones del mundo.

En resumen, las zonas de mayor producción de biomasa y rendimiento de maíz, bajo condiciones de riego y fertilización, son las que reciben alta radiación solar que favorece la TCC y presentan alta amplitud térmica, o sea temperaturas diurnas óptimas para el proceso fotosintético y para la *ec*, y temperaturas nocturnas bajas que alargan las etapas y disminuyen la respiración. (Andrade, 1992; Andrade et al., 1996; Cantarero et al. 1999, Kettler et al., 2022). El conjunto de estas características define las condiciones ambientales más apropiadas para el cultivo de maíz y establece límites objetivos a los rendimientos máximos que pueden ser obtenidos en cada región. La radiación incidente, la temperatura y la amplitud térmica de una localidad determinan para cada genotipo un potencial de rendimiento. El rendimiento real obtenido y las brechas de éstos con los potenciales dependen, principalmente, de las condiciones nutricionales, hídricas y sanitarias a las que es expuesto el cultivo (Capítulo 7 y 8). Estos conocimientos son de utilidad para orientar el manejo de los cultivos.

En la Figura 3.8 se muestra la evolución del peso seco total de la parte aérea del cultivo de maíz. El cultivo de maíz muestra 3 fases diferenciadas en cuanto a las tasas de crecimiento. Una de aumento, una de estabilización en valores máximos, y una final de reducción. El incremento de la tasa en la primera etapa se debe a que el cultivo va desplegando mayor área foliar, por lo que la interceptación de radiación se incrementa. Desde la emergencia del cultivo (VE) hasta la antesis, la generación y expansión de hojas dominan la dinámica del área foliar, con poca contribución de senescencia excepto en situaciones extremas. Paralelamente, la temperatura y la *Rinc* aumentan durante la primavera favoreciendo el crecimiento diario. Por lo tanto, los 3 componentes de la fórmula de tasa de crecimiento (Ecuación 3.1) se ven favorecidos al avanzar esta primera fase.

Durante la etapa de estabilización, la TCC es máxima ya que se alcanzó el IAFc, la radiación incidente es alta, y la temperatura favorece la *ec*. La instalación temprana de altos niveles de cobertura en el cultivo, y el mantenimiento de la superficie foliar fotosintéticamente activa durante el mayor tiempo posible, aseguran interceptar mayor cantidad de radiación a lo largo del ciclo y, por lo tanto, mayor producción de biomasa. En condiciones normales de cultivo, una vez alcanzada la máxima cobertura, ésta se mantiene por un período variable según el genotipo, durante el cual el cultivo puede mantener altas tasas de crecimiento.

En la etapa final, las caídas en TCC se explican por la senescencia foliar que reduce *ei* y *ec*, por menores radiaciones incidentes, y menores temperaturas que reducen la *ec*.

El maíz crece con mayor tasa y produce más biomasa total que la soja, el otro cultivo de verano importante de la producción de Argentina (Andrade, 1995). Así, mientras que el maíz puede producir unas 30 toneladas de materia seca, la soja

produce alrededor de la mitad de dicho valor. Estas diferencias en crecimiento se explican principalmente por diferencias en ec debidas principalmente al metabolismo fotosintético y a la calidad de producto (Sección 3.2.3).

3.4. Partición de materia seca

Entre la siembra y la cosecha los cultivos van concretando un programa de crecimiento y desarrollo codificado precisamente en su genotipo. El ambiente ejerce su acción, modulando la expresión del potencial genético y condicionando, con ello, el resultado final de todo el proceso. Una de las manifestaciones más claras del curso de crecimiento está dada por la asignación de una diferente proporción de materia seca a los distintos órganos que la conforman.

Los fotoasimilados de las hojas fuente son exportados a los destinos en crecimiento. En condiciones óptimas de crecimiento y con altas demandas de los destinos metabólicos, una hoja de maíz exporta sus asimilados conforme aumenta su tasa fotosintética (Figura 3.11; Kalt-Torres et al., 1987). Durante las horas de luz solar, la oferta de fotoasimilados por parte de la fuente fotosintética generalmente supera a la demanda de los destinos metabólicos, por lo que se acumulan reservas de carbohidratos en las hojas (sacarosa y almidón). Por el contrario, durante la noche, al no haber fotosíntesis, se remobilizan dichos carbohidratos de reserva de las hojas a los destinos en crecimiento en función de la temperatura (Figura 3.11). Baja demanda por parte de los destinos metabólicos puede resultar en un retrocontrol de la fotosíntesis, lo que se asocia con acumulación de almidón en las hojas (Zamski y Schaffer, 1996). La exportación de carbohidratos de las hojas depende entonces de la actividad fotosintética per-se y de la actividad de los destinos (Dalla Valle et al., 2008).

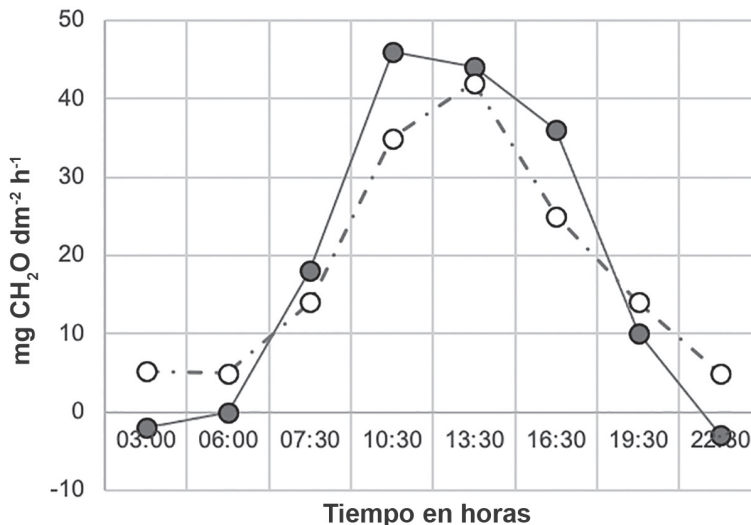


Figura 3.11. Cambios diarios de tasa de asimilación neta (círculos grises) y tasa de carbono

exportado (círculos blancos) de una hoja de maíz durante el día (de 3 a 22:30 h). Adaptado de Kalt-Torres et al. (1987).

La partición de los productos de la fotosíntesis es resultado de las fuerzas relativas de los diferentes destinos metabólicos (Gifford y Evans, 1981; Koch y Ma, 2017). Estas están genéticamente programadas a través de la fenología del cultivo y son afectadas por el manejo agronómico y por el ambiente. El interés de analizar el curso del crecimiento de un cultivo a lo largo del ciclo a través de la variación de su peso y de la partición de materia seca entre sus distintos órganos radica en que, mientras lo primero describe el comportamiento del proceso de producción considerado en su conjunto, lo segundo permite indagar acerca de la determinación del número de estructuras reproductivas y el llenado efectivo de los órganos de cosecha (Capítulos 4 y 5).

Las acumulaciones de materia seca en los distintos órganos de la parte aérea, expresadas como porcentajes de la materia seca total producida se muestran en la Figura 3.12.

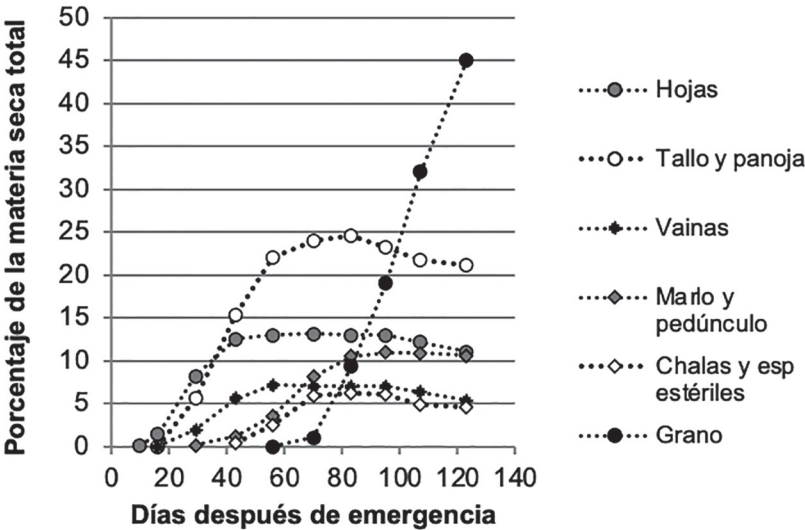


Figura 3.12: Materia seca aérea acumulada en los distintos órganos de la parte aérea en función de los días después de la emergencia. Valores expresados como porcentaje de la materia seca total final producida. Adaptado de Ritchie et al. (1986). La floración ocurrió alrededor de 60 días después de la emergencia.

Durante los primeros días del ciclo de cultivo la tasa de crecimiento es baja y la producción está en su mayor parte orientada a generar tejidos foliares. Posteriormente, durante la etapa de encañazón, el cultivo alcanza las máximas tasas de acumulación de materia seca y el crecimiento del tallo es el que da cuenta de la mayor parte del aumento del peso total. A partir de la floración se detiene la producción de tejido foliar, el tallo continúa su incremento de peso durante un lapso de dos a tres

semanas (debido a la acumulación de sustancias de reserva) y los órganos reproductivos entran en un acelerado proceso de crecimiento. Luego de una fase lag de crecimiento de los granos, estos destinos reproductivos dominan la partición de los productos de la fotosíntesis en esta especie de hábito de crecimiento determinado. Las tasas de crecimiento del cultivo se mantienen durante gran parte del periodo posterior a la floración (Figura 3.8) dependiendo de las condiciones ambientales.

Hasta la floración el cultivo acumula aproximadamente el 40% del peso aéreo total, situación que pone de manifiesto la importante ganancia de peso que todavía le falta concretar, y que tiene lugar a partir de este momento y hasta la madurez fisiológica de los granos. Durante la etapa de crecimiento de las estructuras reproductivas, la fracción vegetativa experimenta un proceso de removilización y translocación de reservas (carbohidratos y nutrientes) con destino a los granos. Esta reasignación de sustancias da lugar a una pérdida neta del peso de los órganos vegetativos durante la fase final del crecimiento del cultivo. Al llegar a la madurez fisiológica, los granos alcanzan su máximo peso, que puede representar cerca de la mitad del peso total de las partes aéreas. No obstante, esta proporción denominada índice de cosecha, depende del ambiente y del genotipo.

Los datos presentados anteriormente no incluyen la biomasa de raíces. A continuación, se detallan aspectos relacionados al crecimiento de las raíces del maíz.

3.4.1. Crecimiento de raíces

Las primeras raíces en crecer son las seminales. Estas cesan su crecimiento en V3, cuando comienzan a crecer las raíces adventicias que surgen de los 4 nudos inferiores de la planta (Gregory, 2006) cuyos entrenudos no se elongan. El número de raíces nodales aparecidas en los primeros entrenudos depende principalmente del número de primordios que se desarrollan en los mismos, produciendo ejes principales y ramificaciones que constituyen un sistema radical fibroso. En estadios vegetativos tardíos crecen raíces a partir de los nudos que se encuentran por encima de la superficie del suelo. Estas les proveen anclaje a las plantas y contribuyen a la absorción de agua y nutrientes minerales durante la etapa de crecimiento reproductivo.

La velocidad máxima de avance del frente de raíces del maíz en ambientes templados varió entre 2,4 y 3,4 cm d⁻¹ y fue alcanzada entre los 43 y 56 días después de siembra. La evolución del peso, longitud y profundidad de las raíces a lo largo de la estación de crecimiento sigue un patrón sigmoideo en suelos sin restricciones físicas permanentes a la exploración radical (Figura 3.13). Las raíces de maíz aumentan su peso total y crecen en longitud y en profundidad al avanzar la estación de crecimiento desde germinación hasta el estadio R2-R3 cuando alcanzan los valores máximos para estas variables. Dichos valores se mantienen por un par de semanas para luego disminuir durante el período de rápido crecimiento reproductivo (Mengel y Barber, 1974; Peng et al., 2010) (Figura 3.13). Por lo tanto, la profundidad y el

tamaño del sistema de raíces aumentan al avanzar la estación de crecimiento hasta el comienzo del llenado efectivo de los granos. A partir de este momento, el destino prioritario de los asimilados es la espiga por lo que la cantidad particionada a la raíz es baja (Gallagher y Biscoe, 1978; Gregory y Atwell, 1991; Gregory, 1994; Peng et al., 2010; Andriani, 2000). En forma coincidente, observaciones realizadas en Balcarce indican que las raíces de maíz alcanzan la máxima profundidad de exploración del suelo (alrededor de 2 m) en el momento de floración (Otegui et al., 1995a).

La densidad de longitud de raíces (cm de raíz cm^{-3} de suelo) varía además con la profundidad del suelo en función de una relación exponencial negativa (Gregory, 1994; Abbate y Andrade, 2015). En consecuencia, el 90% de la biomasa radical se ubica en los primeros 30 cm de profundidad. En este estrato del suelo se observaron las máximas densidades de raíces ($4,1 \text{ cm cm}^{-3}$) a los 79 días después de la siembra (Mengel y Barber, 1974).

La absorción del agua y de los nutrientes generalmente está mejor relacionada con la arquitectura del sistema radical, definida principalmente por el número, la longitud y la posición en el espacio de raíces de diferente orden de ramificación, que con el peso seco o con la longitud total de las raíces (Aguirrezábal et al., 1993). Los pelos radicales son claves para la absorción de nutrientes minerales y de agua. Estos están en continuo recambio y duran de unos pocos días a 3 semanas (Fusseder, 1987).

Un manejo eficiente de los cultivos requiere que estos generen un sistema radical que permita captar el agua y los nutrientes minerales con eficacia y eficiencia. Pueden existir restricciones o promociones del crecimiento radical en los distintos estratos del suelo en función de la disponibilidad de nutrientes y agua, la temperatura, la impedancia mecánica, la tensión de oxígeno, la toxicidad de aluminio, entre otros factores. Las bajas temperaturas reducen el alargamiento del sistema radical en maíz (Pages et al., 1989; Kaspar y Blan, 1992) y la compactación e incremento de la densidad del suelo disminuyen la proliferación de raíces, afectando la absorción de agua y nutrientes y la exploración del suelo en profundidad (Dardanelli et al., 2004; Carretero et al., 2014). Las rotaciones de cultivo y las labranzas afectan la estructura del suelo y, por lo tanto, la proliferación de raíces (Cárcova et al., 2000; Taboada y Alvarez, 2008). Un mal desarrollo del sistema radical durante la etapa de implantación del cultivo afecta negativamente la futura exploración del suelo por las raíces. El déficit hídrico puede modificar el ángulo de la raíz y la longitud de las ramificaciones laterales en híbrido denominados plásticos para este rasgo (Schneider et al., 2020).

Finalmente, en un determinado ambiente, híbridos de ciclo largo presentan mayor profundidad de raíces que los de ciclo corto, y aquellos con ángulos agudos respecto a la vertical muestran mayor velocidad de avance con respecto a los de mayores ángulos (Hammer et al., 2009).

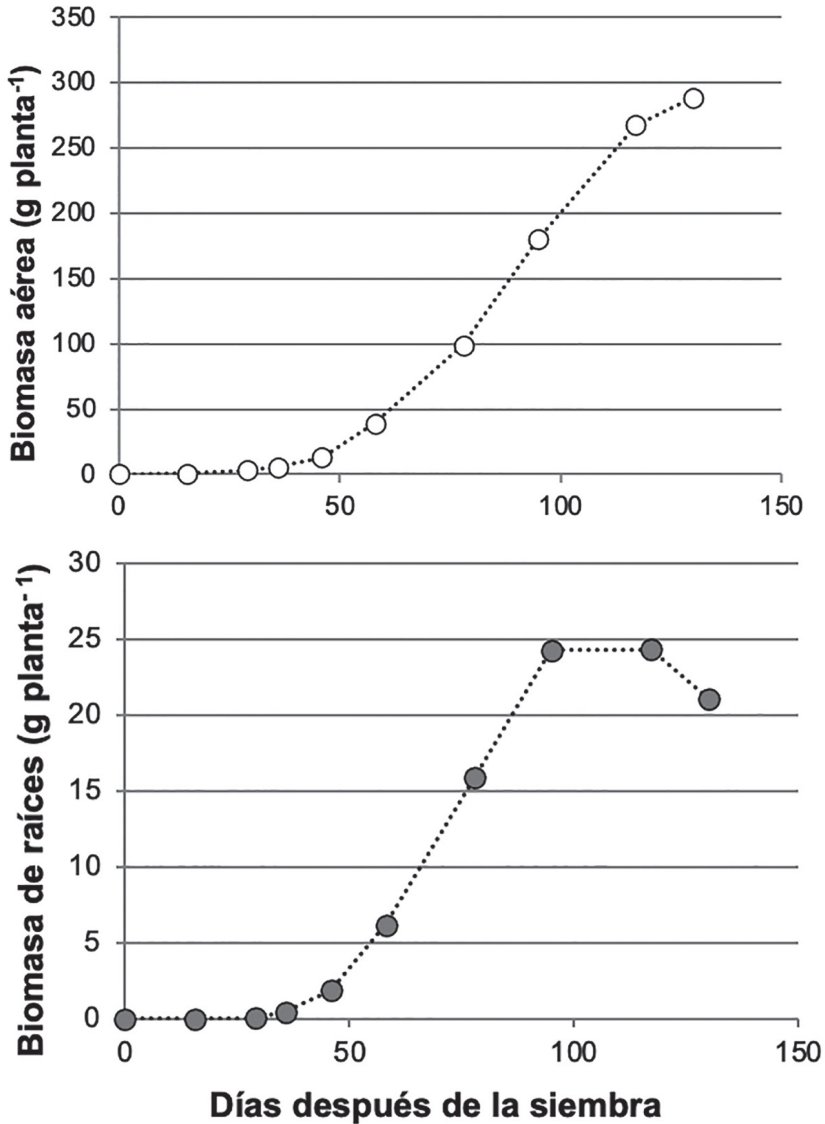


Figura 3.13: Acumulación de materia seca aérea y de raíces por planta en función de los días después de la siembra para un cultivar de maíz. La floración ocurrió el día 72 después de la siembra. Adaptado de Peng et al. (2010).

La relación entre la biomasa aérea y la biomasa de raíces varía ampliamente a lo largo del ciclo y responde marcadamente a factores ambientales. Los valores caen durante el desarrollo del cultivo y los mínimos se observan durante la etapa de

crecimiento reproductivo. La relación biomasa de raíz/biomasa de parte aérea (expresada en peso seco) decrece de 0,7 a 0,16 desde las primeras etapas fenológicas hasta madurez fisiológica. Este último valor casi se duplica si se consideran exudados y recambio de raíces, restos de células y mucilagos de cofias radicales (Amos y Walters, 2006). La relación de biomasa fue 0,27 a los 15 días prefloración, 0,14 a los 15 días postfloración y 0,07 en madurez para cultivos de maíz sin limitaciones nutricionales (Uhart y Andrade, 1995; Peng et al. 2010). Ordoñez et al. (2020) informaron valores similares, entre 0,04 y 0,13 para cultivos de maíz en madurez fisiológica. Como ya fue indicado, la competencia por fotoasimilados entre la parte aérea y las raíces es el principal factor que limita el crecimiento radical durante el periodo efectivo de llenado de granos.

Bajas temperaturas, compactación del suelo, pobre aireación, salinidad y deficiencias hídricas o nutricionales generalmente afectan en mayor medida el crecimiento de la parte aérea que el de las raíces; contrariamente, bajas radiaciones incidentes o reducciones de IAF reducen más que proporcionalmente el crecimiento de las raíces que el de la parte aérea (Uhart y Andrade, 1995; Lynch et al., 2012; Benjamin et al., 2014).

3.5. Manejo y crecimiento del cultivo de maíz

El cultivo de maíz, como todas las especies anuales, no se beneficia de toda la Rinc durante la temporada de crecimiento. La proporción interceptada usualmente oscila entre el 59 y el 79% de la Rinc total (Otegui et al., 1995b). Esta limitación se puede superar en parte mediante (i) la siembra temprana (Bonelli et al., 2016; Cirilo y Andrade, 1994; Otegui et al., 1995b); (ii) híbridos de ciclo largo (Otegui et al., 1995b, Capristo et al., 2007); (iii) aumentar la densidad de población de plantas (Westgate et al., 1997; Sarlangue et al., 2007), y (iv) reducir el espaciamiento entre hileras (Andrade et al., 2002; Maddonni et al., 2006). Las dos primeras prácticas aumentan la Rint porque aumentan la cantidad de Rinc durante el ciclo de crecimiento, mientras que las dos restantes aumentan la Rint porque permiten alcanzar antes el IAF crítico. Estos beneficios se traducen en una mayor producción de biomasa total.

Retrasos en la fecha de siembra aceleran la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo en el periodo vegetativo debido principalmente a las altas temperaturas. Sin embargo, la primera tasa se acelera en mayor medida, por lo que las plantas en siembras tardías son generalmente más grandes que las sembradas temprano (Cirilo y Andrade, 1994; Knapp y Reid, 1981; Maddonni y Otegui, 1996, Capítulos 2 y 12. En estas condiciones, los cultivos logran la máxima intercepción de luz en un período más corto desde la emergencia (Bonhomme et al., 1994; Cirilo y Andrade, 1994; Maddonni y Otegui, 1996). Sin embargo, el acortamiento del ciclo de crecimiento en siembras tardías disminuye la cantidad total de radiación interceptada por el cultivo y, por lo tanto, la materia seca acumulada hasta la cosecha (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui et al., 1995b; Srivastava et al., 2018). Los retrasos en la siembra provocan el deterioro de las condiciones ambientales (menor Rinc y menores

temperaturas) durante el periodo de crecimiento reproductivo, por lo que reducen la TCC en dicha etapa (Bonelli et al., 2016; Cirilo y Andrade, 1994; Tsimba et al., 2013; van Roekel y Coulter, 2011). Este efecto es más marcado cuanto mayor es la latitud.

La densidad de plantas es la práctica de manejo que tiene mayor impacto en el IAF y, por lo tanto, en la interceptación de radiación solar por el cultivo de maíz (Overman y Scholtz, 2011; Capítulo 9). El IAF disminuye notablemente en respuesta a las reducciones en la densidad de plantas (Cox, 1996; Maddonni et al., 2001; Tettio-Kagho y Gardner, 1988) porque el área foliar por planta no varía mucho cuando aumentan los recursos por planta (Andrade et al., 2005). Esta falta de plasticidad vegetativa en el maíz es consecuencia de un tamaño de hoja muy estable, un número de hojas casi constante (Vega et al., 2000) y una baja capacidad de macollaje (Doebley et al., 1997). Por lo tanto, la interceptación de radiación en el maíz responde en gran medida a la densidad de plantas (van Roekel y Coulter, 2011). Esta disminución de e_i con densidades de plantas reducidas contrasta con la respuesta de otros cultivos. La disminución de la densidad de plantas por debajo de la óptima resulta en reducciones en e_i durante el período de máximas TCC, variando este efecto con la plasticidad del cultivar (Capítulo 9). Para un genotipo y ambiente determinado, el tiempo que demora un cultivo de maíz en alcanzar el máximo nivel de interceptación lumínica se reduce con el incremento de la cantidad de plantas (Maddonni et al., 2001).

La disminución del espacio entre hileras a igual densidad de plantas conduce a una distribución de plantas más equidistante, lo que reduce la competencia entre individuos por el agua, los nutrientes y la luz, y aumenta la Rint y la biomasa producida (Barbieri et al., 2008, 2012, 2013; Bullock et al., 1988; Capítulo 10). Para un genotipo y ambiente determinado, el tiempo que demora un cultivo de maíz en alcanzar el máximo nivel de interceptación lumínica disminuye con la reducción del espaciamiento entre hileras (Maddonni et al., 2001). También se reduce el IAF requerido para interceptar el 95% de la Rinc debido a un mayor coeficiente de extinción de luz (k) (Flénet et al., 1996; Riahinia y Dehdashti, 2008). Sin embargo, los beneficios en el rendimiento de disminuir el espaciamiento entre hileras son variables dependiendo de las mejoras en interceptación de radiación en los momentos críticos para la determinación del número de granos y del ambiente (Capítulo 10) (Bullock et al., 1988; Westgate et al., 1997; Andrade et al., 2002; van Roekel y Coulter, 2012).

La duración del ciclo de crecimiento es fundamental para adecuar el cultivar al ambiente (Capristo et al., 2007; Wilkens et al., 2015). En general, cuanto más larga es la temporada de crecimiento, más largo es el grupo de madurez de los cultivares adaptados (Capítulo 13). En latitudes bajas, la temperatura y la radiación no varían mucho a lo largo del año, y los híbridos de ciclo largo son generalmente más adecuados porque compensan las altas tasas de desarrollo debidas a las altas temperaturas (Capítulo 2). Estos híbridos capturan entonces más radiación incidente que los híbridos de ciclo corto en esos ambientes (Lafitte y Edmeades, 1997). Por el contrario, en latitudes altas, la radiación y la temperatura disminuyen notablemente durante el llenado de grano (Maddonni et al., 1998) afectando en mayor medida el

crecimiento reproductivo de los híbridos de ciclo largo que el de los ciclos cortos (Baum et al., 2019). Los híbridos de ciclo corto poseen baja área foliar por planta y limitada plasticidad vegetativa, por lo que es más probable que no alcance el IAFc en las etapas críticas. Por ello, estos cultivares generalmente se benefician más de una mayor densidad de plantas y de reducciones en el espaciamiento entre hileras que los cultivares de ciclo largo (Assefa et al., 2016; Lindsey y Thomison, 2016; Sarlangue et al., 2007).

Los efectos perjudiciales del retraso en la siembra del maíz son, en general, más pronunciados en los híbridos ciclo largo. Estos se benefician más de las siembras tempranas y muestran las mayores reducciones en tasa de crecimiento reproductivo en respuesta al retraso en la siembra (Olson y Sander, 1988; Tsimba et al., 2013). El beneficio de plantar híbridos de madurez temprana en siembras tardías depende de la magnitud del retraso y la duración potencial de la temporada de crecimiento (Baum et al., 2019; Lauer et al., 1999).

Los efectos de las prácticas de manejo en el crecimiento y rendimiento en grano del maíz se detallan y profundizan en los capítulos 9 a 13.

3.6. Principales conceptos prácticos

- A continuación, se presentan los aspectos de interés aplicado que surgen de los conceptos tratados en este capítulo.
- La producción de biomasa del cultivo se asocia estrecha y directamente con la cantidad de radiación que intercepta.
- Para producir altos valores de biomasa, el maíz requiere alcanzar cuanto antes dentro de la estación de crecimiento, altos niveles de cobertura, los que deben mantenerse fotosintéticamente activos durante el mayor tiempo posible. Esta característica le asegurará interceptar mayor cantidad de radiación a lo largo del ciclo.
- El cultivo de maíz posee un elevado potencial de producción de biomasa debido, principalmente, a una alta ec.
- Las mayores tasas de crecimiento de cultivos sanos y adecuadamente regados y fertilizados se logran con altas radiaciones incidentes, cobertura total del suelo por el cultivo y temperaturas óptimas para la ec.
- Para lograr una alta producción de biomasa total se requiere, además, elevada alta amplitud térmica, ya que las bajas temperaturas nocturnas prolongan la estación de crecimiento y reducen la respiración.
- La partición de los productos de la fotosíntesis es resultado de las fuerzas relativas de los diferentes destinos metabólicos. Estas están genéticamente programadas a través de la fenología del cultivo y son afectadas por el mane-

jo agronómico y por el ambiente

- El tiempo que demora un cultivo de maíz en alcanzar el IAF crítico ($ei = 0,95$) disminuye con aumentos en la densidad de plantas y reducciones del espaciamiento entre hileras.
- A mayor duración del ciclo del cultivo mayor es la cantidad de radiación interceptada por el mismo durante la estación de crecimiento. Este hecho se vincula estrechamente con la producción de biomasa total, aunque no necesariamente con un mayor rendimiento en grano.

3.7. Referencias

- Abbate P., y F.H. Andrade. 2015. Los nutrientes del suelo y la determinación del rendimiento de los cultivos de granos. Capítulo 6 (p 155-185) en H. Echeverría y F. García (Eds): Fertilidad de suelos y fertilización de cultivos. 2da Edición. Ediciones INTA.
- Acciaresi H., E. Tambussi, M. Antonietta, M. Zuluaga, F. Andrade, y J. Guiamét. 2014. Carbon assimilation, leaf area dynamics, and grain yield in contemporary earlier- and later-senescent maize hybrids. *European Journal of Agronomy*. 59: 29-38. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.05.007>
- Aguirrezabal L.A.N., S. Pellerin, y F. Tardieu. 1993. Carbon nutrition, root branching and elongation: can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole-plant level?. *Environmental and Experimental Botany*. 33: 121-130. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(93\)90060-S](https://doi.org/10.1016/0098-8472(93)90060-S)
- Amos B., y D.T. Walters. 2006. Maize root biomass and net rhizodeposited carbon: an analysis of the literature. *Soil Science Society of America Journal*. 70: 1489-1503. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0216>
- Andrade F.H., S.A. Uhart, G.G. Arguissain, y R.A. Ruiz. 1992. Radiation use efficiency of maize grown in a cool area. *Field Crops Research*. 28: 345-354. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(92\)90020-A](https://doi.org/10.1016/0378-4290(92)90020-A)
- Andrade F.H., S.A. Uhart, A. Cirilo. 1993. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crops Research*. 32: 17-25. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90018-I](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90018-I)
- Andrade F.H. 1995. Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Research*. 41: 1-12. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)00107-N](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)00107-N)
- Andrade F.H., y M.A. Ferreiro. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research*. 48: 155-165. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01017-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01017-9)
- Andrade, F.H., Cirilo, A.G., Uhart, S.A., Otegui, M.E., 1996. *Ecofisiología del cultivo de maíz*. Dekalb Press, p. 292.
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero, y O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*. 39:453-459. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X0039000200026x>
- Andrade F.H., P. Calviño, A. Cirilo, y P. Barbieri. 2002. Yield responses to narrow rows depend on increased radiation interception. *Agronomy Journal*. 94: 975-980. <https://doi.org/10.2134/agronj2002.9750>
- Andrade F.H., V.O. Sadras, C.R.C. Vega, y L. Echarte. 2005. Physiological determinants of crop Growth and yield in maize, sunflower and soybean. *Journal of Crop Improvement*.

- 14: 51–101. https://doi.org/10.1300/J411v14n01_05
- Andriani J.M. 2000. Consumo de agua de los cultivos en el Sur de Santa Fe. Para mejorar la producción. 13: 27-30.
- Aschalew A., S. Pathak, S. Singh, A. Bhatia, R. Harit, y V. Kumar. 2016. Growth, yield and quality of maize with elevated atmospheric carbon dioxide and temperature in north–west India. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 218: 66-72. [10.1016/j.agee.2015.11.014](https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.014)
- Assefa Y., P.V. Vara Prasad, P. Carter, M. Hinds, G. Bhalla, R. Schon, M. Jeschke, S. Paszkiewicz, y I.A. Ciampitti. 2016. Yield responses to planting density for US modern corn hybrids: A synthesis-analysis. *Crop Science*. 56: 2802–2817. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.04.0215>
- Barbieri P.A., H.E. Echeverría, H.R. Saínez Rozas, y F.H. Andrade. 2008. Nitrogen use efficiency in maize as affected by nitrogen availability and row spacing. *Agronomy Journal*. 100: 1094–1100. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0057>
- Barbieri P.A., L. Echarte, A. della Maggiora, V.O. Sadras, H. Echeverría, y F.H. Andrade. 2012. Maize evapotranspiration and water-use efficiency in response to row spacing. *Agronomy Journal*. 104: 939–944. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0014>
- Barbieri P.A., H.E. Echeverría, H.R. Sainz Rozas, y F.H. Andrade. 2013. Nitrogen status in maize grown at different row spacings and nitrogen availability. *Canadian Journal of Plant Science*. 93: 1049–1058. <https://doi.org/10.4141/CJPS2012-170>
- Barnes A., y C.C. Hole. 1978. A theoretical basis of growth and maintenance respiration. *Annals of Botany*. 42: 1217-1221.
- Baum M.E., S.V. Archontoulis, y M.A. Licht. 2019. Planting date, hybrid maturity, and weather effects on maize yield and crop stage. *Agronomy Journal*. 111: 303–313. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.04.0297>
- Benjamin J., D. Nielsen, M. Vigil, M. Mikha, y F. Calderon. 2014. Water deficit stress effects on corn (*Zea mays*, L.) Root: shoot ratio. *Open Journal of Soil Science*. 4: 151-160.
- Bonelli L.E., J.P. Monzon, A. Cerrudo, R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Research*. 198: 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
- Bonelli L.E., y F.H. Andrade. 2020. Maize radiation use-efficiency response to optimally distributed foliar-nitrogen-content depends on canopy leaf-area index. *Field Crops Research*. 247: 107557. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107557>
- Bonelli L.E., A. Cerrudo, L.B. O. Pico, J.A. Di Matteo, J.P. Monzon, R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2020. Does the photo-thermal environment limit post-flowering maize growth?. *Field Crops Research*. 252: 107805. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107805>
- Bonhomme R., M. Derieux, J.R. Kiniry, G.O. Edmeades, y H. Ozier-Lafontaine. 1991. Maize leaf number sensitivity in relation to photoperiod in multilocation field trials. *Agronomy Journal*. 83: 153–157. <https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300010035x>
- Bonhomme R., M. Derieux, y G.O. Edmeades. 1994. Flowering of diverse maize cultivars in relation to temperature and photoperiod in multilocation field trials. *Crop Science*. 34: 156–164. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010028x>
- Borrás L., y M.E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to post-flowering source-sink ratio. *Crop Science*. 41: 1816-1822. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1816>
- Borrás L., G.A. Maddonni, y M.E. Otegui. 2003. Leaf senescence in maize hybrids: Plant population, row spacing and kernel set effects. *Field Crops Research*. 82: 13-26. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(03\)00002-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(03)00002-9)
- Boyer J.S. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology*. 46: 233–235. <https://doi.org/10.1104/>

pp.46.2.233

- Buchanan-Wollaston V., S. Earl, E. Harrison, E. Mathas, S. Navabpour, T. Page, y D. Pink. 2003. The molecular analysis of leaf senescence – a genomics approach. *Plant Biotechnology Journal*. 1: 3-22. <https://doi.org/10.1046/j.1467-7652.2003.00004.x>
- Bullock D.G., R.L. Nielsen, y W.E. Nyquist. 1988. A growth analysis comparison of corn grown in conventional and equidistant plant spacing. *Crop Science*. 28: 254–258. <https://doi.org/10.2135/cropsci1988.0011183X002800020015x>
- Cantarero M.G., A.G. Cirilo, y F.H. Andrade. 1999. Night temperature at silking affects kernel set in maize. *Crop Science*. 39: 703–710. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X003900020017x>
- Capristo P.R., R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2007. Ecophysiological yield components of maize hybrids with contrasting maturity. *Agronomy Journal*. 99: 1111–1118. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0360>
- Cárcova J., G. Maddonni, y C. Ghersa. 2000. Long-term cropping effects on maize on maize: Crop evapotranspiration and grain yield. *Agronomy Journal*. 92: 1256–1265. <https://doi.org/10.2134/agronj2000.9261256x>
- Carretero R., F. Bert, y G. Podestá. 2014. Maize root architecture and water stress tolerance: An approximation from crop models. *Agronomy Journal*. 106: 2287–2295. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0214>
- Chen J., W. Xu, J. J. Burke, y Z. Xin. 2010. Role of Phosphatidic Acid in High Temperature Tolerance in Maize. *Crop Science*. 50: 2506–2515. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.12.0716>
- Cicchino M., J.I.R. Edreira, y M.E. Otegui. 2010a. Heat stress during late vegetative growth of maize: Effects on phenology and assessment of optimum temperature. *Crop Science*. 50: 1431–1437. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.07.0400>
- Cicchino M., J.I.R. Edreira, M. Uribelarrea, y M.E. Otegui. 2010b. Heat Stress in Field-Grown Maize: Response of Physiological Determinants of Grain Yield. *Crop Science*. 50: 1438–1448. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.10.0574>
- Cirilo A.G., y F.H. Andrade. 1994. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Science*. 34: 1039–1043. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400040037x>
- Cox W.J. 1996. Whole-plant physiological and yield responses of maize to plant density. *Agronomy Journal*. 88: 489–496. <https://doi.org/10.2134/agronj1996.0002196200880030022x>
- Crafts-Brandner S. J., y M. E. Salvucci. 2002. Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiology*. 129: 1773-1780. <https://doi.org/10.1104/pp.002170>
- Dalla Valle D.E., F.H. Andrade, E. Viviani Rossi, y M.H. Wade. 2008. The effect of kernel number on growth, yield and quality of forage maize. *Revista Argentina de Producción Animal*. 28: 87-97.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo, y G. Eyherabide. 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines—nitrogen responses. *Crop Science*. 46: 1266-1276. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.07-0195>
- Dardanelli J., J. Ritchie, M. Calmon, J. Andriani, y D. Collino. 2004. An empirical model for root water uptake. *Field Crops Research*. 87: 59–71. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.09.008>
- Devi M.J., y V.R. Reddy. 2018. Transpiration response of cotton to vapor pressure deficit and its relationship with stomatal traits. *Frontiers in Plant Science*. 9: 1572. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01572>
- Di Matteo J., K. Goldenhar, y H. Earl. 2018. Minimum daily respiration of maize: relationship to

- total daily respiratory carbon loss, and effects of growth stage and temperature. *Crop Science*. 58: 370-379. <https://doi.org/10.2135/cropsci2017.03.0197>
- Doebley J., A. Stec, y L. Hubbard. 1997. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*. 386: 485-488.
- Dwyer L.M., D.W. Stewart, R.I. Hamilton, y L. Houwing. 1992. Ear position and vertical distribution of leaf area in Corn. *Agronomy Journal*. 84: 430-438. <https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400030016x>
- Farquhar G.D., y T.D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual review of plant physiology*. 33: 317-345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- Flénet F., J.R. Kiniry, J.E. Board, M.E. Westgate, y D.C. Reicosky. 1996. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. *Agronomy Journal*. 88: 185-190. <https://doi.org/10.2134/agronj1996.00021962008800020011x>
- Fusseder A. 1987. The longevity and activity of the primary root of maize. *Plant Soil*. 101: 257-265. <https://doi.org/10.1007/BF02370653>
- Gallagher J.N., y P.V. Biscoe. 1978. Radiation absorption, growth, and yield of cereals. *The Journal of Agricultural Science*. 91: 47-60.
- Gardner F., R. Pearce y R. Mitchel. 1985. *Physiology of Crop Plants*. Iowa State University Press. 327 p.
- Gifford R. y L. Evans, 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Review of Plant Physiology* 32: 485-509.
- Gifford R.M., J.H. Thorne, W.D. Hitz, y R.T. Giaquinta. 1984. Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science*. 225: 801-808. <https://doi.org/10.1126/science.225.4664.801>
- Gregory P.J., y B. J. Atwell. 1991. The fate of carbon in pulse-labelled crops of barley and wheat. *Plant and Soil*. 136: 205-213.
- Gregory P.J. 1994. Root growth and activity. *Physiology and determination of crop yield*. 65-93. <https://doi.org/10.2134/1994.physiologyanddetermination.c5>
- Gregory P.J. 2006. *Plant Roots. Growth, activity and interactions with soils*, Blackwell. Blackwell, Oxford. <https://doi.org/10.1360/zd-2013-43-6-1064>
- Hale M. y D. Orcutt. 1987. *The physiology of plants under stress*. Wiley Interscience. New York. 206p.
- Hammer G.L., Z. Dong, G. McLean, A. Doherty, C. Messina, J. Schussler, C. Zinselmeier, S. Paszkiewicz, y M. Cooper. 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt? *Crop Science*. 49: 299-312. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.03.0152>
- Hao B., Q. Xue, T.H. Marek, K.E. Jessup, X. Hou, W. Xu, E.D. Bynum, y B.W. Bean. 2016. Radiation-use efficiency, biomass production, and grain yield in two maize hybrids differing in drought tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 202: 269-280. <https://doi.org/10.1111/jac.12154>
- Hardacre A.K., y H.L. Turnbull. 1986. The growth and development of maize (*Zea mays* L.) at five temperatures. *Annals of Botany*. 58: 779-787. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087260>
- Hay R.K., y A.J. Walker. 1989. *Introduction to the physiology of crop yield*. Longman Group UK Limited.
- Hesketh J.D. 1963. Limitations to photosynthesis responsible for differences among species. *Crop Science*. 3: 493. <https://doi.org/10.2135/cropsci1963.0011183X000300060011x>
- Hsiao T.C., y E. Acevedo. 1975. Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. *Developments in Agricultural and Managed Forest Ecology*. 1: 59-

84. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-41273-7.50012-X>
- Kalt-Torres W., P.S. Kerr, H. Usuda, y S.C. Huber. 1987. Diurnal changes in maize leaf photosynthesis: I. Carbon exchange rate, assimilate export rate, and enzyme activities. *Plant Physiology*. 83: 283-288. <https://doi.org/10.1104/pp.83.2.283>
- Karim M.A., Y. Fracheboud, y P. Stamp. 1999. Photosynthetic activity of developing leaves of *Zea mays* is less affected by heat stress than that of developed leaves. *Physiologia Plantarum*. 105: 685-693. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.1999.105413.x>
- Kaspar T.C., y W.L. Bland. 1992. Soil temperature and root growth. *Soil Science*. 154: 290-299.
- Kettler, B.A., C.S Carrera, F.D. Nalli Sonzogni, S. Trachsel, F.H. Andrade y N. Neiff. 2022. High night temperature during maize post-flowering increases night respiration and reduces photosynthesis, growth and kernel number. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 208: 335-347. <https://doi.org/10.1111/jac.12589>
- Kiniry J.R., J.T. Ritchie, R.L. Musser, E.P. Flint, y W.C. Iwig. 1983. The photoperiod sensitive interval in maize. *Agron. Journal*. 75: 687–690. <https://doi.org/10.2134/agronj1983.00021962007500040026x>
- Kiniry J.R. 1991. Maize phasic development. *Modeling plant and soil systems*. 31: 55-70. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr31.c4>
- Knapp W.R., y W. Reid. 1981. Interactions of hybrid maturity class, planting date, plant population, and nitrogen fertilization on corn performance in New York. Ithaca, NY.
- Koch K., y F. Ma. 2017. Determinants of kernel sink strength. Capítulo 15 en Brian Larkins (Ed). *Maize Kernel Development*. 190.
- Kumar R., E. Bishop, W. Bridges, N. Tharayil, y R. Sekhon. 2019. Sugar partitioning and source–sink interaction are key determinants of leaf senescence in maize. *Plant, Cell and Environment*. 42: 2597-2611. <https://doi.org/10.1111/pce.13599>
- Lacasa J., T. Hefley, M. Otegui, y I. Ciampitti. 2021. A practical guide to estimating the light extinction coefficient with nonlinear models—a case study on maize. *Plant Methods*. 17: 60. <https://doi.org/10.1186/s13007-021-00753-2>
- Lafitte H.R., y G.O. Edmeades. 1997. Temperature effects on radiation use and biomass partitioning in diverse tropical maize cultivars. *Field Crops Research*. 49: 231–247. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01005-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01005-2)
- Larcher W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. 4th Edition. Springer Science & Business Media.
- Lauer J.G., D.W. Wiersma, R.E. Rand, M.J. Mlynarek, P.R. Carter, T.M. Wood, y G. Diezel. 1999. Corn hybrid response to planting date in the northern corn belt. *Agronomy Journal*. 91: 834–839. <https://doi.org/10.2134/agronj1999.915834x>
- Lemaire G., E. van Oosterom, M.H. Jeuffroy, F. Gastal, y A. Massignam. 2008. Crop species present different qualitative types of response to N deficiency during their vegetative growth. *Field Crops Research*. 105: 253-265. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.009>
- Lindquist J.L., T.J. Arkebauer, D.T. Walters, K.G. Cassman, y A. Dobermann. 2005. Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions. *Agronomy Journal*. 97: 72–78. <https://doi.org/10.2134/agronj2005.0072>
- Lindsey A.J., y P.R. Thomison. 2016. Drought-tolerant corn hybrid and relative maturity yield response to plant population and planting date. *Agronomy Journal*. 108: 229–242. <https://doi.org/10.2134/agronj2015.0200>
- Lynch J., P. Marschner, y Z. Rengel. 2012. Effect of internal and external factors on root growth and development. In Marschner's mineral nutrition of higher plants (Third Edition). Chapter 13, p. 331-346. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00013-3>
- Maddonni G.A., y M.E. Otegui. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Research*. 48: 81-87. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00035-](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00035-)

4

- Maddonni G.A., M.E. Otegui, y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize. II. Postsilking growth and kernel weight. *Field Crops Research*. 56: 257–264. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00093-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00093-2)
- Maddonni G., M. Otegui, y A. Cirilo. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crop Research*. 71: 183–193. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00158-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00158-7).
- Maddonni G.A., A.G. Cirilo, y M.E. Otegui. 2006. Row width and maize grain yield. *Agronomy Journal*. 98: 1532–1543. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0038>
- McCullough D.E., P. Girardin, M. Mihajlovic, A. Aguilera y M. Tollenaar. 1994. Influence of N supply on development and dry matter accumulation of an old and new maize hybrid. *Canadian Journal of Plant Science*. 74: 471–477. <https://doi.org/10.4141/cjps94-087>
- Mengel D.B., y S.A. Barber. 1974. Development and distribution of the corn root system under field conditions 1. *Agronomy Journal*. 66: 341–344. <https://doi.org/10.2134/agronj1974.00021962006600030002x>
- Muchow R.C., y R. Davis. 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 Research*. 18: 17–30. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(88\)90056-1](https://doi.org/10.1016/0378-4290(88)90056-1)
- Muchow R.C. 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment II. Effect of water deficits. *Field Crops Research*. 20: 207–219. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90080-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90080-4)
- Muchow R.C., T.R. Sinclair, y J.M. Bennett. 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yields across locations. *Agronomy Journal*. 82: 338–343. <https://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200020033x>
- Muller B., F. Pantin, M. Génard, O. Turc, S. Freixes, M. Piques, y Y. Gibon. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*. 62: 1715–1729. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
- Neiff N., S. Trachsel, O.R. Valentinuz, C.N. Balbi, y F.H. Andrade. 2016. High temperatures around flowering in maize: Effects on photosynthesis and grain yield in three genotypes. *Crop Science*. 56: 2702–2712. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.12.0755>
- Neiff N., E.L. Ploschuk, O.R. Valentinuz, y F.H. Andrade. 2019. Physiological responses and post-stress recovery in field-grown maize exposed to high temperatures at flowering. *Australian Journal of Crop Science*. 13: 2053–2061.
- Olson R.A., y D.H. Sander. 1988. Corn production. *Corn and Corn Improvement*. 18: 639–686. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr18.3ed.c11>
- Ordóñez R.A., S.V. Archontoulis, R. Martínez-Feria, J.L. Hatfield, E.E. Wright, y M.J. Castellano. 2020. Root to shoot and carbon to nitrogen ratios of maize and soybean crops in the US Midwest. *European Journal of Agronomy*. 120: 126130. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126130>
- Otegui M.E., F.H. Andrade, E.E. Suero. 1995a. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research*. 40: 87–94. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)00093-R](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)00093-R)
- Otegui M.E., M.G. Nicolini, R.A. Ruiz y P.A. Dodds. 1995b. Sowing date effects on grain yield components for different maize genotypes. *Agronomy Journal*. 87: 29–33. <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700010006x>
- Overman A.R., y R.V. Scholtz. 2011. Model of yield response of corn to plant population and absorption of solar energy. *PLoS One*. 6: e16117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016117>

- pone.0016117
- Pages L., M. O. Jordan, y D. Picard. 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil*. 147-154.
- Peng Y., J. Niu, Z. Peng, F. Zhang, y C. Li. 2010. Shoot growth potential drives N uptake in maize plants and correlates with root growth in the soil. *Field Crops Research*. 115: 85-93. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.10.006>
- Penning de Vries F.W.T.P., 1975. The Cost of Maintenance Processes in Plant Cells. *Annals of Botany*. 39: 77–92. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084919>
- Prochazkova D., R.K. Sairam, G.C. Srivastava, y D.V. Singh. 2001. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. *Plant Science*. 161: 765-771. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00462-9](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00462-9)
- Raineri J., M. Campi, R.L. Chan, y M.E. Otegui. 2019. Maize expressing the sunflower transcription factor HaHB11 has improved productivity in controlled and field conditions. *Plant Science*. 287: 110185. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110185>
- Rajcan I., y M. Tollenaar. 1999. Source: sink ratio and leaf senescence in maize: Dry matter accumulation and partitioning during grain filling. *Field Crops Research*. 60: 245-263. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(98\)00142-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(98)00142-7)
- Ratalino Edreira J.I., y M.E. Otegui. 2012. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research*, 130: 87-98. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.02.009>
- Reid J., B. Zur, y J. Hesketh. 1990. The dynamics of a Maize Canopy Development : 1. Leaf Ontogeny. *Biotronics*. 19: 99–107
- Riahinia S., y S.M. Dehdashti. 2008. Row spacing effects on light extinction coefficients, leaf area index, leaf area index affecting in photosynthesis and grain yield of corn (*Zea mays* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Biological Science*. 8: 954–957. <https://doi.org/10.3923/jbs.2008.954.957>
- Ritchie J.T., y D.S. Nesmith. 1991. Temperature and Crop Development. *Modeling Plant and Soil System*. 5–29. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr31.c2>
- Ritchie S.W., J.J. Hanway, y G.O. Benson. 1986. How a corn plant develops. *Spec. Rep.* 48 24.
- Sadras V.O., y S.P. Milroy. 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange. *Field Crops Research*. 47: 253-266. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00014-7](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00014-7)
- Sadras, V.O., L. Echarte y F.H. Andrade. 2000. Profiles of Leaf Senescence During Reproductive Growth of Sunflower and Maize. *Annals of Botany*. 85: 187–195. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1013>
- Salah H.B., y F. Tardieu. 1997. Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand. *Plant Physiology*. 114: 893-900. <https://doi.org/10.1104/pp.114.3.893>
- Sarlangue T., F.H. Andrade, P.A. Calviño, y L.C. Purcell. 2007. Why do maize hybrids respond differently to variations in plant density? *Agronomy Journal*. 99: 984–991. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0205>
- Schneider H.M., S.P. Klein, M.T. Hanlon, E.A. Nord, S. Kaeppler, K. M. Brown, ... y J. P. Lynch. 2020. Genetic control of root architectural plasticity in maize. *Journal of experimental botany*. 71: 3185-3197. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa084>
- Sinclair T.R., y T. Horie. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Science*. 29: 90-98. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900010023x>
- Sinclair T.R. y R.C. Muchow. 1999. Radiation use efficiency *Advances in agronomy*. 65: 215-

263. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60914-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60914-1)
- Sinsawat V., J. Leipner, P. Stamp, y Y. Fracheboud. 2004. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany*. 52: 123-129. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.01.010>
- Song H., Y. Li, L. Zhou, Z. Xu, y G. Zhou, 2018. Maize leaf functional responses to drought episode and rewetring. *Agricultural and Forest Meteorology*. 249: 57-70. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.023>.
- Srivastava R.K., R.K. Panda, A. Chakraborty, y D. Halder. 2018. Enhancing grain yield, biomass and nitrogen use efficiency of maize by varying sowing dates and nitrogen rate under rainfed and irrigated conditions. *Field Crops Research*. 221: 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.06.019>
- Stockle and Kemanian, 2009
- Taboada M., y C. Alvarez. 2008. Root abundance of maize in conventionally- tilled and zero-tilled soils of Argentina. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*. 32: 769-779. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832008000200031>
- Tetio-Kagho F., y F.P. Gardner. 1988b. Responses of maize to plant population density. II. Reproductive development, yield and yield adjustments. *Agronomy Journal*. 80: 935-940 <https://doi.org/10.2134/agronj1988.00021962008000060019x>
- Thomas H., y H. Ougham. 2015. Senescence and crop performance. In *Crop Physiology*. 223-249. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417104-6.00010-8>
- Tsimba R., G.O. Edmeades, J.P. Millner, y P.D. Kemp. 2013. The effect of planting date on maize: Phenology, thermal time durations and growth rates in a cool temperate climate. *Field Crops Research*. 150: 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.021>
- Uhart S., y F. Andrade. 1995. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science*. 35: 1376-1383. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500050020x>
- Van Roekel R.J., y J.A. Coulter. 2011. Agronomic responses of corn to planting date and plant density. *Agronomy Journal*. 103: 1414-1422. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0071>
- Van Roekel R.J., y J.A. Coulter. 2012. Agronomic responses of corn hybrids to row width and plant density. *Agronomy Journal*. 104: 612-620. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0380>
- Varlet-Grancher C., R. Bonhomme, M. Chartier, y P. Artis. 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*. 3: 3-26.
- Vega C.R.C., V.O. Sadras, F.H. Andrade, y S.A. Uhart. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany*. 85: 461–468. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1084>
- Venturino A., G. Dosio, R. Rizzalli y F. Andrade. 2010. Senescencia foliar en un híbrido de maíz ante cambios en la demanda de los destinos. *Actas IX Congreso Nacional de Maíz*. 150-152. Rosario, Argentina.
- Vos J.P.E.L., P.E.L. Van Der Putten, y C.J. Birch. 2005. Effect of nitrogen supply on leaf appearance, leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research*. 93: 64-73. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.09.013>
- Westgate M.E., F. Forcella, D.C. Reicosky, y J. Somsen. 1997. Rapid canopy closure for maize production in the northern US corn belt: RUE and grain yield. *Field Crops Research*. 49: 249–258. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01055-6](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01055-6)
- Wilkens S., P.J. Weimer, y J.G. Lauer. 2015. The effects of hybrid relative maturity on corn stover for ethanol production and biomass composition. *Agronomy Journal*. 107,

- 2303–2311. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0123>
- Wilson J.H., M.S.J. Clowes, y J.C.S. Allison. 1973. Growth and yield of maize at different altitudes in Rhodesia. *Annals of Applied Biology*. 73: 77–84. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1973.tb01311.x>
- Wilson D.R., R.C. Muchow, y C.J. Murgatroyd. 1995. Model analysis of temperature and solar radiation limitations to maize potential productivity in a cool climate. *Field Crops Research*. 43: 1–18.
- Zamski E., y A.A. Schaffer. 1996. Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships. *Books in soils*.



Capítulo 4

Determinación del número de granos

Fernando Andrade
Claudia Vega
Alfredo Cirilo
María Elena Otegui

4. Determinación del número de granos

Fernando Andrade, Claudia Vega, Alfredo Cirilo y María Elena Otegui

4.1. Introducción

El rendimiento del maíz puede ser analizado en términos de sus componentes numéricos (número de granos por unidad de superficie y el peso individual del grano) y de las relaciones de estos componentes con el crecimiento del cultivo y la partición de biomasa a lo largo del ciclo. Los modelos de simulación de maíz utilizan estos conceptos para predecir el rendimiento en grano del cultivo (Boote et al., 2013; Brown et al., 2014; Hoogenboom et al., 2019). Para la mayoría de condiciones ambientales y de manejo, la variación en el rendimiento del maíz se explica en gran medida por la variación en el número de granos por unidad de superficie (Cerrudo et al., 2020; Cirilo y Andrade, 1994; Chapman y Edmeades, 1999; D'Andrea et al., 2013; Otegui, 1995; Otegui y Andrade, 2000). El peso del grano individual contribuye menos a la variación del rendimiento ya que es, en general, más estable que el número de granos en la mayoría de las condiciones de crecimiento (Borrás y Gambín, 2010; Borrás et al., 2004) y tiene escasa plasticidad para compensar potenciales pérdidas en el número de estructuras reproductivas (Cerrudo et al., 2013; Charles-Edwards y Beech, 1984; Egli, 2019a; Gambín y Borrás, 2010; Sadras y Denison, 2009).

El aumento en el rendimiento de los híbridos debido a la mejora genética a través del tiempo se atribuye principalmente a incrementos en el número de granos fijados por unidad de área resultantes de una mayor habilidad de los cultivos para tolerar los estreses abióticos y las mayores densidades poblacionales y utilizar con mayor eficiencia el nitrógeno disponible (DeBruin et al., 2017; Di Matteo et al., 2016; Duvick, 2005; Echarte y Tollenaar, 2004; Egli, 2015; Haegele et al., 2013; Mueller et al., 2019b).

Comprender los procesos ecofisiológicos que regulan el número de estructuras reproductivas es fundamental para maximizar el rendimiento del maíz en un determinado ambiente mediante la optimización del manejo del cultivo. Asimismo, dicho conocimiento sienta bases que pueden contribuir al modelado del funcionamiento de los cultivos, el fenotipado y la mejora genética (Campos et al., 2004; Messina et al., 2019; Otegui et al., 2015).

En las próximas secciones se discuten, para el cultivo de maíz, los momentos críticos para la determinación del número de granos y los factores determinantes de este componente del rendimiento.

4.2. Momentos críticos para la determinación del número de granos

En los cultivos, el número de granos (NG) se determina a través de una secuencia de etapas que incluye la transición de los meristemas desde una función vegetativa a reproductiva, la morfogénesis, desarrollo y crecimiento de estructuras reproductivas (e.g. espigas y flores en maíz), la polinización y el crecimiento inicial del embrión. La importancia relativa de cada una de estas fases en la determinación del número de semillas depende de la especie. El número de flores generalmente excede la capacidad del cultivo para producir semillas (Egli, 2005; Goldsworthy y Fisher, 1984). En línea con este concepto, el principal determinante del número de granos fijados en maíz es la supervivencia de estructuras reproductivas (flores y embriones) y no la cantidad de flores desarrolladas (Cárcova et al., 2000; Cirilo y Andrade, 1994; Monneveux et al., 2005; Otegui y Bonhomme, 1998; Uhart y Andrade, 1995b). Solo cultivares con baja plasticidad reproductiva (e.g. no prolíficos o sin macollos fértiles) sembrados con bajas densidades poblacionales son una excepción a esta afirmación. La extensión del aborto de estructuras reproductivas reflejaría, de manera inversa, la capacidad general de un cultivo en un ambiente para soportar una determinada demanda de destinos reproductivos (Egli, 2019a; b).

De modo que, en este cultivo, cobran crucial importancia los factores y mecanismos involucrados en el aborto de estructuras reproductivas, proceso que ocurre hasta aproximadamente el fin de la fase lag o etapa inicial del crecimiento rápido del grano. Tal como es típico de especies de hábito de crecimiento determinado, este momento en el desarrollo del cultivo se conoce como período crítico para la determinación del número de granos (PC) ya que, durante el mismo, la fijación de estructuras reproductivas es más sensible a las limitaciones ambientales. El PC dura alrededor de cuatro semanas centrado en la floración (Figura 4.1; Aluko y Fischer, 1988; Cerrudo et al., 2013; Fischer y Palmer, 1984; Hall et al., 1981; Kiniry y Ritchie; Shen et al., 2020; Tollenaar y Daynard, 1978a). Estudios recientes con híbridos en Argentina muestran que el PC se extiende durante ≈ 450 °Cd, entre 200 °Cd antes a 200-250 °Cd después de la floración femenina (Cerrudo et al., 2013; Otegui y Andrade, 2000). Esta ventana de tiempo térmico usualmente corresponde a $\approx 30-40$ d para maíces sembrados en fechas tempranas en regiones templadas y es coincidente con el período en que la prolificidad (espigas por planta) y el NG por espiga son más sensibles a estreses. A pesar del temprano comienzo de diferenciación de flores en yemas axilares (alrededor de V7-8; Jacobs y Pearson, 1991; Otegui y Melón, 1997; Capítulo 2), el crecimiento activo de la espiga superior ocurre en una relativamente estrecha ventana de tiempo entre 200 °Cd antes y 100°C después de la floración femenina (temperatura base = 8°C) (Figura 4.2b; Otegui y Bonhomme, 1998), característica que aparentemente se mantiene a través de híbridos y condiciones de crecimiento. Resultados similares se obtuvieron para maíces tropicales (Fischer y Palmer, 1984) y estudios recientes confirman que la elongación de espigas y la fase lag finalizan alrededor de 300°Cd y entre 344-426 °Cd (dependiendo del genotipo) desde su iniciación, respectivamente (Mueller et al., 2019a). Durante el período crítico cuando ocurre el crecimiento activo de la espiga (Figura 4.2b), otros procesos

como la emisión de estigmas, la liberación de polen, la fertilización de las flores y la división celular en el endosperma de los granos (fase lag del llenado de un grano; Johnson y Tanner, 1972) también son sensibles al estrés ambiental. Se conoce que, durante la primera mitad del período crítico, previa a la aparición de los estigmas, se define el número de espigas por planta capaces de fijar granos (Cárcova et al., 2000; Harris et al., 1976; Motto y Moll, 1983), mientras que en la segunda mitad se determina el número de granos fijados por espiga (Cantarero et al., 1999; Cárcova y Otegui, 2007; Paponov et al., 2020) y el peso potencial del grano (Borrás y Gambín, 2010).

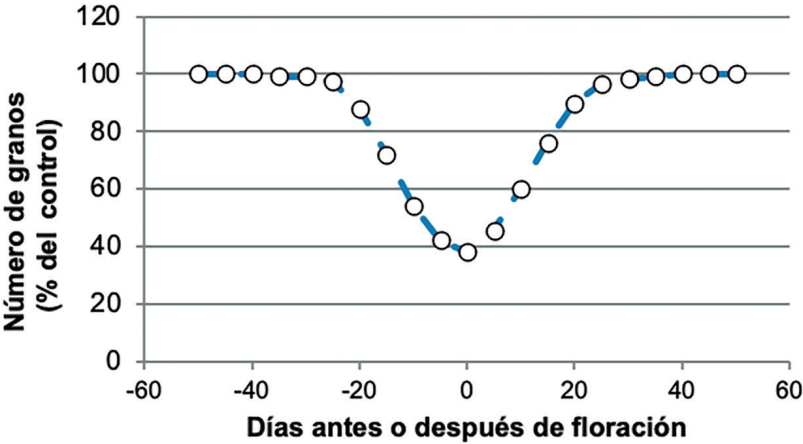


Figura 4.1: Número de granos fijados por unidad de superficie en respuesta a periodos cortos de estrés (6 a 15 días) aplicados en diferentes momentos del ciclo del cultivo de maíz. El cero corresponde a la floración (aparición de estigmas) y los periodos de estrés están centrados en el momento indicado. Datos expresados como porcentaje del control no estresado. Basado en datos de (Andrade et al., 2002; Cerrudo et al., 2013; Fischer y Palmer, 1984).

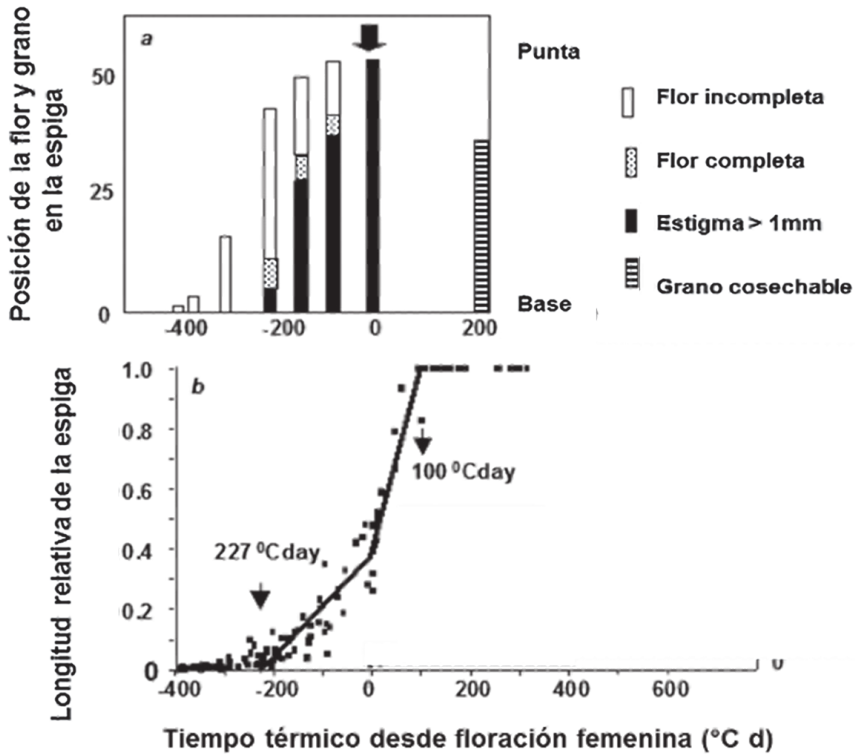


Figura 4.2: a) Evolución del desarrollo floral en la espiga apical y número final de granos de un híbrido de maíz sembrado con una densidad de 9 plantas m^{-2} . La flecha negra indica la fecha de floración femenina de la espiga superior (Otegui, 1997). b): Elongación relativa de la espiga de 7 híbridos de maíz creciendo en condiciones ambientales contrastantes (Otegui y Bonhomme, 1998).

En condiciones normales de crecimiento (e.g. densidades en el rango óptimo, sin estreses acentuados) las variaciones en el NG no serían atribuibles a los efectos del ambiente sobre la diferenciación de estructuras en la espiga (primordios de flores) y la mayoría de las flores en la espiga apical alcanza un estado de desarrollo completo al momento de *silking* (Figura 4.2a); (Liu et al., 2020; Otegui, 1997). Por otro lado, el número de flores es escasamente afectado por estreses abióticos (Debruin et al., 2018; Otegui y Melón, 1997; Uhart y Andrade, 1995b; Zhang et al., 2018), aunque recientemente se demostró que el estrés hídrico severo en etapas tempranas alrededor de V7-V9 puede disminuir la tasa de elongación de la espiga y el número de flores (Gonzalez et al., 2019). Sin embargo, el NG fijados es inferior al número de flores diferenciadas, considerando tanto la espiga apical como la subapical, debido al aborto de flores y, principalmente, de granos fecundados. El NG logrados resulta

menor que el número de estigmas expuestos al polen y de ovarios fertilizados (Figura 4.2a), poniendo en evidencia que en esta especie el aborto de granos es la principal causa de las diferencias observadas entre el rendimiento real y el potencial (Cirilo y Andrade, 1994; Lemcoff y Loomis, 1994; Otegui y Melón, 1997; Shen et al., 2018; Yan et al., 2018).

Actualmente se considera que limitaciones en el flujo de asimilados hacia la espiga debidas a una inadecuada fuente fotosintética durante el PC limitan la fijación de granos (Andrade et al., 2000; Kiniry y Ritchie, 1985; Tollenaar, 1977). La ocurrencia de estrés en esta etapa usualmente induce amplias reducciones en el número de granos fijados por unidad de superficie (Cerrudo et al., 2013; Liu et al., 2020; Otegui et al., 1995; Ruan et al., 2012). Por lo tanto, el entendimiento de los mecanismos subyacentes al aborto de estructuras reproductivas frente al estrés es esencial para el mejoramiento genético y el manejo del cultivo.

La supervivencia de los embriones jóvenes depende en gran medida de la fotosíntesis actual que asegura un flujo continuo de asimilados desde los tejidos maternos a los de la semilla (Boyle et al., 1991; Cagnola et al., 2021; Edmeades y Daynard, 1979; Schussler y Westgate, 1994; Shen et al., 2020; Stockman et al., 1983; Zinselmeier y Westgate, 2000). En experimentos de estrés hídrico severo en maíz se demostró que la disminución de la fotosíntesis y del flujo de asimilados hacia los ovarios inhibió el metabolismo de las invertasas que procesan la sacarosa desde los tejidos de la planta madre (McLaughlin y Boyer, 2004b; Zinselmeier y Westgate, 2000). Dicha alteración del metabolismo condujo al agotamiento de las reservas de almidón en los ovarios jóvenes, su senescencia irreversible y el aborto de los cigotos (Liu et al., 2020; Shen et al., 2018). Agregados de azúcares mediante la infusión en tallos en plantas sometidas a estrés hídrico redujeron marcada (Boyle et al., 1991) o parcialmente (Ma et al., 1994; Zinselmeier y Westgate, 2000) el aborto de granos dependiendo del momento y duración de la aplicación (Boyer y Westgate, 2004). Estudios subsecuentes en los que se estudió el impacto de estreses sobre la fijación de granos en maíz no apoyan completamente la hipótesis de privación de asimilados como única causa del aborto de granos (Setter et al., 2001; Setter y Parra, 2010), particularmente bajo déficits hídricos moderados (Cagnola et al., 2018; Oury et al., 2016) o nitrogenado. Por ejemplo, la infusión de azúcares no mejoró el crecimiento de espigas en plantas cultivadas en condiciones limitantes de N (Peng et al., 2013). Por otro lado, varias hormonas reguladoras del crecimiento podrían estar involucrados en el desarrollo y/o en el aborto del embrión durante las primeras etapas del desarrollo, es decir la fase lag de crecimiento del grano en la que predomina el proceso de división celular (Jones y Setter, 2000; Shen et al., 2020). Altas temperaturas reducen los niveles de citoquinina; déficits hídricos aumentan la concentración de ácido abscísico; y otros estreses incrementan los niveles de etileno (Jones y Setter, 2000; Landi et al., 2001; Shen et al., 2020). Varios estudios proponen que la sacarosa también tiene un rol importante como señal (Bihmidine et al., 2013; Koch, 1996; Wang y Ruan, 2013). Es probable, entonces, que los complejos sistemas de señalización entre azúcares, hormonas y sistemas enzimáticos regulen la fijación de granos en respuesta al sensado del ambiente durante etapas

críticas (Habben et al., 2014; McLaughlin y Boyer, 2004a; b; Ning et al., 2021; Ruan et al., 2010; Saini y Westgate, 1999; Setter y Parra, 2010).

Más allá de evidencias de procesos que controlan el aborto de estructuras reproductivas a nivel molecular y enzimático, la estrecha relación positiva establecida entre granos por unidad de superficie y tasa de crecimiento del cultivo durante la etapa crítica alrededor de la floración (Andrade et al., 1999; Figura 4.3) apoya la importancia de optimizar la condición del cultivo en esta importante fase. Una gran cantidad de investigaciones que utilizan variables que describen el estado fisiológico de los cultivos, las plantas o sus órganos en esos períodos críticos respaldan esta relación (Andrade et al., 2000; Andrade et al., 1993; Andrade et al., 1999; Cantarero et al., 1999; Cerrudo et al., 2013; Edmeades y Daynard, 1979; Egli, 2019a; Kiniry y Knievel, 1995; Uhart y Andrade, 1995a).

4.3. Factores ecofisiológicos determinantes del número de granos

En esta sección se describen los factores ecofisiológicos determinantes del componente número de granos durante la etapa crítica. Estos incluyen la tasa de crecimiento del cultivo, la partición de materia seca a estructuras reproductivas, la duración de dicha etapa crítica, y el factor de fertilidad definido como la cantidad de granos fijados por unidad de biomasa particionada a estructuras reproductivas.

4.3.1. Número de granos en función del crecimiento y de la partición de materia seca

La capacidad de un cultivo para fijar granos está relacionada con su estado fisiológico en la etapa crítica alrededor de la floración. El estado fisiológico del cultivo durante dicho período crítico de fijación de granos se puede caracterizar por medio de su tasa de crecimiento. La evidencia empírica demuestra una asociación positiva entre el número de granos fijados y la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) en dicho periodo (Figura 4.3). Esta relación es afectada por el genotipo, el medio ambiente y su interacción (Cerrudo et al., 2020; D'Andrea et al., 2008; Paponov et al., 2005; Severini et al., 2011). A su vez, la tasa de crecimiento del cultivo es función de la radiación incidente (Rinc), de la eficiencia de interceptación de dicha radiación (ei) y de la eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa (ec) (Capítulo 4). Así, un elevado número de granos fijados se logra si el cultivo florece en momentos con altas radiaciones incidentes, si alcanzó el índice de área foliar crítico (IAFc) antes de la floración, y si presenta alta ec.

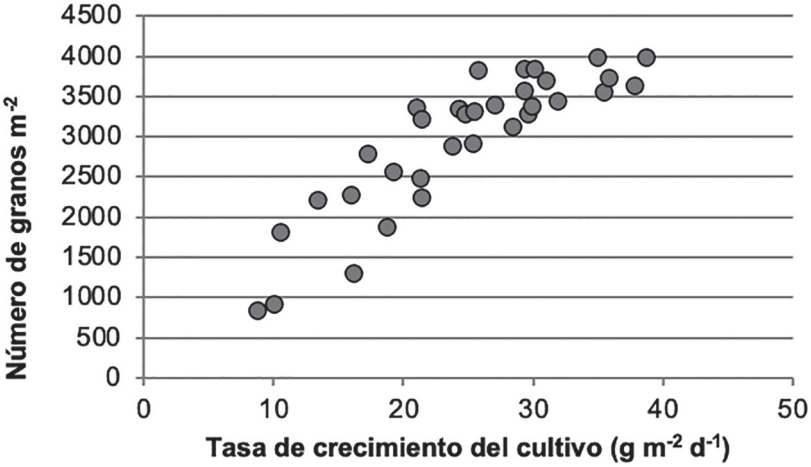


Figura 4.3: Relación entre el número de granos logrados por unidad de superficie y la tasa de crecimiento del cultivo de maíz en floración (+/- 15 días) para cultivos de maíz ante situaciones de disponibilidad hídrica, nutricional o radiativa variable. Los errores estándar oscilaron entre 95 y 165 granos m⁻² para la variable dependiente y entre 1,13 y 1,58 g m⁻² día⁻¹ para la variable independiente. Datos tomados de Andrade et al. (1996).

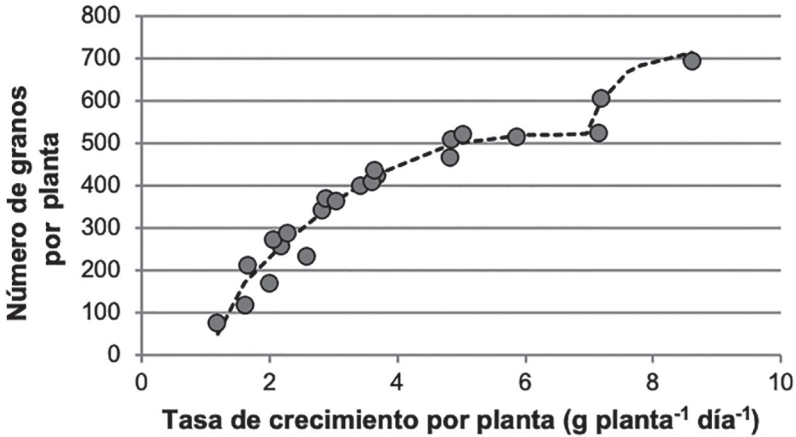


Figura 4.4: Relación entre el número de granos por planta y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo crítico para la determinación del número de granos. Datos de un híbrido de maíz sembrado entre 2 y 15 plantas m⁻² y conducido bajo riego y fertilización. Las dos funciones hiperbólicas corresponden a la primera y segunda espiga. Adaptado de Andrade et al. (1996).

Más importante que la asimilación total es la cantidad de asimilados asignados a la espiga en desarrollo (proceso generalmente denominado como partición reproductiva). Múltiples factores regulan la partición de asimilados hacia espigas, incluyendo los relacionados al genotipo (D'Andrea et al., 2013; Galizia et al., 2020; Mueller et al., 2019a), al estado hídrico, nutricional y térmico del cultivo (Caviglia y Melchiori, 2011; Hall et al., 1981; Paponov et al., 2005; Rattalino Edreira y Otegui, 2013; Uhart y Andrade, 1995a), y al tamaño de los individuos dentro del cultivo (Boomsma et al., 2009; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018; Caviglia y Melchiori, 2011; Vega et al., 2001a). Otros aspectos, como la competencia por asimilados entre estructuras de una misma planta (i.e. entre panoja, tallo y espiga) pueden disminuir la partición reproductiva en situaciones de estrés. Así, algunos estudios demuestran que la reducción de la competencia intraplanta sobre la espiga debida a la menor dominancia apical por acción del despanojado, por panojas de menor tamaño, por el uso de materiales machoestériles, o por disminución del crecimiento del tallo (superior) en prefloración y floración producen mayor número de granos fijados (Duvick et al., 2003; Fischer y Palmer, 1984; Frugone, 1994; Paterniani, 1981; Poey et al., 1977; Uhart et al., 1995; Weingartner et al., 2002). Estos efectos positivos serían más acentuados en condiciones de estrés ambiental (Gao et al., 2020) o alta densidad (Sangoi et al., 2002). En ciertos estudios, sin embargo, la reducción de la dominancia apical mejoró la partición reproductiva pero no condujo a un mayor rendimiento (Uribelarrea et al., 2008).

La consideración a nivel del individuo posibilita un mejor análisis de la partición a estructuras reproductivas durante el periodo crítico. La relación entre el número de granos fijados por planta (NGP) y la tasa de crecimiento de la planta durante el periodo crítico de fijación del número de granos (TCPc) varía entre genotipos de acuerdo a su plasticidad reproductiva y a su tolerancia a baja disponibilidad de recursos por planta (Figura 4.4). Tollenaar et al. (1992) fueron los primeros en utilizar este tipo de relación para comparar híbridos de maíz liberados en diferentes épocas detectando que las espigas pueden fijar granos solo cuando la planta promedio supera un mínimo de crecimiento, y que híbridos modernos tienen mayor capacidad de crecimiento y mayor prolificidad. Estudios posteriores desarrollaron una aproximación alométrica para estimar de manera no destructiva la TCPc en plantas individuales creciendo con distinto grado de competencia intraespecífica debida a la densidad poblacional (Andrade et al., 1999; Vega et al., 2000). Dicha técnica incrementó marcadamente la capacidad de fenotipado de estas relaciones a campo (Otegui et al., 2015) en cultivos sometidos a distintos manejos y condiciones ambientales (D'Andrea et al., 2009; Echarte et al., 2006; Laserna et al., 2019; Pagano et al., 2007; Rotili et al., 2021a). Asimismo, la relación NGP-TCPc ha sido utilizada para la evaluación de la heterosis del rendimiento bajo distintas condiciones de crecimiento (Echarte et al., 2006; Galizia et al., 2020; Liu y Tollenaar, 2009) y para explicar los mecanismos relacionados con la superioridad de los genotipos modernos sobre los antiguos (Echarte et al., 2004).

La mayoría de los reportes proponen una función de respuesta del NGP a la TCPc de tipo hiperbólica. En ella, se observa un umbral de crecimiento por debajo

del cual la planta no fija granos (individuos estériles), una zona de respuesta decreciente (hasta hacerse nula) de la granazón a incrementos en la tasa de crecimiento de planta y, finalmente, otro umbral a altos valores de TCPc por encima del cual una planta individual puede fijar una segunda espiga con granos (Figura 4.4). Si bien este tipo de respuesta es característico de la especie, se ha encontrado variabilidad genotípica en los parámetros que determinan la forma de la función (Cerrudo et al., 2020; Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006; Tollenaar et al., 1992). La relación es consistente aún para diversas situaciones de densidad de siembra, disponibilidad de agua, radiación o régimen térmico que afectan la tasa de crecimiento de la planta (Andrade et al., 2002; Andrade et al., 1999; Cantarero et al., 1999; Nagore et al., 2017; Otegui y Andrade, 2000), aunque se ha encontrado importante variabilidad genotípica en la respuesta ante estrés nitrogenado (D'Andrea et al., 2008; D'Andrea et al., 2006).

Cuando la TCPc se acerca al valor umbral inferior, el número de granos por individuo es sumamente variable e inestable (Vega et al., 2001b) lo cual se refleja a nivel de la pendiente inicial del modelo hiperbólico (Figura 4.4). Reducciones en la partición de biomasa a estructuras reproductivas pueden explicar esta disminución abrupta en la fijación de granos al acercarse la TCPc a dicho umbral (Vega et al., 2001a). El maíz muestra un mayor umbral de TCPc para la fijación de granos (aprox. 1 g d^{-1}) en comparación con otras especies como la soja y el girasol (Fru-gone, 1994; Vega et al., 2001b). Esta alta sensibilidad de la espiga a condiciones de estrés reflejaría su relegamiento dentro de la planta por dominancia apical, que afecta la partición de biomasa hacia estructuras reproductivas alrededor de la floración (Paterniani, 1981). Los híbridos nuevos y más tolerantes al estrés exhiben una mayor partición de biomasa a estructuras reproductivas, mayor fijación de granos con bajas TCPc y menores umbrales de TCPc para la producción de granos que los híbridos más viejos y menos tolerantes al estrés (Ciancio et al., 2016; Echarte et al., 2004; Echarte et al., 2000).

En esta especie, la restricción en morfogénesis reproductiva i.e., techos impuestos por el número de flores por espiga (Otegui, 1997; Otegui y Melón, 1997) explica la relación hiperbólica/curvilínea entre NGP y TCPc con tendencia a plateau (Edmeades y Daynard, 1979; Vega et al., 2001a); (Figura 4.4). Por lo tanto, la eficiencia de la planta para fijar granos en la espiga apical disminuye a medida que se incrementa la TCPc, especialmente en genotipos de baja plasticidad reproductiva (e.g. bajo número de flores; Echarte et al., 2004). Este efecto implica limitaciones al rendimiento por planta cuando la TCPc es alta (Doebley et al., 1997) que pueden ser atenuadas por destinos reproductivos adicionales como espigas secundarias y macollos fértiles. Estos rasgos, no obstante, están fuertemente influenciados por el genotipo, el manejo y el ambiente (Echarte et al., 2000; Otegui, 1995; Parco et al., 2020; Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021a; Rotili et al., 2021b).

En híbridos modernos, con menor umbral de esterilidad y mayor respuesta en el número de granos ante aumentos en los recursos disponibles por planta, el rendimiento de grano se vería menos afectado por variaciones en la densidad o por des-

uniformidad entre plantas (Ciancio et al., 2016; Echarte y Andrade, 2003; Echarte et al., 2000).

Utilizando la TCPc como indicador del estado fisiológico de las plantas durante el período crítico se pueden analizar los efectos del estrés ambiental (Figura 4.5) (Andrade et al., 2002; Uhart y Andrade, 1995b) sobre la determinación del número de granos. Se encontró así una relación común entre NGP y TCPc para condiciones variables de radiación, disponibilidad de nitrógeno, disponibilidad de agua y densidad de plantas. Por obtener una única relación, no se halló evidencia de la existencia de efectos directos de las deficiencias hídricas y nutricionales sobre el número de granos en maíz (Andrade et al., 2002). Estudios posteriores refuerzan estos hallazgos para deficiencias hídricas (Echarte et al., 2006), deficiencias de N (D'Andrea et al., 2008; Maltese et al., 2021; Rossini et al., 2012) y estrés por altas temperaturas (Cicchino et al., 2010).

Por todo lo expresado, la TCPc es un excelente predictor del número de granos fijados por planta en condiciones de campo ya que representa una variable descriptora de la fuente de asimilados disponibles por individuo alrededor del período crítico y contribuye a explicar la partición de materia seca a estructuras reproductivas en ese periodo. Dicha partición puede reducirse en bajas TCPc por ser la espiga una estructura relegada sujeta a dominancia, y en altas TCPc por limitaciones morfogénicas que resultan en baja plasticidad reproductiva (Figura 4.5). La robustez de la relación entre el número de granos fijados y la tasa de crecimiento ha permitido su incorporación como una función clave en los modelos de simulación del rendimiento de los cultivos (Lizaso et al., 2011; Lizaso et al., 2007).

4.3.2. Otros factores determinantes del número de granos

La duración del período crítico también afecta el número de granos fijados a través de su efecto sobre la producción acumulada de asimilados. El genotipo, las condiciones ambientales y las interacciones genotipo por ambiente regulan la duración del período crítico. Los híbridos pueden diferir en la duración de etapas críticas para determinación de NG (Mueller et al., 2019b). Por otro lado, altas temperaturas nocturnas acortan la duración de la fase crítica en días calendarios al completar el maíz más rápidamente su requerimiento térmico (Capítulo 2) y reducen, por lo tanto, la radiación interceptada acumulada durante la fase (Capítulo 3) y así, el componente número de granos (Andrade et al., 1999; Cantarero et al., 1999). Para incluir estos efectos ambientales, la TCPc de un genotipo puede expresarse por unidad de tiempo térmico. Incrementos térmicos nocturnos de similar magnitud en regiones más cálidas produjeron los mismos efectos, pero además aumentaron significativamente la respiración nocturna (Kettler et al., 2022). Estas consecuencias adicionales en zonas cálidas se explican por la relación curvilínea creciente entre temperatura y respiración de mantenimiento. Incrementos en la temperatura diurna por debajo de la óptima para crecimiento no reducen el NG pues, si bien acortan las etapas, aumentan la fotosíntesis y la TCC (Capítulo 3).

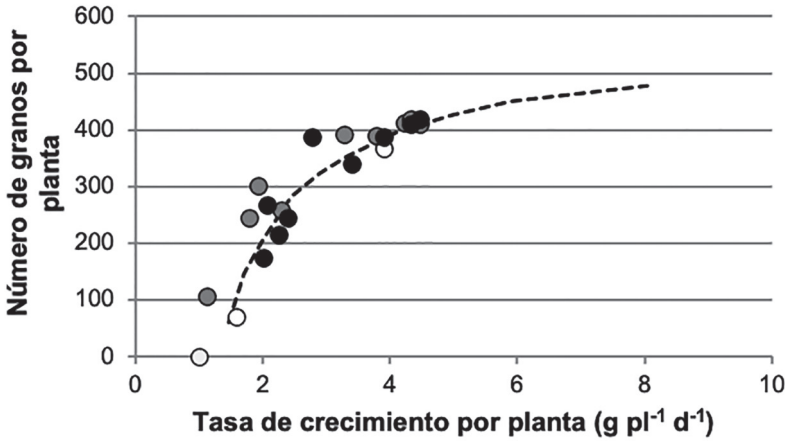


Figura 4.5: Relación entre el número de granos fijados por planta y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo crítico para la determinación del número de granos para condiciones variables de disponibilidad de nitrógeno (círculos grises), disponibilidad de agua (círculos blancos), de radiación incidente (círculos negros). Datos de experimentos realizados con un híbrido de maíz creciendo en Balcarce. El ES varió para los distintos experimentos entre 0,11 y 0,3 g pl⁻¹ d⁻¹ para la variable independiente y entre 17 y 28 granos por planta para la variable dependiente. Se incluye curva de referencia obtenida para el mismo híbrido variando densidad de plantas y radiación incidente con óptimos niveles de disponibilidad de agua y nutrientes. Similares resultados se observaron con otro híbrido (Andrade et al., 2002).

Otro factor a considerar en cuanto a la determinación del componente número de granos es el factor de fertilidad definido como la cantidad de granos fijados por unidad de biomasa asignada a espigas durante el periodo crítico de alrededor de la floración. La relación NGP/TCPc, además de considerar la partición a estructuras reproductivas, también contempla dicho factor. El factor de fertilidad es un estimador de la eficiencia reproductiva (Galizia et al., 2020; Laserna et al., 2019; Maltese et al., 2021; Vega et al., 2001a). Entre los aspectos involucrados en la eficiencia de fijación de granos, particularmente cuando existe algún grado de estrés que disminuye la TCPc, se incluyen el sincronismo entre la aparición de estigmas y fecundación de ovarios y en el desarrollo de las semillas y la competencia por asimilados entre destinos reproductivos (Bangerth, 1989; Stephenson, 1981). Señales hormonales o químicas podrían estar involucradas en los efectos de dominancia entre órganos reproductivos o entre embriones de diferente edad (Cheng y Lur, 1996; Noodén y Letham, 1993; Pinthus y Belcher, 1994; Raju et al., 1996). Las restricciones ambientales acentuarían los efectos de dominancia y competencia por asimilados entre destinos reproductivos en desarrollo (Cantagallo et al., 1997; Jacobs y Pearson, 1991; Motto y Moll, 1983).

En maíz, distintos tipos de estrés pueden acentuar la asincronía entre la antesis

(dispersión de polen) y la aparición de estigmas, etapa llamada usualmente intervalo antesis-floración femenina (ASF; Edmeades et al., 2000) (Capítulo 2). Por este motivo, el ASF es ampliamente reconocido como uno de los caracteres secundarios de selección más relevantes utilizados en la mejora genética del maíz (Bänziger et al., 2002; Bänziger y Lafitte, 1997; Bolaños y Edmeades, 1996; Campos et al., 2006; Chen et al., 2017; Jacobs y Pearson, 1991). Un mayor sincronismo en el desarrollo entre la panoja y la espiga superior (menor ASF) mejora el número de granos por unidad de superficie (Chinwuba et al., 1961; Frugone, 1994) debido a una mayor partición a estructuras reproductivas durante el PC y a un mayor factor de fertilidad. En estudios de eras de mejoramiento se demostró que el desarrollo de dichos órganos de las plantas estresadas fue más sincrónico en los cultivares de maíz modernos que en los más antiguos (Bolaños et al., 1993; Luque, 2000; Matthiess et al., 1999). En comparaciones de genotipos mejorados por tolerancia al estrés hídrico con sus testigos, no se encontraron efectos del estrés sobre la fecha de iniciación de panojas o espigas y de la floración masculina, pero sí se observaron significativos aumentos en la biomasa de espiguillas que explicaron la capacidad de las espigas para florecer más tempranamente, en coincidencia con la liberación del polen (Edmeades et al., 1993).

Una mayor sincronía en el desarrollo y emisión de estigmas de la espiga apical y la subapical contribuiría a disminuir la competencia por asimilados entre ambas estructuras reproductivas y a incrementar la prolificidad (Cárcova y Otegui, 2001; Cárcova y Otegui, 2007; Cárcova et al., 2000; Fonts Vallejo, 2000; Freier et al., 1984; Motto y Moll, 1983; Prior y Russell, 1975; Sarquís et al., 1998). La prolificidad es un carácter que confiere plasticidad reproductiva al maíz y que puede promover un mayor número de semillas por planta y por superficie cuando el cultivo es sembrado en baja densidad poblacional (Cerrudo et al., 2020; Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021b).

A nivel de espiga, las estructuras que abortan con mayor frecuencia son las más jóvenes, ubicadas en la parte superior de la inflorescencia. Los estigmas correspondientes a las flores apicales son los últimos en emerger, por lo cual son fertilizados tardíamente e inician su crecimiento más tarde (Cárcova et al., 2003; Monneveux et al., 2005; Shen et al., 2018; Tollenaar y Daynard, 1978b). El aborto de granos en posiciones apicales de la espiga estaría relacionado con una situación de competencia desfavorable por asimilados con respecto a los granos del resto de la espiga (Egli, 2019b; Ogiwara et al., 1997). Una fecundación más sincrónica de la espiga posibilita que los ovarios de los estigmas apicales alcancen un crecimiento competitivo respecto del resto y puedan ser fijados, incrementando el factor de fertilidad y el número de granos por planta (Cárcova y Otegui, 2007; Cárcova et al., 2000). Por consiguiente, la dinámica de emisión de estigmas que determina su oportunidad de polinización y de fecundación contribuye a explicar las variaciones en el número de granos fijados entre genotipos para un dado ambiente (Uribelarrea et al., 2002). En estudios del efecto de la mejora genética sobre la generación del número de granos, se ha reportado que los genotipos modernos presentan mejor sincronía en la emisión de estigmas (Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018), aunque dicho efecto sería

resultante de una mejor partición de asimilados hacia la espiga durante el PC.

Nuevos estudios indican que las relaciones competitivas por asimilados entre granos ocurrirían durante tres a cinco días desde el inicio de la fecundación (Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018; Rossini et al., 2020; Shen et al., 2018) en línea con estudios previos que mostraron que la máxima interferencia entre ovarios fertilizados temprana o tardíamente ocurría en un período menor a cuatro días (Cárcova y Otegui, 2007). Actualmente, los nuevos modelos matemáticos para predecir la determinación del número de granos integran los conceptos de la sincronía y dinámica de la floración, la emisión de estigmas y la sincronía en la fecundación (Egli, 2019b; Lizaso et al., 2007; Messina et al., 2019).

4.4 Conclusiones

Para la mayoría de condiciones ambientales y de manejo, la variación en el rendimiento del maíz se explica en gran medida por la variación en el número de granos por unidad de superficie. El principal determinante del número de granos fijados en maíz es la supervivencia de estructuras reproductivas y no la cantidad de flores desarrolladas. El número de granos fijados por el maíz se asocia positivamente con la tasa de crecimiento del cultivo, la partición de biomasa a estructuras reproductivas y el factor de fertilidad durante el período crítico de alrededor de la floración, y con la duración de dicho periodo. Dicho periodo se extiende, generalmente, entre 200 °Cd antes a 200-250 °Cd después de la floración femenina. Esta ventana de tiempo térmico usualmente corresponde a \approx 30-40 días centrados en floración para maíces sembrados en fechas tempranas en regiones templadas.

4.5. Principales conceptos prácticos

- El período alrededor de la floración es crítico para la determinación del número de granos por unidad de superficie.
- El cultivo de maíz debe ser manejado de forma tal que alcance en esta etapa un estado fisiológico óptimo, es decir, alta tasa de crecimiento, elevada partición de biomasa a estructuras reproductivas, alto factor de fertilidad y prolongada duración.
- Un elevado número de granos fijados se logra si el cultivo florece en momentos con alta radiación solar incidente y elevada amplitud térmica, si alcanzó el IAF crítico antes de la floración y si presenta elevadas ec.
- Una adecuada partición de asimilados hacia las estructuras reproductivas se logra evitando tanto bajos valores de TCPc que resultan en aborto de estructuras reproductivas, como altos valores de TCPc que resultan en limitaciones morfogénicas al número de estructuras reproductivas.

4.6. Referencias

- Aluko G.K. y K.S. Fischer. 1988. The effect of changes of assimilate supply around flowering on grain sink size and yield of maize (*Zea mays L.*) cultivars of tropical and temperate adaptation. *Australian Journal of Agricultural Research* 39: 153-161.
- Andrade F.H. y A.G. Cirilo. Relationship between kernel number and plant growth rate in maize: nitrogen and water deficiencies. En: Proc. International Workshop on Physiological Bases for Maize Improvement, p. 63-69. Buenos Aires.
- Andrade F.H., A.G. Cirilo, S.A. Uhart y M.E. Otegui. 1996. *Ecofisiología del cultivo de Maíz*. 1st ed. INTA FCA-UNMdP, Editorial La Barrosa, Dekalb Press, Balcarce, Argentina. 292p.
- Andrade F.H., L. Echarte, R. Rizzalli, A. Della Maggiora y M. Casanovas. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science* 42: 1173-1179.
- Andrade F.H., M.E. Otegui y C. Vega. 2000. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize. *Agronomy Journal* 92: 92-97.
- Andrade F.H., S.A. Uhart y M.I. Frugone. 1993. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize: shade versus plant density effects. *Crop Science* 33: 482-485.
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero y O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39: 453-459.
- Bangerth F. 1989. Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiology Plantarum* 76: 608-614.
- Bänziger M., G.O. Edmeades y H.R. Lafitte. 2002. Physiological mechanisms contributing to the increased N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. *Field Crops Research* 75: 223-233.
- Bänziger M. y H.R. Lafitte. 1997. Efficiency of secondary traits for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Science* 37: 1110-1117.
- Bihmidine S., C.T. Hunter III, C.E. Johns, K.E. Koch y D.M. Braun. 2013. Regulation of assimilate import into sink organs: Update on molecular drivers of sink strength. *Frontiers in Plant Science* 4: 177 (171-115).
- Bolaños J. y G.O. Edmeades. 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research* 48: 65-80.
- Bolaños J., G.O. Edmeades y L. Martinez. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits. *Field Crops Research* 31: 269-286.
- Boomsma C.R., J.B. Santini, M. Tollenaar y T.J. Vyn. 2009. Maize Morphophysiological Responses to Intense Crowding and Low Nitrogen Availability: An Analysis and Review. *Agronomy Journal* 101: 1426-1452.
- Boote K.J., J.W. Jones, J.W. White, S. Asseng y J.I. Lizaso. 2013. Putting mechanisms into crop production models. *Plant, Cell and Environment* 36: 1658-1672.
- Borrás L. y B.L. Gambín. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *Field Crops Research* 118: 1-12.
- Borrás L., G.A. Slafer y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86: 131-146.
- Borrás L. y L.N. Vitantonio-Mazzini. 2018. Maize reproductive development and kernel set under limited plant growth environments. *Journal of Experimental Botany* 69: 3235-3243.
- Boyer J.S. y M.E. Westgate. 2004. Grain yields with limited water. *Journal of Experimental Botany* 55: 2385-2394.
- Boyle M.G., J.S. Boyer y P.W. Morgan. 1991. Stem Infusion of Liquid Culture Medium Pre-

- vents Reproductive Failure of Maize at Low Water Potential. *Crop Science* 31: crops-ci1991.0011183X003100050033x.
- Brown H.E., N.I. Huth, D.P. Holzworth, E.I. Teixeira, R.F. Zyskowski, J.N.G. Hargreaves y D.J. Moot. 2014. Plant Modelling Framework: Software for building and running crop models on the APSIM platform. *Environmental Modelling & Software* 62: 385-398.
- Cagnola J.I., G.J. Dumont de Chassart, S.E. Ibarra, C. Chimenti, M.M. Ricardi, B. Delzer, H. Ghiglione, T. Zhu, M.E. Otegui, J.M. Estevez y J.J. Casal. 2018. Reduced expression of selected FASCICLIN-LIKE ARABINOGALACTAN PROTEIN genes associates with the abortion of kernels in field crops of *Zea mays* (maize) and of *Arabidopsis* seeds. *Plant, Cell & Environment* 41: 661-674.
- Cagnola J.I., M. Parco, D.H. Rotili, E.L. Ploschuk, F. Curin, J.I. Amas, S.F. Luque, G.A. Maddonni, M.E. Otegui y J.J. Casal. 2021. Artificial selection for grain yield has increased net CO₂ exchange of the ear leaf in maize crops. *Journal of Experimental Botany* 72: 3902-3913.
- Campos H., M. Cooper, G.O. Edmeades, C. Löffler, J.R. Schussler y M. Ibañez. 2006. Changes in drought tolerance in maize associated with fifty years of breeding for yield in the U.S. corn belt. *Maydica* 51: 369-381.
- Campos H., M. Cooper, J.E. Habben, G.O. Edmeades y J.R. Schussler. 2004. Improving drought tolerance in maize: A view from industry. *Field Crops Research* 90: 19-34.
- Cantagallo J.E., C.A. Chimenti y A.J. Hall. 1997. Crop physiology and metabolism: Number of seeds per unit area in sunflower correlates well with a photothermal quotient. *Crop Science* 37: 1780-1786.
- Cantarero M.G., A.G. Cirilo y F.H. Andrade. 1999. Night temperature at silking affects kernel set in maize. *Crop Science* 39: 703-710.
- Cárcova J., B. Andrieu y M.E. Otegui. 2003. Silk Elongation in Maize: Relationship with Flower Development and Pollination. *Crop Sci* 43: 914-920.
- Cárcova J. y M.E. Otegui. 2001. Ear Temperature and Pollination Timing Effects on Maize Kernel Set. *Crop Science* 41: 1809-1815.
- Cárcova J. y M.E. Otegui. 2007. Ovary Growth and Maize Kernel Set. *Crop Science* 47: 1104-1110.
- Cárcova J., M. Uribelarrea, L. Borrás, M.E. Otegui y M.E. Westgate. 2000. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Science* 40: 1056-1061.
- Caviglia O.P. y R.J.M. Melchiori. 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Research* 122: 131-139.
- Cerrudo A., J. Di Matteo, E. Fernandez, M. Robles, L.O. Pico y F.H. Andrade. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science* 64: 580-587.
- Cerrudo D., M. Hernández, M. Tollenaar, C.R.C. Vega y L. Echarte. 2020. Kernel number response to plant density in tropical, temperate, and tropical × temperate maize hybrids. *Crop Science* 60: 381-390.
- Ciancio N., M. Parco, S.J.P. Incognito y G.A. Maddonni. 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Research* 191: 101-110.
- Cicchino M., J.I. Rattalino Edreira, M. Uribelarrea y M.E. Otegui. 2010. Heat stress in field-grown maize: Response of physiological determinants of grain yield. *Crop Science* 50: 1438-1448.
- Cirilo A.G. y F.H. Andrade. 1994. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Science* 34: 1044-1046.
- Chapman S.C. y G.O. Edmeades. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical

- maize populations. II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Science* 39: 1315-1324.
- Charles-edwards D.A. y D.F. Beech. 1984. On the ordered development of plants 3. Branching by the grain legume *Cyamopsis tetragonoloba*(Guar). *Annals of Botany* 54: 673-679.
- Chen K., J.J. Camberato y T.J. Vyn. 2017. Maize grain yield and kernel component relationships to morphophysiological traits in commercial hybrids separated by four decades. *Crop Science* 57: 1641-1657.
- Cheng C.Y. y H.S. Lur. 1996. Ethylene may be involved in abortion of the maize caryopsis. *Physiology Plantarum* 98: 245-252.
- Chinwuba P.M., C.O. Grogan y M.S. Zuber. 1961. Interactions of detasseling, sterility and spacing on yield of maize hybrids. *Crop Science* 24: 1141-1145.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui y A.G. Cirilo. 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Research* 105: 228-239.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G. Eyhéabide. 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines - Nitrogen responses. *Crop Science* 46: 1266-1276.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G.H. Eyhéabide. 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Research* 114: 147-158.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G.H. Eyhéabide. 2013. Parent-progeny relationships between maize inbreds and hybrids: Analysis of grain yield and its determinants for contrasting soil nitrogen conditions. *Crop Science* 53: 2147-2161.
- Debruin J.L., B. Hemphill y J.R. Schussler. 2018. Silk development and kernel set in maize as related to nitrogen stress. *Crop Science* 58: 2581-2592.
- DeBruin J.L., J.R. Schussler, H. Mo y M. Cooper. 2017. Grain yield and nitrogen accumulation in maize hybrids released during 1934 to 2013 in the US Midwest. *Crop Science* 57: 1431-1446.
- Di Matteo J.A., J.M. Ferreyra, A.A. Cerrudo, L. Echarte y F.H. Andrade. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Research* 197: 107-116.
- Doebley J., A. Stec y L. Hubbard. 1997. The evolution of apical dominance in maize. *Nature* 386: 485-488.
- Duvick D.N. 2005. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 50: 193-202.
- Duvick D.N., J.S.C. Smith y M. Cooper. 2003. Long-Term Selection in a Commercial Hybrid Maize Breeding Program. In: J. Janick (Ed) *Plant Breeding Reviews*. John Wiley & Sons. p. 109-151.
- Echarte L. y F.H. Andrade. 2003. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 82: 1-12.
- Echarte L., F.H. Andrade, V.O. Sadras y P. Abbate. 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Research* 96: 307-312.
- Echarte L., F.H. Andrade, C.R.C. Vega y M. Tollenaar. 2004. Kernel number determination in argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* 44: 1654-1661
- Echarte L., S. Luque, F.H. Andrade, V.O. Sadras, A. Cirilo, M.E. Otegui y C.R.C. Vega. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 68: 1-8.
- Echarte L. y M. Tollenaar. Kernel set in a maize hybrid and its two parental inbred lines exposed to water stress. En: *Proc. 4th International Crop Science Congress*, p. xx:xx.

- Brisbane, AU.
- Edmeades G.O., J. Bolanos, A. Elings, J.M. Ribaut, M. Banziger y M.E. Westgate. 2000. The role and regulation of the anthesis-silking interval in maize. *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. Wiley. p. 43-73.
- Edmeades G.O., J. Bolaños, M. Hernández y S. Bello. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Science* 33: 1029-1035.
- Edmeades G.O. y T.B. Daynard. 1979. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. *Canadian Journal of Plant Sciences* 59: 585-601.
- Egli D.B. 2005. Flowering, pod set and reproductive success in soya bean. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191: 283-291.
- Egli D.B. 2015. Is there a role for sink size in understanding maize population–yield relationships? *Crop Science* 55: 2453-2462.
- Egli D.B. 2019a. Crop growth rate and the establishment of sink size: a comparison of maize and soybean. *Journal of Crop Improvement* 33: 346-362.
- Egli D.B. 2019b. Knmaize—a model to investigate the dynamics of kernel set in maize. *Agronomy Journal* 111: 1720-1727.
- Fischer K.S. y A.F.E. Palmer. 1984. Tropical Maize. In: P.R. Goldsworthy y N.M. Fisher (Eds.), *The physiology of tropical field crops*. J. Wiley & Sons Ltd., Avon. p. 213-248.
- Fonts Vallejo C. 2000. Sincronía en la polinización en maíz y su efecto sobre la fijación de granos y la prolificidad en plantas de maíz. *Biologist Thesis*. Universidad de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 40p.
- Freier G., F. Vilella y A.J. Hall. 1984. Within-ear pollination synchrony and kernel set in maize. *Maydica* 29: 317-324.
- Frugone M.I. 1994. Efecto del despanojado sobre la tolerancia de dos híbridos de maíz a la alta densidad poblacional. M.S. Thesis. Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Bs. As. 67p.
- Galizia L.A., E.M. Munaro, A.G. Cirilo, M.E. Otegui y K.E. D'Andrea. 2020. Phenotypic plasticity for biomass partitioning in maize: genotype effects across a range of environments. *Field Crops Research* 256: 107914.
- Gambín B.L. y L. Borrás. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: A comparison across crop species. *Annals of Applied Biology* 156: 91-102
- Gao Z., L. Sun, J.H. Ren, X.G. Liang, S. Shen, S. Lin, X. Zhao, X.M. Chen, G. Wu y S.L. Zhou. 2020. Detasseling increases kernel number in maize under shade stress. *Agricultural and Forest Meteorology* 280: 107811.
- Goldsworthy P.R. y N.M. Fisher (Eds.) 1984. *The physiology of tropical field crops*. John Wiley & Sons Ltd. Avon 664 p.
- Gonzalez V.H., E.A. Lee, L. Lewis Lukens y C.J. Swanton. 2019. The relationship between floret number and plant dry matter accumulation varies with early season stress in maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 238: 129-138.
- Habben J.E., X. Bao, N.J. Bate, J.L. Debruin, D. Dolan, D. Hasegawa, T.G. Helentjaris, R.H. Lafitte, N. Lovan, H. Mo, K. Reimann y J.R. Schussler. 2014. Transgenic alteration of ethylene biosynthesis increases grain yield in maize under field drought-stress conditions. *Plant Biotechnology Journal* 12: 685-693.
- Haegerle J.W., K.A. Cook, D.M. Nichols y F.E. Below. 2013. Changes in nitrogen use traits associated with genetic improvement for grain yield of maize hybrids released in different decades. *Crop Science* 53: 1256-1268.
- Hall A.J., J.H. Lemcoff y N. Trapani. 1981. Water stress before and during flowering in maize

- and its effects on yield, its components, and their determinants. *Maydica* 26: 19-38.
- Harris R.E., R.H. Moll y C.W. Stuber. 1976. Control and Inheritance of Prolificacy in Maize. *Crop Science* 16: 843-850.
- Hoogenboom G., C.H. Porter, V. Shelia, K.J. Boote, U. Singh, J.W. White, L.A. Hunt, R. Ogoshi, J.I. Lizaso, J. Koo, S. Asseng, A. Singels, L.P. Moreno y J.W. Jones. 2019. Decision Support System for Agrotechnology Transfer (DSSAT) Version 4.7.5. Gainesville, Florida, USA. DSSAT Foundation.
- Jacobs B.C. y C.J. Pearson. 1991. Potential yield of Maize determined by rates of growth and development of ears. *Field Crops Research* 27: 281-289.
- Johnson D.R. y J.W. Tanner. 1972. Calculation of the Rate and Duration of Grain Filling in Corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* 12: 485-486.
- Jones R.J. y T.L. Setter. 2000. Hormonal regulation of early kernel development. In: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA and ASA, Madison, WI. p. 25-42..
- Kettler B.A., C.S. Carrera, F.D. Nalli Sonzogni, S. Trachsel, F.H. Andrade y N. Neiff. 2022. High night temperature during maize post-flowering increases night respiration and reduces photosynthesis, growth and kernel number. *Journal of Agronomy and Crop Science* 208: 335-347.
- Kiniry J.R. y D.P. Knievel. 1995. Response of maize seed number to solar radiation intercepted soon after anthesis. *Agronomy Journal* 87: 228-234.
- Kiniry J.R. y J.T. Ritchie. 1985. Shade-Sensitive Interval of Kernel Number of Maize. *Agronomy Journal* 77: 711-715.
- Koch K.E. 1996. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 509-540.
- Landi P., M.C. Sanguineti, S. Conti y R. Tuberosa. 2001. Direct and correlated responses to divergent selection for leaf abscisic acid concentration in two maize populations. *Crop Science* 41: 335-344.
- Laserna M.P., C.G. López y G.A. Maddonni. 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: 12.
- Lemcoff J.H. y R.S. Loomis. 1994. Nitrogen and density influences on silk emergence, endosperm development, and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 38: 63-72.
- Liu W. y M. Tollenaar. 2009. Physiological mechanisms underlying heterosis for shade tolerance in Maize. *Crop Science* 49: 1817-1826.
- Liu X., X. Wang, X. Wang, J. Gao, N. Luo, Q. Meng y P. Wang. 2020. Dissecting the critical stage in the response of maize kernel set to individual and combined drought and heat stress around flowering. *Environmental and Experimental Botany* 179: art. no. 104213.
- Lizaso J.I., K.J. Boote, J.W. Jones, C.H. Porter, L. Echarte, M.E. Westgate y G. Sonohat. 2011. CSM-IXIM: A New Maize simulation model for DSSAT version 4.5. *Agronomy Journal* 103: 766-779.
- Lizaso J.I., A.E. Fonseca y M.E. Westgate. 2007. Simulating Source-Limited and Sink-Limited Kernel Set with CERES-Maize. *Crop Sci* 47: 2078-2088.
- Luque S.F. 2000. Bases fisiológicas de la ganancia genética en el rendimiento del maíz en la Argentina en los últimos 30 años. M.S. Thesis. Universidad de Bs.As., Buenos Aires.
- Luque S.F., A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research* 95: 383-397.
- Ma B.L., L.M. Dwyer, D.W. Stewart, M. Tollenaar y C.J. Andrews. 1994. Stem infusion of field-grown maize. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 25: 2005-2017.
- Maltese N.E., G.A. Maddonni, R.J.M. Melchiori y O.P. Caviglia. 2021. Plant nitrogen status

- at flowering and kernel set efficiency in early- and late-sown maize crops. *Field Crops Research* 270: 108216.
- Matthiess W., J. Cárcova, A. Cirilo y M. Otegui. Cambios introducidos por el mejoramiento genético en los distintos componentes del rendimiento del maíz. En: Proc. Congreso Binacional Argentino-Uruguayo de Genética, p. 432. Rosario, Santa Fe.
- McLaughlin J.E. y J.S. Boyer. 2004a. Glucose localization in maize ovaries when kernel number decreases at low water potential and sucrose is fed to the stems. *Annals of Botany* 94: 75-86.
- McLaughlin J.E. y J.S. Boyer. 2004b. Sugar-responsive gene expression, invertase activity, and senescence in aborting maize ovaries at low water potentials. *Annals of Botany* 94: 675-689.
- Messina C.D., G.L. Hammer, G. McLean, M. Cooper, E.J. Van Oosterom, F. Tardieu, S.C. Chapman, A. Doherty y C. Gho. 2019. On the dynamic determinants of reproductive failure under drought in maize. *In Silico Plants* 1: 1-14.
- Monneveux P., P.H. Zaidi y C. Sanchez. 2005. Population density and low nitrogen affects yield-associated traits in tropical maize. *Crop Science* 45: 535-545.
- Motto M. y R.H. Moll. 1983. Prolificacy in maize: a review. *Maydica* 28: 53-76.
- Mueller S.M., C.D. Messina y T.J. Vyn. 2019a. The role of the exponential and linear phases of maize (*Zea mays* L.) ear growth for determination of kernel number and kernel weight. *European Journal of Agronomy* 111: art. no 125939.
- Mueller S.M., C.D. Messina y T.J. Vyn. 2019b. Simultaneous gains in grain yield and nitrogen efficiency over 70 years of maize genetic improvement. *Scientific Reports* 9: art. no. 9095.
- Nagore M.L., A. Della Maggiora, F.H. Andrade y L. Echarte. 2017. Water use efficiency for grain yield in an old and two more recent maize hybrids. *Field Crops Research* 214: 185-193.
- Ning Q., Y. Jian, Y. Du, Y. Li, X. Shen, H. Jia, R. Zhao, J. Zhan, F. Yang, D. Jackson, L. Liu y Z. Zhang. 2021. An ethylene biosynthesis enzyme controls quantitative variation in maize ear length and kernel yield. *Nature Communications* 12: art. no. 5832.
- Noodén L.D. y D.S. Letham. 1993. Cytokinin metabolism and signalling in the soybean plant. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 639-653.
- Ogiwara I., Y. Takura, I. Shimura y K. Ishihara. 1997. Varietal differences in grain filling at the distal end of sweet corn ear. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 65: 761-767.
- Otegui M., F. Andrade y E. Suero. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research* 40: 87-94.
- Otegui M.a.E. y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize: I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Research* 56: 247-256.
- Otegui M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinian maize hybrids. *Maydica* 40: 371-376.
- Otegui M.E. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of Maize: II. Plant population effects. *Crop Science* 37: 448-455.
- Otegui M.E. y F.H. Andrade. 2000. New relationships between light interception, ear growth, and kernel set in maize. In: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA and ASA, Madison, WI. p. 89-102.
- Otegui M.E., L. Borrás y G.A. Maddonni. 2015. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: A case study for maize. In: V.O. Sadras y D.F. Calderini (Eds.), *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy: Second Edition*. p. 375-396.
- Otegui M.E. y S. Melón. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: I.

- Sowing date effects. *Crop Science* 37: 441-447.
- Oury V., C.F. Caldeira, D. Prodhomme, J.P. Pichon, Y. Gibon, F. Tardieu y O. Turc. 2016. Is change in ovary carbon status a cause or a consequence of maize ovary abortion in water deficit during flowering? *Plant Physiology* 171: 997-1008.
- Pagano E., S. Cela, G.A. Maddonni y M.E. Otegui. 2007. Intra-specific competition in maize: Ear development, flowering dynamics and kernel set of early-established plant hierarchies. *Field Crops Research* 102: 198-209.
- Paponov I.A., M. Paponov, P. Sambo y C. Engels. 2020. Differential Regulation of Kernel Set and Potential Kernel Weight by Nitrogen Supply and Carbohydrate Availability in Maize Genotypes Contrasting in Nitrogen Use Efficiency. *Frontiers in Plant Science* 11: 586.
- Paponov I.A., P. Sambo, G. Schulte Auf'm Erley, T. Presterl, H.H. Geiger y C. Engels. 2005. Kernel set in maize genotypes differing in nitrogen use efficiency in response to resource availability around flowering. *Plant and Soil* 272: 101-110.
- Parco M., I.A. Ciampitti, K.E. D'Andrea y G.Á. Maddonni. 2020. Prolificacy and nitrogen internal efficiency in maize crops. *Field Crops Research* 256: art. no. 107912.
- Paterniani E. 1981. Influence of tassel size on ear placement. *Maydica* 26: 85-91.
- Peng Y., C. Li y F.B. Fritschi. 2013. Apoplastic infusion of sucrose into stem internodes during female flowering does not increase grain yield in maize plants grown under nitrogen-limiting conditions. *Physiologia Plantarum* 148: 470-480.
- Pinthus M.J. y A.R. Belcher. 1994. Maize topmost axillary shoot interference with lower ear development in vitro. *Crop Science* 34: 458-461.
- Poey F.R., J.E. Grajeda, O.J. Fernández y F. Soto. 1977. Effect of dettasseling on maize grain yield components. *Agron. Abstracts* 44: 12.
- Prior C.L. y W.A. Russell. 1975. Yield performance of nonprolific and prolific maize hybrids at six plant densities. *Crop Science* 15: 482-486.
- Raju B.M., R.U. Shaanker y K.N. Ganeshaiyah. 1996. Intra-fruit seed abortion in a wind dispersed tree, *Dalbergia sissoo* Roxb: proximate mechanisms. *Sexual Plant Reproduction* 9: 273-278.
- Rattalino Edreira J.I. y M.E. Otegui. 2013. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: A novel approach for assessing sources of kernel loss in field conditions. *Field Crops Research* 142: 58-67.
- Ross F., J. Di Matteo y A. Cerrudo. 2020. Maize prolificacy: A source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought-prone environments. *Field Crops Research* 247: art. no. 107699.
- Rossini M.A., I.R. Hisse, M.E. Otegui y K.E. D'Andrea. 2020. Heterosis and parent-progeny relationships for silk extrusion dynamics and kernel number determination in maize: Nitrogen effects. *Crop Science* 60: 961-976.
- Rossini M.A., G.A. Maddonni y M.E. Otegui. 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N×stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. *Field Crops Research* 133: 90-100.
- Rotili D.H., L.G. Abeledo, P. deVoil, D. Rodríguez y G.Á. Maddonni. 2021a. Exploring the effect of tillers on the water economy, plant growth and kernel set of low-density maize crops. *Agricultural Water Management* 243: art. no. 106424.
- Rotili D.H., V.O. Sadras, L.G. Abeledo, J.M. Ferreyra, J.R. Micheloud, G. Duarte, P. Girón, M. Ermácora y G.Á. Maddonni. 2021b. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *Field Crops Research* 265: art. no. 108107.
- Ruan Y.-L., Y. Jin, Y.-J. Yang, G.-J. Li y J.S. Boyer. 2010. Sugar Input, Metabolism, and Signaling Mediated by Invertase: Roles in Development, Yield Potential, and Response to

- Drought and Heat. *Molecular Plant* 3: 942-955.
- Ruan Y.L., J.W. Patrick, M. Bouzayen, S. Osorio y A.R. Fernie. 2012. Molecular regulation of seed and fruit set. *Trends in Plant Science* 17: 656-665.
- Sadras V.O. y R.F. Denison. 2009. Do plant parts compete for resources? An evolutionary viewpoint. *New Phytologist* 183: 565-574.
- Saini H.S. y M.E. Westgate. 1999. Reproductive Development in Grain Crops during Drought. *Advances in Agronomy* 68: 59-96.
- Sangoi L., M.A. Gracietti, C. Rampazzo y P. Bianchetti. 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Research* 79: 39-51.
- Sarquís J.I., H. Gonzalez y J.R. Dunlap. 1998. Yield response of two cycles of selection from a semiprofitic early maize (*Zea mays* L.) population to plant density, sucrose infusion and pollination control. *Field Crops Research* 55: 109-116.
- Schussler J.R. y M.E. Westgate. 1994. Increasing assimilate reserves does not prevent kernel abortion at low water potential in maize. *Crop Science* 34: 1569-1576.
- Setter T.L., B.A. Flannigan y J. Melkonian. 2001. Loss of kernel set due to water deficit and shade in maize: Carbohydrate supplies, abscisic acid, and cytokinins. *Crop Science* 41: 1530-1540.
- Setter T.L. y R. Parra. 2010. Relationship of Carbohydrate and Abscisic Acid Levels to Kernel Set in Maize under Postpollination Water Deficit. *Crop Science* 50: 980-988.
- Severini A.D., L. Borrás, M.E. Westgate y A.G. Cirilo. 2011. Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize. *Field Crops Research* 120: 360-369.
- Shen S., B.B. Li, T. Deng, Z.D. Xiao, X.M. Chen, H. Hu, B.C. Zhang, G. Wu, F. Li, X. Zhao, X.G. Liang, G.H. Mi y S.L. Zhou. 2020. The equilibrium between sugars and ethylene is involved in shading- and drought-induced kernel abortion in maize. *Plant Growth Regulation* 91: 101-111.
- Shen S., L. Zhang, X.G. Liang, X. Zhao, S. Lin, L.H. Qu, Y.P. Liu, Z. Gao, Y.L. Ruan y S.L. Zhou. 2018. Delayed pollination and low availability of assimilates are major factors causing maize kernel abortion. *Journal of Experimental Botany* 69: 1599-1613.
- Stephenson A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review Ecological Systems* 12: 253-279.
- Stockman Y.M., R.A. Fischer y E.G. Brittain. 1983. Assimilate supply and floret development within the spike of wheat. *Journal of Plant Physiology* 10: 585-594.
- Tollenaar M. 1977. Sink-source relationships during reproductive development in maize. A review. *Maydica* 22: 49-85.
- Tollenaar M. y T.B. Daynard. 1978a. Effect of defoliation on kernel development in maize. *Canadian Journal of Plant Sciences* 58: 207-212.
- Tollenaar M. y T.B. Daynard. 1978b. Kernel growth and development at two positions on the ear of maize (*Zea mays*). *Canadian Journal of Plant Science* 58: 189-197.
- Tollenaar M., L.M. Dywer y D.W. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* 32: 432-438.
- Uhart S.A. y F.H. Andrade. 1995a. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science* 35: 1376-1383.
- Uhart S.A. y F.H. Andrade. 1995b. Nitrogen deficiency in maize: II. Carbon-nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. *Crop Science* 35: 1384-1389.
- Uhart S.A., M. Frugone, G. Terzoli y F.H. Andrade. 1995. Androesterilidad en maíz y tolerancia al estrés. *Boletín técnico* N° 136. , p. 23. Balcarce. INTA.
- Uribealrea M., J. Cárcova, L. Borrás y M.E. Otegui. 2008. Enhanced kernel set promoted by synchronous pollination determines a tradeoff between kernel number and kernel

- weight in temperate maize hybrids. *Field Crops Research* 105: 172-181.
- Uribelarrea M., J. Cárcova, M.E. Otegui y M.E. Westgate. 2002. Pollen production, pollination dynamics, and kernel set in maize. *Crop Science* 42: 1910-1918.
- Vega C.R.C., F.H. Andrade y V.O. Sadras. 2001a. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research* 72: 163-175.
- Vega C.R.C., F.H. Andrade, V.O. Sadras, S.A. Uhart y O.R. Valentinuz. 2001b. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science* 41: 748-754.
- Vega C.R.C., V.O. Sadras, F.H. Andrade y S.A. Uhart. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany* 85: 461-468.
- Wang L. y Y.-L. Ruan. 2013. Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signaling. *Frontiers in Plant Science* 4: art. no 163.
- Weingartner U., O. Kaeser, M. Long y P. Stamp. 2002. Combining Cytoplasmic Male Sterility and Xenia Increases Grain Yield of Maize Hybrids. *Crop Science* 42: 1848-1856.
- Yan P., Y. Chen, P. Sui, A. Vogel y X. Zhang. 2018. Effect of maize plant morphology on the formation of apical kernels at different sowing dates and under different plant densities. *Field Crops Research* 223: 83-92.
- Zhang M., T. Chen, H. Latifmanesh, X.M. Feng, T.H. Cao, C.R. Qian, A.X. Deng, Z.W. Song y W.J. Zhang. 2018. How plant density affects maize spike differentiation, kernel set, and grain yield formation in Northeast China? *Journal of Integrative Agriculture* 17: 1745-1757.
- Zinselmeier C. y M.E. Westgate. 2000. Carbohydrate metabolism in setting and aborting maize ovaries. In: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA and ASA, Madison, WI. p. 1-13.



Capítulo 5

Determinación del peso del grano y su impacto sobre el rendimiento del cultivo

Lucas Borrás
Brenda Gambin



5. Determinación del peso del grano y su impacto sobre el rendimiento del cultivo

Lucas Borrás y Brenda Gambin

5.1. Introducción

El rendimiento en cultivos extensivos se encuentra determinado por el número y peso individual de los granos cosechados por unidad de área. El número de granos ha mostrado ser el componente más variable y determinante del rendimiento final (Early et al., 1967; Fischer, 1975), pero cambios en el peso individual de los granos (PG) también tienen un alto impacto sobre el mismo (Figura 5.1). Entender cuál es la base de variaciones en estos componentes del rendimiento es crítico para el manejo y el mejoramiento de los cultivos.

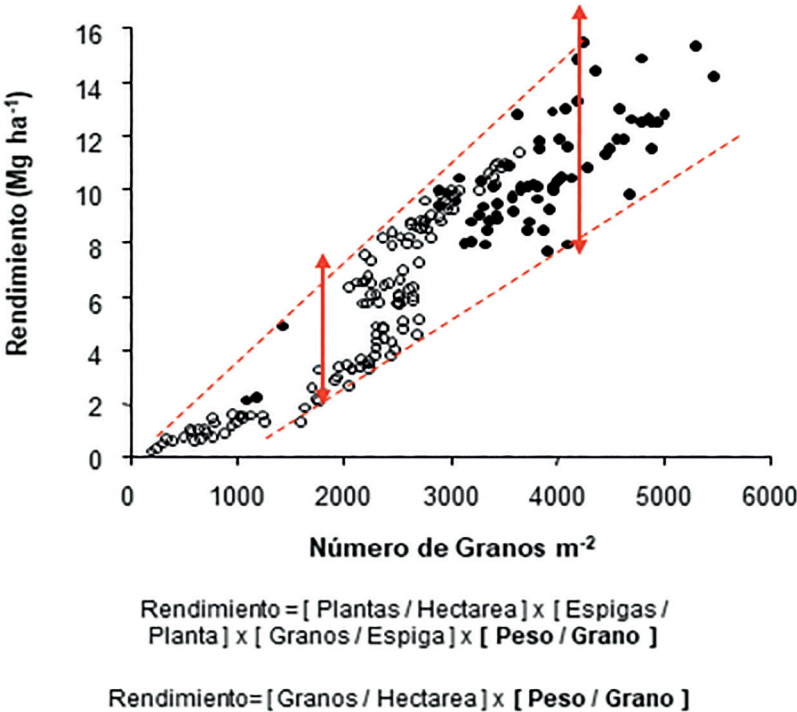


Figura 5.1: Rendimiento en función del número de granos cosechados a madurez en un ambiente templado (círculos negros) y otro tropical (círculos blancos).

Existe una gran diversidad en cómo los genotipos comerciales generan el rendi-

miento cuando éste es dividido en sus dos componentes, número y peso individual (Otegui, 1995). Existe también una gran variabilidad genotípica en el patrón de crecimiento de los granos de maíz de híbridos comerciales que se cultivan en la Argentina (Gambín et al., 2007), y en líneas élite de programas de mejoramiento (Borrás et al., 2009). Los híbridos de uso actual en situaciones de producción comercial y sus líneas parentales muestran que el mismo PG puede ser alcanzado con una alta tasa durante un período corto de llenado, o bien con una baja tasa durante un período de llenado prolongado. Actualmente se conocen las bases genéticas que gobiernan estas variaciones (Alvarez Prado et al., 2013). La amplia estación de crecimiento de las principales zonas productoras de maíz de Argentina brinda la posibilidad de utilizar genotipos que difieran marcadamente en el tiempo desde floración a madurez fisiológica a nivel de producción, lo que permite especular con variadas estrategias para la determinación del rendimiento durante la etapa de post-floración.

El impacto de la determinación del peso individual de los granos sobre el rendimiento final en cultivos implica entender procesos que incluyen los niveles de canopeo, planta, grano individual y sus interacciones.

5.2. Etapas del crecimiento de los granos

La acumulación de biomasa en los granos puede considerarse como la sucesión de tres etapas (Figura 5.2; Bewley y Black, 1985). La primera, denominada fase *lag*, es una etapa de lenta acumulación de biomasa, y tiene lugar durante ca. 12 a 15 días a partir de la fecundación del ovario. Esta etapa se caracteriza por una activa división celular, donde quedan establecidos el número de células endospermáticas y de amiloplastos involucrados en la posterior deposición de almidón. Esta etapa es considerada crítica en la definición del PG potencial (Capitano et al., 1983; Reddy y Daynard, 1983; Jones et al., 1985). La segunda etapa de crecimiento del grano, llamada de llenado efectivo o de crecimiento lineal, se caracteriza por una activa acumulación de reservas en el grano. Durante la tercera etapa no hay acumulación de biomasa en los granos, y es una etapa durante la cual los granos pierden humedad. El momento en el cual los granos alcanzan su máximo peso seco se conoce como madurez fisiológica, y ocurre cuando llegan a una humedad entre 33 y 36% (simplificándose generalmente en 34%). La aproximación general al crecimiento de los granos y la determinación de su peso final se basa en analizar cuán rápido acumulan biomasa (tasa de crecimiento durante el periodo de llenado efectivo) y por cuánto tiempo (duración del llenado). Estas variables se asocian con la temperatura de manera directa e inversa, respectivamente (Cirilo y Andrade, 1996).

La Figura 5.2 muestra estas tres etapas, y describe la acumulación de peso seco, peso fresco, contenido de agua y pérdida de humedad de los granos durante el llenado. En el presente capítulo, y a modo de simplificación, la determinación del peso final del grano a cosecha se analiza en relación a los factores que afectan (i) el peso potencial de grano establecido tempranamente durante la fase *lag*, y (ii) la

capacidad del cultivo de completar posteriormente ese potencial durante el llenado efectivo.

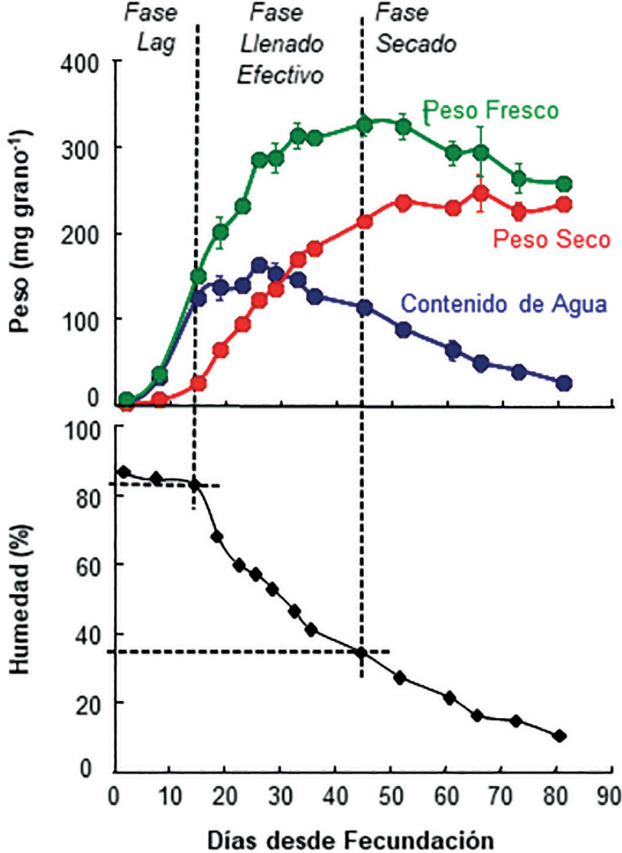


Figura 5.2: Esquema de evolución del peso del grano, contenido de agua, peso fresco y peso seco y caída del porcentaje de humedad durante el llenado en maíz. Adaptado de Westgate y Boyer (1986).

5.3. Peso potencial y tasa de crecimiento de los granos

El peso potencial del grano está estrechamente relacionado con el número de células endospermáticas que se establece temprano en el desarrollo del mismo (Reddy y Daynard, 1983; Capitano et al., 1983). Un mayor número de células endospermáticas indica una mayor cantidad de sitios potenciales para la posterior acumulación de almidón. Cambios en el PG potencial normalmente se ven reflejados en cambios en la tasa de llenado (Jones et al., 1985).

Las relaciones hídricas del grano han tomado una gran importancia para mejorar el entendimiento de su crecimiento. Esto se debe a que los granos acumulan agua antes que biomasa, y que ambos patrones de acumulación muestran una estrecha relación (Saini y Westgate, 2000; Borrás et al. 2003; Borrás y Westgate, 2006; Gambín et al., 2007; Borrás et al. 2009). Diferentes parámetros asociados con las relaciones hídricas del grano permiten predecir y conectar la potencialidad del PG con sus componentes fisiológicos. Así, el contenido de agua del grano en sus etapas tempranas de desarrollo puede ser utilizado como un estimador del peso potencial del grano (Figura 5.3A; Borrás y Westgate, 2006), ya que el mismo se encuentra altamente relacionado con la tasa de llenado de los granos. De este modo, el uso del contenido de agua como un estimador del peso potencial del grano permite estudiar variaciones en el peso potencial en un número alto de individuos y ambientes, debido a la facilidad y rapidez de su medición, y a su robustez a través de un rango amplio de diversidad genotípica en maíz (Borrás et al., 2009).

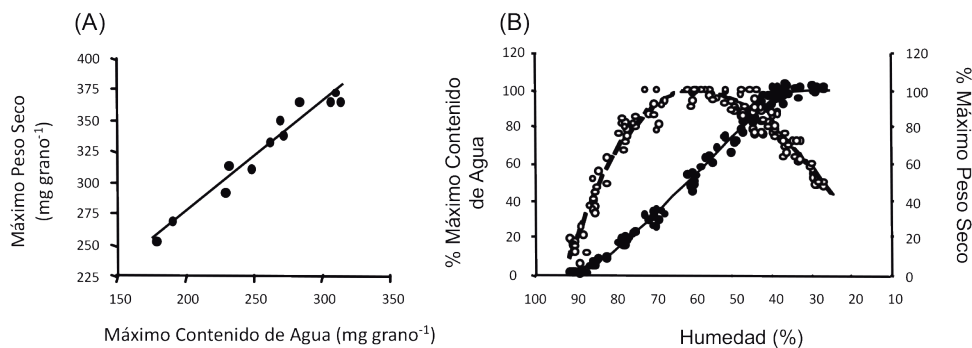


Figura 5.3: (A) Relación entre el máximo contenido de agua que alcanzan los granos a mitad de llenado y el peso del grano final a madurez fisiológica, y (B) acumulación de peso del grano (círculos llenos) y contenido de agua (círculos vacíos) en función de la caída del porcentaje de humedad del grano durante su desarrollo.

Actualmente se reconoce que se puede estimar el porcentaje del máximo peso final alcanzado en cualquier momento del llenado mediante la estimación del porcentaje de humedad en los granos (Figura 5.3B). Lo mismo es válido para el contenido de agua, se puede estimar el porcentaje del máximo alcanzable midiendo la humedad de los granos (Figura 5.3B). Los granos pierden humedad durante todo su desarrollo (Figura 5.2). Al fin de la fase *lag* los granos tienen alrededor de 82% de humedad, y a madurez fisiológica alrededor de 34% de humedad, valores que se mantienen constantes a través de un amplio rango de genotipos comerciales y exóticos. Los genotipos que tienen una duración del llenado más corta pierden humedad en forma más acelerada (menos tiempo entre 82 y 34% de humedad), y los genotipos que tienen un llenado más lento pierden humedad en forma más lenta (más tiempo entre 82 y 34% de humedad).

La etapa del llenado durante la cual se determina el peso potencial (fase *lag*) se superpone con la etapa de determinación del número de granos alrededor de floración. Así, cuando se estudia el peso potencial a partir de la cantidad de asimilados que dispone cada grano en formación, hay que tener en cuenta el número de granos que se está definiendo al mismo tiempo (Capítulo 4). Variaciones en el número de granos que se establecen por unidad de crecimiento de planta alrededor de floración (i.e., diferencias en el cociente número de granos por planta y tasa de crecimiento de planta alrededor de la floración) modifican el crecimiento temprano de los granos y su tasa de llenado posterior durante el llenado efectivo. En maíz, el número de granos por planta depende del crecimiento de las espigas durante un período crítico de aproximadamente 30 días centrado en la floración, y dicho crecimiento es bien explicado por la tasa de crecimiento de la planta (TCP) (Capítulo 4; Andrade et al., 1999). Sin embargo, existe variabilidad genotípica para la partición de biomasa hacia la espiga durante el período indicado (Echarte et al. 2004; Luque et al., 2006; Amelong et al., 2015), la cual permite explicar las diferencias observadas para la respuesta del número de granos por planta con la tasa de crecimiento de las plantas alrededor de floración. Cada genotipo muestra una curva característica para esta relación (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999; Echarte et al., 2004), dependiente de la mencionada partición de biomasa.

Gambín et al. (2006) estimaron satisfactoriamente variaciones en la cantidad de asimilados por grano durante las etapas iniciales del crecimiento de los granos y su efecto sobre el PG potencial (medido como contenido de agua máximo o tasa de llenado) a partir del crecimiento de la planta por grano alrededor de floración para un amplio rango de híbridos comerciales. Como se describió, el número de granos por planta (NGP) varía en función de la tasa de crecimiento por planta alrededor de floración (Figura 5.4A). Debido a la relación curvilínea entre el NGP y la TCP alrededor de floración, el crecimiento de planta por grano fijado no es el mismo para diferentes TCP (Figura 5.4B). Así, el NGP se maximiza cuando existen elevadas TCP, pero en esas condiciones el aumento en la tasa de crecimiento de la planta es mayor que el aumento en el número de granos fijados (i.e., aumenta la relación tasa de crecimiento por planta por número de granos por planta establecidos). Este excedente de asimilados por grano (que puede ser estimado por la tasa de crecimiento de la planta por grano fijado alrededor de floración) se correlaciona con el PG potencial y su posterior tasa de crecimiento durante el llenado efectivo (Figura 5.4C).

Estas relaciones funcionales entre la tasa de crecimiento por planta alrededor de floración, la determinación del número de granos, y su impacto sobre las relaciones hídricas y la tasa de llenado de los granos son la base para describir diferencias genotípicas y ambientales en la determinación del peso potencial de grano y su posterior tasa de llenado durante el llenado efectivo.

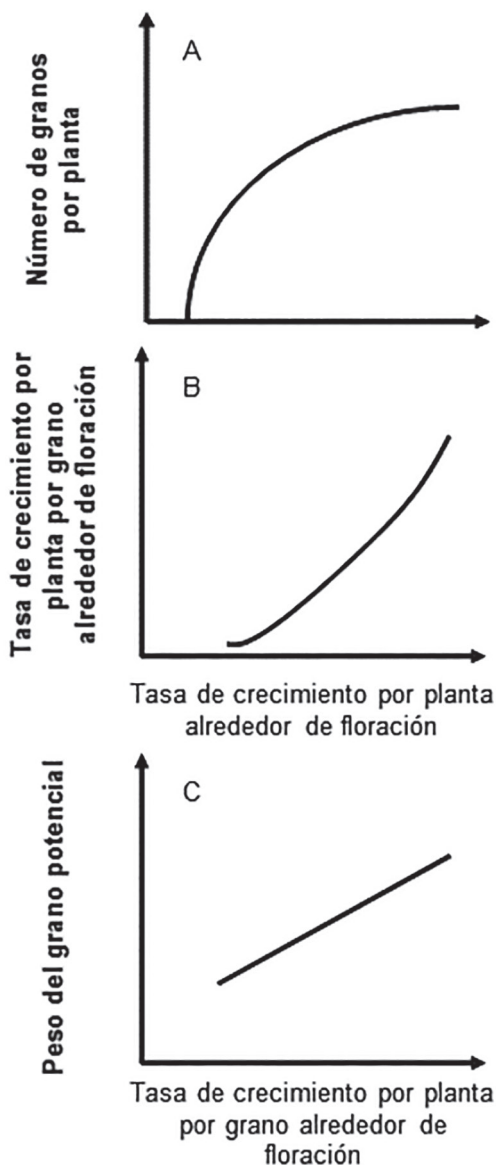


Figura 5.4: Figura teórica para entender diferencias en peso del grano potencial a fin de fase *lag* en ambientes que modifican el crecimiento del cultivo. A: Relación curvilínea entre tasa de crecimiento de planta y el número de granos por planta, B: relación entre el crecimiento de las plantas y el crecimiento de las plantas por grano alrededor de floración, y C: relación entre el crecimiento de las plantas por grano alrededor de floración y el peso del grano potencial. La figura es una versión simplificada de Gambín et al. (2006).

5.4. Capacidad del cultivo de lograr el peso del grano potencial establecido en fase lag

Una vez definido el PG potencial al finalizar la fase lag, el PG final a madurez dependerá de la capacidad del cultivo de sostener la demanda de los granos en crecimiento activo. Diferentes estudios en maíz donde se modificó la cantidad de asimilados por grano después de las primeras etapas del llenado muestran que aumentar la cantidad de asimilados por grano no aumenta el PG en forma elevada, mientras que disminuciones en la cantidad de asimilados por grano sí disminuyen marcadamente el peso. La Figura 5.5 describe los resultados de maíz de diferentes estudios modificando la cantidad de asimilados por grano durante el llenado, y a modo comparativo se incluye la respuesta de trigo y soja.

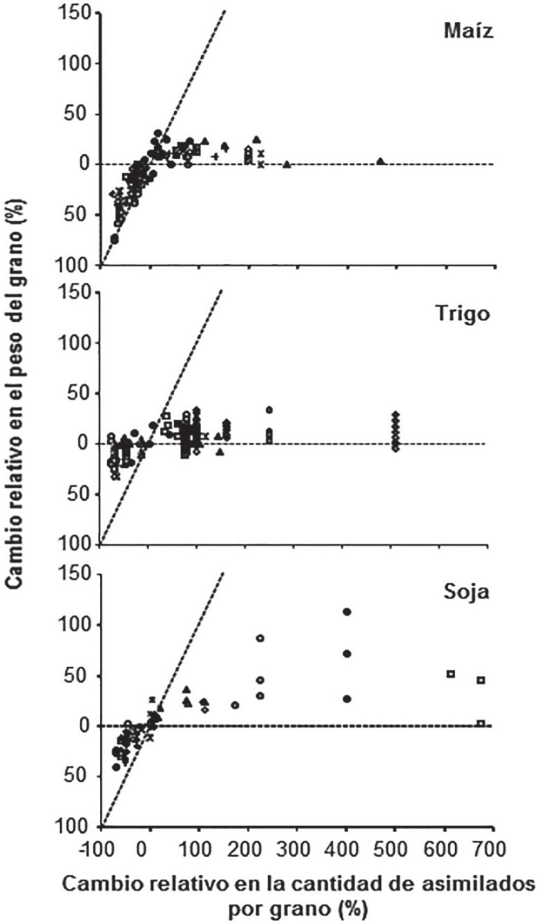


Figura 5.5: Cambio relativo en el peso del grano producto de cambios en la cantidad de asimilados por grano en maíz, trigo y soja. Extraído de Borrás et al. (2004).

El análisis de la Figura 5.5 nos ha enseñado que (i) en maíz, aumentos en el crecimiento del cultivo durante la etapa de post-floración no aumentarán el PG y el rendimiento en forma marcada, (ii) si por alguna razón el crecimiento post-floración se ve muy reducido, la acumulación de biomasa en los granos no puede ser sostenida por las reservas del tallo y consecuentemente el PG mostrará reducciones importantes, (iii) si no existe un estrés muy importante durante el llenado efectivo, las variaciones en el PG final en esta especie resultan de variaciones en el PG potencial definido durante las primeras etapas del llenado, y (iv) los cultivos difieren en su patrón de respuesta. De este análisis también se desprende que, para entender variaciones en el rendimiento producto de diferencias en el PG, resulta muy importante entender cómo se determina el peso potencial del grano.

La caída del PG en maíz producto de disminuciones en la cantidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo se debe a que los asimilados almacenados en tallo no son suficientes para amortiguar la reducción en fotosíntesis. El cultivo de maíz almacena asimilados en tallo (mayormente sacarosa), que luego son removilizados dependiendo de la relación entre la demanda de los granos y el crecimiento del cultivo durante el periodo de llenado (Capítulo 6). Los asimilados del tallo rápidamente removilizables pueden oscilar entre 30 y 40% del peso total del tallo al inicio del llenado, y son removilizados hasta llegar a ser el 5% del peso del tallo (Jones y Simmons, 1983), momento en el cual se corta el suministro de asimilados a los granos en crecimiento.

La Figura 5.6 muestra un ejemplo de cómo puede afectarse negativamente el PG cuando el cultivo sufre un estrés hídrico muy severo desde diferentes momentos del llenado (estado de grano lechoso o R3, estado pastoso o R4, y estado de primera indentación o R5). Las caídas en el PG fueron mayores cuanto más temprano comenzó el estrés, y la figura cuantifica en qué medida puede alejarse el PG medido a madurez respecto del potencial establecido tempranamente (a través de su contenido de agua en estado de R3) producto del estrés iniciado en diferentes etapas.

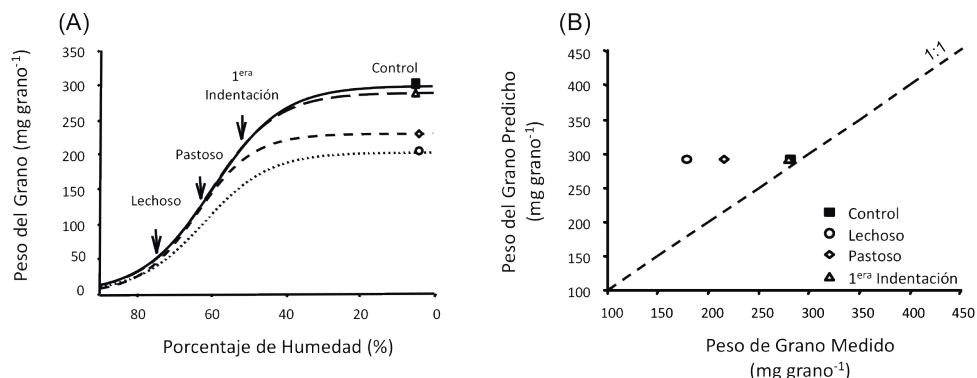


Figura 5.6: (A) Efecto de un stress hídrico en diferentes momentos del llenado de grano, y (B) diferencia entre el PG potencial establecido en estado de R3 (grano lechoso) y el PG final observado. Adaptado de Saini y Westgate (2000) y Borras y Westgate (2006).

Por último, dado que aumentos en la cantidad de asimilados por grano durante el periodo de llenado no generan impactos positivos importantes en el peso final de los granos (Figura 5.5), se considera el periodo de llenado de granos de maíz un periodo durante el cual el rendimiento del cultivo está limitado por destinos y no por fuente. En promedio en maíz se observa sólo un 10% de aumento en el PG en respuesta a grandes aumentos en la fuente disponible para su crecimiento durante el llenado efectivo. Esta respuesta es diferente si se hiciera el mismo análisis durante el periodo crítico de determinación del número de granos alrededor de floración, cuando el rendimiento se encuentra mayormente limitado por la cantidad de fuente. Aumentos en el crecimiento del cultivo durante esta etapa aumentan el número de granos y el rendimiento final a cosecha.

5.5. Duración del período de llenado

En tiempo térmico la duración del llenado de los granos de maíz está determinada genéticamente, aunque el ambiente también la modifica. Depende de la velocidad de maduración y muerte celular programada de las células del endosperma, y puede ser fácilmente estudiada por los cambios en las relaciones hídricas de los granos. Desde su fecundación hasta madurez fisiológica el grano de maíz se deseca progresivamente (contenido de agua relativo al peso fresco total; Figura 5.2; Saini y Westgate, 2000; Borrás y Westgate, 2006).

La temperatura base del maíz se simplifica habitualmente en ocho grados centígrados (Capítulo 2). Pero, durante el llenado de granos esta temperatura es significativamente menor, y resulta más conveniente utilizar un valor cercano a cero grados centígrados (Muchow, 1990; Borrás y Otegui, 2001). Esta diferencia entre la temperatura base para el desarrollo del cultivo entre las etapas de pre y post-floración es también observada en otros cultivos (Slafer y Savin, 1991). Comprender que la temperatura base es cero grados centígrados durante el llenado efectivo es relevante para entender la capacidad de los maíces de siembras tardías de completar su desarrollo. Las siembras tardías ubican la etapa de crecimiento de sus granos entrado el otoño y con temperaturas medias bajas, que no son un grave problema mientras no existan eventos de heladas.

Además del efecto universal de la temperatura sobre la duración del período de llenado en días, otros factores del ambiente modifican la extensión de esta etapa. Reducciones en la cantidad de asimilados por grano (e.g., producidos por un estrés hídrico o una defoliación) durante el período de llenado efectivo aceleran la normal desecación del grano, disminuyendo la duración de la etapa de llenado (Westgate, 1994; Sala et al., 2007). Cuando esto sucede, al final del ciclo no se alcanzará el PG potencial establecido tempranamente (ver ejemplo Figura 5.6). Por el contrario, aumentos en la cantidad de asimilados no han mostrado efectos sobre la duración del llenado en maíz (Jones y Simmons, 1983). Esto difiere de lo observado en otros cultivos como soja (Egli, 1990) o sorgo (Gambín y Borrás, 2007), en los cuales la

duración del llenado y el PG sí se modifican como consecuencia de aumentos en la cantidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo.

Las diferencias en la duración del llenado entre genotipos comerciales o líneas endocriadas pueden ser descritas en forma simple a través de la velocidad con la que los granos pierden humedad (Gambín et al., 2007; Borrás et al. 2009). Este comportamiento se pudo establecer para un conjunto de 13 genotipos comerciales argentinos que mostraban una variación de la duración de la etapa entre floración y madurez fisiológica de 1117 a 1470 °Cd (temperatura base 0 °C). Los genotipos comerciales no difirieron en el porcentaje de humedad a madurez fisiológica en forma marcada (32-36%) o en el momento en el cual los granos alcanzan el máximo contenido de agua (60%). Las diferencias genotípicas en duración del llenado están asociadas con diferencias en la velocidad con la que los granos se desecan (Gambín et al., 2007). Así, estudiar cómo progresa el porcentaje de humedad permite describir el desarrollo de los granos en forma simple. A partir de la Figura 5.3B también se puede deducir que para cualquier porcentaje de humedad se puede estimar el porcentaje del PG final que se ha alcanzado, lo cual tiene fuertes implicancias prácticas. Debido a esta simplicidad, es posible estudiar las etapas del desarrollo de los granos y la velocidad con la cual los mismos se desarrollan. Parámetros como la tasa de pérdida relativa de humedad del grano pueden ser potencialmente claves para estudiar y modelar diferencias genotípicas y ambientales en la determinación de la duración del llenado.

5.6. Principales conceptos prácticos

- Existen grandes variaciones en el PG de maíz entre los genotipos comerciales que actualmente utilizan los productores. Estas diferencias se deben tanto a variaciones en la tasa como en la duración del llenado.
- La manipulación de la relación fuente-destino (i.e., cantidad de asimilados por grano) después de las primeras etapas del llenado permitió demostrar que aumentos en la cantidad de asimilados por grano no aumentan el PG en forma significativa, mientras que disminuciones en la cantidad de asimilados por grano sí disminuyen marcadamente el PG.
- El PG potencial está asociado con la cantidad de asimilados que cada grano tiene disponible durante las primeras etapas de su desarrollo, y ésta puede ser estimada como la tasa de crecimiento de planta por grano alrededor de floración.
- Las relaciones hídricas nos permiten actualmente predecir en forma simple el PG potencial desde 20 días post-floración con gran exactitud.
- Variaciones en la duración del llenado se correlacionan con la velocidad de pérdida de humedad de los granos. El porcentaje de humedad de los granos nos permite estimar su desarrollo, cuantificando el porcentaje del PG final

que es alcanzado en cualquier momento del llenado de los granos de maíz.

5.7. Referencias

- Alvarez Prado S., C. López, B. Gambín, V. Abertondo y L. Borrás. 2013. Dissecting the genetic basis of physiological processes determining maize kernel weight using the IBM (B73×Mo17) Syn4 population. *Field Crops Research* 145:33-43.
- Amelong A., B. Gambin, A. Severini y L. Borrás. 2015. Predicting maize kernel number using QTL information. *Field Crops Research* 172:119-131.
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero y O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39:453-459.
- Bewley J.D. y M. Black 1985. *Seeds: physiology of development and germination*. Plenum, New York.
- Borrás L. y M.E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source - sink ratio. *Crop Science* 41:1816-1822.
- Borrás L., G. Slafer y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86:131-146.
- Borrás L. y M. Westgate. 2006. Predicting maize kernel sink capacity early in development. *Field Crops Research* 95:223-233.
- Borrás L., M. Westgate y M.E. Otegui. 2003. Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source-sink ratio. *Annals of Botany* 91:857-867.
- Borrás L., C. Zinselmeier, L. Senior, M. Westgate y M. Muszynski. 2009. Characterization of grain filling patterns in diverse maize germplasm. *Crop Science* 49:999-1009.
- Capitani R., E. Gentinetta y M. Motto. 1983. Grain weight and its components in maize inbred lines. *Maydica* 28:365-379.
- Cirilo A.G. y F.H. Andrade. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Science* 36:325-331.
- Early E.B., W. McClrath y R. Seif. 1967. Effects of shade applied at different stages of plant development in corn (*Zea mays* L.) production. *Crop Science* 7:151-156.
- Echarte L., F. Andrade, C. Vega y M. Tollenaar. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* 44:1654-1661.
- Egli D.B. 1990. Seed water relations and the regulation of the duration of seed growth in soybean. *Journal of Experimental Botany* 41:243-248.
- Gambín B. y L. Borrás. 2007. Plasticity of sorghum kernel weight to increased assimilate availability. *Field Crops Research* 100:272-284.
- Gambín B., L. Borrás y M.E. Otegui. 2006. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 95:316-326.
- Gambín B., L. Borrás y M.E. Otegui. 2007. Kernel water relations and duration of grain filling of maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 101:1-9.
- Fischer R.A. 1975. Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Science* 19:607-613/
- Jones R.J., J. Roessler y S. Quattar. 1985. Thermal environment during endosperm cell division in maize: Effects on number of endosperm cells and starch granules. *Crop Science* 25:830-834.
- Jones R.J. y S. Simmons. 1983. Effect of altered source-sink ratio on growth of maize kernels. *Crop Science* 23:129-134.
- Luque S.F., A. Cirilo y M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in maize yield and related physiologi-


- cal attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research* 95:383-397.
- Muchow R.C. 1990. Effect of high temperature on grain-growth in field-grown maize. *Field Crops Research* 23:145-158.
- Otegui M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinean maize hybrids. *Maydica* 40:371-376.
- Reddy V.M. y T. Daynard. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28:339-355.
- Saini H.S. y M. Westgate. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68:59-96.
- Sala R.G., F. Andrade y M. Westgate. 2007. Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source-sink relationship during grain filling. *Crop Science* 47:711-716
- Slafer G.A. y R. Savin. 1991. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *Journal of Experimental Botany* 42:1077-1082
- Tollenaar M., L. Dwyer y D. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* 32:432-438.
- Westgate M.E., 1994. Water status and development of the maize endosperm and embryo during drought. *Crop Science* 34:76-83.
- Westgate M.E. y J. Boyer. 1986. Water status of the developing grain of maize 1. *Agronomy Journal* 78:714-719.



Capítulo 6

Relaciones fuente/destino durante el llenado de granos

Lucas Bonelli
Aníbal Cerrudo
Fernando Andrade



6. Relaciones fuente/destino durante el llenado de granos

Lucas Bonelli, Aníbal Cerrudo y Fernando Andrade

6.1. Introducción general

La biomasa contenida en los granos al momento de cosecha se forma durante la etapa de llenado de granos (período de llenado efectivo, Capítulo 5). De acuerdo con lo descrito en los Capítulos 4 y 5, la generación del rendimiento puede resumirse en eventos que primero dan lugar a la formación de un “contenedor” y, posteriormente, al llenado de dicho contenedor. Es oportuno resaltar que el número de granos y su peso potencial -es decir, el tamaño del contenedor de rendimiento- quedan determinados al finalizar el período crítico (Capítulos 4 y 5) y ya no pueden incrementarse una vez iniciado su llenado. La etapa de llenado de granos es, entonces, el tiempo específico en el que se efectiviza la asignación de biomasa a los granos; es el momento del ciclo en el que se llena el contenedor de rendimiento cuyo tamaño fue previamente determinado.

Durante la etapa de llenado de granos, la formación del rendimiento puede estar limitada por la capacidad del cultivo para proveer asimilados a los granos o por la capacidad de dichos granos para utilizar los asimilados provistos. El primer caso resulta de una escasez de oferta de asimilados -o exceso de demanda- y en el segundo caso, de una escasez de demanda -o sobre-oferta de asimilados-. Los órganos de la planta capaces de generar o removilizar asimilados previamente acumulados se denominan “fuente”. Son centros que determinan la oferta porque desde ellos se exportan asimilados hacia los centros de demanda, estos últimos denominados como “destino”. Ejemplos de fuente son las hojas y vainas maduras y los tallos que removilizan azúcares. Ejemplos de destinos son los granos, las hojas y raíces en crecimiento y los tallos que acumulan azúcares. La relación fuente/destino durante el llenado de granos es, entonces, un indicador del balance entre: i) la capacidad del cultivo para proporcionar asimilados a los granos -fuente- y ii) la capacidad de los granos para capturar y utilizar asimilados para su propio crecimiento -destino-.

Entender limitaciones en términos de fuente y destino durante la etapa de llenado de granos es relevante por las implicaciones asociadas con el aumento de los rendimientos. Entre otras cosas, el análisis de la relación fuente/destino contribuye con la definición de mejores estrategias de manejo del cultivo, el mejoramiento genético, la interpretación de resultados experimentales y el desarrollo de modelos de simulación. Si durante el llenado de granos la limitante es la fuente, el foco para aumentar los rendimientos debe centrarse en cómo incrementar los asimilados disponibles para abastecer a los granos en crecimiento. En cambio, si la limitante es por destinos, enfocarse solamente en la producción de asimilados durante el llenado sería inútil. Cuando los destinos limitan, el desafío es incrementar la demanda de los granos, ya sea a través de su número, su tamaño potencial o su habilidad para capturar los asimilados disponibles.

En la literatura científica pueden encontrarse numerosos estudios en los que se manipularon de forma directa o indirecta los componentes de la relación fuente/destino. Varios trabajos, además, cuantificaron la relación fuente/destino observando cultivos conducidos bajo condiciones ambientales y de manejo contrastantes.

6.2. Manipulaciones experimentales

Estudios donde se experimentó con sombreos durante la etapa de llenado (e.g. Andrade y Ferreiro, 1996; Uhart y Andrade, 1991) observaron una disminución del crecimiento del cultivo, es decir, cuantificaron una menor acumulación de materia seca durante la etapa de llenado de granos. El rendimiento de esos cultivos sombreados, sin embargo, no siempre se vio afectado con la misma magnitud que el crecimiento. Esto se debe a que los granos, además de utilizar los asimilados provenientes de la fotosíntesis durante la etapa de llenado efectivo, pueden utilizar azúcares previamente almacenados en los tallos (Daynard et al., 1969; Hume y Campbell, 1972). Resultados similares se obtuvieron al realizar defoliaciones moderadas (ver Battaglia et al., 2019) o déficits hídricos puntuales (e.g. Ouattar et al. 1987) luego de iniciada la etapa de llenado efectivo de granos. Experimentos donde se generó un desbalance severo por insuficiencia de fuente durante el llenado observaron un cese anticipado del crecimiento de los granos (Echarte et al., 2006; Egharevba et al., 1976; Jones y Simmons, 1983; Sala et al., 2007). Como se describió en el Capítulo 5 la insuficiencia de fuente puede inducir la finalización del llenado de forma prematura, acortando la duración de la etapa. En estos casos los granos no logran llenar hasta su peso máximo y el rendimiento se reduce.

Mediante sombreos temporarios durante el período crítico de determinación de número de granos (Uhart y Andrade, 1991), restricciones parciales a la polinización (e.g. Borrás et al., 2003; Borrás y Otegui, 2001; Kiniry et al., 1990) o raleo de granos (e.g. Jones y Simmons, 1983; Ordóñez et al., 2018; Tollenaar y Daynard, 1978), varios estudios probaron el efecto de reducir la demanda con el fin de incrementar disponibilidad de asimilados por grano durante el período de llenado efectivo. Tales experimentos raramente obtuvieron respuestas relevantes en incrementos de peso por grano a madurez. Estas observaciones indican que los granos de maíz no compiten entre sí por asimilados durante su llenado. Resultados similares se obtuvieron en experimentos que incrementaron la cantidad de radiación incidente mediante iluminación artificial suplementaria (Schoper et al., 1982) o redujeron la competencia dentro del cultivo mediante raleo de plantas en algún momento posterior al inicio de llenado efectivo de granos (Andrade y Ferreiro, 1996; Schoper et al., 1982). La escasa respuesta del maíz al incremento de fuente durante el período de llenado es interpretada como indicador de limitación por destinos (Borrás et al., 2004).

Aunque con menor frecuencia, en la literatura también se encuentran estudios que evaluaron el efecto de incrementar la demanda de asimilados ya sea a través de un mayor número o una mayor actividad de los granos. Sincronizando la polinización, Cárcova et al. (2000) lograron incrementos de hasta 31% en el número

de granos fijados sobre la espiga principal. Dichos incrementos, sin embargo, no tuvieron impacto sobre el rendimiento del cultivo porque el peso por grano a cosecha disminuyó de forma proporcional con el mayor número de granos (Uribelarrea et al., 2008). Trabajando con plantas en macetas, Walker et al. (1988) incrementaron la demanda relativa de los granos mediante el acercamiento de plantas -i.e. un incremento momentáneo de la densidad- durante el período de llenado efectivo de granos. En este caso, un mayor número relativo de granos por unidad de superficie –aproximadamente 1,5 veces el alcanzado por el tratamiento control- no tuvo efectos sobre el rendimiento alcanzado debido a la disminución proporcional del peso por grano a madurez.

Las observaciones indicadas en el párrafo anterior suenan contradictorias en comparación con la mayoría de las evidencias mencionadas que generalmente coinciden en que la limitación por destinos es el escenario más común en la determinación del rendimiento de maíz. La existencia de resultados contradictorios no es una novedad en estudios basados en interferencias experimentales de la relación fuente/destino. Bastante tiempo atrás, ante resultados ambiguos Tollenaar y Daynard (1982) concluían en que la fuente y los destinos durante el llenado de granos de maíz se encuentran en un “delicado equilibrio”, cuyo disturbio tiene implicancias negativas sobre el rendimiento. Así, una hipótesis factible para estos resultados -en apariencia contradictorios- es que el incremento de destinos resultará en mayores rendimientos sólo si la mayor demanda de asimilados no se desequilibra de la capacidad del cultivo para abastecer con asimilados durante la etapa de llenado. Como se describirá más adelante, la mejora genética de rendimientos en maíz se produjo a través de incrementos en la demanda de los destinos, principalmente a través de un mayor número de granos por unidad de superficie. No obstante, ello ocurrió en simultáneo con mejoras en la capacidad fotosintética del cultivo, las que incluyeron mayor duración de área foliar verde durante la etapa de llenado, canopeos más erectófilos, resistencia a plagas y enfermedades y reducción de vuelco y quebrado de tallos (Egli, 2015; Tollenaar y Lee, 2011).

6.3 Observaciones directas

El predominio de limitaciones por fuente o por destino en cultivos de maíz conducidos sin limitaciones en la disponibilidad hídrica y nutricional varía en función de combinaciones particulares entre genotipo, ambiente y manejo -fecha de siembra y densidad-. La oferta radiativa y térmica para el cultivo es afectada por la latitud y por la fecha de siembra del cultivo. La duración de ciclo y la densidad de plantas también afectan directa o indirectamente a la relación fuente/destino.

En regiones tropicales las condiciones ambientales se caracterizan por niveles de radiación moderados, baja amplitud térmica y altas temperaturas, con escasa variación estacional. Estudios sobre maíz para estos ambientes indican rendimientos potenciales bajos y una predominancia de limitación por destinos (Fischer y Palmer, 1984; Fischer et al., 2014; Johnson et al., 1986; Muchow, 1989). Una excepción

dentro de las regiones tropicales son los ambientes de altura, ya que presentan alta radiación solar y alta amplitud térmica, condiciones que favorecen la fijación de un alto número de granos. Las regiones maiceras de latitudes altas presentan condiciones ambientales que son favorables durante la etapa de determinación del número de granos pero que, en mayor o menor medida, se deterioran durante el período de llenado de granos. La estación de crecimiento en estas zonas es acotada por la ocurrencia de heladas y la radiación y la temperatura caen marcadamente hacia el final del ciclo, lo que reduce progresivamente la fuente de asimilados para el llenado de granos. Esta situación se agrava con el incremento de la latitud y con el atraso de la fecha de siembra (Cerrudo et al., 2017; Olson y Sander, 1988; Shaw, 1988; Wilson et al., 1995). Tal condición de deterioro ambiental hacia el final del ciclo expone a los cultivos a limitaciones por fuente durante el período de llenado de granos. Ejemplos de situaciones donde predomina la limitación por fuente son los cultivos convencionales de maíz en Canadá, norte de Europa y Nueva Zelanda y los maíces de siembras tardías en algunas regiones de Argentina.

El manejo de la densidad de plantas (Capítulo 9) también tiene influencia sobre la relación fuente/destino (Egli, 2015; Tollenaar y Lee, 2011). Densidades extremadamente altas pueden afectar la fijación de granos debido al efecto de la competencia entre plantas sobre la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico. Dicha competencia resulta en plantas con bajo número de granos por espiga y, eventualmente, en un incremento de plantas estériles (Capítulo 4). Esta situación se agrava con la ocurrencia de estrés durante el período crítico de fijación de número de granos. Las densidades extremadamente bajas, en cambio, pueden afectar la fuente ya que comprometen el logro del área foliar crítica (Capítulo 3). Además, las bajas densidades condicionan el logro de suficientes granos por unidad de superficie debido a la limitación morfogénica dada por el tamaño máximo de la espiga en cultivares poco prolíficos y no macolladores (Capítulo 9) (Egli, 2015). Estas condiciones son evidentes en las observaciones de Begna et al. (1997), Capristo et al. (2007), Sarlangue et al. (2007) y Westgate et al. (1997) quienes compararon híbridos de ciclo contrastante. También ello se evidencia al comparar híbridos de maíz convencionales vs híbridos de maíz pisingallo (Severini et al., 2011; Ziegler, 2000). Así, la densidad óptima de híbridos con plantas de bajo porte –ciclo corto y pisingallo- resulta mayor que la densidad óptima para híbridos convencionales. Tales razones son las que hacen que el cultivo de maíz presente una densidad mínima como condición necesaria para maximizar la fuente y una densidad óptima para maximizar destinos (Andrade et al., 2005, 1999; Sarlangue et al., 2007; Tetio-Kagho y Gardner, 1988a, 1988b).

El ambiente y la densidad determinan el número de granos fijados principalmente de forma indirecta, a través de su efecto sobre la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico. Sin embargo, también existen factores que pueden afectar el número de granos de forma más directa. Ejemplos de ello son las fallas de polinización o fecundación provocadas por estrés térmico (Rattalino Edreira et al., 2011) o los daños directos producidos por insectos sobre las estructuras reproductivas (e.g. daños por *Helicoverpa zea*, *Diabrotica* spp. o pulgones). Estos factores

pueden resultar en una limitación por destinos o agravar la limitación por destinos precedente.

6.4. Definiciones, métodos de determinación y modelos

La fuente de asimilados para abastecer a los granos en crecimiento se puede definir, de forma simplificada, como la capacidad fotosintética del cultivo durante la etapa de crecimiento de los granos. Dicha capacidad fotosintética es estimada usualmente a través de la acumulación de materia seca del cultivo durante el período de llenado efectivo de granos (Cirilo y Andrade, 1996). Por otra parte, la capacidad de los destinos reproductivos está determinada por el número de granos logrados por unidad de superficie y su peso potencial (Egli, 2017). El peso potencial puede determinarse directamente como el peso final alcanzado bajo condiciones que aseguran la suficiencia de fuente durante el período de llenado o indirectamente a través del contenido de agua máximo (Borrás y Gambín, 2010, Capítulo 5).

El esquema de la Figura 6.1 ilustra el modelo conceptual utilizado para observar y describir relaciones fuente/destino en el período de llenado de granos. En el eje vertical de la Figura 6.1 se indica el rendimiento en grano y en el eje horizontal, la cantidad materia seca acumulada por el cultivo durante el período de llenado efectivo de granos, es decir entre los estados de inicio de llenado efectivo (alrededor de R_3) y madurez fisiológica (R_6) (Capítulo 5). Ambas variables suelen presentarse divididas por el número de granos m^{-2} lo que resulta en el peso promedio por grano a madurez fisiológica -eje vertical- y en el incremento de materia seca del cultivo por grano -eje horizontal-.

La comparación entre el crecimiento de los granos, y el crecimiento total del cultivo durante la etapa de llenado efectivo de granos permite observar, a primera vista, cuán suficiente o deficiente resultó la disponibilidad de asimilados. Así, los casos que se posicionan en el triángulo superior izquierdo son casos donde los asimilados producidos durante el período de llenado no resultaron suficientes para abastecer la demanda de los granos. Tal observación, evidencia un déficit que las plantas debieron cubrir con removilización de carbohidratos de reserva previamente almacenados. Los casos que se posicionan sobre el triángulo inferior derecho son casos donde los asimilados producidos durante el período de llenado excedieron la demanda de los granos. El exceso de asimilados debió acumularse en algún destino alternativo como el tallo. Dadas estas definiciones, cuando los granos no alcanzan su peso potencial y el rendimiento supera a la materia seca producida por el cultivo durante el periodo de llenado efectivo se deduce que el rendimiento estuvo limitado por fuente. Contrariamente, cuando los granos alcanzan su peso potencial y el rendimiento es inferior a la materia seca producida por el cultivo durante el periodo de llenado efectivo, se deduce que el rendimiento estuvo limitado por destinos.

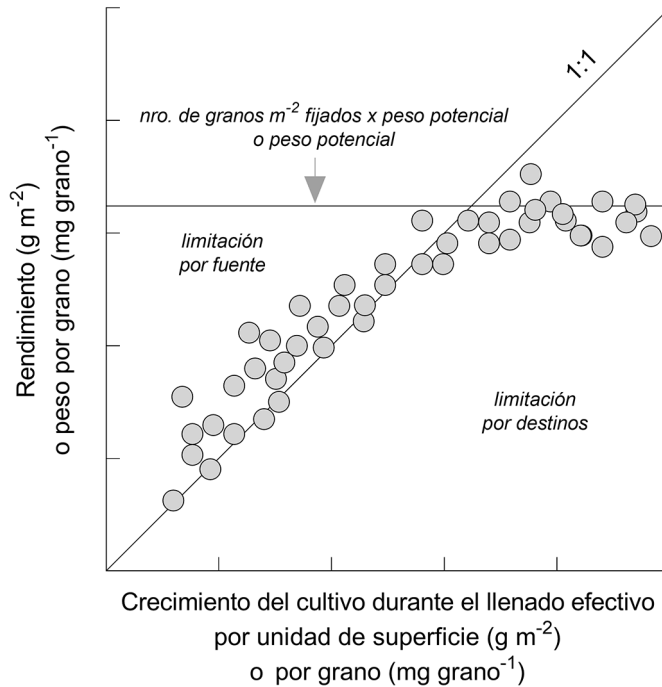


Figura 6.1: Esquema conceptual de análisis de la relación fuente/destino durante el período de llenado de granos del cultivo de maíz. En el eje horizontal se indica la cantidad materia seca aérea (MS) acumulada por el cultivo durante el período de llenado efectivo de granos y en el eje vertical el rendimiento en grano del cultivo. Al dividir ambas variables por el número de granos m⁻² se obtiene el peso promedio por grano a madurez y la ganancia de materia seca del cultivo por cada grano durante el período de llenado efectivo de granos, respectivamente. La recta diagonal 1:1 indica el punto de equilibrio entre fuente y destinos y la recta horizontal el tamaño potencial de los destinos fijados al inicio del llenado de granos. En el área del triángulo superior izquierdo los casos de cultivos limitados por fuente y en el área del triángulo inferior derecho se ubican los casos de cultivos limitados por destinos. Los puntos ilustrados son solo una representación del tipo de respuesta más frecuentemente observada en maíz.

CUADRO 1. Cinética enzimática y relaciones fuente/destino

El método de la Figura 6.1, aunque en otra escala espacio-temporal, es similar en apariencia a un modelo “dosis-respuesta” como el de Michaelis-Menten (Figura 6.2). Este modelo se utiliza para describir la tasa o velocidad procesos enzimáticos en respuesta al nivel de sustrato disponible (Nelson y Cox, 2021). Dado que los granos de los cultivos durante su llenado son, en definitiva, un complejo empaquetado de enzimas que capturan asimilados del floema para convertirlo en compuestos de reserva, el modelo enzimático resulta un marco teórico lógico para describir fuente/destino en el llenado de granos (Egli, 2017; Jenner et al., 1991; Marcelis, 1996; Patrick et al., 2014). De acuerdo con este modelo, la tasa de utilización de asimilados disponibles en el citosol de una célula de un grano en crecimiento (R_s) se define según:

$$R_s = R_{\max} \times C_s / (K_m + C_s),$$

donde R_{\max} es la tasa máxima de utilización de la asimilados, C_s es la concentración de asimilados en el citosol y K_m es la constante Michaelis-Menten, definida como la concentración de asimilados a la cual se alcanza el 50% de R_{\max} .

Dados los parámetros R_{\max} y K_m , el modelo predice una respuesta inicial en la que la tasa de utilización (R_s) es limitada por la disponibilidad de asimilados (C_s) –i.e. limitado por “fuente”- y una respuesta saturada donde la tasa de utilización es principalmente limitada por la capacidad enzimática máxima (R_{\max}) –i.e. limitado por “destinos”-. Las predicciones de este tipo de modelo tienen soporte en los resultados de experimentos con granos de maíz cultivados in vitro bajo diferentes concentraciones de sacarosa (e.g. Cobb et al. 1988).

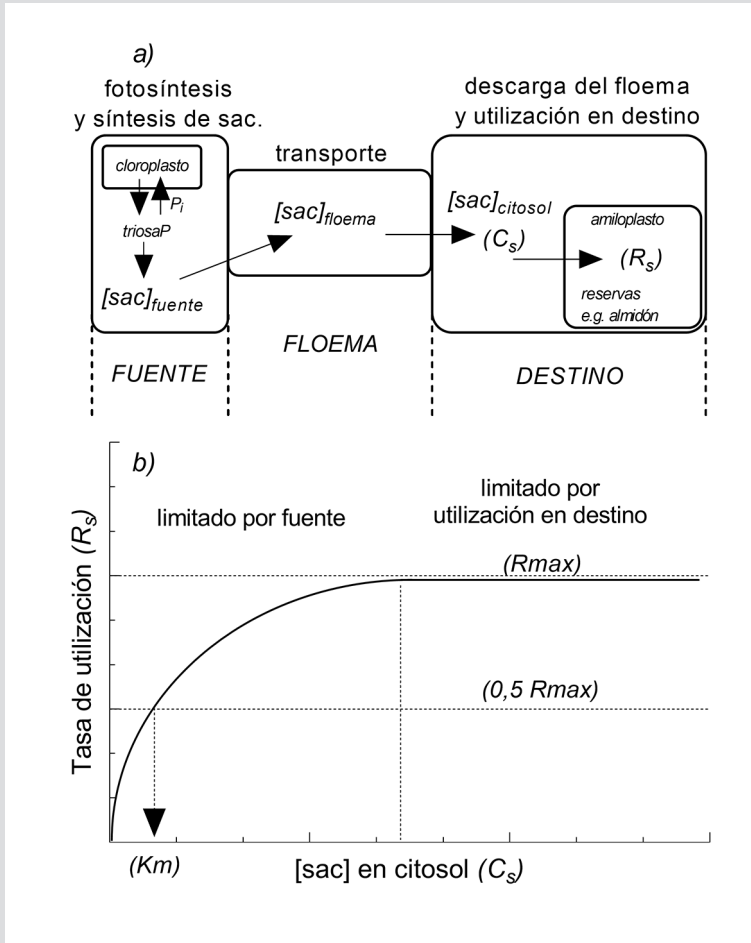


Figura 6.2: a) Esquema de transporte y utilización de asimilados desde la fuente fotosintética hacia síntesis de reservas en destinos. La sacarosa se sintetiza en la fuente a partir de triosas-fosfato y fluye por floema hacia los destinos, donde es utilizada para la síntesis de compuestos de reservas –por ejemplo, almidón-. b) Modelo fuente/destino según la curva “dosis-respuesta” de cinética enzimática Michaelis-Menten. La sacarosa disponible en citosol de una célula en los destinos se convierte en almidón a una determinada tasa (R_s). Bajo limitación por fuente –tramo creciente de la curva-, R_s depende de la concentración de sacarosa en citosol (C_s) y bajo limitación por destinos –tramo donde la respuesta satura- R_s depende de la capacidad inherente de los destinos para utilizar la sacarosa en la síntesis de almidón (R_{max}).

6.5. Demanda conjunta

La capacidad de los destinos estimada a partir del número de granos y su peso potencial (modelo de la Figura 6.1) define de forma inequívoca el tamaño del contenedor de rendimiento, pero no caracteriza completamente la fuerza de los destinos en la utilización de asimilados. Dicha fuerza, está definida por el tamaño de los destinos, pero también por su actividad; siendo ésta, la demanda de asimilados que cada grano realiza diariamente para abastecer su propio crecimiento (Marcelis, 1996; White et al., 2016). Adicionalmente, aunque el tamaño y la fuerza de los destinos estén relacionadas -e.g. correlación existente entre el peso potencial y la tasa de crecimiento por grano (Capítulo 5), son variables de diferente naturaleza. Haciendo una analogía, si el tamaño de los destinos representa una “distancia a recorrer” -variable estática-, la actividad de los destinos representa la “velocidad durante el recorrido” -variable dinámica- ya que describe la tasa de absorción o flujo de asimilados desde la fuente hacia los destinos a lo largo del período de llenado de granos.

La fuerza de los destinos ha sido extensamente descrita en componentes que funcionan en diversos niveles, cada uno con dimensión y dinámica particulares (i.e. tasa de llenado por grano, velocidad de transporte en el floema, número de células por grano, número de amiloplastos y enzimas por célula, actividad enzimática, etc.) (e.g. Ho, 1988; Jones et al., 1996, 1985; Reddy y Daynard, 1983; Wardlaw, 1990). Tal información puede ser esencial para entender procesos y mecanismos, pero pierde relevancia si no se orienta a responder preguntas sobre el impacto de esos mecanismos sobre niveles de organización mayores (Passioura, 1979; Sadras y Calderini, 2015), por ejemplo, en la escala de cultivo donde se expresa el rendimiento.

La demanda conjunta se define como los gramos de materia seca diarios demandados por el conjunto de granos en crecimiento durante el período de llenado efectivo (Echarte et al., 2006; Egli, 2017). Dependiendo de las mediciones realizadas, la demanda conjunta puede calcularse de diversas maneras: i) a partir de la tasa de acumulación de materia seca m^{-2} en los granos, obtenida mediante cosechas sucesivas de espigas en el tiempo durante el llenado (Daynard et al., 1971), ii) como el producto entre el número de granos m^{-2} y la tasa de crecimiento diaria por grano durante el período de llenado efectivo, esta última obtenida a partir de muestreos sucesivos de una porción de granos por espiga durante el período de llenado y iii) de forma indirecta, a partir del cociente entre el rendimiento del cultivo a madurez fisiológica y la duración del período de llenado efectivo. Dicha estimación supone que las variaciones en fuente no afectan mayormente a la tasa de llenado de granos aunque sí a la duración (Andrade y Ferreiro, 1996; Sección 6.8).

La demanda conjunta integra la actividad de varios niveles de organización de los destinos y contabiliza el total de asimilados demandados para el crecimiento de los granos por unidad de superficie y por unidad de tiempo (i.e. $g\ m^{-2}\ día^{-1}$ o $kg\ ha^{-1}\ día^{-1}$). Dicha escala de expresión resulta útil ya que permite comparaciones directas con la tasa de crecimiento del cultivo, principal variable indicadora de la asimilación

del cultivo (Capítulo 3), es decir, de la fuente fotosintética diaria. La integración o sumatoria de la demanda conjunta en el tiempo de duración del llenado resulta en la demanda total de asimilados, lo que equivale al rendimiento en grano del cultivo (en g m^{-2} o kg ha^{-1}). Así, la demanda conjunta describe con qué fuerza los destinos demandan asimilados cada día a lo largo del período de llenado. Para los análisis fuente/destino esto puede tener relevancia porque permite detectar cuellos de botella o divergencias puntuales entre la oferta y la demanda de asimilados que probablemente resultan inadvertidas en un balance global promedio expresado sólo en los términos del modelo de Figura 6.1.

La Figura 6.3 muestra una colección de datos de demanda conjunta de granos durante el período de llenado efectivo en función de dos componentes: la tasa de crecimiento por grano y el número de granos m^{-2} . Cultivos con amplias diferencias en su demanda conjunta han presentado valores similares de tasa de llenado por grano y vice-versa (Figura 6.3a). Por otra parte, aunque las diferencias en el número de granos m^{-2} definen gran parte de la variación de la demanda conjunta, una porción importante es independiente del número de granos m^{-2} (ver la variación en los valores de demanda conjunta para un mismo NG m^{-2} en Figura 6.3b). Estas observaciones evidencian que los componentes de la demanda de los granos interactúan y, al igual que los componentes del rendimiento, son susceptibles a presentar respuestas compensatorias (Echarte et al., 2006; Egli, 2017). Así, el análisis de componentes aislados (e.g. tasa de llenado por grano) resulta insuficiente para caracterizar la fuerza de los destinos reproductivos a nivel de cultivo durante la etapa de llenado.

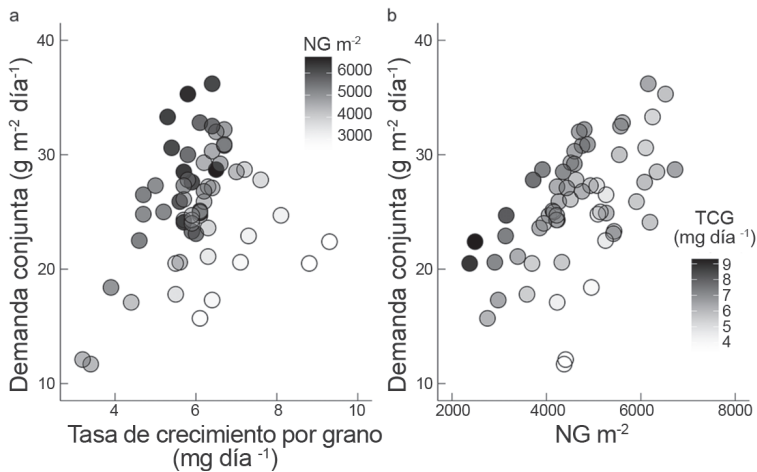


Figura 6.3: Demanda conjunta de granos durante el período de llenado efectivo en función de la tasa de crecimiento por grano y del número de granos m^{-2} . Datos experimentales obtenidos en Balcarce sobre cultivos de maíz sembrados a mediados de octubre y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Para el set de datos, TCG vs NG m^{-2} presentaron correlación negativa (coeficiente de correlación de Pearson $r = -0.43$; $p\text{-value} = 0,00069$; $n=60$). Fuente de datos: Bonelli (2014); Capristo (2004); Di Matteo (2019); Echarte (2003) y Olmedo Pico (2014).

6.6. Uso de reservas

Como se mencionó, el tallo de la planta de maíz se puede comportar como fuente y como destino, amortiguando déficits y excesos de asimilados durante la etapa de llenado efectivo de los granos. La removilización puede ser medida a través de técnicas isotópicas (Cliquet et al., 1990; Simmons y Jones, 1985), o estimada mediante la variación en el contenido real (Kiniry et al., 1992; Olmedo Pico, 2014; Uhart y Andrade, 1995) o aparente (D'Andrea et al., 2016) de reservas de carbohidratos.

La removilización aparente de reservas surge de la pérdida de peso de las plantas -excluyendo los granos- durante el período de llenado efectivo. En consistencia con el modelo de la Figura 6.1, la removilización aparente se obtiene como la diferencia entre el rendimiento en grano del cultivo a madurez fisiológica y la materia seca aérea acumulada por el cultivo durante el período de llenado efectivo, ambas variables expresadas en iguales unidades (e.g. g m^{-2} o kg ha^{-1}). Así, cuando el rendimiento supera a la materia seca acumulada durante dicho período se deduce que hubo removilización de carbohidratos y cuando la materia seca supera al rendimiento, se deduce que hubo acumulación de carbohidratos. El método tiene varios supuestos ya que no considera, por ejemplo, pérdidas de biomasa vegetativa, respiración, ni biomasa de granos al comienzo del periodo efectivo de llenado de los granos.

Las Figuras 6.4 y 6.5 muestran la dinámica de acumulación/removilización de carbohidratos solubles observada en tallos de cultivos de maíz sometidos artificialmente a diferentes condiciones que afectaron la relación fuente/destino. El contenido máximo de carbohidratos solubles en tallo se observa al momento de inicio de llenado efectivo (aproximadamente 15 días post-floración). Desde ese momento y en adelante el cultivo removiliza carbohidratos solubles -y eventualmente puede reponer-, lo que compensa desbalances entre fuente y destino durante el período de llenado efectivo de granos (Daynard et al., 1969; Hume y Campbell, 1972).

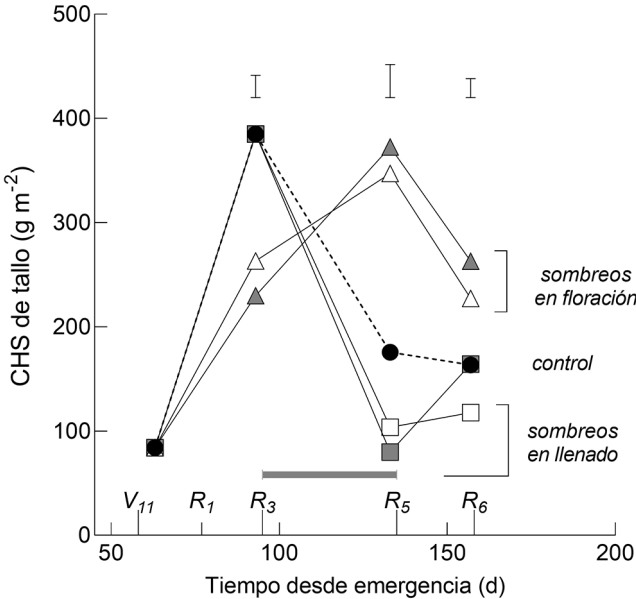


Figura 6.4: Dinámica de hidratos de carbono solubles (CHS) almacenados en tallo del cultivo de maíz en respuesta a manipulaciones artificiales de la relación fuente/destino. Tratamientos: i) Control (círculos llenos y línea punteada), ii) sombreos durante el período crítico de fijación de granos (triángulos) y iii) sombreos en etapa de llenado efectivo de granos (cuadrados). Símbolos llenos y vacíos en los tratamientos con sombreo indican 45 y 55 % de reducción de luz, respectivamente. Híbrido Dekalb 2F11, sembrado en Balcarce a mediados de octubre con una densidad final de $8,6 \text{ pl m}^{-2}$ y conducido bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Las barras superiores indican el error estándar de las medias de los tratamientos sombreados. Por encima del eje horizontal se indica la fenología del cultivo. Datos promedio de 2 años de experimentos (1987-88 y 1988-89). Adaptado de Uhart y Andrade (1995).

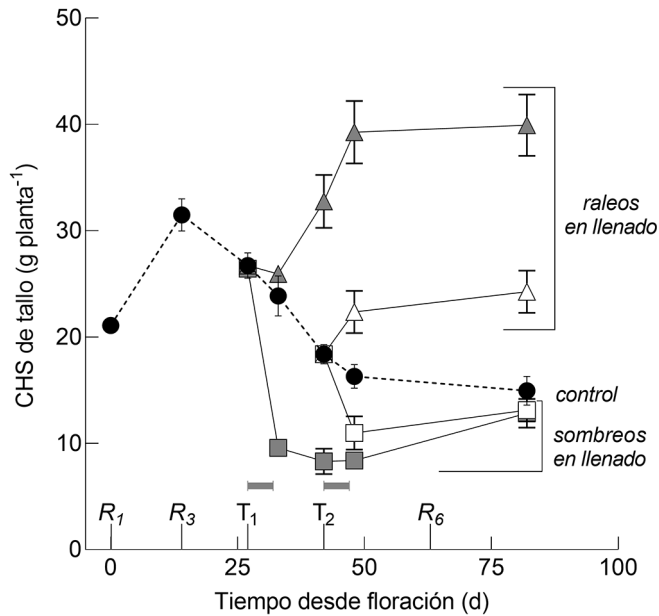


Figura 6.5: Dinámica de hidratos de carbono solubles (CHS) almacenados en tallo del cultivo de maíz en respuesta a manipulaciones artificiales de la relación fuente/destino. Tratamientos: i) Control (círculos llenos), ii) raleo de plantas a $1/2$ de la densidad original (triángulos) y iii) sombreo de 6 días de duración con 85% de reducción de luz (cuadrados). Símbolos llenos y vacíos diferencian momento de ejecución de los tratamientos –tiempo T1 y T2, respectivamente-. Híbrido Dekalb 747, sembrado en Balcarce a mediados de octubre con una densidad final de $8,5 \text{ pl m}^{-2}$ y conducido bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Las barras verticales indican el error estándar de la media. Por encima del eje horizontal se indican momentos fenológicos del cultivo y se señalan los momentos de ejecución de los tratamientos. Las líneas horizontales en gris señalan tiempo bajo sombreo en los tratamientos de sombreo. Adaptado de Olmedo Pico (2014).

Los datos en la Figura 6.6, por otra parte, muestran la relación entre la removilización aparente de reservas y la variación del contenido de carbohidratos solubles en los tallos posterior al inicio de llenado efectivo. Se observa una asociación entre ambas variables. No obstante, todos los casos se ubicaron por encima de la recta 1:1, o sea que la removilización aparente supera a la removilización de carbohidratos. Diversas causas pueden explicar la discrepancia entre estas estimaciones; por ejemplo, removilización de reservas de otros órganos aéreos diferentes al tallo, pérdida de tejidos vegetales (partes de hojas y panojas), respiración, subestimación de la biomasa de granos en inicio de llenado efectivo, aporte de reservas de raíces, e imprecisiones en la determinación de azúcares en los tallos. El aporte de las reservas al rendimiento del cultivo es un tema necesario de profundizar en futuras investigaciones.

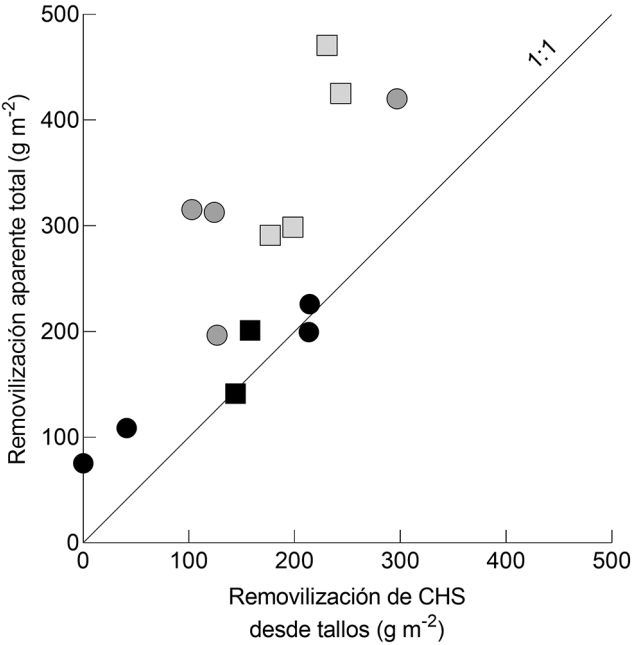


Figura 6.6: Removilización aparente total (eje vertical) en relación con la removilización de carbohidratos solubles (CHS) desde tallo del cultivo de maíz durante la etapa de llenado efectivo de granos (eje horizontal). Símbolos en color negro indican cultivos control y símbolos en gris indican tratamientos de sombreado durante el período de llenado de granos. Los datos corresponden a cultivos de maíz sembrados en Balcarce a mediados de octubre con una densidad final de 8,5-8,6 pl m⁻² y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Datos tomados de Olmedo Pico (2014) y Uhart y Andrade (1995).

En la Tabla 6.1 se muestran datos experimentales de maíces tardíos conducidos en Balcarce. En ambos experimentos la ocurrencia de heladas finalizó con el creci-

miento del cultivo días posteriores al inicio de llenado efectivo. Sin embargo, el llenado de granos no se interrumpió de forma inmediata y pudo continuar varios días posteriores a la ocurrencia de las heladas. Dichas observaciones, aunque rudimentarias, ponen en evidencia que: i) dadas ciertas condiciones el cultivo de maíz es capaz de generar una parte importante de su rendimiento a expensas de reservas y ii) si los tallos son la principal fuente de reservas (i.e. los carbohidratos de hojas y raíces representan una porción menor del total de carbohidratos removilizados) el cultivo de maíz es capaz de convertir reservas a grano con alta eficiencia.

Tabla 6.1: Materia seca en floración (R1), inicio de llenado efectivo (R3) y final (capa negra), rendimiento en grano a cosecha y removilización aparente de reservas. Datos de cultivos de maíz sembrados en Balcarce en enero de 2011 y 2012 con una densidad final de 10 pl m⁻² y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional (Bonelli et al., 2016).

Fecha de siembra	Materia seca aérea (g m ⁻²)			(4) Rendimiento (g m ⁻²)	(5) Removilización aparente (g m ⁻²) = 4 -(3-2)	% Contribución de reservas al rendimiento = 5/4 *100
	(1) R ₁	(2) R ₃	(3) Final (*)			
4-enero-2011	1216	1662	1934	579	307	53
4-enero-2012	1211	1591	1818	628	401	64

(*) valor máximo de materia seca alcanzado por el cultivo, el ambos experimentos el crecimiento se vio interrumpido por la ocurrencia de heladas que dañaron completamente el área foliar

6.7. Fuente y fuente potencial

Si bien el método convencional (Figura 6.1) proporciona una orientación satisfactoria en el análisis fuente/destino, las variables que lo definen contienen una circularidad inherente que puede dificultar la distinción del factor limitante como causa o como consecuencia. El principal problema de dicho método radica en que el valor de fuente tal como allí se lo calcula -eje horizontal en Figura 6.1- no es independiente del valor de destinos -eje vertical en Figura 6.1-, y vice-versa. Se ha descrito que la limitación por destinos desencadena en las plantas una respuesta de retroalimentación negativa con capacidad de desacelerar o frenar la tasa de fotosíntesis (Paul y Foyer, 2001). Dicho fenómeno de retrocontrol puede tornarse importante durante el período de llenado de granos en maíz, donde, más allá de los granos, no existen destinos mayores que demanden asimilados. En consecuencia, si los granos no demandan suficientes asimilados -y los tallos no tienen capacidad para alojar los excedentes-, la fotosíntesis del cultivo se verá afectada reduciendo la materia seca producida durante el período de llenado efectivo. Recíprocamente, cuando ocurren limitaciones por fuente, los granos pueden anticipar la madurez de forma prematura, lo que implica un cese inmediato de la demanda por parte de los destinos. En am-

bas situaciones –ya sea bajo limitación por destinos o bajo limitación por fuente-, los valores de la fuente y los destinos tienden a converger sobre la recta 1:1.

Parte del problema mencionado puede sortearse si la estimación de fuente -eje horizontal de la Figura 6.1- se complementa con estimaciones independientes. Como se describió en el Capítulo 3 la tasa de asimilación o tasa de crecimiento del cultivo depende de la radiación incidente (Rinc), la fracción de dicha radiación capturada (e_i) y la eficiencia de uso de la radiación interceptada (e_c) (Monteith, 1972). Los asimilados generados en un día cualquiera durante el período de llenado de granos pueden, así, estimarse de acuerdo con el modelo multiplicativo presentado en el Capítulo 3 ($Rinc \times e_i \times e_c$). Luego, la sumatoria del crecimiento diario durante el período de llenado efectivo de granos resulta en un valor teórico, que, observado con la prudencia necesaria, arroja una estimación independiente de la fuente fotosintética Ecuación 6.1.

Utilizando valores máximos teóricos de e_c para maíz en función de la temperatura (Ecuación 6. 2, donde T es la temperatura media diaria) (Andrade et al., 1993) y adoptando valor máximo de intercepción de radiación –i.e. cultivos con cobertura plena, donde $e_i=1$ -, con este modelo estimamos la “fuente potencial” para el llenado de granos de cultivos de maíz conducidos en fechas de siembra contrastante (Bonelli et al., 2016) (ver Cuadro 2).

$$\text{Fuente (g m}^{-2}\text{)} = \sum Rinc \times e_i \times e_c \quad \text{Ecuación 6.1}$$

$$e_c \text{ (g Mj}^{-1}\text{)} = 0,27 \times T - 1,8 \quad \text{Ecuación 6. 2}$$

Como se mencionó, el modelo propuesto devuelve valores de fuente potencial, es decir, valores de fuente para cultivos que crecen con cobertura plena, libres de estrés y sin limitaciones hídricas y nutricionales. El valor de fuente obtenido por este método traza un umbral de referencia a partir del cual las limitaciones por fuente se evidencian de forma inmediata. Un ejemplo donde el modelo se aplica evidenciando limitaciones por fuente son los resultados obtenidos para siembras de diciembre y enero presentados en la Figura 6.7. Allí se observa que la asimilación real resultó similar a la asimilación potencial y que ambas fueron superadas por la demanda conjunta de los destinos. Esto indica que parte del crecimiento de esos granos debió sin duda ser abastecido con removilización de reservas. Sin embargo, el resultado no es tan claro cuando el modelo indica limitación por destinos. Un ejemplo de dichos casos son los datos para siembras de octubre de la Figura 6.7. En este caso, el valor de fuente potencial estimado superó tanto a los valores de demanda conjunta como a los valores de fuente real observados sobre el cultivo. La incertidumbre para este último caso surge porque además de los destinos, en el campo pudieron existir otros factores que limitaron al crecimiento del cultivo (ver Capítulos 7 y 8). En tal

caso, podría ocurrir que la diferencia entre fuente potencial y destinos -e.g. datos de octubre en Figura 6.7b- no fuera explicada por falta de destinos, sino por alguna restricción ambiental o el mismo deterioro de la capacidad de asimilación del cultivo a campo.

Aunque la solución a la incertidumbre mencionada requiera de otro tipo de abordajes, la inclusión de factores de corrección sobre el valor de fuente potencial -e.g. índices de suficiencia hídrica o nutricional como multiplicador de la Ecuación 1- puede resultar efectiva para aportar un margen de seguridad a la estimación. Tales índices han sido probados en modelos de simulación que estiman crecimiento de cultivos bajo condiciones subóptimas (Bouman et al., 1996). Si la fuente estimada después de descontar el efecto restrictivo dado por déficit hídrico y/o nutricional (i.e. fuente según Ecuación 1 multiplicada por índices de suficiencia) aun supera a los destinos, entonces la existencia de limitación por destinos puede sostenerse con un mayor margen de seguridad. La estimación de fuente potencial según la Ecuación 1 se analizó en detalle y se comparó contra datos reales (Bonelli et al., 2020). En dicho trabajo, a su vez, se presenta un ejemplo de corrección para la estimación de fuente potencial mediante un índice de suficiencia de nitrógeno foliar post-floración de acuerdo con las estimaciones realizadas por Bonelli y Andrade (2020).

CUADRO 2. Fecha de siembra y fuente/destino en maíz

El atraso de la fecha de siembra en maíz desplaza tanto el período crítico como el período de llenado de granos hacia condiciones foto-termales empobrecidas para el crecimiento del cultivo. Este cambio tiene impacto sobre la relación fuente/destino porque afecta: i) el número, tamaño o actividad de los granos fijados –es decir, los destinos- o ii) la capacidad del cultivo para abastecer con asimilados el llenado de esos granos –es decir, la fuente-.

La siguiente figura muestra observaciones directas de la relación fuente/destino en un experimento de cultivos maíz en Balcarce con fechas de siembra contrastantes. Tanto la fuente como los destinos disminuyeron con el atraso en la fecha de siembra, pero la fuente se redujo más que los destinos (Figura 6.7b). Si bien los cultivos de diciembre y enero lograron crecer a tasa máxima durante su llenado de granos –i.e. (Figura 6.7a) la fuente real resultó similar a la fuente potencial- los granos de estos cultivos demandaron asimilados a una tasa superior –i.e. la demanda conjunta superó a la fuente potencial (Figura 6.7b)-. Este análisis pone en evidencia que esos cultivos de maíz de siembras tardías enfrentaron un déficit de asimilados para el llenado de sus granos que debió, sin duda, ser compensado con removilización de reservas de asimilados previamente acumuladas. Los cultivos de siembras tempranas –octubre y noviembre-, por el contrario, se posicionaron del lado del equilibrio fuente/destino o con aparente limitación por destinos.

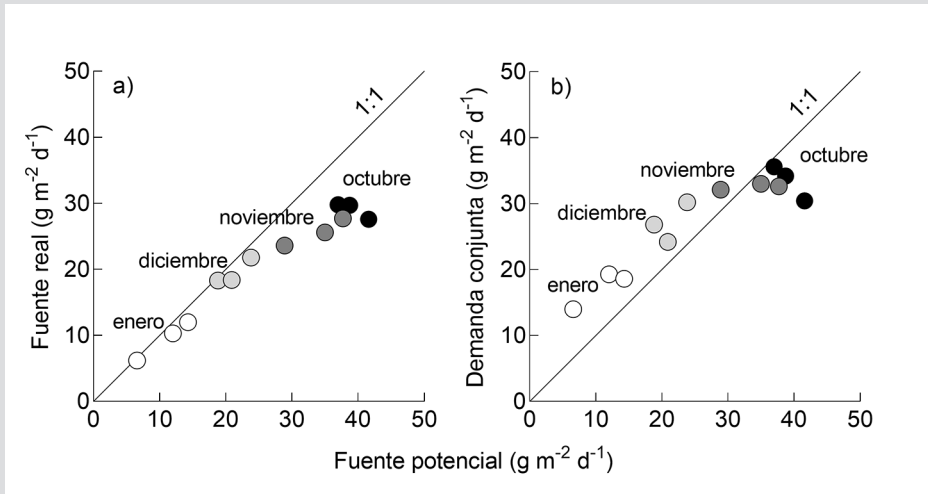


Figura 6.7: Fuente real (a) y demanda conjunta (b) en relación con la fuente potencial. La fuente real corresponde a la tasa media diaria de crecimiento del cultivo durante el período de llenado efectivo de granos obtenida a partir de muestreos de materia seca aérea post-floración. La demanda conjunta de los granos se calculó como el cociente entre el rendimiento en grano a madurez y la duración en días de período de llenado.

La fuente potencial se estimó como la tasa de crecimiento potencial del cultivo simulada en paso diario y promediada en el mismo período de tiempo. Datos experimentales obtenidos en Balcarce sobre cultivos de maíz sembrados con una densidad final de 10 pl m⁻² y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Adaptado de Bonelli et al. (2016).

6.8. Perspectiva y desafíos

El mejoramiento genético fue exitoso en su tarea de incrementar los rendimientos de maíz. Su impacto se encuentra extensamente documentado en estudios retrospectivos que, bajo el mismo ambiente y condiciones de manejo, compararon materiales genético liberados en diferentes épocas (Di Matteo, 2019; Duvick, 2005, 2004; Echarte, 2003; Tollenaar et al., 1992, Capítulos 16 y 17). Muchas prácticas agronómicas, a su vez, se perfeccionaron optimizando las condiciones para el crecimiento del cultivo durante el período crítico (Capítulos 9 y 12). Estos cambios tuvieron impacto real a nivel de la producción extensiva (Capítulo 1). En términos de fuente/destino, los rendimientos mejoraron porque se logró reducir la principal y más frecuente limitación del rendimiento del cultivo de maíz: la limitación por destinos. Así, los cultivos actuales tienen mayor rendimiento alcanzable que los antiguos porque, a través de una mayor fijación de granos, se logró incrementar el tamaño del contenedor de rendimiento.

La Figura 6.8 muestra la demanda conjunta de los granos durante el período de llenado efectivo (g m⁻² día⁻¹) en relación con el rendimiento alcanzable para híbridos liberados en Argentina en diferentes décadas. La intención de presentar estos datos no es debatir sobre las causas de los incrementos de rendimiento, sino más bien, sobre las consecuencias. Particularmente, sobre las consecuencias de los mayores rendimientos sobre el equilibrio de la relación fuente/destino en el período de llenado de granos. Como muestran los datos, los mayores rendimientos resultaron en incrementos más o menos proporcionales en la demanda conjunta de asimilados durante la etapa de llenado de granos.

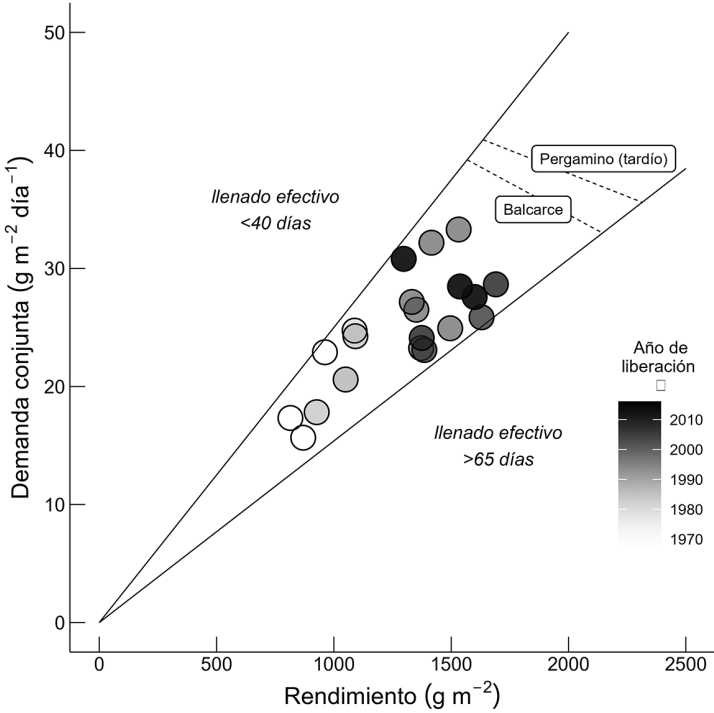


Figura 6.8: Demanda conjunta de los granos durante el período de llenado efectivo de granos vs. rendimiento alcanzable de híbridos de maíz de diferente década de liberación en Argentina. Las líneas oblicuas continuas indican la demanda conjunta que resulta de dividir el rendimiento (eje horizontal) por 40 y 65 días de duración de llenado efectivo. Las líneas discontinuas indican el límite de equilibrio entre fuente potencial y demanda conjunta en maíces convencionales de Balcarce y maíces de siembra tardía en Pergamino. Datos experimentales obtenidos en Balcarce sobre cultivos de maíz sembrados a mediados de octubre y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Datos tomados de Di Matteo (2019) y Echarte (2003).

Tales valores de demanda conjunta encienden algunas señales de alerta si se contrastan con la capacidad potencial del cultivo para abastecer con los asimilados necesarios. La Figura 6.9 muestra los valores diarios de fuente potencial para la estación de crecimiento de Balcarce y dos niveles teóricos de equilibrio fuente/destino en los que la tasa potencial de crecimiento del cultivo sería igualada por la demanda conjunta promedio de los destinos durante el período de llenado efectivo de granos. Los dos escenarios de duración de llenado efectivo -barras horizontales de 40 y 65 días- se seleccionaron arbitrariamente con un propósito exploratorio ya que delimitan a las observaciones del conjunto de datos de la Figura 6.8 y a las observaciones reportadas para maíz en general (Egli, 2011). Dichos niveles de equilibrio indican valores de referencia hasta donde la demanda de los destinos podría

incrementarse llegando a equiparar la capacidad máxima de asimilación del cultivo. Así, si en Balcarce el período de llenado efectivo se extiende por 40 días, el nivel de equilibrio se ubica en $39,2 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, mientras que si el llenado se extiende por 65 días el nivel de equilibrio se ubica en $33 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (barras horizontales Figura 6.9 y línea discontinua en Figura 6.8). La mayor duración del período de llenado resulta en un menor valor de equilibrio debido al progresivo deterioro de la oferta térmica y radiativa hacia el final de la estación. La misma estimación para maíces tempranos de Pergamino (localidad ubicada a menor latitud que Balcarce), resulta en niveles de equilibrio de $50,8$ y $47 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para 40 y 65 días de duración de llenado efectivo, respectivamente. Para maíces tardíos de Pergamino los valores son $40,9$ y $35,6 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para 40 y 65 días de duración de llenado efectivo, respectivamente y resultan cercanos a los mencionados para Balcarce (ver línea discontinua en Figura 6.8). Aunque estas estimaciones se apoyan en varios supuestos y, en principio, no contemplan el uso de carbohidratos de reserva previamente almacenados, son un método rápido que permite determinar a qué distancia de una referencia teórica se encuentran creciendo los cultivos actuales.

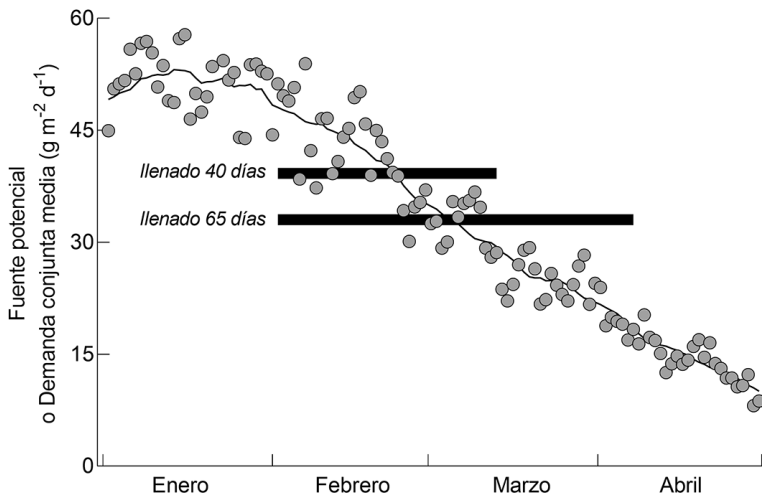


Figura 6.9: Fuente potencial diaria y demanda conjunta promedio de equilibrio durante la estación de crecimiento de maíz. La fuente potencial se estimó como la tasa de crecimiento que un cultivo de maíz alcanza si captura la máxima cantidad de radiación incidente diaria y la convierte en biomasa con la máxima eficiencia de uso de radiación en función de la temperatura. Las barras horizontales en negro ilustran valores de equilibrio teórico entre fuente potencial y demanda conjunta para cultivos que inician el llenado efectivo de granos en la primera semana del mes de febrero: a) valor de equilibrio para un llenado de 40 días de duración y b) valor de equilibrio para un llenado de 65 días de duración. La línea negra indica la media móvil de fuente potencial centrada (período = 15 días). Datos simulados para la estación de crecimiento de Balcarce a partir de registros históricos (2008-2021) de temperatura media diaria (fuente: EEA INTA Balcarce) y radiación fotosintéticamente activa (fuente: NASA <http://power.larc.nasa.gov>).

La comparación de los valores de demanda conjunta contra los valores de equilibrio evidencia cierto margen positivo, donde la fuente aún supera a los destinos. Como se mencionó para la estimación de Pergamino, el margen resulta más amplio en ambientes ubicados a menor latitud que Balcarce, debido a que en esos ambientes la oferta térmica y radiativa no se deteriora de forma tan pronunciada durante el período de llenado de granos. Con respecto a este margen, puede especularse que la distancia entre la demanda conjunta y la oferta potencial se amplía si se considera el aporte de asimilados de reserva previamente almacenados. La Figura 6.10 muestra datos empíricos de removilización aparente de reservas (eje vertical) en relación con el cociente de demanda relativa (demanda/fuente potencial) (eje horizontal). En primer lugar, los datos muestran que la removilización de reservas se incrementa junto con la demanda relativa. Por otra parte, si bien las reservas amplían la oferta de asimilados en valores máximos que promedian 365 g m^{-2} , su utilización se ejecuta desde niveles menores al punto de equilibrio teórico –i.e. punto donde la relación demanda/fuente potencial= 1; es decir, donde el rendimiento iguala a la suma de fuente potencial durante el llenado efectivo de granos. En consecuencia, difícilmente los cultivos puedan lograr una demanda conjunta superior o igual a los valores de “equilibrio teórico” proyectados en la Figura 6.9

Posiblemente, lo anterior guarda relación con el hecho de que los cultivos de maíz sean capaces de sostener tasas de llenado promedio relativamente constantes (Capítulo 5) aun cuando la fuente fotosintética es decreciente. Este interrogante se ilustra en la Figura 6.9 donde la demanda conjunta a tasa constante contrasta con la fuente potencial de tasa decreciente. Si eso es así, es claro que el déficit de asimilados para la segunda mitad del período de llenado debe ser cubierto con reservas. Junto con otras posibles hipótesis esta pregunta es analizada y discutida por Egli (2017, p. 135). Además de la hipótesis de contribución de reservas previamente almacenadas, Egli (2017) plantea la posibilidad de que: i) el crecimiento de los granos no sea lineal como generalmente se acepta y ii) las plantas incrementen la partición de asimilados a los granos a través de una menor asignación a otros destinos –e.g. menor respiración, menor partición a raíces-.

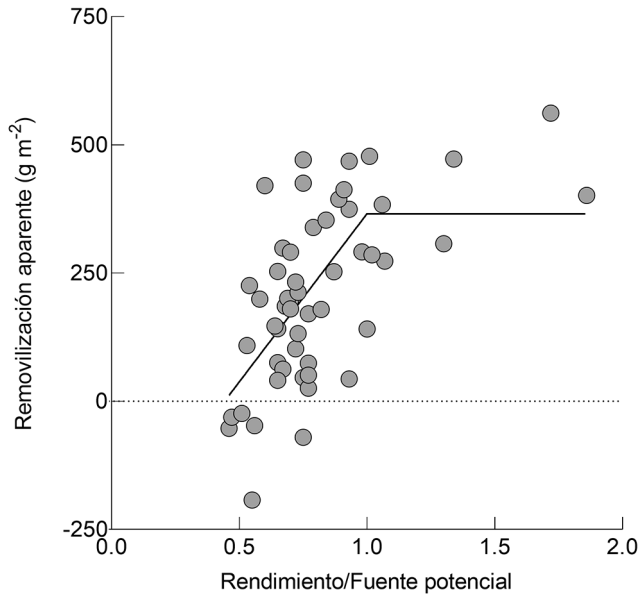


Figura 6.10: Removilización aparente de reservas en función la demanda relativa (rendimiento/fuente potencial) durante el período de llenado efectivo de granos del cultivo de maíz. Datos de removilización aparente estimados como la diferencia entre la materia seca acumulada durante el período de llenado efectivo y el rendimiento en grano. Demanda relativa estimada como la relación entre el rendimiento observado y la fuente potencial total en el período de llenado efectivo de granos. Demanda relativa igual a 1 indica equilibrio entre fuente potencial y destinos, y si es mayor a 1 indica deficiencia de fuente. Fuente de datos: Bonelli et al., (2016); Capristo, (2004); Olmedo Pico, (2014) y Uhart y Andrade, (1991).

Indudablemente el margen mencionado podría ampliarse si se lograra incrementar la capacidad fotosintética del cultivo de maíz, lo que resultaría en un desplazamiento hacia arriba de la curva de fuente potencial presentada en la Figura 6.9. A nivel de hoja, la capacidad fotosintética es un carácter extremadamente difícil de mejorar (Denison, 2012, 62). Las evidencias al respecto indican que para maíz tanto los genotipos actuales como los antiguos presentan similares tasas de fotosíntesis foliar máxima. Los genotipos modernos –vs. antiguos- presentan una menor tasa de senescencia y una mayor capacidad para sostener dicha tasa fotosintética a lo largo de la etapa de llenado de granos (Ding et al., 2005a, 2005b; Echarte et al., 2008; Valentinuz y Tollenaar, 2004). A nivel de cultivo, no obstante, existen algunas posibilidades de mejora, por ejemplo, a través de cambios en la distribución vertical de la luz dentro del canopeo (Long et al., 2006). Algunos estudios indican que el mejoramiento genético convencional redujo el coeficiente de extinción lumínica (Lacasa et al., 2022), lo que parece haber tenido impacto positivo sobre la ec (Messina et al., 2022).

En síntesis, los mayores rendimientos de maíz implicaron incrementos importantes en la demanda de los destinos y eso hizo que los cultivos sean cada vez más propensos a estar limitados por fuente durante el llenado de granos, dependiendo del ambiente. Algunos trabajos recientes dan cuenta de la magnitud de este fenómeno, demostrando que el rendimiento de algunos híbridos actuales se vuelve inestable incluso frente a estreses de baja magnitud durante el período de llenado de granos (Cerrudo et al., 2013; Olmedo Pico, 2014). Con mayor frecuencia reportes experimentales en maíces tardíos (e.g. AAPRESID, 2021; Capítulo 12) indican pérdidas relacionadas con problemas de vuelco y quebrado de plantas, síntomas relacionados con la deficiencia de fuente durante el llenado de granos.

Es dentro de ese contexto que la etapa de llenado de granos del cultivo de maíz empieza a tomar relevancia como etapa crítica y se advierte un cambio de paradigma para el manejo del cultivo. De acuerdo con las evidencias presentadas, en la determinación del rendimiento de maíz ya no solo es crítica la etapa de definición del tamaño contenedor -históricamente denominada como “período crítico”- sino que también es crítica –o está muy cerca de serlo- la etapa de llenado de dicho contenedor.

6.9. Principales conceptos prácticos

- La fuente de asimilados para abastecer destinos reproductivos durante el periodo efectivo de llenado de granos del maíz puede definirse como la capacidad fotosintética del cultivo más la capacidad de removilización de carbohidratos de reserva, principalmente de los tallos.
- La capacidad de los destinos reproductivos está determinada por el número de granos logrados por unidad de superficie y por su peso potencial. En maíz, ambos componentes se determinan alrededor del periodo crítico de la floración.
- Considerando el periodo efectivo de llenado de granos del cultivo de maíz, predomina la limitación por destinos reproductivos en regiones tropicales y la limitación por fuente de asimilados en regiones de latitudes altas.
- Retrasos en la fecha de siembra del maíz reducen la relación fuente-destino durante el llenado efectivo de granos.
- El análisis de la relación fuente/destino contribuye con la identificación de mejores estrategias de manejo del cultivo, el mejoramiento genético, la interpretación de resultados experimentales y el desarrollo de modelos de simulación.
- Si durante el llenado de granos la limitante es la fuente, el foco para aumentar los rendimientos debe centrarse en cómo incrementar los asimilados disponibles para abastecer a los granos en crecimiento. En cambio, si la limitante es por destinos el desafío es incrementar la demanda de los granos, ya sea a través de su número o de su tamaño potencial.

- El incremento de la capacidad de los destinos reproductivos por el mejoramiento genético y el manejo hizo que el cultivo de maíz sea cada vez más propenso a estar limitado por fuente de asimilados durante el llenado de granos, dependiendo del ambiente.

6.10. Referencias

- AAPRESID. 2021. Red de Maíz Tardío. Campaña 2020-2021. AAPRESID [en línea] <<https://www.aapresid.org.ar/blog/revista-red-maiz-tardio>> [Consulta: agosto 2022].
- Andrade, F. H. and M. A. Ferreiro. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Res.* 48:155–165.
- Andrade, F. H., S. A. Uhart and A. Cirilo. 1993. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crops Res.* 32:17–25.
- Andrade, F. H., V. O. Sadras, C. R. C. Vega and L. Echarte. 2005. Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. *J. Crop Improv.* 14:51–101.
- Andrade, F. H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero and O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Sci.* 39:453–459.
- Battaglia, M., C. Lee, W. Thomason, J. Fike and A. Sadeghpour. 2019. Hail Damage Impacts on Corn Productivity: A Review. *Crop Sci.* 59:1–14.
- Begna, S. H., R. I. Hamilton, L. M. Dwyer, D. W. Stewart and D. L. Smith. 1997. Effects of Population Density and Planting Pattern on the Yield and Yield Components of Leafy Reduced-Stature Maize in a Short-Season Area. *J. Agron. Crop Sci.* 179:9–17.
- Bonelli, L. E. 2014. Rendimiento potencial de maíz en Balcarce en función de la fecha de siembra y la duración de ciclo del híbrido. *Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce, Argentina*, 100 pp.
- Bonelli, L. E. and F. H. Andrade. 2019. Maize radiation use-efficiency response to optimally distributed foliar-nitrogen-content depends on canopy leaf-area index. *Field Crops Res.* 107557.
- Bonelli, L. E., J. P. Monzon, A. Cerrudo, R. H. Rizzalli and F. H. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Res.* 198:215–225.
- Bonelli, L. E., A. Cerrudo, L. B. Olmedo Pico, J. A. Di Matteo, J. P. Monzon, R. H. Rizzalli and F. H. Andrade. 2020. Does the photo-thermal environment limit post-flowering maize growth? *Field Crops Res.* 252:107805.
- Borrás, L. and B. L. Gambín. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *Field Crops Res.* 118:1–12.
- Borrás, L. and M. E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source–sink ratio. *Crop Sci.* 41:1816–1822.
- Borrás, L., G. A. Slafer and M. E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86:131–146.
- Borrás, L., M. E. Westgate and M. E. Otegui. 2003. Control of Kernel Weight and Kernel Water Relations by Post-flowering Source–sink Ratio in Maize. *Ann. Bot.* 91:857–867.
- Bouman, B. A. M., H. van Keulen, H. H. van Laar and R. Rabbinge. 1996. The ‘School of de Wit’ crop growth simulation models: A pedigree and historical overview. *Agric. Syst.* 52:171–198.
- Capristo, P. 2004. Comportamiento de híbridos de maíz de diferente largo de ciclo en la localidad de Balcarce. *Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP*,

- Balcarce, Argentina, 65 pp.
- Capristo, P. R., R. H. Rizzalli and F. H. Andrade. 2007. Ecophysiological Yield Components of Maize Hybrids with Contrasting Maturity. *Agron. J.* 99:1111.
- Cárcova, J., M. Uribelarrea, L. Borrás, M. E. Otegui and M. E. Westgate. 2000. Synchronous Pollination within and between Ears Improves Kernel Set in Maize. *Crop Sci.* 40:1056–1061.
- Cerrudo, A., J. Di Matteo, E. Fernandez, M. Robles, L. O. Pico and F. H. Andrade. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop Pasture Sci.* 64:580–587.
- Cerrudo, A., D. Martinez, N. G. Izquierdo, A. G. Cirilo, M. P. Laserna, L. Reinoso, O. Valentiniuz, C. Balbi and F. H. Andrade. 2017. Environment, Management, and Genetic Contributions to Maize Kernel Hardness and Grain Yield. *Crop Sci.* 57:2788–2798.
- Cirilo, A. G. and F. H. Andrade. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Sci.* 36:325–331.
- Cliquet, J.-B., E. Deléens and A. Mariotti. 1990. C and N Mobilization from Stalk and Leaves during Kernel Filling by ¹³C and ¹⁵N Tracing in *Zea mays* L. 1. *Plant Physiol.* 94:1547–1553.
- Cobb, B. G., D. J. Hole, J. D. Smith and M. W. Kent. 1988. The Effects of Modifying Sucrose Concentration on the Development of Maize Kernels Grown in vitro. *Ann. Bot.* 62:265–270.
- D’Andrea, K. E., C. V. Piedra, C. I. Mandolino, R. Bender, A. M. Cerri, A. G. Cirilo and M. E. Otegui. 2016. Contribution of Reserves to Kernel Weight and Grain Yield Determination in Maize: Phenotypic and Genotypic Variation. *Crop Sci.* 56:697–706.
- Daynard, T. B., J. W. Tanner and W. G. Duncan. 1971. Duration of the Grain Filling Period and Its Relation to Grain Yield in Corn, *Zea mays* L. *Crop Science* 11:45–48.
- Daynard, T. B., J. W. Tanner and D. J. Hume. 1969. Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 9:831–834.
- Denison, R. F. 2012. *Darwinian Agriculture: How Understanding Evolution Can Improve Agriculture*. Princeton University Press, 269 pp.
- Di Matteo, J. A. 2019. Aumento y estabilidad del rendimiento en híbridos de maíz (*Zea mays* L.) liberados durante los últimos 45 años en Argentina. Tesis Doctoral en Ciencias Agrarias, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce pp.
- Ding, L., K. J. Wang, G. M. Jiang, M. Z. Liu, S. L. Niu and L. M. Gao. 2005a. Post-anthesis changes in photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Field Crops Res.* 93:108–115.
- Ding, L., K. J. Wang, G. M. Jiang, D. K. Biswas, H. Xu, L. F. Li and Y. H. Li. 2005b. Effects of nitrogen deficiency on photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Ann. Bot.* 96:925–930.
- Duvick, D. N. 2005. The Contribution of Breeding to Yield Advances in maize (*Zea mays* L.). *Adv. Agron.* 86:83–145.
- Duvick, D. N. 2004. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. *Plant Breed. Rev.* 24:109–152.
- Echarte, L. 2003. Determinación del rendimiento en híbridos de maíz liberados en Argentina en distintas décadas. Tesis Doctoral en Ciencias Agrarias, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce pp.
- Echarte, L., S. Rothstein and M. Tollenaar. 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.
- Echarte, L., F. H. Andrade, V. O. Sadras and P. Abbate. 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in

- different decades. *Field Crops Res.* 96:307–312.
- Egharevba, P. N., R. D. Horrocks and M. S. Zuber. 1976. Dry Matter Accumulation in Maize in Response to Defoliation¹. *Agron. J.* 68:40–43.
- Egli, D. B. 2015. Is There a Role for Sink Size in Understanding Maize Population–Yield Relationships? *Crop Sci.* 55:2453–2462.
- Egli, D. B. 2017. *Seed Biology and Yield of Grain Crops*, 2nd Edition. CABI, 233 pp.
- Egli, D. B. 2011. Time and the productivity of agronomic crops and cropping systems. *Agron. J.* 103:743–750.
- Fischer, K. S. and A. F. E. Palmer. 1984. Tropical Maize. In P.R. Goldsworthy, N.M. Fisher (eds.). *The Physiology of Tropical Field Crops*. John Wiley & Sons Ltd., New York, NY. 231–248.
- Fischer, R. A., D. Byerlee and G. Edmeades. 2014. *Crop Yields and Global Food Security: Will Yield Increase Continue to Feed the World?* Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR), Canberra, Australia, 634 pp.
- Ho, L. C. 1988. Metabolism and Compartmentation of Imported Sugars in Sink Organs in Relation to Sink Strength. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:355–378.
- Hume, D. J. and D. K. Campbell. 1972. Accumulation and translocation of soluble solids in corn stalks. *Can. J. Plant Sci.* 52:363–368.
- Jenner, C., T. Ugalde and D. Aspinall. 1991. The Physiology of Starch and Protein Deposition in the Endosperm of Wheat. *Funct. Plant Biol.* 18:211–226.
- Johnson, E. C., K. S. Fischer, G. O. Edmeades and A. F. E. Palmer. 1986. Recurrent Selection for Reduced Plant Height in Lowland Tropical Maize¹. *Crop Sci.* 26:cropsci1986.0011183X002600020008x.
- Jones, R. J. and S. R. Simmons. 1983. Effect of Altered Source–Sink Ratio on Growth of Maize Kernels¹. *Crop Sci.* 23:cropsci1983.0011183X002300010038x.
- Jones, R. J., J. Roessler and S. Ouattar. 1985. Thermal Environment During Endosperm Cell Division in Maize: Effects on Number of Endosperm Cells and Starch Granules¹. *Crop Sci.* 25:cropsci1985.0011183X002500050025x.
- Jones, R. J., B. Schreiber and J. A. Roessler. 1996. Kernel sink capacity in maize: genotypic and maternal regulation. *Crop Sci.* 36:301–306.
- Kiniry, J. R., C. R. Tischler, W. D. Rosenthal and T. J. Gerik. 1992. Nonstructural Carbohydrate Utilization by Sorghum and Maize Shaded during Grain Growth. *Crop Sci.* 32:131–137.
- Kiniry, J. R., C. A. Wood, D. A. Spanel and A. J. Bockholt. 1990. Seed Weight Response to Decreased Seed Number in Maize. *Agron. J.* 82:98–102.
- Lacasa, J., I. A. Ciampitti, J. I. Amas, F. Curin, S. F. Luque and M. E. Otegui. 2022. Breeding effects on canopy light attenuation in maize: a retrospective and prospective analysis. *J. Exp. Bot.* 73:1301–1311.
- Long, S. P., X.-G. Zhu, S. L. Naidu and D. R. Ort. 2006. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell Environ.* 29:315–330.
- Marcellis, L. F. M. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *J. Exp. Bot.* 47:1281–1291.
- Messina, C. D., J. Rotundo, G. L. Hammer, C. Gho, A. Reyes, Y. Fang, E. van Oosterom, L. Borrás and M. Cooper. 2022. Radiation use efficiency increased over a century of maize (*Zea mays* L.) breeding in the US corn belt. *J. Exp. Bot.* erac212.
- Monteith, J. L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 747–766.
- Muchow, R. C. 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment II. Effect of water deficits. *Field Crops Res.* 20:207–219.
- Nelson, D. L. and M. Cox. 2021. *Lehninger Principles of Biochemistry: International Edition*.

- Macmillan Learning, 108 pp.
- Olmedo Pico, L. 2014. Relación fuente destino en el período de llenado de grano en maíz. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce, 34 pp.
- Olson, R. A. and D. H. Sander. 1988. Corn Production. In G.F. Sprague, J.W. Dudley (eds.). Corn and corn improvement. American Society of Agronomy, Madison, WI. 639–686.
- Ordóñez, R. A., R. Savin, C. M. Cossani and G. A. Slafer. 2018. Maize Grain Weight Sensitivity to Source–Sink Manipulations under a Wide Range of Field Conditions. *Crop Sci.* 58:2542–2557.
- Ouattar, S., R. J. Jones, R. K. Crookston and M. Kajeiou. 1987. Effect of Drought on Water Relations of Developing Maize Kernels1. *Crop Sci.* 27:crops-ci1987.0011183X002700040026x.
- Passioura, J. B. 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search* 10:347–350.
- Patrick, J. W., K. Colyvas, J. W. Patrick and K. Colyvas. 2014. Crop yield components – photoassimilate supply- or utilisation limited-organ development? *Funct. Plant Biol.* 41:893–913.
- Paul, M. J. and C. H. Foyer. 2001. Sink regulation of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 52:1383–1400.
- Rattalino Edreira, J. I., E. Budakli Carpici, D. Sammarro and M. E. Otegui. 2011. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Res.* 123:62–73.
- Reddy, V. M. and T. B. Daynard. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28:339–355.
- Sadras, V. O. and D. F. Calderini. 2015. Chapter 1 - Crop physiology: applications for breeding and agronomy. In V.O. Sadras, D.F. Calderini (eds.). *Crop Physiology (Second Edition)*. Academic Press, San Diego. 1–14.
- Sala, R. G., F. H. Andrade and M. E. Westgate. 2007. Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source–sink relationship during grain filling. *Crop Sci.* 47:711–714.
- Sarlangue, T., F. H. Andrade, P. A. Calviño and L. C. Purcell. 2007. Why Do Maize Hybrids Respond Differently to Variations in Plant Density? *Agron. J.* 99:984.
- Schooper, J. B., R. R. Johnson and R. j. Lambert. 1982. Maize Yield Response to Increased Assimilate Supply1. *Crop Sci.* 22:crops-ci1982.0011183X002200060023x.
- Severini, A. D., L. Borrás, M. E. Westgate and A. G. Cirilo. 2011. Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize. *Field Crops Res.* 120:360–369.
- Shaw, R. H. 1988. Climate requirement. In G.F. Sprague, J.W. Dudley (eds.). Corn and corn improvement. American Society of Agronomy, Madison, WI. 609–638.
- Simmons, S. R. and R. J. Jones. 1985. Contributions of Pre-Silking Assimilate to Grain Yield in Maize. *Crop Sci.* 25:1004–1006.
- Tetio-Kagho, F. and F. P. Gardner. 1988a. Responses of Maize to Plant Population Density. I. Canopy Development, Light Relationships, and Vegetative Growth. *Agron. J.* 80:930.
- Tetio-Kagho, F. and F. P. Gardner. 1988b. Responses of Maize to Plant Population Density. II. Reproductive Development, Yield, and Yield Adjustments. *Agron. J.* 80:935–940.
- Tollenaar, M. and T. B. Daynard. 1978. Dry weight, soluble sugar content, and starch content of maize kernels during the early postsilking period. *Can. J. Plant Sci.* 58:199–206.
- Tollenaar, M. and T. B. Daynard. 1982. Effect of source-sink ratio on dry matter accumulation and leaf senescence of maize. *Can. J. Plant Sci.* 62:855–860.
- Tollenaar, M. and E. A. Lee. 2011. Strategies for enhancing grain yield in maize. *Plant Breed. Rev.* Vol. 34 37–82.
- Tollenaar, M., L. M. Dwyer and D. W. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Sci.* v. 32(2)

p. 432-438.

- Uhart, S. A. and F. H. Andrade. 1991. Source-sink relationships in maize grown in a cool-temperate area. *Agronomie* 11:863–875.
- Uhart, S. A. and F. H. Andrade. 1995. Nitrogen and Carbon Accumulation and Remobilization during Grain Filling in Maize under Different Source/Sink Ratios. *Crop Sci.* 35:183.
- Uribelarra, M., J. Cárcova, L. Borrás and M. E. Otegui. 2008. Enhanced kernel set promoted by synchronous pollination determines a tradeoff between kernel number and kernel weight in temperate maize hybrids. *Field Crops Res.* 105:172–181.
- Valentinuz, O. R. and M. Tollenaar. 2004. Vertical Profile of Leaf Senescence during the Grain-Filling Period in Older and Newer Maize Hybrids. *Crop Sci.* 44:827–834.
- Walker, G. K., M. H. Miller and M. Tollenaar. 1988. Source-sink limitations of maize growing in an outdoor hydroponic system. *Can. J. Plant Sci.* 68:947–955.
- Wardlaw, I. F. 1990. Tansley Review No. 27 The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116:341–381.
- Westgate, M. E., F. Forcella, D. C. Reicosky and J. Somsen. 1997. Rapid canopy closure for maize production in the northern US corn belt: radiation-use efficiency and grain yield. *Field Crops Res.* 49:249–258.
- White, A. C., A. Rogers, M. Rees and C. P. Osborne. 2016. How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate. *J. Exp. Bot.* 67:31–45.
- Wilson, D. R., R. C. Muchow and C. J. Murgatroyd. 1995. Model analysis of temperature and solar radiation limitations to maize potential productivity in a cool climate. *Field Crops Res.* 43:1–18.
- Ziegler, K. E. 2000. Popcorn. In A.R. Hallauer (ed.). *Specialty Corns*, 2nd Edition. CRC Press. 199–235.



Capítulo 7

Nutrición del cultivo

Fernando García
Adrián Correndo
Nahuel Reussi Calvo
Juan Pablo Monzon
Ignacio Ciampitti
Fernando Salvagiotti

7. Nutrición del cultivo

Fernando García, Adrián Correndo, Nahuel Reussi Calvo, Juan Pablo Monzon, Ignacio Ciampitti y Fernando Salvagiotti

La producción de maíz depende de la capacidad del cultivo de capturar los recursos ambientales (radiación, agua, nutrientes) que determinan el crecimiento y el rendimiento. El conocimiento de los requerimientos nutricionales y la dinámica de acumulación, y del rol de los distintos nutrientes en la determinación del rendimiento es clave no solo para alcanzar una producción alta y sostenible, sino también para mejorar la eficiencia de utilización de los recursos e insumos involucrados en el sistema productivo.

En este capítulo se presentan aspectos generales de la fertilidad de suelos y manejo de la fertilización en las principales regiones maiceras del mundo, los aspectos ecofisiológicos relacionados con los requerimientos y la dinámica de absorción de nutrientes, los efectos de la nutrición en el desarrollo, crecimiento, y rendimiento en biomasa y granos, los principios científicos detrás del diagnóstico y manejo responsable de la fertilización de maíz, como así también la interacción del manejo de la nutrición con otras prácticas de manejo del cultivo.

7.1. Fertilidad de suelos y manejo de la fertilización en las principales regiones maiceras del mundo

En las distintas regiones productoras de maíz alrededor del mundo (Capítulo 1) existen limitaciones edáficas que afectan la producción del cultivo, consecuencia de la presencia de compactaciones sub-superficiales, acidez/alcalinidad, salinización, y la disponibilidad de nutrientes. Los nutrientes que más frecuentemente limitan la producción de maíz en las principales regiones productoras del mundo son nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K), azufre (S) y zinc (Zn). En zonas templadas (Argentina, EE. UU., Unión Europea, Norte de China), las limitantes nutricionales están asociadas con el uso intensivo del suelo, la erosión y la pérdida de materia orgánica. Las zonas tropicales se caracterizan, además, por la presencia de suelos ácidos (Brasil, regiones tropicales de América Latina, SE Asia), debido a niveles naturalmente altos (tóxicos) de aluminio (Al) junto con una disponibilidad muy baja de macronutrientes como P, calcio (Ca) y/o magnesio (Mg).

La nutrición balanceada en maíz es clave para lograr altos rendimientos y su impacto es evidente en ensayos de larga duración, con respuestas a la fertilización balanceada del orden del 20% al 70% (Tabla 7.1). Si bien la disponibilidad de agua y la variabilidad en la ocurrencia de los eventos climáticos explican gran parte de las brechas entre los rendimientos actuales y los alcanzables de maíz, en la mayoría

de las regiones maiceras la correcta nutrición puede cerrar sustancialmente las brechas de rendimiento (Mueller et al., 2012; Majumdar et al., 2016).

Los desafíos del manejo de la nutrición del cultivo tienen diferentes alcances y complejidades debido a la gran variabilidad en los agroecosistemas, y requieren de soluciones específicas para los distintos sitios (Majumdar et al., 2016). En regiones del Sur de Asia, las deficiencias de N y P y los desbalances con otros nutrientes como K son frecuentes. En África subsahariana, la aplicación de nutrientes escasa y desequilibrada es la causa de la baja fertilidad de los suelos y sigue siendo el factor más importante que contribuye a la baja productividad. En cambio, en China las aplicaciones de N suelen ser excesivas y desbalanceadas con respecto a otros nutrientes (Tabla 7.2). En el cinturón maicero norteamericano, aun cuando las eficiencias de uso de nutrientes han mejorado en los últimos años, las aplicaciones de fertilizantes siguen siendo excesivas en algunos sistemas de producción. En Latinoamérica, en Chile y Uruguay se aplican dosis altas de N y P, mientras que en Argentina, Bolivia y Paraguay las dosis aplicadas son bajas para los rendimientos posibles de alcanzar. En Brasil, la aplicación de NPK es más equilibrada, y la adición de enmiendas cálcico-magnésicas (cales) son importantes para sostener la producción en suelos ácidos.

En Argentina, el rendimiento potencial de maíz en secano (RP Sec, Figura 7.1) es de $11,6 \text{ t ha}^{-1}$ (Aramburu Merlos et al., 2015). Si consideramos que es económicamente viable lograr un 80% de ese RP Sec, la Argentina podría aspirar a alcanzar $9,3 \text{ t ha}^{-1}$ de rendimiento promedio a nivel país, mientras que el rendimiento actual ronda las 7 t ha^{-1} . Las brechas de rendimiento, diferencia en el rendimiento actual y el RP Sec, son del 41% a nivel de país, y varían del 26% al 69% a través de las diferentes regiones productoras (Figura 7.1). Las zonas del país que presentan las mayores brechas son las que usan las menores dosis de nutrientes, destacando el rol de los mismos para poder cerrar las brechas de rendimiento. Las dosis actuales de N, P y S no son suficientes para cubrir los requerimientos del cultivo e indican minado de nutrientes del suelo (García y González Sanjuan, 2016; Puntel et al., 2019). Para lograr cerrar las brechas de rendimiento y mantener la calidad del recurso suelo sería necesario triplicar, duplicar y sextuplicar las dosis actuales de N, P y S, respectivamente.

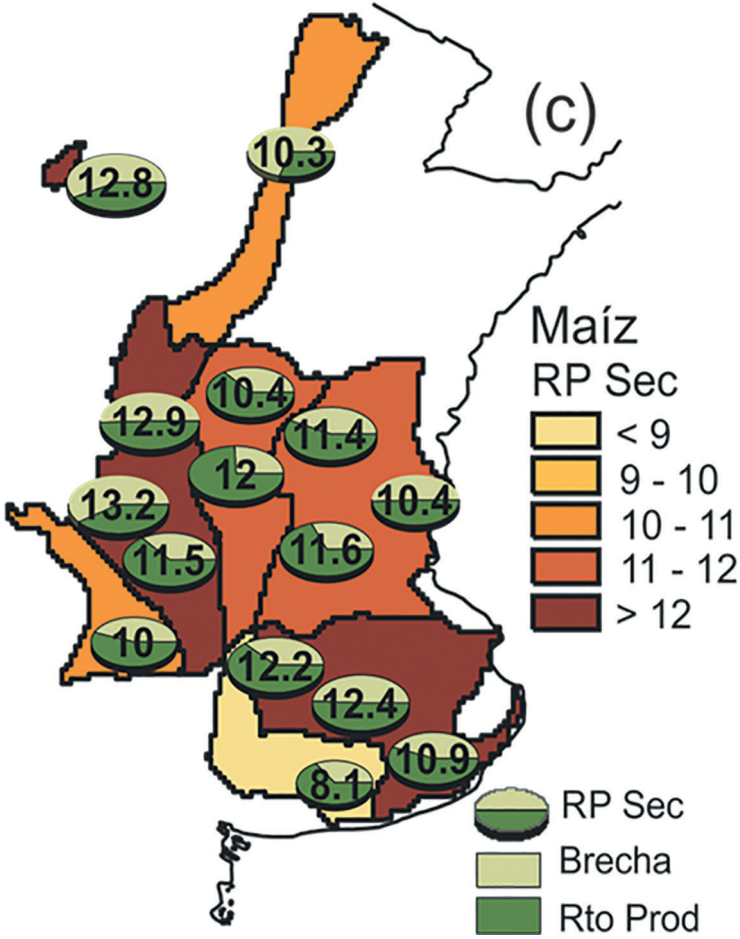


Figura 7.1: Rendimiento potencial de maíz en seco (RP Sec, t ha⁻¹) a nivel de zona climática (áreas coloreadas) y de estación meteorológicas de referencia (círculos, el tamaño es proporcional al nivel de RP Sec). En cada círculo se muestra el rendimiento actual (color oscuro) y la brecha de rendimiento (color claro) en forma relativa al RP Sec (en números). Para más detalles ver Aramburu Merlos et al. (2015).

Tabla 7.1: Impacto de la nutrición balanceada en maíz en ensayos de larga duración.

Pais	Fuente	Tratamiento	Rendimiento (kg/ha)	Comentarios
Argentina	Red Nutrición CREA Sur Santa Fe	Control sin fertilizar	6947	Promedios de 41 sitios/año, 2000 a 2020
		NPS	11663	
	Red Nutrición CREA Norte Córdoba	Control sin fertilizar	7963	Promedios de 41 sitios/año, 2014 a 2020
		NPS	9519	
Bolivia	Exploratorios CREA Santa Cruz Este	Control sin fertilizar	4196	Promedios de 11 sitios/año, 2012 a 2019
		NPKS	5571	
Canadá	Gregorich y Drury (1996)	Control sin fertilizar	672 (maíz continuo) - 3640 (rotación)	Ensayos de Largo Plazo (1959), Ontario. Promedios 1989 a 1993
		NPK	5824 (maíz continuo)- 8120 (rotación)	
China	Wang et al. (2010)	Control sin fertilizar	3100	Promedios de 15 años en la Planicie Norte de China
		NPK	6300	
India	Majumdar et al. (2016)	Recomendación del estado (RE)	4200	Promedios de 296 (RE), 482 (MP) y 510 (RNE) observaciones
		Manejo del productor (MP)	7800	
		Recomendación de Nutrient Expert (RNE)	8400	

Tabla 7.2: Aplicación promedio y estimaciones de balances y productividad parcial de los nutrientes nitrógeno y fósforo en maíz en distintos países. Datos y estimaciones elaboradas a partir de RETAA-BCBA y Fertilizar AC (Argentina); FAOStat, IFASat; IPNI Brasil; y FUBC-IFA (Heffer et al., 2017).

País	Año o periodo	Rendimiento kg/ha	Aplicación			Balance ¹			Productividad Parcial ²		
			N	P	K	N	P	K	N	P	K
			----- kg nutriente/ha -----			-----			kg grano/kg nutriente aplicado		
Argentina	2016 a 2018 (3 años)	6980	59	12	0.2	-30	-6	-24	118	582	34900
Bolivia	2018	2728	13	4	5	-22	-3	-4	207	682	546
Brasil	2013-16 (4 años)	5068	79	16	32	14	3	15	64	317	157
Chile	2014/15	10102	213	77	68	84	50	34	47	132	148
Paraguay	2018	4995	35	18	13	-29	5	-5	143	285	400
Uruguay	2018	6536	142	29	25	58	12	3	46	225	261
China	2018-20	6246	112	19	17	32	3	-4	56	329	367
EE.UU.	2018-20	10793	169	27	52	31	-1	15	64	400	208

1 Balance= Nutriente aplicado – Nutriente removido en grano; ² Productividad parcial= Rendimiento / Nutriente aplicado

7.2. Requerimientos y dinámica de absorción de nutrientes

Los requerimientos nutricionales de maíz han variado a través de los años a partir de la liberación de materiales genéticos con mayor potencial de rendimiento. Esto ha tenido como consecuencia cambios en las tasas de absorción de los nutrientes (Bender et al., 2013; Ciampitti y Vyn, 2014 a, b) ya que el nivel de rendimiento de grano es el factor principal que define el contenido de nutrientes y el índice de cosecha, i.e. la proporción del nutriente en el grano respecto del total absorbido por el cultivo (Ciampitti y Vyn, 2014a, b).

La Tabla 7.3 muestra requerimientos de nutrientes en maíz en base a estudios recientes, siendo N y K los nutrientes con mayores requerimientos, seguidos por P, Mg, Ca y S. La información de la Tabla 7.3 es orientativa y útil para hacer comparaciones. Sin embargo, en condiciones de producción, las necesidades de nutriente por kg de rendimiento no son constantes, sino que presentan variaciones según las condiciones de crecimiento del cultivo. En la Figura 7.2 se muestra la curva que relaciona el rendimiento con la absorción de N, P y K. Para un determinado nivel de absorción de nutriente, el cultivo puede alcanzar un rango de rendimientos posibles dentro de dos límites: (i) un límite inferior, de máxima concentración del nutriente, en donde se observa la menor eficiencia en el uso del mismo y (ii) un límite superior, de máxima dilución, donde la eficiencia en el uso del nutriente es máxima. Cuando el cultivo está produciendo sobre el límite superior, para aumentar el rendimiento es necesaria una mayor absorción del nutriente, por ejemplo, a través del aporte de fertilizantes que aumenten la disponibilidad de este en el suelo. En la Figura 7.2, también se observa que, a altos niveles de absorción de los nutrientes, los incrementos en el rendimiento no son proporcionales, siendo el potencial de producción el que determina la eficiencia de uso del nutriente.

Entre los micronutrientes, se destaca el requerimiento de hierro (Fe), seguido por zinc (Zn) y manganeso (Mn). Entre los macronutrientes, los índices de cosecha de P y N son los más altos (> 65%), mientras que los índices de cosecha de micronutrientes en general son bajos; solamente el Zn se ubica por arriba del 50%.

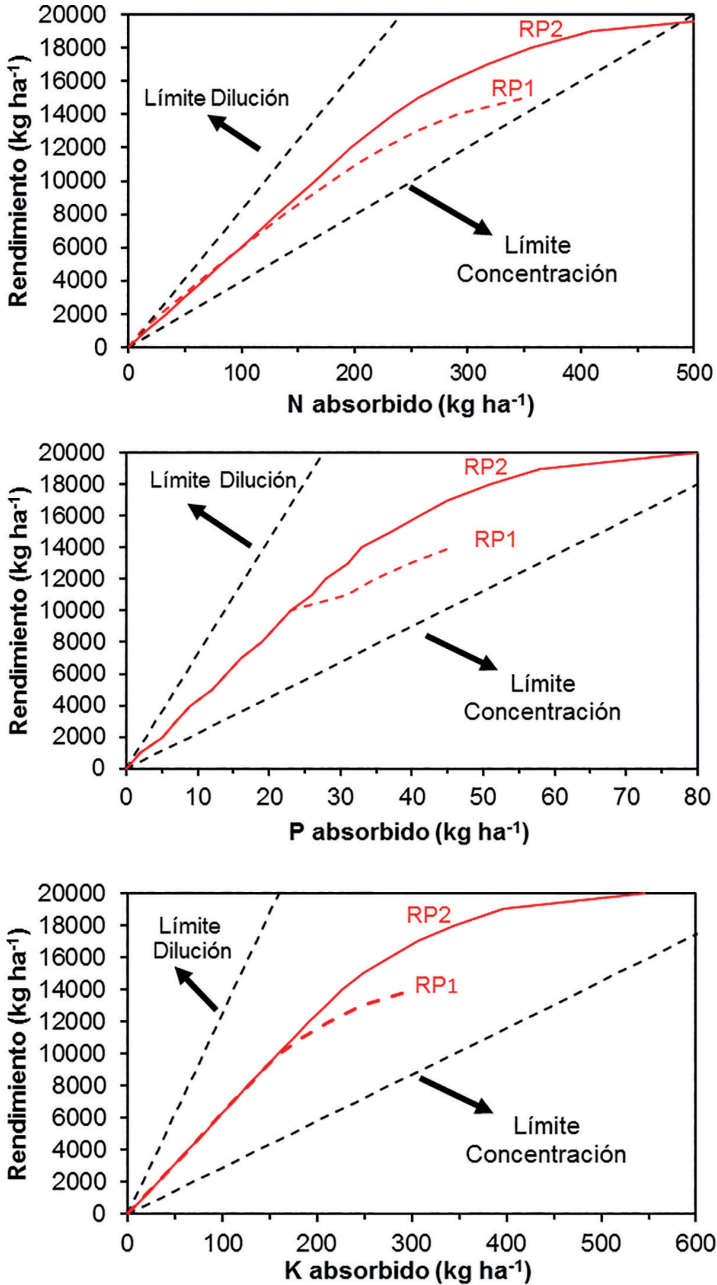


Figura 7.2: Relación de la absorción total de N, P y K con el rendimiento de maíz. La línea punteada inferior y superior son los límites de concentración y dilución del nutriente, respectivamente. RP1 y RP2 corresponden a dos niveles de potencial de rendimiento. Adaptado de Setiyono et al (2010).

Tabla 7.3: Requerimientos, índice de cosecha y remoción en grano de nutrientes en maíz.

Nutriente	Requerimiento	Índice de cosecha	Remoción en grano	Referencia
	kg/Mg	%	kg/Mg	
Nitrógeno	16.9-23.8	54-67	9.1-13.8	Bender et al., 2013
				Setiyono et al., 2010
				Ciampitti et al., 2013
				Xu et al., 2013
Fosforo	2.7-4.5	69-85	2.3-3.7	Bender et al., 2013
				Setiyono et al., 2010
				Ciampitti et al., 2013
				Xu et al., 2013
Potasio	14.0-20.4	17-33	3.5-4.9	Bender et al., 2013
				Setiyono et al., 2010
				Ciampitti et al., 2013
				Xu et al., 2013
Calcio	2.9	5	0.1	Ciampitti y Vyn, 2013
Magnesio	3.4-4.9	29-45	1.4-1.5	Bender et al., 2013
				Ciampitti y Vyn, 2013
Azufre	1.7-2.2	55-61	1.0-1.3	Bender et al., 2013
				Ciampitti y Vyn, 2013
				Pagani et al., 2012
	g/Mg	%	g/Mg	
Boro	6.9	23	1.6	Bender et al., 2013
Cobre	8.0-11.8	29-32	3.4-2.6	Bender et al., 2013
				Ciampitti y Vyn, 2013
Hierro	114.7-193.4	17-18	20.7-32.0	Bender et al., 2013
				Ciampitti y Vyn, 2013
Manganeso	45.2-49.6	13-14	6.0-6.8	Bender et al., 2013
Zinc	41.5-54.6	52-62	25.7-28.5	Bender et al., 2013
				Ciampitti y Vyn, 2013

7.2.1. Nitrógeno

La disponibilidad de N es fundamental ya que más del 75% del N foliar está asociado con las enzimas y pigmentos responsables de la fotosíntesis (Kumar et al., 2002). Para rendimientos de maíz de ca. 12000 kg ha⁻¹, Bender et al. (2013) observaron que el N acumulado promedio fue de hasta 286 kg N ha⁻¹, con tasas máximas de acumulación entre 2,7 y 3,7 kg N ha⁻¹ d⁻¹ (Bender et al., 2013) entre V5 y R4-R5 y picos de ca. 9 kg N ha⁻¹ d⁻¹ ligeramente antes de la floración. La cantidad de N acumulado hasta floración varió entre 52% y 78% y entre 57% y 70% del N total en la cosecha en estudios reportados antes y después de 1990, respectivamente (Ciampitti y Vyn, 2012), destacándose la creciente importancia de la absorción post-floración en híbridos modernos (Mueller y Vyn, 2016) (Figura 7.3).

La dinámica de acumulación y removilización de N en la planta se refleja en el índice de cosecha de N (ICN, N en grano / N en parte aérea), que varía entre 0,54 y 0,67 (Tabla 7.3) según la relación fuente-destino y el híbrido (Uhart y Andrade, 1995; Ciampitti et al., 2013).

7.2.2. Fósforo y otros nutrientes

Si bien los requerimientos de P son claves en los estadios iniciales del cultivo para alcanzar altos rendimientos, este nutriente comienza a acumularse en las plantas a un ritmo máximo después de V5-V6. En floración, el cultivo ha acumulado entre el 45% y el 55% (Bender et al., 2013) del P total a cosecha (Figura 7.3). El índice de cosecha P oscila entre el 69% y el 85% (Tabla 7.3).

La dinámica de acumulación de K en el cultivo se anticipa en comparación con N y P (Figura 7.3). Casi toda la absorción de K generalmente se completa con la floración, y puede haber una disminución parcial del valor acumulado entre floración y madurez fisiológica debido a pérdidas de materia seca relacionadas con hojas senescentes y panoja. El índice de cosecha de K varía entre el 17% y el 33% (Tabla 7.3), por lo que la mayoría del nutriente absorbido regresa al suelo con los residuos de los cultivos.

La tasa de acumulación relativa de S es intermedia entre la acumulación de N y la de materia seca (Pagani et al., 2012; Carciochi et al., 2020). La concentración y acumulación de S está fuertemente asociada con la de N, pero el índice de cosecha es menor (Carciochi et al., 2020).

Los micronutrientes, en general (salvo el cloro), tienen escasa movilidad en la planta, por lo que se removilizan en pequeña medida desde las partes vegetativas a los granos en crecimiento. Una parte importante de lo absorbido vuelve al suelo con los rastrojos, con excepción del Zn.

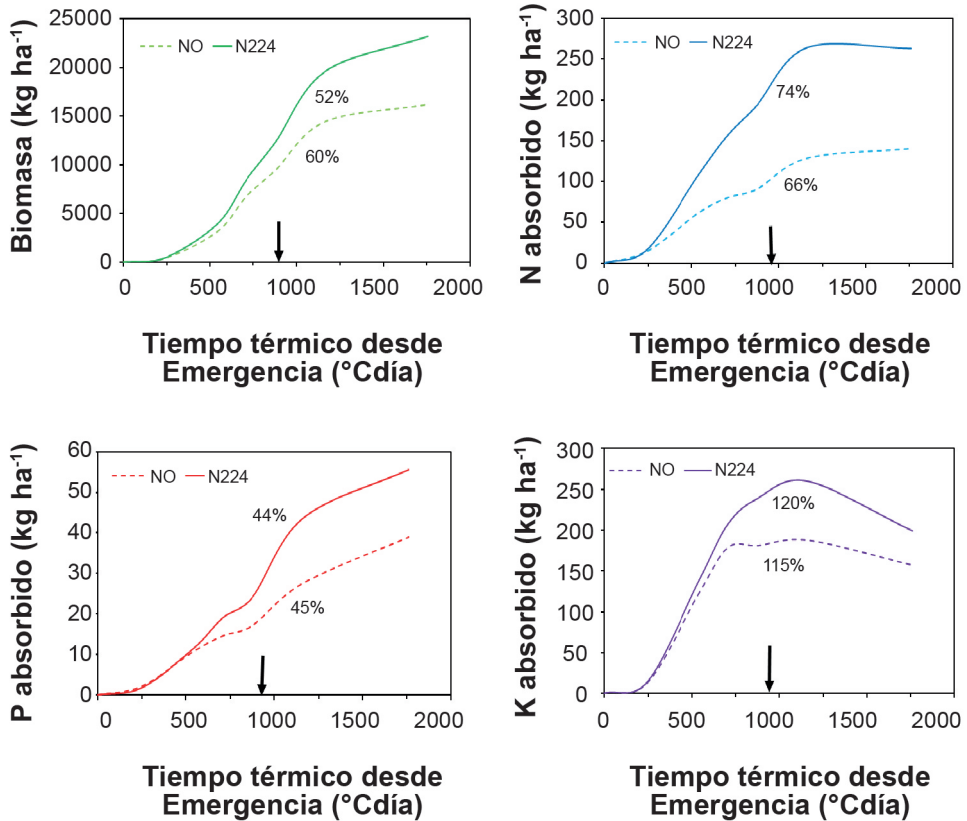


Figura 7.3: Evolución desde la emergencia del cultivo hasta la madurez de (A) Biomasa total aérea y su contenido de (B) Nitrógeno, (C) Fósforo y (D) Potasio de cultivos de maíz con una densidad de 79000 plantas ha⁻¹ y dos dosis de N (N0: sin N añadido; N224: 224 kg N ha⁻¹). La flecha indica la fecha media de anthesis y el porcentaje al lado de cada línea es el valor en anthesis con respecto a la cantidad total a madurez. Adaptado de Ciampitti et al. (2013).

7.3. Efectos de la nutrición en el desarrollo, crecimiento y rendimiento en biomasa y granos

7.3.1. Desarrollo

En condiciones de campo, las deficiencias de distintos nutrientes no alteran procesos del desarrollo tales como la aparición de los primordios de hojas y del ápice reproductivo. En ese sentido se ha observado que, ante deficiencias de N, P o K, el número final de hojas no es alterado (Tabla 7.4). Sin embargo, existen evidencias que muestran que las deficiencias de P retrasan la aparición de las estructuras re-

productivas por un retraso en la tasa de aparición de hojas (filocrono). Plenet et al. (2000) observaron que el aumento del filocrono en un 20% ante una deficiencia de P fue de mayor magnitud entre V4 y V9, con retrasos en la ocurrencia de R1 entre 2 a 4 días. Colomb et al. (2000) detectaron que el aumento del filocrono ante deficiencias de P era de mayor magnitud en hojas más basales. Ante deficiencias de N, Uhart y Andrade (1995) observaron leves incrementos en el filocrono. Retrasos en la ocurrencia de R1 también fueron observados con dichas deficiencias debidos a caídas en la tasa de desarrollo de las flores que demoraron la aparición de estigmas, incrementando el intervalo entre floración masculina y femenina (Rossini et al., 2012; D'Andrea et al., 2009).

7.3.2. Crecimiento y generación del número de granos

La máxima producción alcanzable del cultivo de maíz en un ambiente particular se logra siempre que los nutrientes no limiten la actividad del aparato fotosintético durante el periodo crítico de determinación del número de granos. Esta actividad es determinada por el desarrollo del área foliar (que determina la intercepción de la radiación del canopeo, e_i) y la eficiencia del aparato fotosintético para asimilar el dióxido de carbono. Los efectos relativos de las deficiencias nutricionales sobre los componentes ecofisiológicos de la producción de biomasa y generación del rendimiento son distintos de acuerdo con el nutriente y el grado de deficiencia del mismo.

En general, estudios realizados en maíz han mostrado que con deficiencias tanto sea de N, P, K o S, las mayores reducciones se observan en el área foliar (Tabla 7.4). Como fue expresado anteriormente, estas diferencias están dadas principalmente por una reducción en la tasa de expansión foliar y/o una aceleración en la senescencia de las hojas. Esto resulta en una menor intercepción de la radiación incidente que, junto con caídas en la eficiencia de uso de la radiación interceptada (ec), reducen la tasa de crecimiento del cultivo (Capítulo 3). Si dicha reducción ocurre en el periodo crítico de la determinación del número de granos alrededor de R1, se afecta el rendimiento del cultivo (Andrade et al., 2002) (Capítulo 4). Uhart y Andrade (1995) observaron en distintos experimentos que deficiencias de N, que redujeron el rendimiento, se asociaron con reducciones del área foliar máxima, disminuciones en la intercepción máxima de radiación en R1 y caídas en la ec (Figura 7.4).

Tabla 7.4: Efectos de la fertilización con distintos nutrientes sobre componentes ecofisiológicos determinantes del rendimiento en cultivos de maíz.

Nutriente	Nivel deficiencia	Reducción relativa x déficit del nutriente (%)							Fuente		
		Filocrono ¹	NFH ²	AF ³	IR ⁴	Radiación Interceptada	ec ⁵	Rendimiento		IC ⁶	
N	2 experimentos	6	0	25	7		18	24	---	Uhart y Andrade (1995)	
	3 años	-	0	28	15	24	24		5	D'Andrea et al. (2009)	
P	2 años	P-Bray	0	20	7	8	15	25	1	Arias Usandivaras et al. (2018)	
		6 ppm	0	20	7	8	15	25	1		
			0	20	7	8	15	25	1		
P	19 sitios	P-Bray	-	-	2	4 ^x	6	10	-1	Salvagiotti et al. (2017)	
		4-13 ppm	-	-	2	4 ^x	6	10	-1		
P	3 años	P-Olsen	23	0	11	3	9 ^{xx}	5	12	1	Plenet et al (2000)
		23 ppm (arenoso)	23	0	11	3	9 ^{xx}	5	12	1	
K	2 años	K-int	2	0	10	6	6	9	20	0	Arias Usandivaras et al. (2018)
		47 ppm	2	0	10	6	6	9	20	0	
S	19 sitios	S-SO ₄	-	-	-	0	0	13	7	1	Salvagiotti et al. (2017)
		5-16 ppm	-	-	-	0	0	13	7	1	

¹ En el caso del filocrono se indica el % de aumento en el mismo por deficiencia de los nutrientes; ² NFH= Número final de hojas; ³ AF = Máxima Área foliar; ⁴ IR= Máximo porcentaje de intercepción de radiación; ⁵ ec = Eficiencia de conversión de la radiación; ⁶ Índice de cosecha.

^x Periodo crítico; ^{xx} Todo el ciclo.

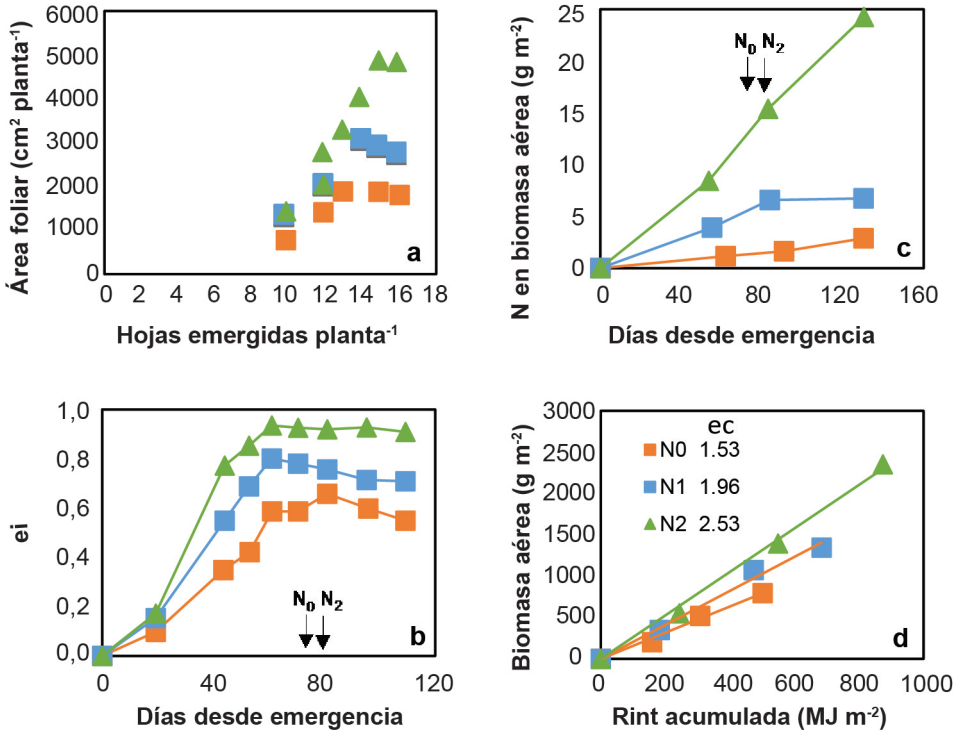


Figura 7.4: Efectos de la disponibilidad de N sobre a) el área foliar por planta, b) la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo (ei), c) el N acumulado en la biomasa y d) la relación entre biomasa acumulada y la radiación fotosintéticamente activa interceptada (Rint) acumulada. La pendiente de las líneas en d) representa la ec para cada tratamiento. N2 es el control sin deficiencia y N1 y N0 representan estrés moderado y severo, respectivamente. Las flechas verticales en b) y c) indican la floración femenina en N0 y N2. Adaptado de Uhart y Andrade (1995).

Además de la reducción en el área foliar máxima que se observa cuando el cultivo tiene deficiencias de N, P o K, la tasa de generación del área foliar se retarda ante estas deficiencias, por lo que se retrasa la cobertura del entresurco afectando la captura de radiación y la capacidad de competir con las malezas. Arias Usandivaras et al. (2018), en suelos con contenidos de P Bray menores a 5 ppm y K intercambiable menores a 50 ppm, observaron incrementos en el rendimiento del 33% en respuesta a la fertilización con P, con incrementos en el área foliar, la intercepción de radiación y la ec. Los efectos de la deficiencia de K sobre los mismos procesos fueron de menor magnitud en términos relativos. Por otra parte, Salvagiotti et al. (2017) observaron incrementos en el rendimiento y el número de granos, acompañados por un aumento en la tasa de crecimiento del cultivo y de la ec durante el

periodo crítico de la determinación del número de granos en suelos con deficiencias en P y S. Estos autores observaron que la adición de P tuvo mayor impacto en la intercepción de radiación previo a R1, indicando la importancia de este nutriente en la velocidad de crecimiento del canopeo. En el mismo trabajo se observó que la respuesta a la fertilización con S fue de menor intensidad, con incrementos menores en la tasa de crecimiento en el periodo crítico y la ec (Tabla 7.4). En consonancia con estas observaciones, Colomb et al. (2000) observaron que el área individual de las hojas se redujo ante deficiencias de P, principalmente por una reducción en la tasa de expansión en todas las posiciones.

En general, las deficiencias de P, K o S (cuando el N es provisto en cantidades adecuadas) afectan en mayor medida los procesos de crecimiento que determinan la producción de biomasa que la partición hacia los granos, ya que distintos estudios muestran que el índice de cosecha no es afectado (Tabla 7.4).

Diversos estudios han mostrado que, cuando el N no es limitante, los efectos de las interacciones P*K o P*S sobre el rendimiento y otras variables asociadas son sinérgicos, ya que la respuesta a la adición combinada de los dos nutrientes fue mayor que la suma de los efectos individuales.

Entre los micronutrientes, el Zn tiene numerosas funciones en la planta: síntesis de proteínas, regulación de genes, estructura e integridad de membranas, protección de células de daños oxidativos. La deficiencia de Zn reduce la fotosíntesis y la acumulación de materia seca afectando la intercepción de radiación y la ec. La aplicación de Zn en condiciones de deficiencia mejora la viabilidad del polen e incrementa el número y peso de granos especialmente en la zona apical de la espiga (Liu et al., 2020).

En resumen, las deficiencias nutricionales afectan los procesos del crecimiento y cuando esto ocurre alrededor del periodo crítico de floración, reducen el número de granos, principal componente del rendimiento (Andrade et al., 2002; D'Andrea et al., 2009; Salvagiotti et al., 2017).

7.3.3. Llenado de granos

Durante la etapa del llenado de granos en maíz, el principal destino de los fotoasimilados y nutrientes son los granos (Capítulo 5), por lo que cobran importancia dos procesos: la absorción actual del nutriente y la removilización desde estructuras vegetativas a los granos en crecimiento. Esta removilización tiene como consecuencia la aceleración de la senescencia del área foliar. Diversos estudios han mostrado como las deficiencias de N aceleran el proceso de senescencia. El N se acumula en las partes vegetativas hasta 10-15 d después de la floración y luego se removiliza parcialmente a los granos. Los factores que reducen la fuente fotosintética durante el llenado de granos (por ejemplo, baja radiación incidente, sequía, defoliación, etc.) reducen la absorción de N, lo que resulta en mayor removilización de N, y pueden disminuir la concentración del nutriente del grano (Uhart y Andrade, 1995; Borrás et

al., 2002). Durante el llenado del grano, la removilización de N puede representar entre el 18 y el 42% del N en la biomasa vegetativa a los 15 días después de la floración (Uhart y Andrade, 1995). La contribución al N de los granos de la removilización durante el llenado puede oscilar entre el 15% y el 70%, con variaciones entre híbridos (Ciampitti y Vyn, 2014b; Mueller y Vyn, 2016; Ta y Weiland, 1992; Uhart y Andrade, 1995).

Ante deficiencia de P, la reducción en el área foliar verde por efecto de la senescencia después de R1 ha mostrado tener un efecto relativo menor que la reducción en el área foliar por efecto del atraso en la aparición de hojas antes de R1 (Plenet et al., 2000). Arias Usandivaras et al. (2018) observaron que la deficiencia de P disminuye la expansión foliar previo a R1 con poco efecto sobre la senescencia, mientras que la deficiencia de K tuvo un efecto relativamente mayor sobre la senescencia posterior a R1.

Una correcta nutrición del cultivo afecta la calidad del grano, ya que la disponibilidad de nutrientes afecta la acumulación de proteínas y la calidad de las mismas (Capítulo 15). Cirilo et al. (2011) mostraron que aplicaciones de N y S en R1 incrementaron la biomasa post-R1, el número de granos (más cuaje), el peso individual del grano y la calidad del grano *Flint*. En este sentido, Ferraguti y Salvagiotti (2014) observaron que maíces de tipo *Flint* tienen un requerimiento de S mayor que maíces amarillos, asociado con el contenido de proteínas con mayor cantidad de aminoácidos azufrados en el primer caso. Así, el genotipo *Flint* necesitó 24 kg de N y 1,5 kg de S para producir 1 tonelada de rendimiento, mientras que el genotipo amarillo tuvo un requerimiento de 18 kg de N y 1 kg de S para producir el mismo rendimiento.

7.4. Principios científicos para el manejo responsable de la fertilización de maíz

En un contexto de producción agropecuaria cada vez más demandante para un manejo eficiente de la nutrición de los cultivos que contemple la mejora en la producción con el cuidado del ambiente, el diagnóstico correcto del estado nutricional de los cultivos es condición necesaria para mejorar la eficiencia y efectividad de utilización de los recursos e insumos involucrados en el sistema productivo. Así, el concepto central de los “4 Requisitos del Manejo Responsable de Nutrientes” (4Rs) implica realizar, para cada situación específica, un diagnóstico nutricional que permita la recomendación de la “fuente” correcta de nutrientes (¿Qué?), en la “dosis” correcta (¿Cuánto?), en el “momento” correcto (¿Cuándo?), y en la “forma” correcta (¿Cómo?) (IPNI, 2013). Los cuatro “Requisitos” (4Rs) se basan en principios específicos basados en evidencia científica (Tabla 7.5). En términos generales, los principios son comunes a todos los sistemas, pero la forma en que se ponen en práctica a nivel local varía en función de las condiciones específicas de suelo, cultivo, meteorológicas, económicas y sociales.

Tabla 7.5: Ejemplos de principios científicos y prácticas asociadas al manejo de nutrientes en el cultivo de maíz. Adaptado del Manual 4R de la Nutrición de Plantas (IPNI, 2013).

	FUENTE	DOSIS	MOMENTO	FORMA
PRINCIPIOS CIENTÍFICOS	<ul style="list-style-type: none"> » Abastecimiento balanceado de nutrientes esenciales » Relación costo y oferta de nutrientes » Adaptación a las propiedades del suelo 	<ul style="list-style-type: none"> » Evaluación de la oferta de nutrientes del suelo y otras fuentes » Evaluación de la demanda del cultivo » Evaluación de las relaciones de precios 	<ul style="list-style-type: none"> » Dinámicas de absorción del cultivo y de abastecimiento del suelo » Determinación de los momentos de mayor riesgo de pérdidas 	<ul style="list-style-type: none"> » Patrones de distribución de raíces » Variabilidad espacial » Riesgos de pérdidas » Efectividad y uniformidad de aplicación
ELECCIÓN DE PRÁCTICAS	<ul style="list-style-type: none"> » Fertilizantes sólidos o líquidos, mezclas físicas o químicas » Reciclados dentro del establecimiento » Productos protectores » Abonos 	<ul style="list-style-type: none"> » Análisis del suelo » Recomendación de la dosis óptima agronómica » Balancear la remoción del cultivo 	<ul style="list-style-type: none"> » Previo a la siembra » A la siembra » Aplicaciones divididas en el ciclo del cultivo 	<ul style="list-style-type: none"> » Al voleo » Incorporado » En bandas » Chorroado, inyectado » Foliar » Con la semilla » Dosis variable

7.5. Diagnóstico y manejo de fertilidad de suelos y nutrición del cultivo

El suelo es la principal fuente de nutrientes para las plantas y su oferta se estima usualmente a través del análisis de las formas “disponibles” o “extractables” de los nutrientes. Tradicionalmente, el análisis de suelos ha sido el enfoque más utilizado para determinar necesidades de fertilización de los cultivos. La cantidad de nutriente que se extrae químicamente en un análisis representa la fracción más disponible del nutriente en el suelo y mantiene una relación con el nutriente absorbido y el rendimiento del cultivo. Por lo tanto, el análisis del suelo representa un “índice de disponibilidad” de nutrientes para el cultivo.

Más recientemente, se ha valorado en forma creciente la evaluación del estatus nutricional del cultivo, sea como un complemento y/o una alternativa al análisis de suelos (Withers et al., 2014; Lemaire et al., 2021), a través del análisis de plantas o de metodologías indirectas como los sensores locales o remotos.

Asimismo, los muestreos geo-referenciados diferenciando ambientes, el mayor conocimiento de los requerimientos de nutrientes, los modelos de simulación, el manejo de bases de datos complejas, y la capacidad de evaluar necesidades y respuestas a nivel de lote de producción (por ej., parcelas de omisión), aportan alternativas novedosas y superadoras para mejorar los diagnósticos de fertilidad del suelo y de estado nutricional del cultivo (IPNI, 2013).

7.5.1. Nitrógeno

El N es un nutriente de elevada movilidad en el sistema suelo-planta-atmósfera. Su principal reserva en el suelo es la materia orgánica (MO), pero el maíz y otros cultivos lo absorben en formas inorgánicas de nitrato y amonio que son mineralizadas desde la MO por la acción de microorganismos y regulada principalmente por la temperatura y la humedad. Las formas inorgánicas de N (mineralizado o proveniente de fertilizantes y abonos) están sujetas a pérdidas por lixiviación, desnitrificación y volatilización. Estas pérdidas reducen la eficiencia en el uso del N aplicado resultando en menor productividad y disminución del retorno económico y generando impactos ambientales negativos por contaminación de suelos, aguas y/o aire. Si bien la eficiencia de uso del N aplicado varía según suelos, condiciones meteorológicas y manejo, las estimaciones globales indican que aproximadamente la mitad del N aplicado en tierras de cultivo se convierte en productos cosechables (Ladha et al., 2005; Lassaleta et al., 2014), mientras que el resto es susceptible a ser liberado al medio ambiente (Herrera et al., 2016; McLellan et al., 2018; Tamagno et al., 2022). Por tanto, el manejo eficiente del N del suelo (recurso) y del N aplicado (insumo) es central a los aspectos productivos, económicos y ambientales de la producción de maíz a nivel global.

Diagnóstico

Dada la movilidad del N en el sistema suelo-planta, el diagnóstico es gobernado por la demanda del cultivo, la cual se relaciona directamente con el nivel de producción del cultivo de maíz. Las distintas estrategias/herramientas para recomendar aplicaciones de N en maíz, basadas en la disponibilidad de N en el suelo, presentan una alta variabilidad en la predicción de dosis óptimas sea por factores de suelo, de clima y/o de manejo (Morris et al., 2018; Puntel et al., 2019; Correndo et al., 2021). Sin embargo, el empleo de estas estrategias aporta al mayor conocimiento local y contribuye al manejo más eficiente y efectivo de N en cada lote o ambiente. A las estrategias de oferta de N del suelo, se suman evaluaciones del estatus nitrogenado del cultivo que permiten corregir o complementar la aplicación de nutrientes durante el ciclo del cultivo (Lemaire et al., 2021). En las siguientes secciones se presentan y discuten brevemente las principales metodologías/herramientas de diagnóstico de fertilidad y nutrición nitrogenada del cultivo.

Balances de N

La metodología de balances de N para el diagnóstico de necesidades de fertilización está basada en la evaluación de la oferta del sistema y la demanda según rendimiento del cultivo (Meisinger, 1984; Morris et al., 2018) (Figura 7.5). Este método, y sus versiones simplificadas, se han utilizado ampliamente en el diagnóstico de N para maíz a partir de la siguiente ecuación:

$$N_{\text{cultivo}} = N_{\text{inicial}} - N_{\text{final}} + N_{\text{mineralizado}} + N_{\text{rastrajo}} + N_{\text{fertilizante}} - N_{\text{perdido}}$$

[Ecuación 7.1]

donde N cultivo es el N absorbido, N inicial = N del suelo mineral en la siembra, N final = N del suelo mineral a madurez, N mineralizado = N mineralizado durante el ciclo del cultivo, N rastrajo = N suministrado por el rastrajo, N fertilizante = N aplicado como fertilizante, N perdido = N perdido del sistema por volatilización, lavado, desnitrificación u otras vías.

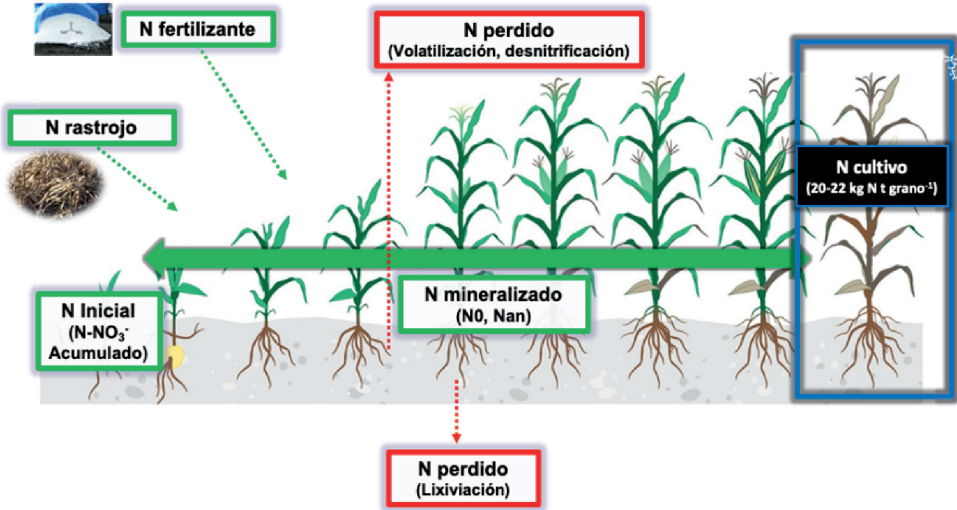


Figura 7.5: Componentes del balance de N en un cultivo de maíz.

La recomendación de fertilización nitrogenada que surge de la Ecuación 7.1 es:

$$N \text{ fertilizante} = N \text{ cultivo} - N \text{ inicial} - N \text{ mineralizado} - N \text{ rastrojo} + N \text{ perdido} \text{ [Ecuación 7.2]}$$

El N cultivo depende del rendimiento objetivo y los requerimientos de N para producir grano. El cultivo de maíz absorbe 17-24 kg de N por t de grano (Tabla 7.3), variando según la eficiencia interna o fisiológica del N (EFN, producción de grano por unidad de N absorbido por el cultivo), la cual depende de la disponibilidad de N del suelo, las condiciones climáticas y el material genético.

El N inicial se puede determinar por análisis de N-nitrato en pre-siembra y depende del tipo de suelo, el manejo previo y las condiciones de temperatura y humedad. El N mineralizado durante el ciclo depende de la cantidad y composición de la MO del suelo, la temperatura del suelo y la disponibilidad de agua (Reussi Calvo et al., 2018). El N rastrojo depende del volumen de rastrojo sin descomponer, la relación C/N de los residuos de cultivos previos, y las variaciones de temperatura y humedad del suelo (Ranells y Wagger, 1996).

Las pérdidas de N incluyen lixiviación, desnitrificación y volatilización. Las pérdidas de N por volatilización son de significancia cuando se aplica urea sobre la superficie y dependen principalmente de la presencia y volumen de rastrojo, la temperatura y la humedad del suelo, las mismas pueden ser de hasta un 50% del N aplicado (Silva et al., 2017). La desnitrificación ocurre en anaerobiosis, alta disponibilidad de C y presencia de bacterias desnitrificadoras, con pérdidas de N variables entre 0 a 6,9% (Palma et al., 1997; Sainz Rozas et al., 2001; Kim et al., 2021). Las pérdidas por lixiviación dependen de la disponibilidad de N-nitrato en el perfil de suelo y la ocurrencia de lluvias que generen drenaje en profundidad, lejos del al-

cance de las raíces. Todas estas pérdidas son altamente variables al depender de condiciones climáticas, de manejo y de suelo.

Dada la dificultad de estimar los parámetros de la Ecuación 7.2, frecuentemente, la misma se simplifica, por ej. considerando nulas las pérdidas de N del sistema, o que los aportes de N de los rastrojos son neutros, o considerando el valor de N final nulo. La versión más simplificada del uso del balance de N para realizar recomendaciones de fertilización es el uso de análisis de suelo en pre-siembra que se discute en el siguiente apartado.

Análisis de suelo

La metodología de diagnóstico de la fertilización nitrogenada en maíz más extendida en la región maicera de Argentina se basa en el contenido de N-nitrato del suelo en el momento de la siembra (0-60 cm) más el N agregado con la fertilización (Ns+f). Correndo et al. (2021) reportaron umbrales críticos de Ns+f dependiendo del rendimiento objetivo: 133, 176, 222, 251 y 303 kg N ha⁻¹ para rendimientos de grano de 6509, 8943, 10647, 12014 y 14127 t ha⁻¹, respectivamente (Figura 7.6). Independientemente de la textura de suelo, el umbral crítico de Ns+f aumenta a una tasa de aproximadamente 22 kg Ns+f por t de incremento en el rendimiento objetivo. La textura afecta la tasa de respuesta a niveles de Ns+f hasta el umbral crítico, pero no modifica el mismo.

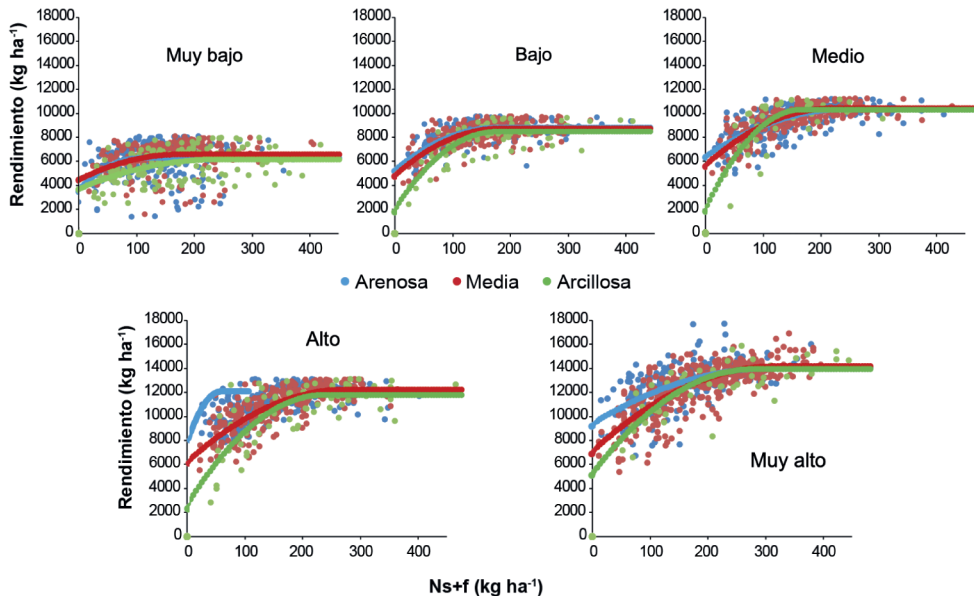


Figura 7.6: Respuesta de rendimiento de maíz a la disponibilidad de nitrógeno medida como suelo más fertilizante (Ns+f) según nivel de rendimiento alcanzable (Muy Bajo a Muy Alto) y textura del suelo (Arcillosa, Media, Arenosa). Adaptado de Correndo et al. (2021).

Complementariamente, se ha propuesto determinar la oferta de N del suelo en estados más avanzados que permitiría estimar la capacidad de mineralización de N orgánico del suelo a través del análisis de suelo a 0-30 cm al estado de seis hojas (Magdoff et al., 1984; Binford et al., 1992; Pagani et al., 2008; Sainz Rozas et al., 2008). En la región pampeana argentina se han indicado niveles críticos de 20 a 25 mg kg⁻¹ de N-nitrato para alcanzar rendimientos relativos al máximo de 90-95%.

Una debilidad común de la mayoría de los estudios basados en el análisis de N-nitrato es la gran incertidumbre de los modelos ($R^2 \leq 0.50$), con umbrales de N fuertemente modificados por el potencial de rendimiento, la mineralización de N del suelo y el aporte de N del cultivo anterior (Orcellet et al., 2017; Carciochi et al., 2021). El uso de indicadores de mineralización del N, como el N mineralizado anaeróbicamente (Nan), una incubación aeróbica corta o una extracción química pueden contribuir a mejorar la performance del análisis de N-NO₃ a la siembra (Orcellet et al., 2017; Reussi Calvo et al., 2018; McDaniel et al., 2020), aunque su contribución ha sido marginal en algunas regiones de EE.UU. (Clark et al., 2020). Para diferentes zonas maiceras de Argentina se estimó que la incorporación del Nan a los modelos de diagnóstico tradicional (Ns+f) redujo la incertidumbre hasta en un 46% (Orcellet et al., 2017). Este aporte de N por mineralización puede estimarse a través del rendimiento del maíz sin N, junto con información de la textura del suelo, precipitaciones y temperatura (Reussi Calvo et al., 2018).

Estado nitrogenado del cultivo

El estatus nitrogenado del cultivo se puede evaluar directamente a través de análisis de planta, o indirectamente mediante el uso de sensores locales o remotos. Los análisis de planta, u órganos de la misma, se basan en la determinación de niveles críticos o rangos de suficiencia para un estado fenológico y órgano establecido. Las calibraciones de niveles críticos o rangos de suficiencia consideran como tal a la concentración mínima del nutriente con la que se logra 90-95% del rendimiento máximo. El criterio de rangos de suficiencia es el más popular y se pretende que los valores foliares no sean inferiores a un nivel considerado como crítico o se sitúen dentro de un rango de suficiencia (Tabla 7.6).

Tabla 7.6: Rangos de suficiencia de nutrientes en planta para maíz (Correndo y García, 2012; Mallarino y Sawyer, 2018).

Nutriente	Momento de muestreo	
	V4-V6 [#]	R1 ^{##}
N (%)	3,0-5,0	2,7-4,0
P (%)	0,48-0,58	0,25-0,32
K (%)	2,5-3,8	1,4-2,0
S (%)	0,15-0,4	0,10-0,60
Ca (%)	0,25-1,6	0,20-1,00
Mg (%)	0,3-0,8	0,15-1,00
B (ppm)	5-25	4-25
Cu (ppm)	5-25	5-25
Fe (ppm)	30-300	11-300
Mn (ppm)	20-160	15-200
Mo (ppm)	0,1-2,0	0,15-0,20
Zn (ppm)	20-50	15-100

Planta entera; ## Hoja inferior de la espiga.

Las curvas de dilución independizan la concentración del nutriente del estado fenológico del cultivo, permitiendo determinar la concentración de N para maximizar el crecimiento y la biomasa (Gastal et al., 2015) (Figura 7.7). Un índice de nutrición nitrogenada (INN) se define entonces como la relación entre la concentración de N observada y la concentración crítica que maximiza la producción de biomasa (Ciampitti et al., 2021). Analizando las curvas de dilución de N para diferentes híbridos, densidades y regiones del mundo, se obtuvieron valores variables de INN desde 0,5 hasta 0,86 entre V5 y R1 que se asociaron con reducciones del rendimiento máximo (Ziadi et al., 2008; Nasielski y Deen, 2019; Maltese et al., 2020). Trabajos recientes han confirmado la posibilidad de extender durante el periodo de post-antesis el concepto de curva de dilución para el diagnóstico de N en maíz (Zhao et al., 2020).

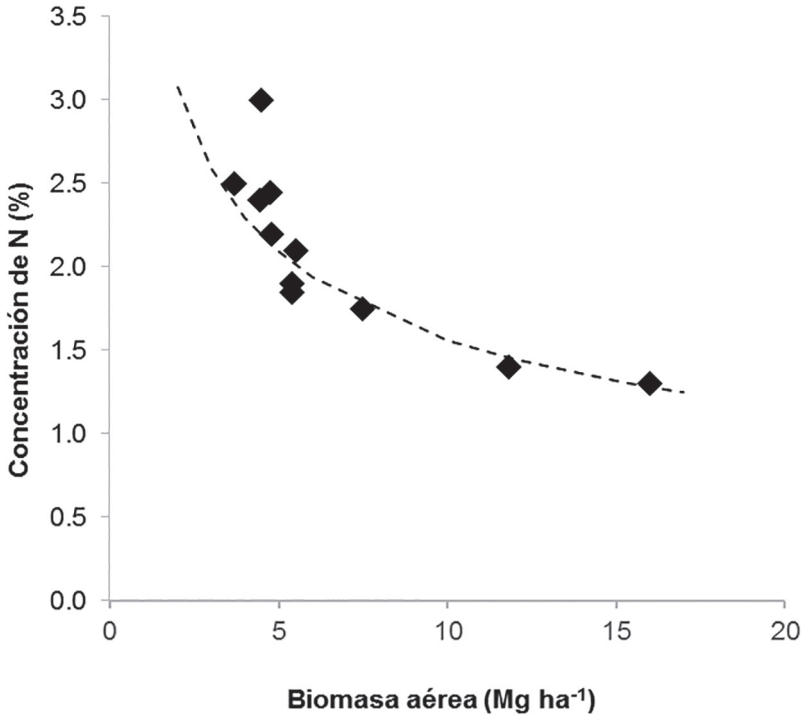


Figura 7.7: Concentración de nitrógeno (N) en biomasa aérea en función de la materia seca acumulada en el cultivo de maíz (adaptado de Uhart y Andrade, 1996).

La concentración de N-nitrato en pseudotallos también se ha utilizado como indicador del estatus nitrogenado de la planta con valores críticos de referencia de 11 a 16 g N-NO₃ kg⁻¹ a 30 días después de la emergencia para obtener el 95% del rendimiento máximo de grano (Iversen et al., 1985); 4,3 a 10,4 g N-NO₃ kg⁻¹ en V6 (Sainz Rozas et al., 2001); y 0,4 g N-NO₃ kg⁻¹ en R6 (Blackmer et al., 1997; Echeverría et al., 2001). Estos umbrales necesitan una calibración local para ser utilizados en recomendaciones de fertilización en otros ambientes.

La concentración N en el grano a cosecha indica cómo fue el manejo de la nutrición del cultivo. Valores por debajo de 1,1-1,2% N reflejan pérdidas de rendimiento en grano de maíz (Barbieri et al., 2013; Carciochi et al., 2021). Al igual que para planta, el INN en grano ha sido propuesto como una alternativa promisoría para el monitoreo de N a cosecha, con valores umbrales de 0,95 para maíces creciendo sobre diferentes antecesores (Carciochi et al., 2021).

El uso de sensores locales y remotos para estimar el estatus nitrogenado del cultivo se ha extendido fuertemente en los últimos años. Asimismo, el uso de cartas de

colores de hoja (Nguy-Robertson et al., 2015) ha permitido expandir esta herramienta entre agricultores de menores recursos, por ej., en Asia (Singh y Singh, 2021).

Los sensores locales como el SPAD 502 permiten diagnosticar déficits o excesos de fertilización nitrogenada respecto de la dosis óptima económica entre V6 y V10 (Sainz Rozas et al., 2019). Los híbridos pueden diferir sustancialmente en las lecturas de SPAD incluso cuando se exponen a un suministro similar de N del suelo. La precisión de la predicción se puede mejorar utilizando el índice de suficiencia de N (ISN) estimado como el valor del SPAD en el lote respecto del valor de SPAD en una franja no limitada por N. La sensibilidad de este método es suficientemente alta después de V6 (Sainz Rosas et al., 2019) (Figura 7.8).

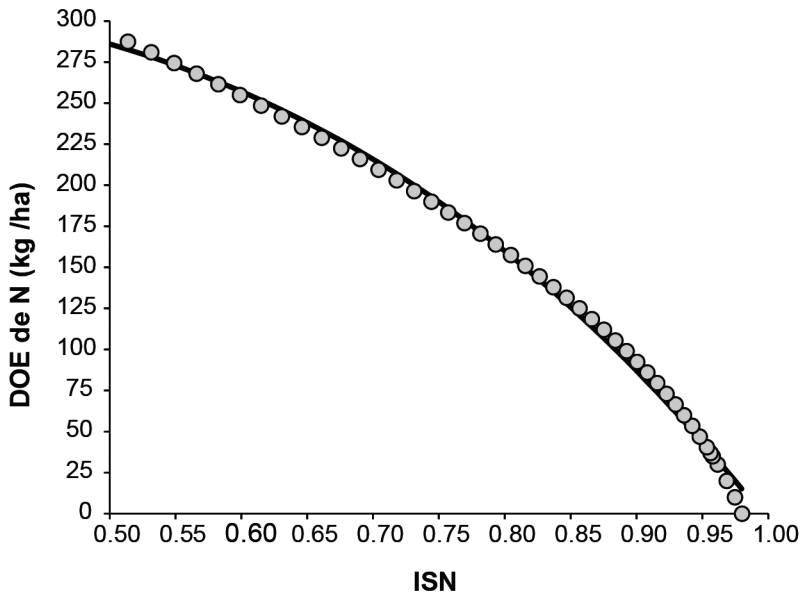


Figura 7.8: Dosis óptima económica de aplicación de N (DOE) según el índice de suficiencia de N (ISN, lectura SPAD del lote/lectura SPAD franja sin limitación de N) en el estadio V10 (Adaptado de Sainz Rosas et al., 2019).

El manejo variable basado en sensores remotos e imágenes puede ser una alternativa complementaria para mejorar la eficiencia de uso de N en modelos de producción de alta tecnología (Melchiori, 2010; Zhang et al., 2020). Numerosos antecedentes reportan la posibilidad de detectar deficiencias de N en los cultivos a partir de métodos basados en el uso de sensores remotos que miden la reflectancia del canopy (Scharf et al., 2002; Shanahan et al., 2008; Melchiori, 2012; Singh y Singh, 2021). Los resultados de las experiencias en maíz conducidas hasta el presente han permitido validar procedimientos, verificar relaciones y obtener modelos predic-

tivos del rendimiento. Asimismo, estudios recientes han reportado respuestas a la fertilización nitrogenada en estados avanzados, por lo cual el monitoreo del estado nitrogenado del cultivo a lo largo del ciclo permitiría corregir deficiencias según la condición de lote o ambiente y mejorar de la eficiencia de uso del nutriente en maíz (Fernández et al., 2020).

Modelos de respuesta utilizando variables ambientales y de suelo

En el cinturón maicero norteamericano, los servicios de extensión de siete universidades han propuesto un calculador de dosis de N para maíz (MRTN según sus siglas en inglés) que estima la dosis óptima económica según zona, rotación y precios de N y maíz a partir de la base regional de datos de funciones de respuesta a N en maíz (<http://cnrc.agron.iastate.edu>, Sawyer et al., 2006).

Por otra parte, se han propuesto modelos de regresión múltiple que estiman la recomendación de fertilizante nitrogenado incluyendo variables de fácil determinación o estimación y constituyen un paso intermedio entre los modelos simplificados y los más complejos como pueden ser los modelos de simulación. A modo de ejemplo, Puntel et al. (2019) proponen un modelo de determinación de dosis óptima económica de N para Argentina a partir de cuatro variables consideradas dinámicas (número de días con precipitaciones mayores de 20 mm, cantidad de residuos, disponibilidad de N-nitrato a la siembra y estrés térmico en floración) y una variable estática (profundidad de suelo). De manera similar, Ruiz et al. (2021) proponen modelos que incluyen disponibilidad de N-nitrato a la siembra, el cultivo previo, y la capacidad de abastecimiento aparente de N del suelo.

Modelos de simulación

Los modelos de simulación constan de una matriz de modelos matemáticos que representa, de una manera simplificada, las relaciones entre partes de un sistema dado, y que son capaces de reproducir el funcionamiento del mismo. La base de su funcionamiento consiste en la combinación de diferentes condiciones climáticas, suelos, recarga de agua, manejo de cultivos, disponibilidad de N, etc. para simular el rendimiento de grano. Estos modelos de simulación, en general, incluyen subrutinas de dinámica de N en el sistema suelo-planta (Adapt-N, APSIM, CERES-Maize, Maize-N, WHCNS) y permiten explorar las restricciones de N en el rendimiento de los cultivos (Jones et al., 2003; Keating, 2003; Melkonian et al., 2008; Setiyono et al., 2011; Liang et al., 2016; Puntel et al., 2016).

En Argentina, se generó la plataforma “Maicero” que incluye diferentes escenarios de manejo del cultivo, tipo de suelo, recarga hídrica, registros climáticos, y disponibilidad de N, para simular el rendimiento y la respuesta a la fertilización nitrogenada utilizando el modelo CERES Maize para un gran número de localidades

en la región pampeana argentina (Satorre et al., 2006; Mercau, 2010; <https://www.crea.org.ar/maicero/>).

Manejo de la fertilización nitrogenada

Las decisiones de manejo de la fertilización nitrogenada que faciliten la sincronización del momento de aplicación de N con los periodos de mayor demanda de N del cultivo se reflejarán en un uso más eficiente del N aplicado redundando en mayor productividad y menor impacto ambiental (Sainz Rozas et al., 2004; Pagani et al., 2008; Ciampitti y Vyn, 2012; Mueller et al., 2017). Las aplicaciones durante el desarrollo del cultivo, especialmente a partir de V6 cuando la demanda de N se incrementa, son frecuentemente recomendadas (Scharf et al., 2002, Sainz Rozas et al., 2004; Lü et al., 2012), aunque no siempre mejoran la EUN (Ruiz et al., 2021). El momento de aplicación interactúa significativamente con la fuente de N utilizada, el método de aplicación y la ocurrencia de lluvias, cuando se analiza la eficiencia de uso del N aplicado.

Las fuentes de N disponibles son numerosas entre los fertilizantes minerales y los abonos orgánicos. Las formas de N de los fertilizantes inorgánicos son generalmente disponibles como nitrato o amonio, o rápidamente convertibles en estas formas en el caso de urea. Los abonos orgánicos, como efluentes de tambo, cama de pollo y otros, incluyen formas orgánicas e inorgánicas de N. En el caso de las orgánicas, deben transformarse a nitrato o amonio para ser absorbidas por las raíces. La sincronía entre la aplicación y la absorción de N se puede facilitar utilizando fertilizantes de liberación lenta, que retrasan la liberación del nutriente para que coincida con momentos de mayor demanda del cultivo.

Al aplicar fertilizantes u abonos nitrogenados, el método de aplicación debe considerar las posibles pérdidas por volatilización de amoníaco a partir de formas amoniacales, en especial urea aplicada superficialmente. Los inhibidores de ureasa reducen las pérdidas por volatilización de amoníaco y mejoran la eficiencia de uso del N aplicado en superficie sin incorporación especialmente con siembra directa (Jantalia et al., 2012; Liu et al., 2019). Los inhibidores de la nitrificación y de la ureasa pueden reducir las pérdidas vía emisión de N_2O o lixiviación de NO_3^- (Burzaco et al., 2014; Eagle et al., 2017).

7.5.2. Fósforo

El P presenta baja movilidad en el suelo. Las plantas lo absorben en forma de ortofosfato cuya concentración en solución es baja y llega a las raíces fundamentalmente por difusión. Los iones ortofosfato en solución provienen de la mineralización de P en la fracción orgánica, de la desorción de P de coloides arcillo-húmicos y de la solubilización de minerales fosfatados.

Por su baja concentración en solución, el P no presenta pérdidas significativas como el N. Sin embargo, los procesos de retención-fijación de P pueden ser significativos, dependiendo de la cantidad y tipo de arcillas, óxidos de Fe y Al, compuestos de calcio y cenizas volcánicas. Suelos rojos tropicales, volcánicos y calcáreos son los de mayor fijación de P. La eficiencia de uso del P aplicado variará entonces en función de las características de los suelos. En suelos con baja capacidad de fijación (por ej., suelos templados de pradera), la eficiencia es mayor y puede llegar al 25% en un cultivo (García et al., 2014). En estos suelos, el P aplicado que queda retenido se va liberando a lo largo de los años recuperándose hasta un 90% en el término de 3-6 años (Sucunza et al., 2018).

Diagnóstico

Por su dinámica en suelos, el diagnóstico de P se basa principalmente en la oferta, generalmente caracterizada a partir del análisis en pre-siembra, en el cual se determina el nivel de P extractable en la capa superficial del suelo (0-10, 0-15 o 0-20 cm). Los extractantes utilizados varían en las distintas regiones del mundo dependiendo del tipo de suelo: Bray 1, Mehlich 1, Mehlich 3, Olsen, resinas de intercambio. Los umbrales críticos por debajo de los cuales la respuesta a la fertilización fosfatada en maíz es probable son de 10-18 mg kg⁻¹ para Bray 1 o Mehlich 3 y de 6-10 mg kg⁻¹ para Olsen (Leikam et al., 2003; Cadot et al., 2018; Correndo, 2018) (Figura 7.9). En Argentina, las calibraciones disponibles se han realizado, históricamente, utilizando P Bray-1 a la profundidad de 0-20 cm (Correndo, 2018). Por otra parte, los umbrales podrían verse afectados por la textura del suelo, los suelos de textura fina tienen un umbral de P más bajo que los suelos de textura gruesa (Correndo, 2018). La evaluación de fracciones orgánicas lábiles de P del suelo puede mejorar las recomendaciones de fertilización (Appelhans et al., 2021).

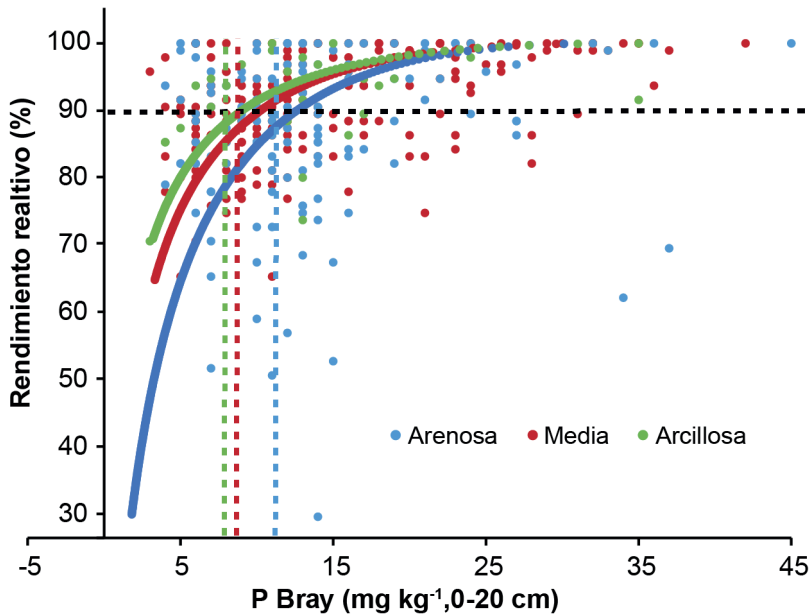


Figura 7.9: Rendimiento relativo de maíz (testigo respecto del máximo) en función del nivel de P extractable (Bray-1, 0-20 cm) según textura del suelo; arcillosa (verde), media (rojo), y arenosa (azul.) Los niveles críticos estimados para alcanzar el 90% del rendimiento relativo, indicados por las líneas verticales punteadas, son de 9, 10, y 12 ppm para texturas arcillosa, media, y arenosa, respectivamente. Fuente: Adaptado de Correndo et al. (2018).

Una vez conocido el nivel de P Bray del suelo, el criterio de fertilización para P puede definirse como de “suficiencia”, priorizando el cultivo inmediato, o de “construcción y mantenimiento”, priorizando el recurso suelo. La decisión por uno u otro criterio, a partir del conocimiento agronómico, es empresarial y depende de factores tales como la tenencia de la tierra (propietario, arrendatario), disponibilidad de capital, etc. En cualquier caso, el conocimiento de las correlaciones, calibraciones y la interpretación del análisis de suelo contribuirá a una toma de decisión más adecuada para optimizar la eficiencia de uso del nutriente y de otros recursos.

Manejo de la fertilización fosfatada

Dada la demanda temprana de P del cultivo, es conveniente que el P se aplique de manera que esté disponible desde etapas iniciales del cultivo. En cuanto a la forma de aplicación, las aplicaciones en bandas son las que presentan mayor eficiencia de uso, pero las aplicaciones al voleo anticipadas unos 45-60 días a la siembra han mostrado eficiencias de uso similares si la dosis de aplicación de fertilizante

fosfatado es alta (superior a los 20 kg/ha de P) y/o el nivel de P Bray no es muy bajo (superior a 8 mg/kg) en suelos de baja retención de P (Bordoli y Mallarino, 1998; Barbagelata, 2011). En suelos de mayor retención, o fijadores de P como los rojos u oxisoles, la aplicación en bandas presenta una mayor eficiencia de uso (Prado et al., 2001).

Las fuentes fosfatadas incluyen fertilizantes solubles como los fosfatos diamónico y monoamónico y los superfosfatos simple y triple, todos ellos presentan similar eficiencia de uso por kg de P aplicado diferenciándose fundamentalmente por el contenido de otros nutrientes. Asimismo, en numerosas regiones se utilizan rocas fosfóricas o parcialmente tratadas (fosforitas). Los reciclados como estiércol bovino, efluentes de tambos, cama de pollo y otros son fuentes de valor para aportar P al sistema.

7.5.3. Potasio

La dinámica del K en los suelos está asociada con las fracciones minerales del suelo. La planta absorbe este nutriente como ion K^+ desde la solución del suelo, en la cual se encuentra en bajas concentraciones, pero en equilibrio dinámico con la fracción de K intercambiable adsorbido a los coloides arcillo-húmicos. La fracción denominada no intercambiable reabastece al equilibrio K solución-K intercambiable y constituye la principal reserva.

Al igual que para el P, la baja concentración en solución y su abastecimiento a las raíces por difusión, caracteriza al K como un elemento de baja movilidad, por lo cual el diagnóstico de fertilidad potásica se basa en la oferta del suelo, es decir en el análisis de la fracción intercambiable del suelo. El umbral para la deficiencia de K intercambiable (extracción con acetato de amonio 1N) para maíz y otros cultivos, varía entre 100 y 180 mg kg^{-1} según regiones y sistemas de producción (Barbazán et al., 2011; Mallarino et al., 2013). Estas calibraciones de K intercambiable y el rendimiento, o la respuesta, del cultivo son variables y suelen estar afectadas por la textura, la mineralogía, la presencia de capas compactadas y la humedad del suelo, entre otros factores (Bell et al., 2021). El K tiene una interacción negativa con Ca y Mg ($Ca + Mg / K < 20$), por lo que, en algunas situaciones, se consideran también estas relaciones para el diagnóstico de necesidades de fertilización.

El K se aplica en general en pre-siembra a siembra de maíz, aunque en suelos de menor capacidad de intercambio catiónico (suelos arenosos, suelos oxisoles) se recomienda la aplicación demorada hasta V6. El cloruro de K (ClK) es el fertilizante potásico más utilizado, y también se utilizan sulfato de K, nitrato de K y sulfato de K y Mg. El K en fuentes orgánicas como estiércoles y barros cloacales se presenta generalmente como K soluble. La forma de aplicación puede ser en bandas o al voleo. La aplicación en bandas debe considerar la dosis y la cercanía de la semilla ya que el fertilizante potásico más utilizado es el ClK, el cual presenta elevada fitotoxicidad en contacto con la semilla. Las aplicaciones superficiales en cobertura son

frecuentemente utilizadas, aunque varios autores han destacado que las aplicaciones en bandas profundas pueden presentar mayor eficiencia de captura (Bordoli y Mallarino, 1998; Vyn y Janovicek, 2001).

7.5.4. Azufre

La dinámica de S en el sistema suelo-planta es similar a la del N, ya que la reserva en los suelos está en un 95-99% bajo forma orgánica. Los cultivos lo absorben como SO_4^{2-} y llega a la raíz preferentemente por flujo masal. A diferencia de N, los procesos de pérdida por lixiviación son mucho menos significativos y las pérdidas en formas gaseosas son casi inexistentes.

Los ambientes más frecuentemente deficientes en S incluyen una o varias de las siguientes condiciones: suelos arenosos, bajos contenidos de materia orgánica; suelos degradados por erosión, con muchos años de agricultura continua, con historia de cultivos de alta producción que solo han recibido fertilización nitrogenada y fosfatada. En maíz, las dosis de S recomendadas varían, según el nivel de rendimiento esperado y la historia agrícola del lote, entre 5 y 20 kg S/ha. Generalmente, las respuestas se saturan por encima de los 10 kg S ha⁻¹ en regiones templadas (Salvagiotti et al., 2017), mientras que en ambientes subtropicales y tropicales las dosis deberían ser mayores (Pias et al., 2019). Es importante mencionar que la respuesta al agregado de S en maíz tiene una relación positiva con la respuesta a N (Aulakh y Malhi, 2004; Pagani et al., 2009; Carciochi et al., 2020).

El análisis de S- SO_4 en suelo a la siembra se ha evaluado en diversas regiones, con umbrales de deficiencia para maíz entre 7 y 10 mg kg⁻¹ (0-20 cm) y de 40 kg S/ha (0-60 cm) (Carciochi et al., 2016; Pias et al., 2019). Sin embargo, aun con niveles de S-sulfato por debajo de los niveles críticos se observa variabilidad en la respuesta, probablemente debido a variaciones en la mineralización de S durante el ciclo de crecimiento y/o la presencia de napas superficiales con elevada concentración de SO_4 . Carciochi et al. (2016) informaron que el N mineralizable determinado por incubación anaeróbica a corto plazo (Nan) está asociado con la mineralización de S y explica el 62% de la variación en la respuesta a la fertilización con S en el maíz. El umbral de Nan se estableció en 54 mg N kg⁻¹.

El estado azufrado del cultivo ha sido evaluado a través de una curva de dilución que permite determinar un índice de nutrición azufrada cuyo valor crítico es de 0,79 al estado V6 (Carciochi et al., 2019). Este índice de nutrición azufrada se relacionó con la concentración de S, y con los valores absolutos y relativos del medidor de clorofila de la última hoja expandida en estado V6, con niveles críticos de 2,0 g S kg⁻¹, 47,5 unidades y 0,94, respectivamente.

En cuanto a la fuente, generalmente es un nutriente acompañante en fuentes fosfatadas sólidas y nitrogenadas sólidas y líquidas. Las fuentes con sulfato son de uso inmediato por el cultivo, mientras que el S elemental es de baja solubilidad y debe ser oxidado a sulfato para que las plantas lo puedan utilizar.

7.5.5. Zinc

El Zn se ha destacado como un nutriente de respuesta frecuente en el cultivo de maíz. Investigaciones realizadas en Argentina, Brasil y EE.UU. muestran respuestas significativas del orden del 5% al 10% en suelos deficientes en este nutriente (Melgar et al., 2001; Furlani et al., 2005; Ruffo et al., 2016; Barbieri et al., 2017).

Para el diagnóstico, el rango crítico de Zn de suelo extraído con DTPA para el maíz es de 0,8 a 1,2 mg kg⁻¹ (Barbieri et al., 2017) (Figura 7.10). Martínez Cuesta et al. (2020b) indican que la extracción con Mehlich 3 correlaciona significativamente con la extracción con DTPA, con niveles críticos de 1,97 y 1,02 mg kg⁻¹, respectivamente, para alcanzar el 97% del rendimiento máximo. Estos autores proponen utilizar un nivel crítico económico variable según los costos de fertilizante y el precio de maíz, con rangos de 0,98 – 2,79 mg kg⁻¹, y 0,41 – 1,61 mg kg⁻¹, para Mehlich 3 y DTPA, respectivamente.

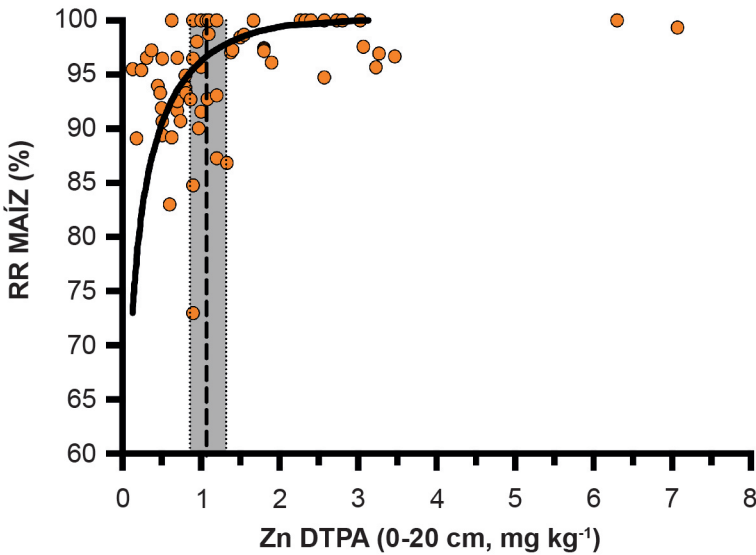


Figura 7.10: Rendimiento relativo de maíz (Rendimiento sin Zn/Rendimiento con Zn) en función del nivel de Zn extractable con DTPA (0-20 cm) en 64 experimentos en la región pampeana argentina. La línea vertical negra indica el nivel crítico de 1.1 mg kg⁻¹ y la zona grisada vertical el rango crítico de 0.9 a 1.3 mg kg⁻¹ (Adaptado de Barbieri et al., 2017).

En cuanto a la tecnología de fertilización, las respuestas se observan tanto con aplicaciones al suelo en mezclas sólidas químicas o físicas y con líquidos, tratamientos de semillas y foliares (Prystupa et al., 2012; Martínez Cuesta et al., 2020a). Las fuentes de Zn más utilizadas son los sulfatos, quelatos y oxisulfatos.

7.5.6. Otros nutrientes

El boro es un micronutriente frecuentemente deficiente en sistemas agrícolas cuya reserva en el suelo es principalmente la materia orgánica. Se han observado respuestas en maíz en numerosos países (Shorrocks, 1997; Melgar et al., 2001; Lordkaew et al., 2011; Kumar et al., 2018; Martínez Cuesta et al., 2018). El diagnóstico en suelo se realiza a través de extracciones con agua caliente u otros extractantes con niveles críticos variables entre 0,5 y 1 mg kg⁻¹, y se han determinado niveles críticos de 10-15 mg kg⁻¹ en hojas (Kumar et al., 2018). Las dosis de aplicación al suelo son del orden de 1 kg ha⁻¹ y deben evitarse dosis altas por ser tóxicas (Shorrocks, 1997). El B suele aplicarse vía foliares en estados reproductivos dado su rol en desarrollo de flores y cuajado de frutos.

El cobre, el hierro y el manganeso suelen ser deficientes en suelos de pH alto, en condiciones de suelos calcáreos y/o de baja materia orgánica. En algunas regiones del mundo se han calibrado análisis de suelo para determinar condiciones de deficiencia con niveles críticos de 2,5-5 mg Fe kg⁻¹ y 1-5 mg Mn kg⁻¹ (extracción con DTPA) (Sims y Johnson, 1991). Los análisis de planta también son utilizados (Tabla 7.6). Las deficiencias de estos nutrientes generalmente se subsanan a través de aplicaciones foliares, tratamientos de semilla o incluyéndolos en mezclas químicas o físicas.

7.6. Interacción del manejo de la nutrición con otras prácticas de manejo

La nutrición del cultivo interactúa con otras prácticas de manejo como la fecha de siembra, la elección del cultivar, la densidad de plantas, el cultivo antecesor, la presencia de napa, y otras, involucrando tecnologías de conocimientos y procesos que pueden incrementar significativamente la eficiencia de uso de los nutrientes. El cultivo anterior puede modificar la respuesta del maíz al N y otros nutrientes a través de su dinámica nutricional. Esta situación se estima a través de un crédito o penalidad, que es el cambio de disponibilidad de N producido por el cultivo anterior. Morris et al. (2018) indicó un crédito de N de soja como cultivo anterior que osciló entre 22 y 50 kg de N ha⁻¹. Este crédito o penalidad muchas veces se incluye en el diagnóstico de los requisitos de N. En el caso de cultivos de cobertura (CC) tipo gramínea (cebada, centeno, trigo), existe un componente de inmovilización de N que afecta la dosis de fertilización con N, mientras que el uso de un cultivo de leguminosas como la vicia vellosa (*Vicia villosa* Roth.) genera un aporte de unos 30 kg de N ha⁻¹ por tonelada de materia seca añadida al suelo (Salvagiotti et al., 2016; Salvagiotti, 2017; Carciochi et al., 2021). Dos prácticas de manejo de los CC afectan los procesos de mineralización-inmovilización: i) la elección de la especie vegetal y ii) el momento de terminación. Especies leguminosas como la vicia (*Vicia villosa* Roth.) mineralizan más del 60% del N en las primeras semanas, mientras que gramíneas como la avena (*Avena sativa* L.) inmovilizan N (Carciochi et al., 2021).

Situaciones intermedias se dan en consociaciones leguminosa-gramínea (Murungu et al., 2011; Poffenbarger et al., 2015; Sievers y Cook, 2018). Trabajos recientes han determinado que la terminación tardía de un CC de avena-vicia redujo el rendimiento del maíz en un 15% respecto a la terminación temprana. Los mayores efectos de coberturas de leguminosas como vicia dependerán de la biomasa y absorción/fijación de N que realice. En general, producciones de biomasa por encima de 5200 kg ha⁻¹, que se corresponden con acumulaciones de 161 kg N ha⁻¹, son suficientes para sostener la demanda de un cultivo de maíz de siembra tardía (Salvagiotti et al., 2021). En el caso de maíces de siembra temprana, para alcanzar similares valores de biomasa y aportes de N, la siembra de la leguminosa como cultivo de cobertura debe ser más temprana y la fecha de siembra del maíz retrasarse hasta mediados de octubre. Sin embargo, las decisiones de la terminación del cultivo de cobertura estarán gobernadas por la disponibilidad de agua en el suelo y las probabilidades de las precipitaciones durante el ciclo del cultivo.

La fecha de siembra puede afectar de manera diferencial las respuestas a N y otros nutrientes ya que variaran los máximos rendimientos alcanzables (es decir, la demanda) y la disponibilidad de nutrientes (Capítulo 12; Mercau y Otegui, 2014; Caviglia et al., 2014; Vitantonio-Mazzini et al., 2020). En las áreas semiáridas de Argentina, con mayor frecuencia de ocurrencia de eventos de estrés hídrico y golpes de calor, el retraso en la fecha de siembra además de estabilizar los rendimientos se asocia con una mayor oferta de N de la mineralización de materia orgánica (Maddoni, 2012).

La profundidad de la napa freática es otro factor que puede interactuar con la respuesta a la fertilización con N y fecha de siembra. Una mayor disponibilidad de agua cuando el nivel freático fluctúa dentro de los rangos óptimos (1,4 a 2,45 m de profundidad; Nosetto et al., 2009) contribuye a lograr rendimientos elevados y más estables (Rizzo et al., 2018). Sin embargo, estudios locales mostraron que napas poco profundas pueden tener efectos negativos en los rendimientos de maíz frente a altos niveles de precipitaciones (Vitantonio-Mazzini et al., 2020). Trabajos realizados en ambientes con influencia de napa, mostraron una respuesta promedio de 4544 kg ha⁻¹ (42% en términos relativos) a la fertilización con N en maíces tempranos (Ruiz et al., 2021), la cual se ubica por encima del 75% de las respuestas previas logradas en Región Pampeana.

En un sentido más amplio, la respuesta a la fertilización varía en función de la disponibilidad de agua para el cultivo (Capítulo 8). La respuesta del maíz a la fertilización con N aumentó con la disponibilidad de agua, medida como la evapotranspiración acumulada durante el ciclo del cultivo (Hernández et al., 2015) debido a una mayor demanda del nutriente por parte del cultivo. En ensayos de largo plazo en la región pampeana central de Argentina, el agregado de N mejoró la eficiencia de uso de agua, principalmente, en años secos (Manenti et al., 2020).

La elección de la densidad de plantas depende de las características del híbrido y la disponibilidad de recursos. El aumento en el suministro de N aumenta la densidad óptima de plantas sin estrés hídrico (Capítulo 9). Para un ambiente dado existe

una densidad óptima (Hernández et al., 2014; Sarlangue et al., 2007), a la que se debe suministrar una cantidad óptima de nutrientes. Las densidades de plantas más altas aumentan la absorción de N previo a la floración y la EUN, aumentando tanto la eficiencia de recuperación de N como la eficiencia fisiológica (Ciampitti y Vyn, 2012). La reducción en el espaciamiento entre surcos (Capítulo 10) puede mejorar la eficiencia de recuperación de N en niveles medios y bajos de oferta de N (Barbieri et al., 2008).

La elección del híbrido modifica la eficiencia del uso de N y los patrones de acumulación y removilización de N (Bender et al., 2013; D'Andrea et al., 2009). Cirilo et al. (2009) reportaron diferencias en los rasgos morfofisiológicos asociados con los genotipos de mayor rendimiento según la disponibilidad de N en varias localidades de la principal región productora de maíz de Argentina.

Los mecanismos naturales de resistencia a las enfermedades pueden mejorarse mediante una nutrición vegetal equilibrada. Por ejemplo, la deficiencia de K reduce la capacidad de la planta para resistir la entrada y la infección por organismos patógenos fúngicos, bacterianos y virales (Liu et al., 2007).

Finalmente, un número importante de productos biológicos se ha convertido en un segmento disruptivo del mercado orientado a la nutrición, que está aumentando exponencialmente e incluye tanto tratamientos foliares como de semillas. Existen tratamientos comerciales asociados con la mejora de la disponibilidad y absorción de nutrientes (N, P, Zn, y otros), tolerancia al estrés biótico y abiótico, regulación del crecimiento y rendimiento de grano (Zeffa et al., 2018; Mitter et al., 2021).

7.7. Principales conceptos prácticos

- La correcta nutrición del cultivo es clave para maximizar la productividad y la eficiencia de uso recursos e insumos involucrados en la producción de maíz. Es una condición necesaria, aunque no suficiente, para el logro de rendimientos altos y estables del cultivo.
- Nitrógeno, P, K, S y Zn son los nutrientes más frecuentemente deficientes en cultivos de maíz a escala global.
- Las deficiencias nutricionales impactan fundamentalmente en la tasa de crecimiento del cultivo afectando la eficiencia de intercepción y la eficiencia de uso de la radiación.
- El diagnóstico de necesidades de aplicación de nutrientes, vía abonos, enmiendas o fertilizantes, debe considerar la demanda del cultivo de acuerdo con el rendimiento objetivo, y la oferta del sistema según análisis de suelo.
- El monitoreo del estado nutricional del cultivo mediante análisis vegetales y/o sensores remotos o locales permite corregir situaciones de estrés a nivel de lote o ambiente.

- La nutrición del cultivo interactúa con la disponibilidad de recursos y con otras prácticas de manejo como la fecha de siembra, la elección del cultivar, la densidad de plantas, y el cultivo antecesor, involucrando tecnologías de conocimientos y procesos.
- El manejo nutricional del cultivo debe tener una mirada a escala de cultivo, pero también una acción a escala del sistema de producción en donde el maíz está involucrado.

7.8. Referencias

- Andrade F.H., H. Echeverría, N. Gonzalez y S. Uhart. 2002. Requerimientos de nutrientes minerales. Capítulo 8 en F. Andrade y V. Sadras (Eds). Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja. INTA, Facultad de Ciencias Agrarias UNMP
- Appelhans S.C., P. Barbagelata, R. Melchiori et al. 2021. Is the Lack of Response of Maize to Fertilization in Soils with Low Bray1-P Related to Labile Organic Phosphorus? *J Soil Sci Plant Nutr* 21, 612–621. <https://doi.org/10.1007/s42729-020-00387-8>
- Aramburu Merlos F., J. Monzon, J. Mercou, M. Taboada, F. Andrade, A. Hall, E. Jobbagy, K. Cassman, y P. Grassini. 2015. Potential for crop production increase in Argentina through closure of existing yield gaps. *Field Crops Research*, 184, 145–154. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.10.001>
- Arias Usandivaras L., F. H. Gutiérrez Boem y F. Salvagiotti. 2018. Contrasting Effects of Phosphorus and Potassium Deficiencies on Leaf Area Development in Maize. *Crop Sci.* 58:1–11. doi: 10.2135/cropsci2018.02.0092
- Aulakh M.S. y S. Malhi. 2004. Fertilizer nitrogen use efficiency as influenced by interactions with other nutrients. In: Mosier, A.R., Syers, J.K., Freney, J.R. (Eds.), *Agriculture and the Nitrogen Cycle: Assessing the Impacts of Fertilizer Use on Food Production and the Environment*. Island Press, Washington, USA, pp. 181–191.
- Barbagelata P. 2011. Fertilización fosfatada para trigo y maíz en siembra directa: diagnóstico de fertilidad y estrategias de fertilización. Simposio Fertilidad 2011. IPNI-Fertilizar AC. <http://lacs.ipni.net/article/LACS-1018>
- Barbazán M., C. Bautes, L. Beux, M. Bordoli J.D. Cano, O. Ernst, A. García, F. O. García y A. Quincke. 2011. Fertilización potásica en cultivos de secano sin laboreo en Uruguay: rendimiento según análisis de suelos. *Agrociencia Uruguay*; 15 2:93-99. <https://doi.org/10.31285/AGRO.15.597>
- Barbieri P. A., H. E. Echeverría, H. R. Saínz Rozas, y F. H. Andrade. 2008. Nitrogen Use Efficiency in Maize as Affected by Nitrogen Availability and Row Spacing. *Agron. J.* 100:1094–1100. doi:10.2134/agronj2006.0057
- Barbieri P. A., H. E. Echeverría, H. R. Saínz Rozas, y F. H. Andrade. 2013. Nitrogen status in maize grown at different row spacings and nitrogen availability. *Can. J. Plant Sci.* 93: 1049-1058 doi:10.4141/CJPS2012-170
- Barbieri P. A., H. R. Saínz Rozas, N. Wyngaard, M. Eyherabide, N. I. Reussi Calvo, F. Salvagiotti, A. A. Correndo, P. A. Barbagelata, G. P. Esposito Goya, J. C. Colazo, et al. 2017. Can edaphic variables improve DTPA-based zinc diagnosis in corn? *Soil Science Society of America Journal* 81 (3):556–63. DOI: 10.2136/sssaj2016.09.0316
- Bell M.J., M. Thompson y P. Moody. 2021. Using Soil Tests to Evaluate Plant Availability of

- Potassium in Soils. In: Murrell T.S., Mikkelsen R.L., Sulewski G., Norton R., Thompson M.L. (eds) *Improving Potassium Recommendations for Agricultural Crops*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-59197-7_8
- Bender R., J. W. Haegerle, M. L. Ruffo, y F. E. Below. 2013. Nutrient Uptake, Partitioning, and Remobilization in Modern, Transgenic Insect-Protected Maize Hybrids. *Agron. J.* 105:161-170. doi:10.2134/agronj2012.0352
- Binford G.D., A.M. Blackmer y M.E. Cerrato. 1992. Relationships between maize yields and soil nitrate in late spring. *Agron. J.* 84:53-59.
- Blackmer A.M., R.D. Voss y A.P. Mallarino. 1997. Nitrogen fertilizer recommendations for corn in Iowa. Available at <http://www.extension.iastate.edu/Publications/PM1714.pdf>. Univ. Ext., Iowa State Univ., Ames.
- Bordoli M. y A. P. Mallarino. 1998. Deep and Shallow Banding of Phosphorus and Potassium as Alternatives to Broadcast Fertilization for No-Till Corn. *Agron. J.* 90: 27-33. <https://doi.org/10.2134/agronj1998.00021962009000010006x>
- Borras L., J. Curá, y M. E. Otegui. 2002. Maize Kernel Composition and Post-Flowering Source-Sink Ratio. *Crop Sci.* 42:781-790.
- Burzaco J. P., I. A. Ciampitti, y T. J. Vyn. 2014. Nitrpyrin Impacts on Maize Yield and Nitrogen Use Efficiency with Spring-Applied Nitrogen: Field Studies vs. Meta-Analysis Comparison. *Agron. J.* 106:753-760. doi:10.2134/agronj2013.0043
- Cadot S., Bélanger, G., Ziadi, N., Morel, C., Sinaj, S., 2018. Critical plant and soil phosphorus for wheat, maize, and rapeseed after 44 years of P fertilization. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 112, 417-433.
- Carciochi W. D., I. Massigoge, A. Lapaz Oliveira, N. I. Reussi Calvo, F. Cafaro La Menza, H. R. Sainz Rozas, P. A. Barbieri, M. Di Napoli, J. González Montaner, I. A. Ciampitti. 2021. Cover crop species can increase or decrease the fertilizer-nitrogen requirement in maize. *Agron. J.* 113:5412-5423. <https://doi.org/10.1002/agj2.20791>
- Carciochi W., F. Salvagiotti, A. Pagani, N. I. Reussi Calvo, M. Eyherabide, H. R. Sainz Rozas, I. A. Ciampitti. 2020. Nitrogen and sulfur interaction on nutrient use efficiencies and diagnostic tools in maize, *Eur. J. Agron.* 116:126045. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126045>
- Carciochi W.D., N. Wyngaard, G.A. Divito, N.I.R. Calvo, M.L. Cabrera, y H.E. Echeverría. 2016. Diagnosis of sulfur availability for corn based on soil analysis. *Biol. Fertil. Soils* 52:917-926. doi:10.1007/s00374-016-1130-8
- Carciochi W. D., N. Wyngaard, N. I. Reussi Calvo, A. Pagani, G. A. Divito, H. E. Echeverría, y I. A. Ciampitti. 2019. Critical Sulfur Dilution Curve and Sulfur Nutrition Index in Maize. *Agron. J.* 111:448-456. doi:10.2134/agronj2018.07.0467.
- Caviglia O. P., R.J.M. Melchiori, y V.O. Sadras. 2014. Nitrogen utilization efficiency in maize as affected by hybrid and N rate in late-sown crops. *Field Crops Research* 168. 2014. 27-37. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2014.08.005>
- Ciampitti I. A., J. Fernández, S. Tamagno, B. Zhao, G. Lemaire, D. Makowski. 2021. Does the critical N dilution curve for maize crop vary across genotype x environment x management scenarios? - a Bayesian analysis. *European Journal of Agronomy* 123, 126202. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126202>.
- Ciampitti I.A., S.T. Murrell, J.J. Camberato, y T.J. Vyn. 2013. Maize nutrient accumulations and partitioning in response to plant density and nitrogen rate: I. Macronutrients. *Agron. J.* 105:783-795. doi:10.2134/agronj2012.0467
- Ciampitti I.A., y T.J. Vyn. 2012. Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen efficiencies: A review. *Field*

- Crops Res. 133:48–67. doi:10.1016/j.fcr.2012.03.008
- Ciampitti I.A., y T.J. Vyn. 2013. Maize nutrient accumulations and partitioning in response to plant density and nitrogen rate: II. Calcium, magnesium, and micronutrients. *Agron. J.* 105:1645. doi:10.2134/agronj2013.0126
- Ciampitti I. A. y T. J. Vyn. 2014a. Nutrient Sufficiency Concepts for Modern Corn Hybrids: Impacts of Management Practices and Yield Levels. *Crop Management* DOI 10.2134/CM-2013-0022-RS
- Ciampitti I. A. y T. J. Vyn. 2014b. Understanding Global and Historical Nutrient Use Efficiencies for Closing Maize Yield Gaps. *Agron. J.* 106:2107–2117. doi:10.2134/agronj14.0025
- Cirilo A.G., M. Actis, F.S. Borrás, J.L. Robutti, F.H. Andrade, y O.R. Valentinuz. 2011. Crop management affects dry milling quality of flint maize kernels. *Field Crops Res.* 122:140–150. doi:10.1016/j.fcr.2011.03.007
- Cirilo A.G., J. Dardanelli, M. Balzarini, F.H. Andrade, M. Cantarero, S. Luque, H.M. Pedrol. 2009. Morpho-physiological traits associated with maize crop adaptations to environments differing in nitrogen availability. *Field Crops Research* 113:116-124. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.04.011>
- Clark JD, Fernández FG, Veum KS, et al. 2020. Soil-nitrogen, potentially mineralizable-nitrogen, and field condition information marginally improves corn nitrogen management. *Agronomy Journal.* 2020;112:4332–4343. <https://doi.org/10.1002/agj2.20335>
- Colomb B., J. R. Kiniry, P. Debaeke. 2000. Effect of Soil Phosphorus on Leaf Development and Senescence Dynamics of Field-Grown Maize. *Agron. J.* 92:428–435. <https://doi.org/10.2134/agronj2000.923428x>
- Correndo A. A. 2018. Variables asociadas a la respuesta a la fertilización con nitrógeno y fósforo en maíz y soja en región pampeana. (Magister tesis, Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires).
- Correndo A. y F. O. García. 2012. Concentración de nutrientes en planta como herramienta de diagnóstico: Cultivos extensivos. *Archivo Agronómico* No. 14. IPNI Cono Sur. Acasuso, Buenos Aires. 8 pp.
- Correndo A., F. Gutiérrez Boem, F. O. García, et al. 2021. Attainable yield and soil texture as drivers of maize response to nitrogen: A synthesis analysis for Argentina. *Field Crops Research* 273. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108299>
- D’Andrea K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Eyherabide, G., 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Res.* 114, 147–158.
- Eagle A. J., L. P. Olander, K. L. Locklier, J. B. Heffernan, E. S. Bernhardt. 2017. Fertilizer Management and Environmental Factors Drive N₂O and NO₃ Losses in Corn: A Meta-Analysis. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 81:1191–1202. doi:10.2136/sssaj2016.09.0281
- Echeverría H. E., H. R. Sainz Rozas, E. Herfurt, y S. A. Uhart. 2001. Nitrato en la base del tallo del maíz: Cambios durante la estación de crecimiento. *Ciencia Suelo.* 19:115-124.
- Fernández J., J. DeBruin, C. D. Messina, I. A. Ciampitti. 2020. Late-season nitrogen fertilization on maize yield: A meta-analysis. *Field Crops Research* 247:107586. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107586>.
- Ferraguti F y Salvagiotti F. 2014. La nutrición con nitrógeno y azufre en maíces de calidad Flint. Págs. 88-91. En: Borrás L. (Ed) Manejo eficiente del nitrógeno en maíces Flint. *Tecnigráfica -Rosario – Argentina.* Págs. 29-40.
- Furlani A. M. C., P. R. Furlani, A. R. Meda, y A. P. Duarte. 2005. Efficiency of maize cultivars for zinc uptake and use. *Scientia Agricola* 62 (3):264–73. DOI: 10.1590/S0103-

90162005000300010

- García F. O. y M. F. González Sanjuan. 2016. Consumo de fertilizantes en el mundo y en la Argentina. En R. S. Lavado (ed.). *Sustentabilidad de los agrosistemas y uso de fertilizantes*. Orientación Grafica Editora-AACS-Fertilizar AC. Pp. 61-84. Buenos Aires, Argentina. ISBN 978-987-1922-18-5.
- García F. O., L. Picone, e I. A. Ciampitti. 2014. Fósforo. En Echeverría H. E. y F.O. García (ed.). *Fertilidad de Suelos y Fertilización de Cultivos*. Ediciones INTA. 2a. Edición. Buenos Aires, Argentina. ISBN 9-789875-215658. p. 229-264.
- Gastal F., Lemaire, G., Durand, J., Louarn, G., 2015. Quantifying crop responses to nitrogen and avenues to improve nitrogen-use efficiency. In: Sadras, V., Calderini, D. (Eds.), *Crop Physiology*. Elsevier Inc., pp. 161–206. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417104-6/00008-X>.
- Gregorich E. G. y C. F. Drury. 1996. Fertilizer increases corn yield and soil organic matter. *Better Crops* 80 (4):3-5. [http://www.ipni.net/publication/bettercrops.nsf/0/ECD294481A-7FC8885257D2E004 CB1DE/\\$FILE/%20BC-1996-4%20p3.pdf](http://www.ipni.net/publication/bettercrops.nsf/0/ECD294481A-7FC8885257D2E004 CB1DE/$FILE/%20BC-1996-4%20p3.pdf)
- Heffer P., A. Gruere, T. Roberts. 2017. Assessment of Fertilizer Use by Crop at the Global Level. International Fertilizer Association (IFA) and International Plant Nutrition Institute (IPNI). A/17/134 rev. https://www.fertilizer.org/Public/Stewardship/Publication_Detail.aspx?SEQN=5406&PUBKEY= F7053A24-E1C0-45AB-8304-CE3519FAD968
- Hernández F., Amelong, A., y Borrás, L. 2014. Genotypic differences among argentinean maize hybrids in yield response to stand density. *Agron. J.* 106, 2316. doi: 10.2134/agronj14.0183
- Hernández M., L. Echarte, A. Della Maggiora, M. Cambareri, P. Barbieri, y D. Cerrudo. 2015. Maize water use efficiency and evapotranspiration response to N supply under contrasting soil water availability. *Field Crops Research* 178: 8-15.
- Herrera J., Rubio, G., Häner, L., Delgado, J., Lucho-Constantino, C., Islas-Valdez, S., & Pellet, D. 2016. Emerging and established technologies to increase nitrogen use efficiency of cereals. *Agronomy* 6,25. <https://doi.org/10.3390/agronomy6020025>
- IPNI. 2013. 4R de la nutrición de plantas: un manual para mejorar el manejo de la nutrición de plantas. T. W. Bruulsema; Paul E. Fixen; y Gavin D. Sulewski (ed.). Traducción al español. IPNI. Acassuso, Buenos Argentina. ISBN 978-987-24977-5-0.
- Iversen K. V., R. H. Fox, y W. P. Piekielek. 1985. The relationships between of nitrate concentration in young corn stalks to soil nitrogen availability and grain yields. *Agron. J.* 77:927-932.
- Jantalia CP, AD Halvorson, RF Follett, BJ Rodrigues Alves, JC Polidoro y S. Urquiaga. 2012. Nitrogen source effects on ammonia volatilization as measured with semi-static chambers. *Agron. J.* 104 (6), 1595-1603.
- Jones J. W. et al. The DSSAT cropping system model. *Europ. J. Agron.* 18, 235–265 (2003).
- Keating B. A. An overview of APSIM, a model designed for farming systems simulation. *Eur. J. Agron.* 18, 267–288 (2003).
- Kim S.U., Lee, H.H., Moon, S.M. et al. 2021. Nitrous oxide emissions and maize yield as influenced by nitrogen fertilization and tillage operations in upland soil. *Appl Biol Chem* 64, 18. <https://doi.org/10.1186/s13765-021-00593-7>
- Kumar P.A., Parry, M.A.J., Mitchell, R.A.C., Ahmad, A., Abrol, Y.P. 2002. Photosynthesis and Nitrogen-Use Efficiency. In: Foyer, C.H., Noctor, G. (eds) *Photosynthetic Nitrogen Assimilation and Associated Carbon and Respiratory Metabolism*. *Advances in Photosynthesis and Respiration*, vol 12. Springer, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/0->

306-48138-3_2

- Kumar A., M. Denre & R. Prasad. 2018 Critical limit of boron for maize (*Zea mays* L.) in red and lateritic soil of Jharkhand, India, *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 49:22, 2802-2813, DOI: 10.1080/00103624.2018.1546866
- Ladha J.K., Pathak, H., Krupnik, T.J., Six, J., Van Kessel, C. 2005. Efficiency of fertilizer nitrogen in cereal production: retrospects and prospects. *Advances in Agronomy*, 87:85-156. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(05\)87003-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(05)87003-8)
- Lassaletta L., Billen, G., Grizzetti, B., Anglade, J., Garnier, J., 2014. 50 year trends in nitrogen use efficiency of world cropping systems: the relationship between yield and nitrogen input to cropland. *Environ. Res. Lett.* 9 (10). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/10/105011>.
- Leikam D., R. Lamond, y D. Mengel. 2003. *Soil Test Interpretations and Fertilizer Recommendations*. Department of Agronomy, Kansas State University. MF-2586. Manhattan, Kansas, EE.UU. <https://bookstore.ksre.ksu.edu/pubs/mf2586.pdf>
- Lemaire G., L. Tang, G. Bélanger, Y. Zhu, M. H. Jeuffroy. 2021. Forward new paradigms for crop mineral nutrition and fertilization towards sustainable agriculture, *European Journal of Agronomy*, 125, 126248, <https://doi.org/10.1016/j.eja.2021.126248>.
- Liang H., Hu K., Batchelor W., Qi Z., Li B. 2016. An integrated soil-crop system model for water and nitrogen management in North China. *Sci Rep* 6, 25755. <https://doi.org/10.1038/srep25755>
- Liu D-Y, Zhang W, Liu Y-M, Chen X-P y Zou C-Q. 2020. Soil Application of Zinc Fertilizer Increases Maize Yield by Enhancing the Kernel Number and Kernel Weight of Inferior Grains. *Front. Plant Sci.* 11:188. doi: 10.3389/fpls.2020.00188
- Liu S., Wang, X., Yin, X. et al. 2019. Ammonia Volatilization Loss and Corn Nitrogen Nutrition and Productivity with Efficiency Enhanced UAN and Urea under No-tillage. *Sci Rep* 9, 6610. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42912-5>
- Liu X., Jin, J., He, P. Liu H., Li W. 2007. Relationship between potassium chloride suppression of corn stalk rot and soil microorganism characteristics. *Front. Agric. China* 1, 136–141. <https://doi.org/10.1007/s11703-007-0024-9>
- Lordkaew S; B Dell; S Jamjod & B Rerkasem. 2011. Boron deficiency in maize. *Plant and soil*, 342(1-2), 207-220.
- Lü P., Zhang J.W., Jin L.B., Liu W., Dong S.T., Liu P. 2012. Effects of nitrogen application stage on grain yield and nitrogen use efficiency of high-yield summer maize. *Plant Soil Environ.*, 58: 211-216. <https://doi.org/10.17221/531/2011-PSE>
- Magdoff F.R., D. Ross, y J. Amadon. 1984. A soil test for nitrogen availability to maize. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48:1301–1304.
- Majumdar K.; S. Zingore; F.O. García; A. Correndo; J. Timsina; y A. M. Johnston. 2016. Improving nutrient management for sustainable intensification of maize. In D. Watson (ed.). *Achieving sustainable cultivation of maize. Volume 2: Cultivation techniques, pest, and disease control*. Burleigh Dodds Science Publishing Limited. <http://dx.doi.org/10.19103/AS.2016.0002.08>
- Mallarino A. P y J. Sawyer. 2018. *Phosphorus and Potassium Tissue Testing in Corn and Soybean*. CROP 3153. Iowa State University Extension and Outreach, Ames, Iowa, USA. <https://store.extension.iastate.edu/product/15421>
- Mallarino A. P., Sawyer, J. y Barnhart, S. 2013. *A general guide for crop nutrient and limestone recommendations in Iowa*. PM 1688. Iowa State University Extension and Outreach, Ames, Iowa, USA. <https://dr.lib.iastate.edu/handle/20.500.12876/34144>
- Maltese N.E., G.A. Maddonni, R.J.M. Melchiori, J.M. Ferreyra, O.P. Caviglia. 2020. Crop ni-

- trogen status of early- and late-sown maize at different plant densities. *Field Crops Research* 258: 107965 <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107965>
- Manenti L, F. O. García y G. Rubio. 2020. El rol de la fertilización en la eficiencia de uso de agua en cultivos de la región pampeana. XXVII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Octubre 2020. AACs. Disponible en <http://www.suelos.org.ar/sitio/cacs-2020-descarga-de-contribuciones/>
- Martínez-Cuesta N., W. Carciocchi , H. Sainz-Rozas , F. Salvagiotti , J. C. Colazo , N. Wyngaard , M. Eyherabide , G. Ferraris y P. Barbieri. 2020a. Effect of zinc application strategies on maize grain yield and zinc concentration in mollisols, *Journal of Plant Nutrition*, DOI: 10.1080/01904167.2020.1844754
- Martínez Cuesta N., N. Wyngaard, H. Sainz Rozas, M. Eyherabide, W. Carciocchi y P.Barbieri. 2018. Respuesta a la fertilización con boro en maíz. Actas XXVI Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. Tucumán. AACs.
- Martínez Cuesta N, N. Wyngaard, H. Saínz Rozas, et al. 2020b. Determining mehlich-3 and DTPA extractable soil zinc optimum economic threshold for maize. *Soil Use Manage* 2020;00:1–13. <https://doi.org/10.1111/sum.12657>
- McDaniel M.D., D.T. Walters, L.G. Bundy, X. Li, R.A. Drijber, J.E. Sawyer, M.J. Castellano, C.A.M. Laboski, P.C. Scharf, y W.R. Horwath. 2020. Combination of biological and chemical soil tests best predict maize nitrogen response. *Agron. J.* 2020: 1–16. DOI: 10.1002/agj2.20129
- McLellan E. L., K. G Cassman, A. J Eagle, P. B Woodbury, S. Sela, C. Tonitto, R. D Marjerson, H. M van Es. 2018. The Nitrogen Balancing Act: Tracking the Environmental Performance of Food Production, *BioScience*, 68 (3), 194–203, <https://doi.org/10.1093/biosci/bix164>
- Meisinger J. J. 1984. Evaluating plant-available nitrogen in soil-crop systems. pp. 391-416. En: R.D. Hauck (ed.). *Nitrogen in Crop Production*. ASA-CSSA-SSSA. Madison, USA.
- Melchiori R.J.M. 2010. Enfoques alternativos para el diagnóstico de fertilidad de suelos: una mirada desde el cultivo para el manejo de nitrógeno. Actas XXII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. 31 de Mayo al 4 de Junio de 2010. Rosario, Argentina. AACs. Cd-rom.
- Melchiori R.J.M. 2012. Fertilización variable con N: herramientas, criterios y recomendaciones. 19th ISTRO Conference – IV SUCS Meeting. Striving for Sustainable High Productivity. 24-28 Septiembre 2012. Montevideo, Uruguay.
- Melgar R., J. Lavandera, M. Torres Duggan y L. Ventimiglia. 2001. Respuesta a la fertilización con boro y zinc en sistemas intensivos de producción de maíz. *Ciencia del Suelo* 19(2): 109-114.
- Melkonian J.J., H.M. van Es, A.T. DeGaetano, y L. Joseph. 2008. ADAPT-N: Adaptive nitrogen management for maize using high resolution climate data and model simulations. In: R. Khosla, editor, *Proceedings 9th International Conference on Precision Agriculture*, Denver, CO. 18–21 July 2010. International Soc. Precision Agric., Monticello, IL.
- Mercau J.L. 2010. Enfoques alternativos para el diagnóstico de fertilidad de suelos: una mirada con lentes de modelos funcionales de cultivo. Actas XXII Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. 31 de Mayo al 4 de Junio de 2010. Rosario, Argentina. AACs. Cd-rom.
- Mercau J.L.; Otegui, M.E. 2014. a modeling approach to explore water management strategies for late-sown maize and double-cropped wheat- maize in the rain-fed Pampas region of Argentina. en: Lajpat Ahuja, Liwang Ma, Robert Lascano (eds), *Advances in*

- agricultural Systems Modeling. ASA-CSSA-SSSA, Baltimore, EEUU. 351-374 p.
- Mitter EK, Tosi M, Obregón D, Dunfield KE y Germida JJ. 2021. Rethinking Crop Nutrition in Times of Modern Microbiology: Innovative Biofertilizer Technologies. *Front. Sustain. Food Syst.* 5:606815. doi: 10.3389/fsufs.2021.606815
- Morris T.F., Murrell, T.S., Beegle, D.B., Camberato, J.J., Ferguson, R.B., Grove, J., Ketterings, Q., Kyveryga, P.M., Laboski, C.A., McGrath, J.M., Meisinger, J.J., Melkonian, J., Moebius-Clune, B.N., Nafziger, E.D., Osmond, D., Sawyer, J.E., Scharf, P.C., Smith, W., Spargo, J.T., van Es, H.M., Yang, H., 2018. Strengths and limitations of nitrogen rate recommendations for corn and opportunities for improvement. *Agron. J.* 110, 1–37. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.02.0112>.
- Mueller N., J. Gerber, M. Johnston, D. Ray, N. Ramankutty, J. Foley. 2012. Closing yield gaps through nutrient and water management. *Nature* 490, 254–257. <https://doi.org/10.1038/nature11420>
- Mueller SM; JJ Camberato; C Messina; J Shanahan; H Zhang y TJ Vyn. 2017. Late-split nitrogen applications increased maize plant nitrogen recovery but not yield under moderate to high nitrogen rates. *Agron J* 109: 2689-2699.
- Mueller S.M., y T.J. Vyn. 2016. Maize plant resilience to N stress and post-silking N capacity changes over time: A review. *Front. Plant Sci.* 7:1–14. doi:10.3389/fpls.2016.00053
- Murungu FS, Chiduzza C, Muchaonyerwa P, Mnkeni PNS. 2011. Decomposition, nitrogen and phosphorus mineralization from winter-grown cover crop residues and suitability for a smallholder farming system in South Africa. *Nutr Cycl Agroecosyst* 89:115–123. DOI 10.1007/s10705-010-9381-5.
- Nasielski J., Deen, B., 2019. Nitrogen applications made close to silking: implications for yield formation in maize. *Field Crops Res.* 243, 107621. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107621>
- Nguy-Robertson A., Y. Peng, T. Arkebauer, D. Scoby, J. Schepers y A. Gitelson. 2015. Using a Simple Leaf Color Chart to Estimate Leaf and Canopy Chlorophyll a Content in Maize (*Zea mays*). *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 46:21, 2734-2745, DOI: 10.1080/00103624.2015.1093639
- Nosetto M.D., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B, Sznaider, G.A., 2009. Reciprocal influence of crops and shallow ground water in sandy landscapes of the Inland Pampas. *Field Crops Research.* 113: 138–148. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.04.016>
- Orcellet J., Reussi Calvo, N. I., Sainz Rozas, H. R., Wyngaard, N., y Echeverría, H. E. 2017. Anaerobically incubated nitrogen improved nitrogen diagnosis in corn. *Agronomy Journal*, 109, 291– 298. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.02.0115>
- Pagani A., H. E. Echeverría, F. H. Andrade y H. R. Sainz Rozas. 2012. Effects of nitrogen and sulfur application on grain yield, nutrient accumulation, and harvest indexes in maize. *Journal of Plant Nutrition*, 35:7, 1080-1097. <http://dx.doi.org/10.1080/01904167.2012.671410>
- Pagani A., H.E. Echeverría, y H.R. Sainz Rozas. 2009. Respuesta a nitrógeno y azufre en el cultivo de maíz en diferentes ambientes de la provincia de Buenos Aires. *Ciencia del Suelo* 27 (1): 21-30.
- Pagani A., H. E. Echeverría, H. R. Sainz Rozas y P. A. Barbieri. 2008. Dosis óptima económica de nitrógeno en maíz bajo siembra directa en el sudeste bonaerense. *CI. SUELO (ARGENTINA)* 26(2): 183-193.
- Palma RM, Rímolo M, Saubidet MI y Conti ME. 1997. Influence of tillage system on denitrification in maize cropped soils. *Biology and Fertility of Soils* 25: 142-146.
- Pias OHC, Tiecher T, Cherubin MR, Mazurana M, Bayer C. 2019. Crop yield responses to

- sulfur fertilization in Brazilian no-till soils: a systematic review. *Rev Bras Cienc Solo*. 2019; 43:e0180078. <https://doi.org/10.1590/18069657rbc2018007>
- Plénet D., A. Mollier y S. Pellerin. 2000. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components. *Plant and Soil* 224: 259–272. <https://doi.org/10.1023/A:1004835621371>
- Poffenbarger H., S. B. Mirsky, R. R. Weil, M. Kramer, J. T. Spargo, y M. A. Cavigelli. 2015. Legume proportion, poultry litter, and tillage effects on cover crop decomposition. *Agron. J.* 107, 2083–2096. doi:10.2134/agronj15.0065
- Prado R. M., F. M. Fernandes, C. G. Roque. 2001. Resposta da cultura do milho a modos de aplicação e doses de fósforo, em adubação de manutenção. *R. Bras. Ci. Solo*, 25:83-90.
- Prystupa P., M. Torres Duggan y G. A. Ferraris. 2012. Tecnología de aplicación de micronutrientes en la región pampeana argentina. *Informaciones Agronómicas de Hispanoamérica* 5:2-8. <https://fertilizar.org.ar/wp-content/uploads/2012/03/2.pdf>.
- Puntel L. A., A. Pagani, y S. V. Archontoulis. 2019. Development of a nitrogen recommendation tool for corn considering static and dynamic variables. *European Journal of Agronomy* 105: 189–199. doi 10.1016/j.eja.2019.01.003
- Puntel LA, Sawyer JE, Barker DW, Dietzel R, Poffenbarger H, Castellano MJ, Moore KJ, Thorburn P y Archontoulis SV. 2016. Modeling Long-Term Corn Yield Response to Nitrogen Rate and Crop Rotation. *Front. Plant Sci.* 7:1630. doi: 10.3389/fpls.2016.01630
- Ranells N. N., y Waggoner, M. G. 1996. Nitrogen release from grass and legume cover crop monocultures and bicultures. *Agronomy Journal*, 88(5), 777–782. <https://doi.org/10.2134/agronj1996.00021962008800050015x>
- Reussi Calvo N.; N Wyngaard; J. Orcellet; H. Sainz Rozas y H. Echeverría. 2018. Predicting Field Apparent Nitrogen Mineralization from Anaerobically Incubated Nitrogen. *Soil Sci Soc Am J* doi:10.2136/sssaj2017.11.0395.
- Rizzo, G., J. Rattalino Edreira, S. Archontoulis, H. Yang y P. Grassini., 2018. Do shallow water tables contribute to high and stable maize yields in the US Corn Belt? *Global Food Security*, Vol 18, pgs. 27–34.
- Rossini M.A., G. Maddoni y M.E. Otegui. 2012. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: Variability in plant and ear growth. *Field Crop Res.* 121:373-380.
- Ruffo M., R. Olson y I. Daverede. 2016. Maize Yield Response to zinc Sources and Effectiveness of Diagnostic Indicators. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 47:2, 137-141, DOI: 10.1080/00103624.2015.1108433
- Ruiz A., F. Salvagioti, B. L. Gambin, L. Borrás. 2021. Maize nitrogen management in soils with influencing water tables within optimum depth. *Crop Science*: 61:1386–1399. <https://doi.org/10.1002/csc2.20379>.
- Sainz Rozas, H., P. Calviño, H. Echeverría, M. Redolatti y P. Barbieri. 2008. Contribution of anaerobically mineralized nitrogen to reliability of planting or presidedress soil nitrogen test in maize. *Agronomy Journal*, 100, 1020–1025. <https://doi.org/10.2134/agronj2007.0077>
- Sainz Rozas H., H. Echeverría y P. A. Barbieri. 2004. Nitrogen Balance as Affected by Application Time and Nitrogen Fertilizer Rate in Irrigated No-Tillage Maize. *Agron. J.* 96: 1622-1631.
- Sainz Rozas H, Echeverría HE y Picone LI. 2001. Denitrification in maize under no-tillage: effect of nitrogen rate and application time. *Soil Science Society of America Journal*

- 65:1314-1323.
- Sainz Rozas H., N. I. Reussi Calvo, P. A. Barbieri. 2019. Uso del índice de verdor para determinar la dosis óptima económica de nitrógeno en maíz. *Cienc. Suelo (Argentina)* 37 (2): 246-256
- Salvagiotti, F., J. Enrico, M. Agosti, M. Barraco, E. Kehoe, M. Biassoni, A. Ruiz y S. Bacigalupo. 2021. Producción de vicia y respuesta a la fertilización nitrogenada en maíz de siembra tardía. *Actas Congreso Maíz Tardío*. <https://www.congresomaiztardio.com.ar/poster-page.php?poster=28>
- Salvagiotti F., J. Enrico, M. Barraco, G. Prieto y M. Agosti. 2016. Componentes de la eficiencia de N en maíz de siembra tardía con diferentes antecesores. *Actas XXV Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo*. Rio Cuarto. Argentina.
- Salvagiotti F., P. Prystupa, G. Ferraris, L. Couretot, L. Magnano, D. Dignani y F. Gutiérrez-Boem, F. H. 2017. N:P:S stoichiometry in grains and physiological attributes associated with grain yield in maize as affected by phosphorus and sulfur nutrition. *Field Crops Research*, 203, 128–138. doi: 10.1016/j.fcr.2016.12.019.
- Sarlangue T., F. Andrade, P. Calviño y L. Purcell. 2007. Why do maize hybrids respond differently to variations in plant density? *Agron. J.* 99:984-991.
- Satorre E.H., J.R. Micheloud, J. Belligoi, y J.L. Cavasassi. 2006. MAICERO: Nuevos Criterios para el Diagnóstico y Manejo de la Fertilización del Cultivo de Maíz en Argentina. Convenio AACREA y PROFERTIL S.A., software de aplicación agronómica.
- Sawyer J., E. Nafziger, G. Randall, L. Bundy, G. Rehm, y B. Joern. 2006. Concepts and rationale for regional nitrogen rate guidelines for corn. PM 2015. Iowa State Univ. Ext., Ames, Iowa, EE.UU. <https://dr.lib.iastate.edu/handle/20.500.12876/33370>
- Scharf PC; W. Wiebold y J. Lory. 2002. Corn Yield Response to Nitrogen Fertilizer Timing and Deficiency Level. *Agron. J.* 94:435-441. <https://doi.org/10.2134/agronj2002.4350>
- Setiyono, T.D., Walters, D.T., Cassman, K.G., Witt, C., Dobermann, A., 2010. Estimating maize nutrient uptake requirements. *Field Crops Res.* 118, 158–168.
- Setiyono T.D., H. Yang, D.T. Walters, A. Dobermann, R.B. Ferguson, D.F. Roberts et al. 2011. Maize-N: A decision tool for nitrogen management in maize. *Agron. J.* 103:1276–1283. doi:10.2134/agronj2011.0053
- Shanahan J.F., N.R. Kitchen, W.R. Raun, y J.S. Schepers. 2008. Responsive in-season nitrogen management for cereals. *Computers and Electronics in Agriculture* 6(1): 51–62.
- Shorrocks V. 1997. The occurrence and correction of boron deficiency. *Plant and Soil* 193: 121–148.
- Sievers, T., y R. Cook. 2018. Aboveground and Root Decomposition of Cereal Rye and Hairy Vetch Cover Crops. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 82, 147–155. doi:10.2136/sssaj2017.05.0139
- Silva A. G., C. H. Sequeira, R. A. Sermarini, y R. Otto. 2017. Urease Inhibitor NBPT on Ammonia Volatilization and Crop Productivity: A Meta-Analysis. *Agronomy Journal* 109: 1-13. <https://doi.org/10.2134/agronj2016.04.0200>
- Sims J.T. y G. Johnson. 1991. Micronutrient soil tests. p. 427-476. In J.J. Mortvedt, F.R. Cox, L.M. Shuman and R.M. Welch (eds.), *Micronutrients in Agriculture*. 2nd ed. SSSA Book Series No. 4. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Singh J. y Y V. Singh. 2021. Prediction of spring maize yields using leaf color chart, chlorophyll meter, and GreenSeeker optical sensor. *Experimental Agriculture*, 57(1), 45-56. doi:10.1017/S0014479721000028
- Sucunza F., F. Gutierrez Boem, F. O. García, M. Boxler y G. Rubio. 2018. Long-term phosphorus fertilization of wheat, soybean, and maize on Mollisols: Soil test trends, critical

- levels and balances. *Eur. J. Agron.* 96:87-95. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.03.004>
- Ta C. T. y R. T. Weiland. 1992. Nitrogen partitioning in maize during ear development. *Crop Sci.* 32:443-451.
- Tamagno S., A. J. Eagle, E. L. McLellan, C. van Kessel, B. A. Linqvist, J. K. Ladha y C. M. Pittelkow. 2022. Quantifying N leaching losses as a function of N balance: A path to sustainable food supply chains. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 324, 107714, <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107714>.
- Uhart S.A. y F.H. Andrade 1995. Nitrogen deficiency and maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning and kernel set. *Crop Sci.* 35:1376-1383.
- Uhart S. A., y F. H. Andrade. 1996. Curva de dilución de N uy fertilización nitrogenada en maíz. XXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. 20-22 Marzo 1996. Lujan, Mendoza. Pp. 448-449.
- Vitantonio-Mazzini L., L. Borrás, L. Garibaldi, D. H. Pérez, S. Gallo, y B. Gambin. 2020. Management options for reducing maize yield gaps in contrasting sowing dates. *Field Crops Research* 251, 107779. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107779>
- Vyn T. J. y K. J. Janovicek. 2001. Potassium Placement and Tillage System Effects on Corn Response following Long-Term No Till. *Agron. J.* 93:487-495.
- Wang Y., E. Wang, D. Wang, S. Huang, Y. Ma, C. J. Smith y L. Wang. 2010. Crop productivity and nutrient use efficiency as affected by long-term fertilisation in North China Plain. *Nutr Cycl Agroecosyst* 86, 105-119. <https://doi.org/10.1007/s10705-009-9276-5>
- Withers P. A., R. Sylvester-Bradley, D. L. Jones, J. R. Healey y P. J. Talboys. 2014. Feed the Crop Not the Soil: Rethinking Phosphorus Management in the Food Chain. *Environmental Science & Technology* 48 (12), 6523-6530. DOI: 10.1021/es501670j.
- Xu X., P. He, M. F. Pampolino, L. Chuan, A. M. Johnston, S. Qiu, S. Zhao y W. Zhou. 2013. Nutrient requirements for maize in China based on QUEFTS analysis. *Field Crops Research*, 150: 115-125. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.06.006>.
- Zeffa D. M., L. H. Fantin, O. J. A. P. Santos, A. L. M. Oliveira, M. G. Canteri., C. A. Scapim, y L. S. A. Gonçalves. 2018. The influence of topdressing nitrogen on *Azospirillum spp.* inoculation in maize crops through meta-analysis. *Bragantia*, Campinas, 77, 3, 493-500. <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4499.2017273>
- Zhang M., J. Zhou, K. A. Sudduth y N. R. Kitchen. 2020. Estimation of maize yield and effects of variable-rate nitrogen application using UAV-based RGB imagery. *Biosystems Engineering*, 189: 24-35. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2019.11.001>.
- Zhao B., X. Niub, S. Tahir Ata-Ul-Karim, L. Wang, A. Duan, Z. Liu y G. Lemaire. 2020. Determination of the post-anthesis nitrogen status using ear critical nitrogen dilution curve and its implications for nitrogen management in maize and wheat. *European Journal of Agronomy* 113, 125967. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125967>
- Ziadi N., M. Brassard, G. B'elanger, A. Claessens, N. Tremblay, A. Cambouris, M. Nolin y L. Parent. 2008. Chlorophyll measurements and nitrogen nutrition index for the evaluation of corn nitrogen status. *Agron. J.* 100: 1264-1273. doi:10.2134/agronj2008.0016



Capítulo 8

Consumo y eficiencia en el uso de agua

Laura Echarte

María Elena Otegui

8. Consumo y eficiencia en el uso de agua

Laura Echarte y María Elena Otegui

8.1. Introducción

Dentro de los ambientes que permiten el cultivo de maíz, definidos por un amplio rango de temperaturas y períodos libres de heladas (Capítulo 12), la disponibilidad de agua para el cultivo es el principal factor que limita su producción (Andrade y Satorre, 2015; Aramburu Merlos et al., 2015), principalmente en condiciones de siembra temprana. El aporte adicional de agua por medio de riego permitiría incrementar considerablemente el rendimiento en grano (RG) de maíz a nivel mundial, con variaciones entre regiones atribuidas principalmente al aporte de agua por precipitación (Wang et al., 2021). Meng et al. (2016) estimaron una disminución de $0,17\% \text{ mm}^{-1}$ en el rendimiento relativo (i.e., RG seco/RG riego) cuando la precipitación durante la estación de crecimiento disminuyó por debajo de 462 mm en el cinturón maicero chino. El rendimiento fue nulo en ambientes con precipitaciones anuales menores o iguales a 240 mm en esa región. Para el Sudeste de Buenos Aires, Calviño et al. (2003) destacaron que bajas precipitaciones durante el período crítico de determinación del número de granos promovían fuertes reducciones del rendimiento. La alta sensibilidad del rendimiento del maíz ante las deficiencias hídricas destaca la importancia de comprender la influencia del recurso agua en la determinación del rendimiento (Shaw, 1988). En este capítulo se abordarán los aspectos determinantes del consumo de agua y de la eficiencia en el uso de la misma, con especial atención a la influencia de prácticas de manejo en ambientes contrastantes en disponibilidad hídrica.

8.2. Consumo de agua y factores que lo afectan

El consumo de agua o evapotranspiración del cultivo (ETc) es la suma de dos procesos de transferencia de agua desde una superficie cultivada hacia la atmósfera: por un lado, la evaporación directa desde el horizonte superficial del suelo y la superficie de las plantas (Es), y por otro la transpiración (T) a través de los tejidos vegetales. Tanto desde el suelo como a través de las plantas, el movimiento de agua es inversamente proporcional a las resistencias al flujo y directamente proporcional a la diferencia de potencial agua entre la matriz del suelo (potencial agua más alto) y la atmósfera (potencial más bajo). En la planta, el flujo de agua ocurre en fase líquida hasta la cavidad subestomática y luego como flujo de vapor de agua a través de los estomas. La Es es una pérdida de agua generalmente descrita como 'improductiva' pues no se asocia con la generación de biomasa, mientras que el agua consumida por T se encuentra estrechamente relacionada con dicho proceso (Pasioura y Angus, 2010). Esta relación se puede describir según criterios de captura

y uso de recursos similares a los utilizados para el aprovechamiento de la radiación solar (Capítulo 3) y que se discutirán más adelante en este capítulo.

El consumo de agua es principalmente afectado por la demanda evaporativa del ambiente (Allen et al., 1998), por características del cultivo asociadas en particular a su cobertura (Al-Kaisi et al., 1989; Villalobos y Fereres, 1990; Rhoads y Bennett, 1990) y por la disponibilidad de agua en el suelo (Allen et al., 1998). Cuando no existen restricciones hídrico-nutricionales y la E_{Tc} corresponde a la máxima que puede alcanzar el cultivo, se han determinado para maíz valores que varían entre 450 y 900 mm para toda la estación de crecimiento (Brouwer y Heibloem, 1986; Howell et al., 1997; Heatherly y Ray, 2007; Facchi et al., 2013; Nagore et al., 2014; Hernández et al., 2015; Curín et al., 2020; Marek et al., 2020). Esta gran variación se encuentra determinada, principalmente, por el ambiente como modulador de la demanda y oferta hídrica. En cuanto a la demanda, la radiación solar es la principal fuente de energía para que se produzca el pasaje de líquido a vapor en el proceso de evaporación, y en menor grado la temperatura del aire. La fuerza motriz del proceso es la diferencia entre la presión de vapor en la superficie evaporante y la presión de vapor del aire que la rodea o déficit de presión de vapor (DPV). A medida que ocurre la evaporación, el aire circundante se satura gradualmente y el proceso se vuelve cada vez más lento, hasta detenerse si el aire saturado no se remueve. La remoción del aire saturado y su reemplazo por aire más seco depende de la velocidad del viento (Allen et al., 1998). Entonces, la demanda evaporativa del ambiente o evapotranspiración potencial (ETP) combina el efecto de la radiación solar, la temperatura del aire, la humedad atmosférica y la velocidad del viento. La ETP puede ser caracterizada a través de la evapotranspiración de referencia (E_{To}), que representa el consumo de agua de una pastura de 12 cm, en activo crecimiento, que cubre completamente el suelo y sin limitaciones hídricas ni nutricionales (Allen et al., 1998). Generalmente se carece de esta información y el dato de ETP se obtiene a partir de fórmulas (e.g. Penman-Monteith, Priestley-Taylor) que permiten estimar la E_{To} (Dardanelli et al., 2003). Así, por ejemplo, la ETP media del mes de diciembre, promedio de los últimos 30 años (1990-2019), es mayor en Pergamino (5,5 mm d⁻¹; menor latitud) que en Balcarce (4,8 mm d⁻¹; mayor latitud). En coincidencia, bajas demandas evaporativas usualmente corresponden a ambientes húmedos y frescos de altas latitudes, típicamente representados por países europeos (Facchi et al., 2013) y el centro-norte de EEUU (e.g. Minnesota). La demanda atmosférica a lo largo del ciclo también puede variar entre localidades con radiación neta similar pero diferente DPV (e.g. aumentando de este a oeste a una misma latitud en la región Pampeana) o por efecto de prácticas de manejo como la fecha de siembra (Figura 8.1A).

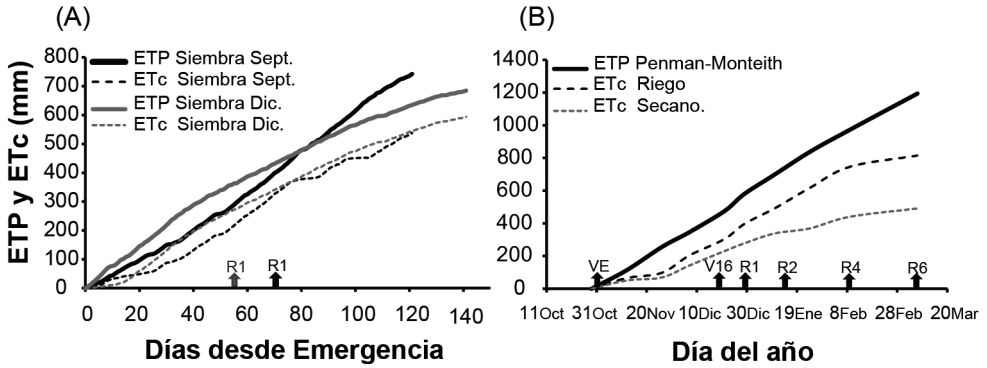


Figura 8.1. Evolución de los valores acumulados de evapotranspiración potencial (ETP) y evapotranspiración de un cultivo de maíz (ETc) para el período entre emergencia (VE) y madurez fisiológica (R6). Los datos corresponden a la localidad de Pergamino para (A) dos épocas de siembra contrastantes y (B) dos condiciones de disponibilidad hídrica (riego y secano). En ambos casos la densidad fue de 8 plantas m⁻² y el suelo un Argiudol típico. Los datos en (A) se obtuvieron por simulación para la campaña 2013-2014 (fase neutra del fenómeno ENOS) con el modelo CERES-Maize (Jones y Kiniry, 1986) y una profundidad de suelo de 1,85 m. Los datos en (B) se obtuvieron mediante balance hídrico a partir de seguimiento de humedad edáfica hasta 1,80 m para una siembra del 20 de octubre durante la campaña 2021-2022 (fase *La Niña* del fenómeno ENOS; Otegui, datos no publicados).

La ETc máxima también varía por características del cultivo como el área foliar y la altura de planta, que definen la ‘rugosidad’ del canopeo y las resistencias al flujo de agua (Allen et al., 1998). Los efectos de las características del cultivo que lo distinguen de la ETo se integran en el coeficiente del cultivo ($Kc = ETc \text{ máxima} / ETP$; Figura 8.2). La tasa de evapotranspiración desde la siembra hasta aproximadamente cuando el cultivo alcanza el 10% de cobertura es afectada por los factores que controlan la evaporación desde el suelo (i.e., radiación solar incidente y humedad del horizonte superficial; Allen et al., 1998; Jensen y Allen, 2016). En esta etapa el Kc toma siempre valores menores a 1 (Figura 8.2). A medida que avanza el ciclo del cultivo el consumo de agua se incrementa en proporción al aumento en área foliar hasta un valor de $IAF \approx 3$, en que el cultivo alcanza $\approx 75\text{-}80\%$ de cobertura (Brun et al., 1972; Al-Kaisi et al., 1989; Villalobos y Fereres, 1990; Suyker y Verma, 2008; Pereira et al., 2020). En la etapa de máxima cobertura ($IAF \geq IAFc$; Capítulo 3) el Kc alcanza su valor máximo (Allen et al., 1998; Howell et al., 1997; Della Maggiora et al., 2003; Figura 8.2), para volver a decrecer a valores menores de 1 cuando el cultivo comienza a senescer (Steduto y Hsiao, 1998; Della Maggiora et al., 2003; Jensen y Allen, 2016; Figura 8.2). Si bien el patrón general es bastante constante, los valores estimados de Kc pueden variar entre ambientes y dentro de un mismo ambiente (Figura 8.2). Estas variaciones están fuertemente asociadas con la aproximación utilizada para estimar la ETP, pues distintas fórmulas difieren en las variables incluidas en el cálculo. Por un lado, la elección de la fórmula puede ser

particularmente crítica en algunos ambientes (e.g. utilizar aquellas que soslayan el contenido de humedad del aire en ambientes áridos). Por otro lado, la fuerte variación nos alerta sobre el mayor riesgo de incurrir en errores de estimación de la ETC al utilizar valores de K_c obtenidos en ambientes muy contrastantes del ambiente objetivo, más aún si desconocemos la aproximación utilizada para estimar la ETP. En general, los valores máximos de K_c para maíz derivados de calcular la ETP por Penman-Monteith oscilan entre 1,1 y 1,4 para los ambientes de la región Pampeana húmeda (Figura 8.2)

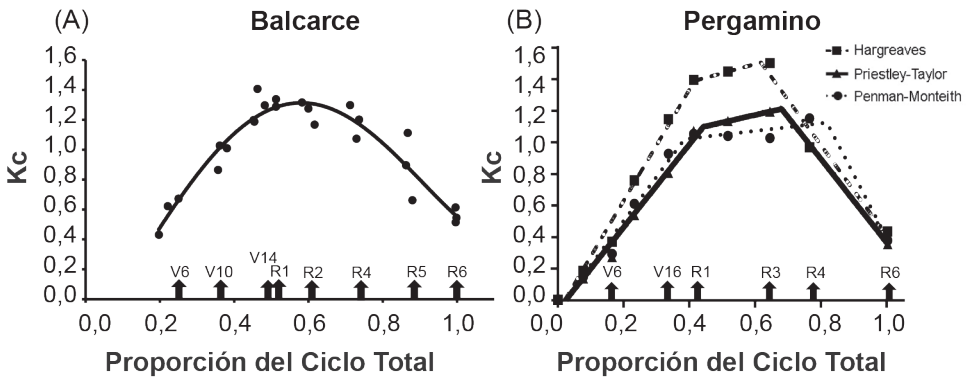


Figura 8.2. Evolución a lo largo del ciclo de la relación entre la ETC de maíz creciendo sin restricciones hídrico-nutricionales y la ETP ($K_c = ETC / ETP$). Los datos corresponden a dos ambientes (Balcarce y Pergamino). La duración del ciclo está expresada como proporción del ciclo total (estimado en tiempo térmico) y las flechas indican los estados fenológicos. Cada punto representa el valor medio de 3 repeticiones. Para Balcarce se combinaron datos de tres campañas agrícolas y la ETP se estimó por Penman-Monteith (Della Maggiora et al., 2003). Para Pergamino los datos son de una campaña y la ETP fue estimada por tres métodos (Otegui, datos no publicados). Para todos los modelos, $R^2 \geq 0,91$ ($P < 0,05$).

La ETC también se asocia fuertemente con la oferta de agua (Figura 8.1B). Cuando el agua disponible en el suelo para las plantas (ADP: porción contenida entre capacidad de campo y punto de marchitez) se encuentra por encima de un umbral crítico, el consumo de agua puede alcanzar sus valores máximos de acuerdo a la cobertura del cultivo y a la demanda evaporativa del ambiente. Disminuciones del ADP por debajo del umbral crítico (ADPu), resultan en deficiencias de agua que promueven reducciones en la ETC. Allen et al. (1998) indican para maíz que la ETC puede disminuir a partir de un ADPu de 0,55. Valores similares fueron encontrados por Ray y Sinclair (1997), quienes además determinaron diferencias entre híbridos en los umbrales de fracción de agua disponible por debajo de los cuales se limita la transpiración (Figura 8.3A). Sin embargo, se ha establecido un rango amplio (0,07 a 0,85) de ADPu (Grant et al., 1989; Sadras y Milroy, 1996; Ray y Sinclair, 1997), atribuible a las diferentes aproximaciones utilizadas en su determinación (e.g. diferentes estados fenológicos, condiciones de demanda evaporativa, tipo de suelo, profundidad de medición de agua en el suelo, macetas o campo).

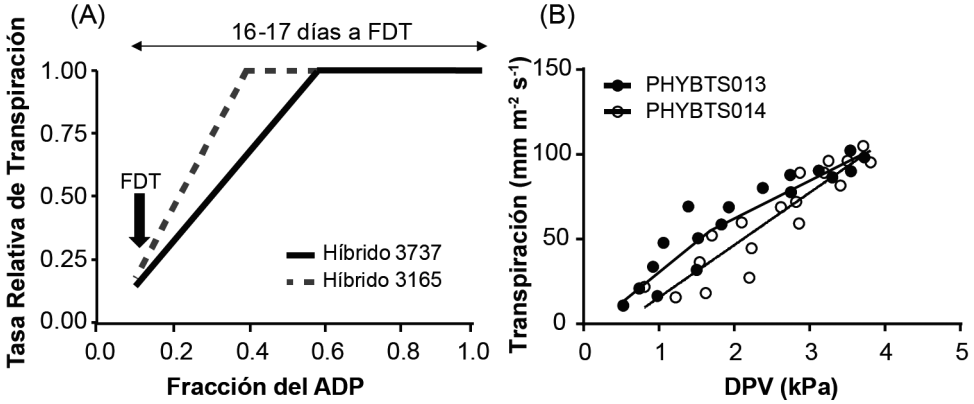


Figura 8.3. Diferencias genotípicas en la respuesta de (A) la tasa de transpiración relativa a la fracción de agua disponible para las plantas (ADP)(Adaptado de Ray y Sinclair, 1997), y (B) la tasa de transpiración al déficit de presión de vapor (DPV)(Adaptado de Ghilipoor et al., 2013). FDT: fin del tratamiento de restricción hídrica, cuando ADP= 0,12.

Las deficiencias de agua en el suelo provocan fluctuaciones en el continuo de potenciales agua suelo-hoja, que reducen la turgencia celular, la conductividad hidráulica de la planta y el movimiento estomático. Los procesos de expansión de tejidos (e.g. elongación foliar, elongación de entrenudos) son más sensibles a deficiencias hídricas de igual intensidad, duración y momento de ocurrencia que aquellos dependientes del intercambio gaseoso (e.g. transpiración y fotosíntesis (e.g. transpiración y fotosíntesis, Capítulo 3), por lo que $ADP_{expansión} > ADP_{transpiración}$ (Boyer, 1970; Sadras y Milroy, 1996). No obstante, las respuestas relativas entre reducción de interceptación asociada con una caída del IAF y reducción de transpiración a causa de una menor conductancia del canopeo (g_c) pueden variar al integrar todo el ciclo de cultivo, determinando que la proporción de radiación incidente interceptada debido a reducciones del IAF se vea menos afectada que la transpiración (Hernández et al., 2020, 2021) y la producción de biomasa (Muchow, 1989).

El maíz es una especie isohídrica (Tardieu y Simmoneau, 1998), es decir que mantiene altos potenciales agua en la hoja a través del control estomático, el cual involucra señales hidráulicas y no hidráulicas. Las hidráulicas se dan en respuesta directa a la reducción de turgencia provocada por el déficit hídrico, lo cual provoca la síntesis local de la fitohormona ácido abscísico (ABA). Estas señales permiten explicar reacciones rápidas como la reducción de la fotosíntesis alrededor del mediodía en suelos bien provistos de agua (Salah y Tardieu, 1997; Christmann et al., 2013). Las no hidráulicas son mediadas principalmente por ABA derivado de síntesis en raíces expuestas a suelos sujetos a un proceso de desecación (Barhun et al., 2002, Tardieu et al., 2010). Suelos secándose aumentan la concentración de ABA en el

xilema y en las hojas (Tardieu et al., 1992); este aumento de concentración de ABA en el xilema reduce la expansión foliar (Cramer y Quarrie, 2002) y promueve el cierre estomático. Esto resulta en disminuciones de g_c , que reducen la transpiración y evitan caídas pronunciadas en el potencial agua. A su vez, los efectos del ABA en el mantenimiento del estado hídrico estarían parcialmente mediados por la actividad de acuaporinas (i.e., proteínas mediadoras del pasaje de agua a través de las membranas celulares; Parent et al., 2009). En este sentido se ha demostrado, para el cultivo de maíz, que las acuaporinas influyen sobre la conductividad hidráulica de las raíces y promueven cambios en la turgencia celular y elongación de las hojas (Ehlert et al., 2009). Por otro lado, limitaciones a la transpiración, además de ser mediadas por una baja disponibilidad de agua en el suelo, pueden ocurrir ante incrementos en el DPV (Lambers et al., 2008). En este sentido, Gholipoor et al. (2013) demostraron que algunos genotipos de maíz presentan un umbral de DPV por encima del cual se limita la tasa de transpiración. (Figura 8.3B).

8.2.1. El sistema radical y la captación de agua

La capacidad del sistema radical de captar agua y abastecer la demanda atmosférica instalada sobre el canopeo determina el estado hídrico del cultivo (van Oosterom et al., 2016). La captación de agua se encuentra estrechamente relacionada con la arquitectura del sistema radical, es decir con su configuración espacial o despliegue geométrico (Lynch, 1995). El sistema radical se desarrolla principalmente entre la siembra y R2 (McCully, 1999), que es cuando alcanza su máxima profundidad (Figura 8.4; Capítulo 3). Para suelos sin limitaciones al crecimiento de raíces, la evolución de la profundización del enraizamiento sigue un patrón sigmoideo temporalmente similar al de generación del área foliar. Suelos con mayor densidad aparente (suelos francoarcilloso-limosos de la región Pampeana argentina respecto a los francos de Iowa, EEUU) y menores temperaturas (e.g., altas latitudes comparadas con bajas latitudes, siembras tempranas respecto a tardías) pueden retrasar el crecimiento de las raíces (Figura 8.4.) y modificar su velocidad de profundización (VPR). Las estimaciones de máxima VPR se encuentran en un rango entre 2,4 y 3,4 cm d⁻¹ y son alcanzadas entre 43 y 56 días desde la siembra en ambientes templados (Otegui et al., 2021). La máxima profundidad de raíces y la abundancia de raíces en cada capa de suelo varían con las condiciones ambientales. Por ejemplo, en un Argiudol típico con buena humedad, el 90% del agua extraída por las raíces se concentró en los primeros 0,8 m hasta la fase V10, progresando a 1,0 m en R1 y a 1,2 m en R6 (Gardiol et al., 1997). Similarmente, otros autores también han reportado que la mayor proporción de agua extraída ocurre hasta 1 m de profundidad (Roth et al., 2013; Hao et al., 2019), pero con alta concentración en el primer horizonte franco (30-50 cm) si el subyacente es fuertemente arcilloso, como en el caso del Bt de los argiudoles (Otegui et al., 1995). La profundidad del enraizamiento se incrementa en la medida que disminuye el agua disponible en el suelo (Dwyer et al., 1988). En este sentido, la profundidad de enraizamiento puede alcanzar 2,25 m

en suelos francos (Haplustoles típicos) cuando son expuestos a sequías terminales en un ambiente de latitudes medias (Dardanelli et al., 1997). Si bien la capacidad de extracción de agua disminuye en profundidad y con el aumento de la texturalidad, el segundo metro de profundidad puede representar una contribución muy importante al consumo total aún en Argiudoles típicos de la región Pampeana Central (Figura 8.4). Las raíces pueden atravesar capas densas cuando están húmedas o traspasarlas a través de grietas cuando los suelos se secan (Dardanelli et al., 2004). Sin embargo, capas con una alta densidad aparente pueden evitar la proliferación de raíces y afectar la extracción de agua en esa capa (Dardanelli et al., 2004) y subyacentes (Carretero et al., 2014), como ocurre en respuesta a largos períodos de agricultura continua (Cárcova et al., 2000) o a la labranza (Díaz-Zorita et al., 2002; Taboada y Alvarez, 2008).

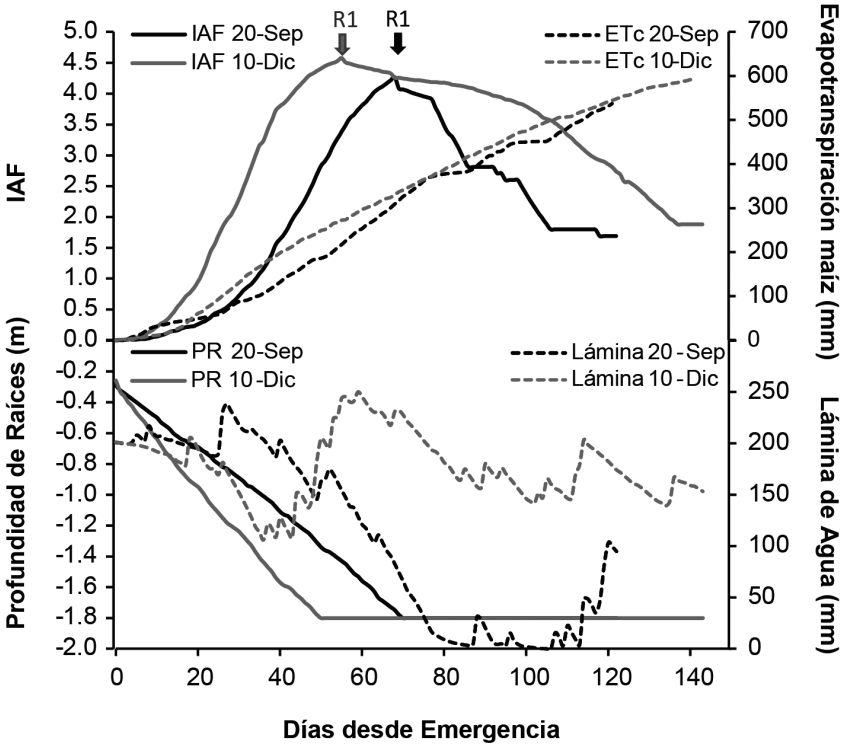


Figura 8.4. Evolución estimada de la profundidad de enraizamiento (PR) y generación de área foliar (IAF) de cultivos de maíz creciendo en secano bajo dos fechas de siembra contrastantes (20-Septiembre y 10-Diciembre) sobre un suelo Argiudol típico de Pergamino durante 2013-2014 (fase neutra del fenómeno ENOS). Se indica la evolución de la lámina de agua hasta 1,8 m de profundidad de suelo y la evapotranspiración del cultivo (ETc). Las estimaciones se realizaron con el modelo CERES-Maize (Jones y Kiniry, 1986).

8.2.2. Influencia del mejoramiento sobre la ET y la captación de agua

Híbridos actuales de maíz presentaron un consumo de agua similar al de híbridos antiguos, tanto en condiciones de secano como en condiciones sin limitación de agua en el suelo (Nagore et al., 2014; Curin et al., 2020). En concordancia, el requerimiento hídrico no se incrementó en híbridos liberados en EEUU en los últimos 50 años (Reyes et al., 2015; Marek et al., 2020).

El sistema radical de maíz se modificó a través del tiempo (Messina et al., 2021); los híbridos dobles (antiguos) presentaron mayor longitud radical y un sistema radical más expandido lateralmente en las capas superficiales que los híbridos simples (modernos). Sin embargo, estos cambios en la arquitectura del sistema radical no afectaron la capacidad de extracción de agua del suelo. Por otro lado, demostraron que los genotipos de maíz presentan diferencias en la proporción de aerénquima cortical en las raíces (i.e., tejido con grandes espacios intercelulares) y que una mayor proporción de este tipo de tejidos en las raíces reduce los costos metabólicos de exploración del suelo, por lo que puede ser considerado un carácter de utilidad para el mejoramiento de maíz para una mayor tolerancia al estrés hídrico.

8.3. Eficiencia en el uso del agua

Existe un consenso general respecto a utilizar una aproximación basada en el uso de recursos para interpretar la determinación del RG. Cuando no existen restricciones hídricas ni nutricionales para la determinación del rendimiento, el mismo depende de la eficiencia de captura y uso de la radiación para producir biomasa y de la proporción de la misma que es asignada a producir granos (Capítulo 3). Cuando se trabaja en condiciones de secano, con un correcto manejo sanitario y nutricional, se explora el denominado rendimiento alcanzable limitado por agua. En estos casos, para maximizar el rendimiento en grano es necesario combinar el mayor consumo de agua posible con una alta eficiencia en el uso del agua (EUA). Utilizando este criterio, el rendimiento en grano se puede expresar como el producto entre el consumo de agua durante la estación de crecimiento y la eficiencia con la que el agua consumida es utilizada para producir grano (Viets, 1962; Howell, 2001). Así, se pueden establecer diferentes aproximaciones (Ecuaciones 8.1-8.3) según la información disponible y el objetivo del análisis (Sinclair et al., 1984).

$$RG = ET_c \times EUA_{B,ETc} \times IC \quad (8.1)$$

$$RG = T \times EUA_{B,T} \times IC \quad (8.2)$$

$$RG = ET_c \times EUA_{G,ETc} \quad (8.3)$$

La EUA puede referirse entonces a la capacidad para producir biomasa (EUA_B) o directamente grano (EUA_G) por cada unidad de agua consumida, pudiendo a su vez estar basada en la ET_c ($EUA_{B,ETc}$ y $EUA_{G,ETc}$) o en la transpiración de las plantas ($EUA_{B,T}$). La producción de biomasa está más estrechamente asociada con T que

con ET_c ya que la segunda incluye una cantidad de agua 'improductiva' de magnitud variable (la E_s). Por otro lado, la EUA_G presenta generalmente mayor variabilidad que la EUA_B debido a que el IC es inestable en maíz en condiciones de secano. Estos aspectos se discuten a continuación.

8.3.1. Factores que afectan la EUA

Los factores que influyen a la $EUA_{G,ET}$ son (i) la proporción de transpiración respecto a la ET_c , (ii) la capacidad de producir biomasa por unidad de agua transpirada ($EUA_{B,T}$) o eficiencia de transpiración, y (iii) la partición de biomasa a estructuras reproductivas.

Proporción de transpiración y evaporación respecto a ET_c (E_s/ET_c y T/ET_c)

Como se indicó en secciones previas, la transpiración es el proceso del consumo de agua que se asocia estrechamente con la producción de biomasa (Passioura y Angus, 2010). En cambio, la evaporación implica una pérdida no productiva de agua, principalmente, desde la superficie del suelo, por lo que una menor proporción de E_s/ET_c se ha asociado con incrementos en la EUA_{G,ET_c} (Rattalino-Edreira et al., 2018). Diversos trabajos indican que la contribución de la evaporación al consumo total de agua durante el ciclo del cultivo de maíz es del orden del 30% (Liu et al., 2002; Kang et al., 2003; Alberto et al., 2014). La evaporación es afectada por la disponibilidad de agua en las capas superficiales de suelo y por la fracción de radiación solar que llega a la superficie del suelo (Ritchie, 1972). Así, en ambientes con baja frecuencia de precipitaciones, hay una limitación a la evaporación (Van Dook et al., 2010) que contribuye a una mayor proporción T/ET_c . A su vez, a medida que avanza el ciclo del cultivo e incrementa el índice de área foliar (IAF) disminuye la radiación solar incidente sobre el suelo y, en consecuencia, se reduce E_s/ET_c respecto a T/ET_c (Allen et al., 1998; Liu et al., 2002; Alberto et al., 2014; Jensen y Allen, 2016).

Eficiencia de transpiración ($EUA_{B,T}$)

Este término se refiere a la cantidad de biomasa producida relativa a la cantidad de agua perdida exclusivamente a través de la transpiración (Sinclair et al., 1984). Para maíz se han reportado valores máximos de $EUA_{B,T}$ entre $54,4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ mm}^{-1}$ (Grassini et al., 2009) y $82 \text{ kg ha}^{-1} \text{ mm}^{-1}$ (Otegui et al., 1995) que conllevarían a pérdidas mínimas por E_s durante el ciclo del cultivo (entre 25 mm y 123 mm). La transpiración es principalmente afectada por la conductancia estomática (g_s) (que determina, entre otras variables, la conductancia del canopeo) y el gradiente de concentración de vapor de agua entre el interior y el exterior de la hoja (DPV). Así, altos DPV implican usualmente un aumento de la transpiración (Figura 8.3B) sin cambio en la fijación de carbono, con la consecuente disminución de la $EUA_{B,T}$. Por el contrario, la disminución en la conductancia estomática en respuesta a una

disminución en el contenido hídrico del suelo afecta proporcionalmente más a la transpiración (sólo una de las dos resistencias involucradas en el flujo de agua desde el mesófilo hacia la atmósfera) que a la fijación de carbono (sólo una de las tres resistencias involucradas en la fijación de CO_2 desde la atmósfera) mejorando la $\text{EUA}_{\text{B,T}}$ (Lambers et al., 2008). Las deficiencias hídricas pueden reducir la $\text{EUA}_{\text{B,T}}$ por factores no estomáticos (Capítulo 3).

Partición de biomasa a estructuras reproductivas (IC)

El rendimiento del cultivo de maíz es altamente sensible a deficiencias hídricas, particularmente cuando éstas ocurren en el período cercano a la floración (Figuras 8.5A,B). Como se ha analizado previamente (Capítulo 4), la partición de biomasa a estructuras reproductivas es afectada primeramente por la capacidad del cultivo de crecer durante el período crítico de determinación del número de granos (NG). El NG es el componente numérico que se asocia en mayor medida con las variaciones en el rendimiento del cultivo de maíz en respuesta a déficits hídricos que tienen lugar alrededor de la floración (Hall et al., 1981), y este componente responde de manera curvilínea ante incrementos en la tasa de crecimiento del cultivo en el período crítico (TCCpc) (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999; Capítulo 4). Por lo tanto, cambios en la disponibilidad hídrica que causen variaciones en la TCCpc afectan directa o indirectamente el NG y, consecuentemente, el rendimiento (Capítulo 4; Andrade et al., 2002; Echarte y Tollenaar, 2006)(Figura 8.5C). No obstante este patrón general de respuesta del rendimiento a deficiencias hídricas durante el período crítico a través de cambios en el NG, en este período también se establece el tamaño potencial del grano (Capítulo 5). Así, un estrés en esta etapa también puede afectar el rendimiento a través de reducciones del PG final aún si las condiciones hídricas son favorables durante el llenado activo del grano. Adicionalmente, deficiencias hídricas que afecten el crecimiento durante el llenado del grano producirán una reducción proporcionalmente equivalente en el PG (Borrás et al., 2004; Capítulos 5 y 6).

8.3.2. Influencia del mejoramiento sobre la $\text{EUA}_{\text{G,ET}}$

La $\text{EUA}_{\text{G,ET}}$ de híbridos modernos de maíz es mayor que la de híbridos antiguos liberados en la década del 80 (Nagore et al., 2017; Curín et al., 2020). Curín et al (2020) informaron aumentos de $\text{EUA}_{\text{G,ET}}$ del 0,5% por año para híbridos liberados en Argentina entre 1980 y 2012. Así, híbridos liberados en Argentina en la década de 2000 y 2010, sin limitaciones de agua ni deficiencias de nutrientes, presentaron $\text{EUA}_{\text{G,ET}}$ del orden del 21 al 26,4 $\text{kg ha}^{-1} \text{mm}^{-1}$ mientras que la $\text{EUA}_{\text{G,ET}}$ de híbridos liberados en la década de 1980 fue del orden de 18 a 21 kg ha mm^{-1} en ambientes no limitados por agua. La mayor ventaja en $\text{EUA}_{\text{G,ET}}$ de los híbridos modernos respecto de los antiguos fue en ambientes limitados por agua (Nagore et al., 2017), principalmente asociado a una mayor capacidad de fijar granos ante similares consumos de agua en el período crítico.

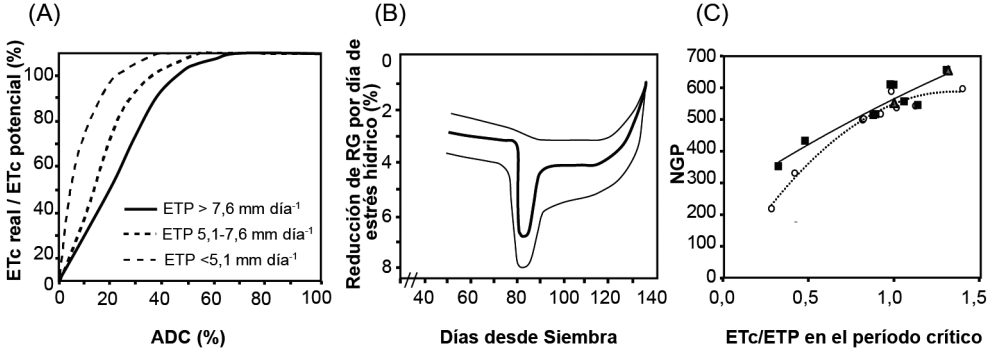


Figura 8.5. (A) Respuesta de la tasa relativa de evapotranspiración del cultivo (ETc real/ETc potencial) para diferentes niveles de agua disponible (ADC) y demanda atmosférica previa a la floración. La demanda está caracterizada por la evapotranspiración potencial (ETP). (B) Reducción porcentual del rendimiento en grano (RG) en respuesta a la ocurrencia de un día de estrés hídrico según el estado ontogénico del cultivo. El cómputo de día de estrés deriva de (A) y se obtiene como $[Índice\ de\ Estrés = 1 - ETc\ real/ETc\ potencial]$. La línea central gruesa representa el valor promedio y las adyacentes finas los valores extremos. (C) Número de granos por planta (NGP) en función de la evapotranspiración diaria media del cultivo (ETc) en el período crítico de determinación del NG, estandarizada por la ETP del mismo período, para dos híbridos modernos (cuadrados negros) y un híbrido antiguo (cuadrados blancos), en condiciones contrastantes de agua en el suelo durante cuatro campañas en Balcarce. (A) y (B) adaptados de Shaw (1988). (C) adaptado de Nagore et al. (2017).

8.4. Recomendaciones para maximizar el rendimiento en función del recurso agua

A lo largo de este capítulo se han analizado los principales procesos que determinan el consumo y uso del agua para producir biomasa y grano por parte de un cultivo de maíz. Los mismos se sintetizan en el diagrama de la Figura 8.6. A continuación se discutirán brevemente algunas pautas de manejo del cultivo para maximizar el rendimiento en grano según el nivel de oferta hídrica. En otros capítulos se evaluarán en más profundidad los aspectos relativos al mejoramiento genético orientado a ambientes proclives a estrés hídrico.

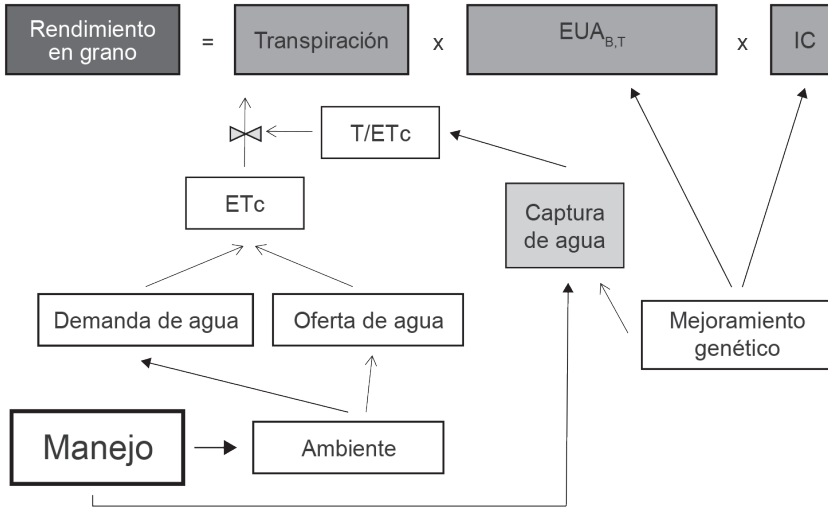


Figura 8.6: Síntesis de la determinación del rendimiento en grano de maíz a través de los procesos modulados por el consumo de agua. ETc: evapotranspiración del cultivo; $\text{EUA}_{B,T}$: eficiencia en el uso del agua transpirada para producir biomasa; IC: índice de cosecha; T: transpiración.

8.4.1. Manejo del cultivo en condiciones sin limitaciones de agua

De lo expuesto anteriormente, resulta evidente que en ambientes sin limitaciones hídricas, el mayor rendimiento en grano se obtendrá a partir de la maximización del consumo de agua y de la $\text{EUA}_{G,ETc}$. Así, prácticas de manejo que incrementen la cobertura del cultivo y la intercepción de radiación, aumentan el consumo de agua (Xu et al., 2018; Hernández et al., 2015; 2020). En este sentido, varios trabajos destacaron que el suministro de nitrógeno (N) (Pandey et al., 2000; Ogola et al., 2002; Adamtey et al., 2010) o el aumento en la densidad de plantas (Tambascio et al., 2002; Jiang et al., 2014; Hernández et al., 2020) incrementaron el consumo de agua en maíz. En Balcarce se registraron aumentos en el consumo de agua del orden del 3 al 8% que se asociaron estrechamente con el incremento en intercepción de radiación logrado por el suministro de N (Hernández, et al., 2015). Asimismo, ante aumentos en la densidad de plantas que representaron cambios significativos en la intercepción de radiación por el cultivo (por ejemplo, ante incrementos de 4 a 8 plantas m^{-2}) se registraron aumentos del consumo de agua del orden del 8% (Hernández et al., 2020). Por su parte, híbridos de mayor largo de ciclo de crecimiento presentaron mayores consumos de agua que híbridos de menor duración, asociado principalmente con una mayor duración del área foliar verde y no con mayores máximos de tasas de consumo de agua diaria (Howell et al., 1997).

Dada la alta sensibilidad del rendimiento en grano de maíz a la disponibilidad hídrica, prácticas de manejo del cultivo que incrementen la cobertura del suelo tienen el potencial de reducir el componente evaporación y aumentar la proporción de transpiración en la ETC, mejorando así uno de los tres procesos que influyen a la $EUA_{G,ETc}$. Prácticas de manejo que mantienen residuos en superficie (Greb, 1966; Adams et al., 1976) disminuyen la cantidad de radiación solar directa que llega al suelo y pueden disminuir la evaporación respecto de suelos descubiertos (Steiner, 1989). En particular, el efecto de la cobertura del suelo sobre la reducción de la evaporación es mayor en ambientes con alta frecuencia de eventos de mojado (Van Dock et al., 2010; Monzón et al., 2006). También, varios trabajos destacaron que el uso de cubiertas plásticas en el suelo mejora la $EUA_{G,ETc}$ (e.g. Zhang et al., 2017; Yu et al., 2018). Por otra parte, prácticas de manejo como la fertilización con N o el incremento en la densidad de plantas, que resultan en un aumento en la intercepción de radiación solar por el cultivo, mejoran la proporción de transpiración en ETC (Hernández et al., 2015, 2020; Figura 8.7A) y contribuyen al aumento de $EUA_{G,ETc}$ (Al-Kaisi y Yin, 2003; Lamm et al., 2008; Ritchie y Basso, 2008; Hernández et al., 2015; 2020).

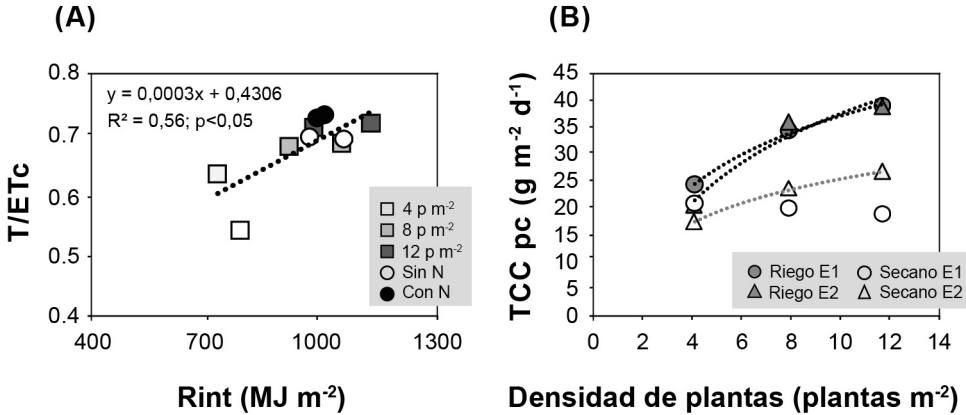


Figura 8.7. (A) Proporción de transpiración respecto al consumo total del cultivo (T/ETc) en función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (Rint) durante el ciclo de cultivos de maíz creciendo en Balcarce sin limitantes de agua en (i) diferente nivel de provisión de N y una densidad de 8 plantas m⁻² durante dos campañas de cultivo, o (ii) tres densidades de plantas sin deficiencias de N (4, 8 y 12 plantas m⁻²) durante dos campañas de cultivo. Los valores de Rint fueron corregidos según Charles Edwards y Lawn (1984). Adaptado de Hernández et al. (2015; 2020). (B) Tasa de crecimiento del cultivo en el periodo crítico en función de la densidad de plantas, para híbridos de maíz creciendo bajo riego o seco durante dos estaciones de crecimiento (Hernández et al., 2020).

Algunos estudios han demostrado que prácticas de manejo como la fertilización con N (Adamtey et al., 2010; Teixeira et al., 2014; Hernández et al., 2021) o el aumento en la densidad de plantas (Hernández et al., 2021) incrementaron la eficiencia de transpiración ($EUA_{B,T}$). En este sentido, se demostró que los aumentos en

eficiencia de transpiración se asociaron con incrementos en la eficiencia en el uso de la radiación cuando se fertilizó con N, mientras que se asociaron con reducciones en la conductancia foliar y del canopeo en su conjunto cuando se aumentó la densidad de plantas (Hernández et al., 2021). También, en condiciones sin limitaciones de agua, prácticas de manejo como incrementos en la densidad de plantas (Andrade et al., 2002) o la fertilización nitrogenada (Uhart y Andrade, 1995), que aumentan la tasa de crecimiento del cultivo en el período crítico de definición del número de granos, tienen el potencial de mejorar la fijación de granos y contribuir a un incremento en la $EUA_{G,ETc}$ (Hernández et al., 2020). En Balcarce, los incrementos en $EUA_{G,ET}$ por aumentar la densidad de plantas de 4 a 8 plantas m^{-2} fueron del orden del 10 al 22% (Hernández et al., 2020).

8.4.2. Manejo del cultivo en ambientes limitados por agua

La alta sensibilidad del rendimiento de maíz a la disminución de recursos durante el período crítico (Capítulo 4) denota la importancia de ajustar el manejo a los recursos disponibles en el ambiente. En este sentido, en condiciones de deficiencias de agua que limitan la ETc (Figura 8.1B) cobra especial importancia maximizar la $EUA_{G,ETc}$ para evitar reducciones drásticas del rendimiento (Ecuación 8.3).

En ambientes con una alta probabilidad de deficiencias de agua en el período crítico, se sugiere un manejo conservador que disminuya el consumo de agua en etapas vegetativas y transfiera parte del recurso al período reproductivo (Sinclair, 2017; Hao et al., 2019). En este sentido, prácticas que promueven una cobertura acelerada del suelo por parte del canopeo no serían aconsejables, dado que en condiciones de deficiencia de agua es esperable que (i) el componente E_s de la ETc se limite rápidamente, ya que sólo involucra a los primeros ≈ 30 cm de suelo, y (ii) aumente el riesgo de disminuir la disponibilidad de agua en el período reproductivo. Por ejemplo, se comprobó que la reducción del espaciamiento entre hileras en maíz (de 70 a 35 cm) promovió un mayor consumo de agua en etapas vegetativas y una menor disponibilidad de agua en el suelo al inicio del período crítico (Barbieri et al., 2012). Asimismo, Hernández et al. (2020) demostraron que deficiencias de agua en el período crítico limitaron las tasas de crecimiento del cultivo en alta densidad, reduciéndolas a valores similares a los obtenidos en baja densidad de plantas (Figura 8.7B). Por lo que reducciones en la densidad de plantas, no sólo son convenientes para conservar el agua y transferirla a períodos reproductivos, sino que además promueven una mayor disponibilidad de agua para cada planta en el momento crítico (Capítulo 4). Por otro lado, se ha recomendado el retraso en la fecha de siembra para disminuir las deficiencias de agua en el período crítico (Maddoni, 2012; Mercau y Otegui, 2015; Rotili et al., 2019) en tanto el deterioro en el ambiente fototérmico y las heladas tempranas (Bonelli et al., 2016; Maddoni, 2012) no penalicen excesivamente el rendimiento en grano. Asimismo, la capacidad de algunos genotipos de limitar la transpiración ante altos DPV en estados iniciales del ciclo (Figura 8.3B) permitiría conservar más agua en el suelo para ser utilizada en

momentos más críticos de la estación de crecimiento, contribuyendo a incrementar la $EUA_{G,ETc}$ (Sinclair, 2017).

Los conceptos de manejo de cultivos en ambientes limitados por agua se amplían en los capítulos 9, 10, 12 y 13.

8.5. Principales conceptos prácticos

- El consumo de agua es mayor cuanto mayor es la demanda evaporativa del ambiente, la cobertura del cultivo y la disponibilidad de agua en el suelo.
- Los factores directamente relacionados con la eficiencia de uso de agua ($EUA_{G,ETc}$) son (i) la proporción de transpiración respecto a la ETc , (ii) la capacidad de producir biomasa por unidad de agua transpirada ($EUA_{B,T}$) o eficiencia de transpiración), y (iii) la partición de biomasa a estructuras reproductivas.
- Los procesos de expansión de tejidos son más sensibles a deficiencias hídricas de igual intensidad, duración y momento de ocurrencia que aquellos dependientes del intercambio gaseoso (e.g. transpiración y fotosíntesis).
- El rendimiento del cultivo de maíz es altamente sensible a deficiencias hídricas, particularmente cuando estas ocurren en el período alrededor de la floración. Cambios en la disponibilidad hídrica que determinen variaciones en la tasa de crecimiento del cultivo en este período crítico determinan cambios en el número de granos y en el peso potencial del grano y, consecuentemente, en el rendimiento.
- En ambientes sin limitaciones hídricas, el mayor rendimiento en grano se logra a partir de la maximización del consumo de agua y de la $EUA_{G,ETc}$.
- En condiciones de deficiencias de agua que limitan el consumo cobra especial importancia maximizar la $EUA_{G,ETc}$ para evitar drásticas reducciones en el rendimiento en grano.

8.6. Referencias

- Adams J. E., G. Arkin y J. Ritchie. 1976. Influence of Row Spacing and Straw Mulch on First Stage Drying 1. *Soil Science Society of America Journal* 40(3): 436-442.
- Adamtey N., O. Cofie, K. Ofori-Budu, J. Ofori-Anim, K. Laryea y D. Forster. 2010. Effect of N-enriched co-compost on transpiration efficiency and water-use efficiency of maize (*Zea mays* L.) under controlled irrigation. *Agric. Water Manag.* 97: 995–1005.
- Adamtey N., C. Olufunke, K. Ofori-Budu, J. Ofori-Anim, K. Laryea y F. Dionys. 2010. Effect of enriched co-compost on transpiration efficiency and water-use efficiency of maize (*Zea mays* L.) under controlled irrigation. *Agric. Water Manag.* 97: 995–1005.
- Alberto M.C.R., J. Quilty, R. Buresh, R. Wassmann, S. Haidar, T. Correa Jr. y J. Sandro. 2014. Actual evapotranspiration and dual crop coefficients for dryseeded rice and hybrid

- maize grown with overhead sprinkler irrigation. *Agricultural Water Management* 136: 1–12.
- Al-kaisi M., L. Brun y J. Enz. 1989. Transpiration and evapotranspiration from maize as related to leaf area index.
- Al-Kaisi M.M. y X. Yin. 2003. Effects of nitrogen rate, irrigation rate, and plant population on corn yield and water use efficiency. *Agron. J.* 95: 1475–1482.
- Allen R.G., L. Pereira, D. Raes y M. Smith. 1998. *Crop Evapotranspiration-Guidelines for computing crop water requirements-FAO Irrigation and drainage paper 56*. Fao, Rome, 300(9).
- Andrade F. H., L. Echarte, R. Rizzalli, A. Della Maggiora y M. Casanovas. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science*, 42(4): 1173-1179.
- Andrade F. H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero y O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*, 39(2): 453-459.
- Andrade J.F. y E. Satorre. 2015. Single and double crop systems in the Argentine Pampas: environmental determinants of annual grain yield. *Field Crops Res.* 177: 137–147.
- Aramburu Merlos F., JP Monzon, JL. Mercau, M. Taboada, FH. Andrade, AJ. Hall, E. Jobbagy, KG. Cassman y P. Grassini. 2015. Potential for crop production increase in Argentina through closure of existing yield gaps. *Field Crops Research* 184: 145–154.
- Bahrún A., C. Jensen, F. Asch y V. Mogensen. 2002. Drought-induced changes in xylem pH, ionic composition, and ABA concentration act as early signals in field-grown maize (*Zea mays* L.). *J. Exp. Bot.* 53: 251–263.
- Barbieri P.A., L. Echarte, A. della Maggiora, V. Sadras, H. Echeverría y F. Andrade. 2012. Maize evapotranspiration and water-use efficiency in response to row spacing. *Agron. J.* 104: 939–944.
- Bonelli L.E., J. Monzon, A. Cerrudo, R. Rizzalli y F. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *F. Crop. Res.* 198: 215–225.
- Boyer J.S. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46: 233–235.
- Borrás L., G. Slafer y M. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *F. Crop. Res.* 86(2–3): 131–146. doi: 10.1016/j.fcr.2003.08.002.
- Brouwer C. y M. Heibloem. 1986. *Irrigation water management. Training manual no. 3* FAO.
- Brun L.J., E. Kanemasu y W. Powers. 1972. Evapotranspiration from soybean and sorghum fields. *Agron. J.* 64: 145-148.
- Calviño P. A., F. Andrade y V. Sadras. (2003). Maize yield as affected by water availability, soil depth, and crop management. *Agronomy journal*, 95(2): 275-281.
- Carcova J., G. Maddonni y C. Ghera. 2000. Long-term cropping effects on maize: Crop evapotranspiration and grain yield. *Agronomy Journal*, 92: 1256 – 1265.
- Carretero R., F. Bert y G. Podestá. 2014. Maize root architecture and water stress tolerance: an approximation from crop models. *Agron. J.* 106: 2287–2295. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0214>
- Charles-Edwards D.A. y R. Lawn. 1984. Light interception by grain legume crops. *Plant Cell Environ.* 7: 247–251.
- Christmann A., E. Grill y J. Huang. 2013. Hydraulic signals in long-distance signaling. *Curr. Opin. Plant Biol.* 16(3): 293–300. doi: 10.1016/j.pbi.2013.02.011.
- Cramer G.R. y S. Quarrie. 2002. Abscisic acid is correlated with the leaf growth inhibition of

- four genotypes of maize differing in their response to salinity. *Funct. Plant Biol.* 29: 111.
- Curin F., A. Severini, F. González y M. Otegui. 2020. Water and radiation use efficiencies in maize: breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. *Field Crop. Res.* 246. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107683>
- Dardanelli J.L., D. Collino, M.E. Otegui y V. Sadras. 2003. Bases funcionales para el manejo del agua en cultivos de granos. En : Producción de granos, bases funcionales para su manejo (Eds. Satorre et al.). Facultad de Agronomía.
- Dardanelli J.L., O. Bachmeier, R. Sereno y R. Gil. 1997. Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam haplustoll. *Field Crop. Res.* 54: 29–38. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00017-8](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00017-8)
- Dardanelli J.L., J. Ritchie, M. Calmon, J. Andriani y D. Collino. 2004. An empirical model for root water uptake. *F. Crop. Res.* 87: 59-71. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.09.008>.
- Della Maggiora A., A. Irigoyen y J. Gardiol. 2002. Coeficientes de cultivo de maíz basados en la evapotranspiración de referencia Penman-Monteith. Conference: XIII Congresso Brasileiro de Agrometeorologia At: Santa María, Brazil Volume: 1.
- Díaz-Zorita M., G. Duarte y J. Grove. 2002. A review of no-till systems and soil management for sustainable crop production in the sub-humid and semiarid Pampas of Argentina. *Soil Tillage Res.* 65: 1–18.
- Dwyer L.M., D.W. Stewart y D. Balchun. 1988. Rooting characteristics of corn, soybeans and barley as a function of available water and soil physical characteristics. *Can. J. Soil Sci.* 68:121–132.
- Echarte L. y M. Tollenaar, M. 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Science* 46(2): 870-878.
- Ehlert C., C. Maurel, F. Tardieu y T. Simonneau. 2009. Aquaporin mediated reduction in maize root hydraulic conductivity impacts cell turgor and leaf elongation even without changing transpiration. *Plant Physiology* 150: 1093–1104.
- Facchi A., O. Gharsallah, C. Corbari, D. Masseroni, M. Mancini y C. Gandolfi. 2013. Determination of maize crop coefficients in humid climate regime using the eddy covariance technique. *Agricultural Water Management* 130: 131-141.
- Gardiol J.M. , A.I. Irigoyen, A.I. Della Maggiora y V. Silva. 1997. Patrón de extracción de agua de cultivos de maíz y soja en Balcarce. *Revista de la Facultad de Agronomía. UBA.* 17, pp. 137-142.
- Gholipour M. S. Choudhary, T. R. Sinclair C. D. Messina y M. Cooper. 2013. Transpiration Response of Maize Hybrids to Atmospheric Vapour Pressure Deficit *J Agro Crop Sci* 199 (2013) 155–160
- Grant R. F., B. Jackson, J. Kiniry y G. F. Arkin. 1989. Water deficit timing effects on yield components in maize. *Agronomy Journal.* 81: 61-65.
- Grassini P., H. Yang y K. Cassman. 2009. Limits to maize productivity in Western Corn-Belt: A simulation analysis for fully irrigated and rainfed conditions. *Agric. For. Meteorol.* 149(8): 1254–1265. [doi:10.1016/j.agrformet.2009.02.012](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.02.012).
- Greb B. W. 1966. Effect of Surface-Applied Wheat Straw on Soil Water Losses by Solar Distillation 1. *Soil Science Society of America Journal*, 30(6): 786-788.
- Hall A.J., J. Lemcoff y N. Trápani. 1981. Water Stress Before and During Flowering in Maize and Its Effects on Yield, its Components and their Determinants. *Maydica XXVI:* 19–38.
- Hao B., Q. Xue, T. Marek, K. Jessup, J. Becker, X. Hou, W. Xu, E. Bynum, B. Bean, P. Colaizzi y T. Howell. 2019. Grain yield, evapotranspiration, and water-use efficiency of maize

- hybrids differing in drought tolerance. *Irrig. Sci.* 37: 25–34.
- Heatherly L.G. y J. Ray. 2007. Soybean and Corn. En: *Irrigation of Agricultural Crops*, Volume 30, Second Edition Editor(s): R.J. Lascano, R.E. Sojka. *Agronomy Monographs* DOI:10.2134/agronmonogr30.2ed
- Hernández M., L. Echarte, A. Della Maggiora, M. Cambareri, P. Barbieri y D. Cerrudo. 2015. Maize water use efficiency and evapotranspiration response to N supply under contrasting soil water availability. *Field Crops Res.* 178: 8–15.
- Hernández M.D., C. Alfonso, A. Cerrudo, M. Cambareri, A. Della Maggiora, P. Barbieri, M. Echarte y L. Echarte. 2020. Eco-physiological processes underlying maize water use efficiency response to plant density under contrasting water regimes. *Field Crops Res.* 254: 107844.
- Hernández M.D., C. Alfonso, M.M. Echarte, A. Cerrudo, L. Echarte. 2021. Maize transpiration efficiency increases with N supply or higher plant densities, *Agricultural Water Management*, 250, 106816, <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.106816>.
- Howell T.A., J. Steiner, A. Schneider, S. Evett y J. Tolk. 1997. Seasonal and maximum daily evapotranspiration of irrigated winter wheat, sorghum, and corn: Southern High Plains. *Transaction of the ASAE* 40: 623–634.
- Howell T.A. 2001. Enhancing water use efficiency in irrigated agriculture. *Agron. J.* 93 (2): 281–289.
- Jensen M.E. y R. Allen (Eds.). 2016. *Evaporation, Evapotranspiration, and Irrigation. Water Requirements*, second ed. ASCE Manual 70, ASCE, Reston, VI, p. 744.
- Jiang Xuelian J. et al. 2014. Crop coefficient and evapotranspiration of grain maize modified by planting density in an arid region of northwest China. *Agricultural Water Management*, 142, 135-143.
- Jones C.A. y J. Kiniry. 1986. *CERES-Maize. A simulation model of maize growth and development*. Texas A&M University Pres, College Station, TX.
- Kang S.Z., B. Gu, T. Du y J. Zhang. 2003. Crop coefficient and ratio of transpiration to evapotranspiration of winter wheat and maize in a semi-humid region. *Agric. Water Manage.* 59: 239–254.
- Lambers H., et al. 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer Science+Business Media, LLC.
- Lamm F. R., R.M. Aiken y A.A. Abou Kheira. 2008. Corn Yield And Water Use Characteristics As Affected By Tillage, Plant Density, And Irrigation. *Transactions Of The Asabe*. Vol. 52(1): 133-143.
- Liu C., X. Zhang y Z. Zhang. 2002. Determination of daily evaporation and evapotranspiration of winter wheat and maize by large-scale weighing lysimeter and micro-lysimeter. *Agricultural and Forest Meteorology* 111: 109-120.
- Lynch, J. 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.* 109: 7-13.
- 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.
- Marek G.W., T.H. Marek, S.R. Evett, J.M. Bell, P.D. Colaizzi, D.K. Brauer y T.A. Howell. 2020. Comparison of Lysimeter-Derived Crop Coefficients for Legacy and Modern Drought-Tolerant Maize Hybrids in the Texas High Plains. *Transactions of the ASABE*. 63(5): 1243-1257. (doi: 10.13031/trans.13924)
- Marek G.W., T. Marek, S. Evett, J. Bell, P. Colaizzi, D. Brauer y T. Howell. 2020. Comparison of lysimeter-derived crop coefficients for legacy and modern drought-tolerant maize hybrids in the Texas High Plains. *Transactions of the ASABE*. 63(5): 1243-1257.
- McCully M.E., 1999. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50: 695–718. <https://doi.org/10.1146/an>

- nurev.arplant.50.1.695.
- Meng Q., X. Chen, D. Lobell, Z. Cui, Y. Zhang, H. Yang y F. Zhang. 2016. Growing sensitivity of maize to water scarcity under climate change. *Sci. Rep.* 6. <https://doi.org/10.1038/srep19605>.
- Mercau J.L. y M.E. Otegui. 2015. A modeling approach to explore water management strategies for late-sown maize and double-cropped wheat-maize in the rainfed pampas region of Argentina. In: Ahuja, L.R., Ma, L., Lascano, R.J. (Eds.), *Advances in Agricultural Systems Modeling*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, pp. 351–373.
- Messina C., D. McDonald, H. Poffenbarger, R. Clark, A. Salinas, Y. Fang, C. Ghossein, T. Tang, G. Graham, G. Hammer y M. Cooper. 2021. Reproductive resilience but not root architecture underpins yield improvement under drought in maize. *Journal of Experimental Botany*. 72: 5235–5245.
- Monzón J. P., V. Sadras y F. Andrade. 2006. Fallow soil evaporation and water storage as affected by stubble in sub-humid (Argentina) and semi-arid (Australia) environments. *Field Crops Research*, 98(2-3): 83-90.
- Muchow R.C. 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment II. Effect of water deficits. *F. Crop. Res.* 20: 207–21.
- Nagore M.L., L. Echarte, F.H. Andrade y A. Della Maggiora. 2014. Crop evapotranspiration in Argentinean maize hybrids released in different decades. *F. Crop. Res.* 155: 23–29. doi: 10.1016/j.fcr.2013.09.026.
- Nagore M.L., A. Della Maggiora, F.H. Andrade y L. Echarte. 2017. Water use efficiency for grain yield in an old and two more recent maize hybrids. *F. Crop. Res.* 214: 185–193. doi: 10.1016/j.fcr.2017.09.013.
- Ogola J.B.O., T. Wheeler y P. Harris. 2002. Effects of nitrogen and irrigation on water use of maize crops. *Field Crops Res.* 78: 105–117.
- Otegui M.E., F. Andrade y E. Suero. 1995a. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *F. Crop. Res.* 40: 87–94.
- Otegui M.E., A.G. Cirilo, S.A. Uhart y F.H. Andrade. 2021. Maize. In: Sadras, V.O. and Calderini, D.F., Editors, *Crop Physiology Case Histories for Major Crops*. 1st ed. Academic Press. 716 pp.
- Pandey R.K., J. Maranville y A. Admou. 2000. Deficit irrigation and nitrogen effect on maize in a Sahelian environment. I. Grain yield and yield components. *Agric. Water Manag.* 46: 1–13.
- Parent B., C. Hachez, E. Redondo, T. Simonneau, F. Chaumont y F. Tardieu. 2009. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. *Plant Physiol.* 149: 2000–2012.
- Passioura J.B. y J. Angus. 2010. *Improving Productivity of Crops in Water-Limited Environments*, Editor(s): Donald L. Sparks, *Advances in Agronomy*, Academic Press 106: 37–75.
- Pereira L.S., P. Paredes, F. Melton, T. Wang, L. Johnson, R. López-Urrea, J. Cancela y R. Allen. 2020. Prediction of crop coefficients from fraction of ground cover and height. Background and validation using ground and remote sensing data. *Agricult. Water Manag.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106197>.
- Rattalino Edreira J.I., N. Guilpart, V. Sadras, K. Cassman, M. van Ittersum, R. Schiis y P. Grassini. 2018. Water productivity of rainfed maize and wheat: a local to global perspective. *Agric. For. Meteorol.* 259: 364–373. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.05.019>.
- Ray J.D. y T.R. Sinclair. 1997. Stomatal conductance of maize hybrids in response to drying

- soil. *Crop Sci.* 37: 803–807.
- Reyes A., C. Messina, G. Hammer, L. Liu, E. van Oosterom, R. Lafitte y M. Cooper. 2015. Soil water capture trends over 50 years of single-cross maize (*Zea mays* L.) breeding in the US corn-belt. *J. Exp. Bot.* 66: 7339–7346.
- Rhoads F.M. y J.M. Bennet. 1990. Corn. Pp. 589-596. En: B.A. Stewart y D.R. Nielsen (Eds.) *Irrigation of agricultural crops*. Agronomy 30. ASA, CSSA, SSA, Wisconsin, USA.
- Ritchie J. T. 1972. Model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover. *Water resources research*, 8(5): 1204-1213.
- Ritchie J. T. y B. Basso. 2008. Water use efficiency is not constant when crop water supply is adequate or fixed: The role of agronomic management. *European Journal of Agronomy* 28(3): 273-281.
- Roth J.A., I. Ciampitti y T. Vyn. 2013. Physiological evaluations of recent drought-tolerant maize hybrids at varying stress levels. *Agron. J.* 105:1129–1141.
- Rotili D.H., A. Giorno, P. Tognetti y G. Maddonni. 2019. Expansion of maize production in a semi-arid region of Argentina: climatic and edaphic constraints and their implications on crop management. *Agric. Water Manag.* 226.
- Sadras V.O. y S. Milroy. 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *Field Crop Res.* 47:253-266.
- Salah H. y F. Tardieu. 1997. Control of Leaf Expansion Rate of Droughted Maize Plants under Fluctuating Evaporative Demand. A Superposition of Hydraulic and Chemical Messages? *Plant Physiol.* 114(3): 893–900. doi: 10.1104/pp.114.3.893.
- Shaw R.H. 1988. Climate requirement. p. 609–638. In G.F. Sprague and J.W. Dudley (ed.) *Corn and corn improvement*. 3rd ed. Agron. Monogr. 18. ASA, CSSA, and SSSA, Madison, WI.
- Sinclair T. 2017. *Water-Conservation Traits to Increase Crop Yields in Water-deficit Environments: Case Studies (Springer Briefs in Environmental Science)* 1st ed. 2017 Edition, Kindle Edition.
- Sinclair T.R., C. Tanner y J. Bennett. 1984. Water-use efficiency in crop production. *BioScience* 34: 36–40.
- Steiner J.L. 1989. Tillage and Surface Residue Effects on Evaporation from Soils. *Soil Science Society of America Journal.* 53: 911-916.
- Steduto P. y T. Hsiao. 1998. Maize canopies under two soil water regimes II: seasonal trends of evapotranspiration, carbon dioxide assimilation and canopy conductance, and as related to leaf area index. *Agric. For. Meteorol.* 89 (3–4):185–200.
- Suyker A.E. y S. Verma. 2008. Interannual water vapor and energy exchange in an irrigated maize-based agroecosystem. *Agric. For. Meteorol.* 148 (3): 417–427.
- Taboada M.A. y C. Alvarez. 2008. Root abundance of maize in conventionally- tilled and zero-tilled soils of Argentina. *Rev. Bras. Ciência do Solo* 32: 769–779.
- Tambascio L., A. Della Maggiora, A. Irigoyen, O. Valentinuz y J. Gardiol. 2002. Efecto de la densidad de plantas sobre la evapotranspiración y eficiencia en el uso del agua en cultivos de maíz y girasol en Balcarce (Argentina). *Revista Argentina de Agrometeorología*, 2(1): 1-9.
- Tardieu F., B. Parent y T. Simonneau. 2010. Control of leaf growth by abscisic acid: hydraulic or non-hydraulic processes? *Plant Cell Environ.* 33: 636–647.
- Tardieu F., J. Zhang, N. Katerji, O. Bethenod, S. Palmer y W. Davies. 1992. Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or

- soil drying. *Plant Cell Environ.* 15: 193-197.
- Tardieu F. y T. Simonneau. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviour. *Plant Physiol.* 49: 419-432.
- Teixeira E.I., M. George, T. Herreman, H. Brown, A. Fletcher, E. Chakwizira, J. de Ruiter, S. Maleya y A. Noblea. 2014. The impact of water and nitrogen limitation on maize biomass and resource-use efficiencies for radiation, water and nitrogen. *Field Crop Res.* 168: 109-118.
- Tollenaar M., L. Dwyer y D. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science*, 32(2): 432-438.
- Uhart S.A. y F.H. Andrade. 1995. Nitrogen deficiency in maize. I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Sci.* 35: 1376-1383.
- Van Dock S.J., D. Martin, S. Irmak, S. Melvin, J. Petersen y D. Davison. 2010. Crop residue cover effects on evaporation, soil water content, and yield of deficit-irrigated corn in west-central Nebraska. *Transactions of the ASABE*, 53(6): 1787-1797.
- van Oosterom E.J., A.F. Zongjian, B. Yang, D. Fenglu Zhang, S. Kurt, A. Deifel, M. Cooper, C. Messina y G. Hammer. Hybrid variation for root system efficiency in maize: potential links to drought adaptation *Functional Plant Biology* <http://dx.doi.org/10.1071/FP15308>.
- Viets F.G., 1962. Fertilizers and the efficient use of water. *Advances in Agronomy* 14. Academic Press, pp. 223-264.
- Villalobos F.J. y E. Fereres. 1990. Evaporation measurements beneath corn, cotton and sunflower canopies. *Agron. J.* 82: 1153-1159.
- Wang X., C. Müller, J. Elliot et al. 2021. Global irrigation contribution to wheat and maize yield. *Nat Commun* 12, 1235. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21498-5>
- Xu G., X. Xue, P. Wang, Z. Yang, W. Yuan, X. Liu y C. Lou. 2018. A lysimeter study for the effects of different canopy sizes on evapotranspiration and crop coefficient of summer maize, *Agricultural Water Management*, 208: 2018, 1-6.
- Yu Y.Y., N. Turner, Y. Gong, F. Li, C. Fang, L. Ge y J. Ye. 2018. Benefits and limitations to straw- and plastic-film mulch on maize yield and water use efficiency: a meta-analysis across hydrothermal gradients. *Eur. J. Agron.* 99: 138-147.
- Zhang Q., Z. Wang, F. Miao y G. Wang. 2017. Dryland maize yield and water-use efficiency responses to mulching and tillage practices. *Agron. J.* 109 (4): 1196-1209.



Capítulo 9

Densidad de plantas

Claudia Vega

Gustavo Maddonni

Aníbal Cerrudo

Fernando Andrade



9. Densidad de plantas

Claudia Vega, Gustavo Maddoni, Anibal Cerrudo y Fernando Andrade

La densidad de plantas debe ajustarse a cada ambiente para maximizar el rendimiento, para hacer un uso eficiente del insumo semilla y para asegurar la integridad del cultivo en la cosecha. En este capítulo, nos centraremos en el primero de estos tres objetivos y sólo consideraremos los aspectos eco-fisiológicos de la respuesta del rendimiento a la densidad de plantas.

En maíz, en comparación con otros cultivos extensivos, el número de plantas por unidad de área tiene un mayor efecto sobre la captura de recursos, la producción de biomasa y la partición de esta biomasa entre estructuras vegetativas y reproductivas. En consecuencia, el ajuste de la densidad de plantas resulta en una práctica especialmente crítica para este cultivo.

En primer lugar, se describe la respuesta del rendimiento a cambios en la densidad de plantas. Posteriormente, se analiza cómo la densidad de plantas afecta los procesos de interceptación de radiación solar, la producción de biomasa y su partición, y la determinación del número de granos a nivel de planta y de superficie. Se indagan, además, las interacciones de la densidad de plantas con la disponibilidad hídrica y nutricional, y con el cultivar. Luego se destacan los procesos eco-fisiológicos modificados por el mejoramiento genético que afectan la respuesta del rendimiento a la densidad. Finalmente, se mencionan los principales aspectos aplicados que surgen de los conceptos analizados.

9.1. Respuesta del rendimiento a la densidad de plantas

El rendimiento en grano de maíz es poco estable ante variaciones en la densidad de plantas en comparación con otros cultivos (Figura 9.1; Andrade, 1995; Andrade et al., 2005; Andrade et al., 2010; Echarte et al., 2011). En densidades subóptimas, el rendimiento del cultivo se reduce en mayor medida en maíz que en soja, girasol o trigo (Figura 9.1; Andrade et al., 2010). La escasa compensación en bajas densidades se explica por la reducida capacidad del maíz para generar destinos reproductivos (i.e. plasticidad vegetativa y reproductiva) y aprovechar eficientemente los altos niveles de recursos por planta ante la baja competencia intra-específica. En densidades de plantas mayores que la óptima, el rendimiento de maíz también se deprime relativamente más que en otros cultivos debido a que la disminución de recursos por planta provoca una pronunciada reducción en la partición de biomasa a estructuras reproductivas durante la etapa de fijación de granos.

Entonces, la estabilidad del rendimiento frente a cambios en la densidad de plantas depende, por un lado, de la capacidad de los individuos dentro del cultivo para expresar mecanismos de compensación cuando el número de plantas es bajo com-

parado con los recursos que ofrece el ambiente. En general, cuando estos mecanismos de adaptación ocurren a nivel de tallos y hojas, nos referimos a la plasticidad vegetativa del cultivo y cuando se dan a nivel de estructuras florales, nos referimos a la plasticidad reproductiva. Por otro lado, la estabilidad del rendimiento frente a aumentos en la densidad de plantas también depende de la capacidad del cultivo para producir granos en situaciones en las que los recursos por planta son limitados o escasos. Lo anterior tiene lugar cuando el número de plantas por unidad de área es elevado respecto a los recursos disponibles (Figura 9.1).

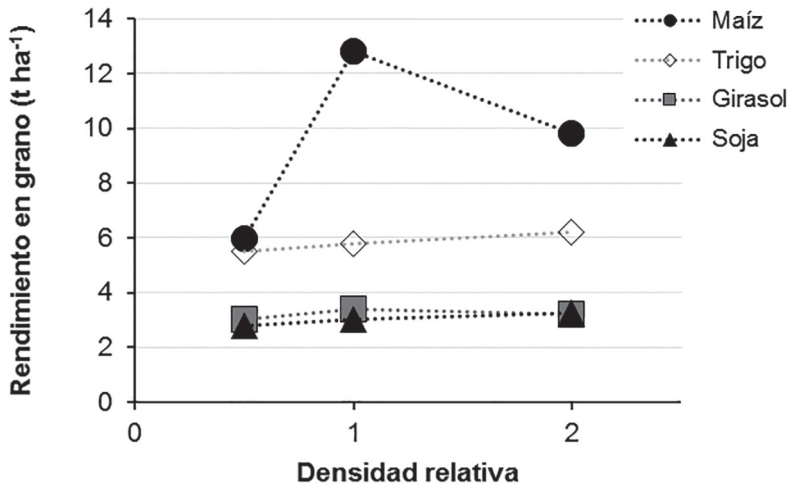


Figura 9.1: Rendimiento en grano en función de la densidad relativa de plantas en maíz (círculos), girasol (cuadrados), soja (triángulos) y trigo (rombos). Los cultivos se sembraron en fechas óptimas y se cultivaron con niveles adecuados de disponibilidad de agua y nutrientes. El rendimiento en las densidades extremas fue diferente ($p < 0,05$) del rendimiento a las densidades de referencia (densidad relativa de plantas = 1) solo en maíz. La densidad de plantas de referencia (1) fue de 8.5 plantas m^{-2} para el maíz; 5,8 plantas m^{-2} de girasol, 29,8 plantas m^{-2} de soja y 336 plantas m^{-2} de trigo. Adaptado de Andrade et al., 2010.

9.2. Intercepción de radiación y producción de biomasa

En ambientes sin restricciones hídricas importantes, el ajuste del número de plantas por unidad de área debe propender al logro del índice de área foliar crítico (IAFc) para maximizar la intercepción de radiación solar por el cultivo (Capítulo 3) tanto durante la etapa crítica de fijación de estructuras reproductivas como durante el llenado de granos. Por ello, los mecanismos más importantes a considerar son los involucrados en la generación, expansión, y senescencia foliar.

El patrón de asignación de recursos a los meristemos axilares es el principal determinante de las diferencias en plasticidad vegetativa entre las especies (Aar-

ssen, 1995; Doebley et al., 1997). Muchas especies de interés agrícola presentan mecanismos de compensación frente a bajas densidades, aumentando el área foliar a través del macollaje (trigo), la ramificación (soja) o la expansión foliar (girasol). La respuesta de tales especies frente a altas densidades ocurre por idéntica vía, pero en sentido inverso. Por ejemplo, la fuerte dominancia apical en el maíz contrasta con la baja dominancia apical asociada con la profusión de ramificaciones en la soja.

La intercepción de radiación por el cultivo es función de la densidad de plantas, del área foliar de cada planta, de la disposición de sus hojas (más erectas o más planas) y del espaciamiento entre hileras. Así, en el maíz, con alrededor de 65.000 plantas ha^{-1} , 70 dm^2 de área foliar por planta y un espaciamiento entre hileras entre 70 y 50 cm se logran coberturas similares a las que se alcanzan con alrededor de 2.500.000 plantas de avena (*Avena sativa* L.) que presentan menos de 2 dm^2 de área foliar por planta y se siembran a 20 cm entre hileras (Gardner et al., 1985). Además, cultivares de hojas erectas requieren densidades mayores que los de hojas con disposición más planófila para lograr el mismo nivel de cobertura de suelo (Stewart et al., 2003), mientras que cultivares con menor número de hojas (i.e. precoces) generalmente presentan densidades óptimas mayores que los de ciclo largo (Sarlangue et al., 2007; Torreani, 2021). Otros aspectos a considerar son la fecha de siembra que impacta tanto en el número de hojas como en la expansión foliar, y los factores ambientales y genéticos que intervienen en la expresión de mecanismos de plasticidad vegetativa, como el macollaje (Sangoi et al., 2012).

La densidad de plantas es la herramienta de manejo más importante para alcanzar el IAF crítico y, por lo tanto, la máxima intercepción de radiación del cultivo de maíz (Maddonni y Otegui, 1996; Tetio-Kagho y Gardner, 1988a; Timlin et al., 2014; Li et al., 2018).

La Figura 9.2 muestra la respuesta del IAF y del área foliar por planta (AFP), ambos en floración, a la densidad de plantas en maíz. El IAF cae marcadamente en respuesta a reducciones en densidad de plantas (Cox, 1996; Tetio-Kagho y Gardner, 1988b; Maddonni et al., 2001a; Overman y Scholtz III, 2011) porque el área foliar por planta varía relativamente poco cuando aumentan los recursos por individuo (Valentinuz, 1996; Andrade et al., 2005). La escasa regulación del área foliar por planta ante modificaciones en la densidad en este cultivo (Tetio-Kagho y Gardner, 1988a; Valentinuz, 1996; Maddonni et al., 2001a), i.e. la baja plasticidad vegetativa, se debe a que el número de hojas no varía y la tasa y la duración de la expansión foliar se alteran relativamente poco ante variaciones en la disponibilidad de recursos por planta. Asimismo, la mayoría de los genotipos mejorados presentan baja capacidad de macollaje (Doebley et al., 1997, ver recuadro a). Estas características limitan la capacidad del maíz para compensar un bajo número de plantas. En densidades bajas, entonces, el cultivo de maíz no logra desarrollar suficiente área foliar para alcanzar el IAF crítico (Figura 9.3).

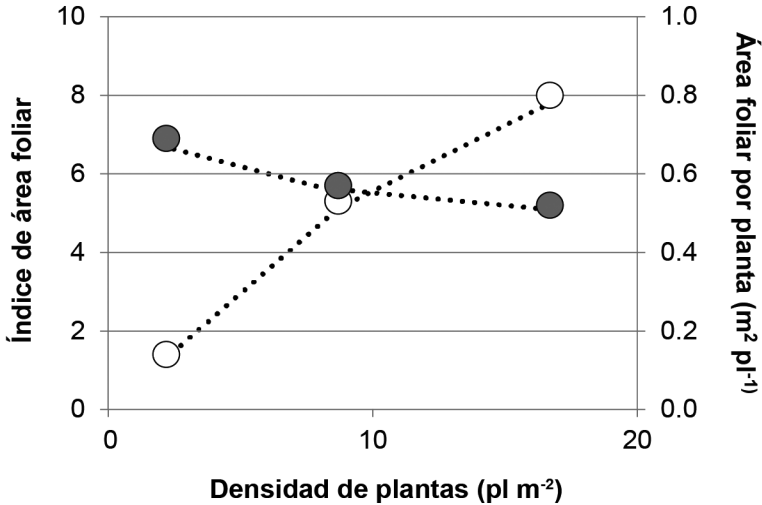


Figura 9.2: Variación del índice de área foliar (IAF, círculos blancos) y área foliar por planta (círculos grises) ante cambios en la densidad de plantas. Valores tomados alrededor de la floración.

La densidad de plantas también afecta la tasa de senescencia foliar durante el ciclo. Así, en altas densidades, la senescencia provoca una marcada disminución del índice de área foliar, particularmente durante el llenado de granos (Figura 9.3).

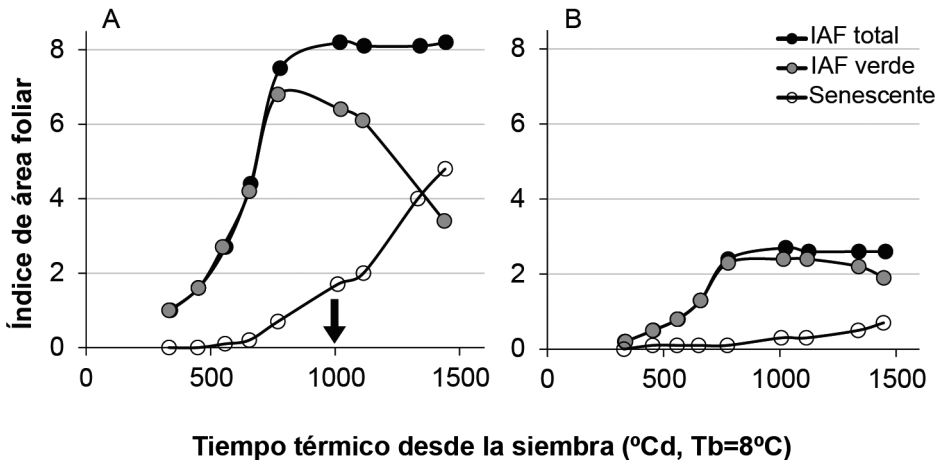


Figura 9.3: Evolución de IAF verde (círculos grises), senescente (círculos blancos) y verde+senescente (círculos negros) para dos cultivos de maíz regados y fertilizados a lo largo del ciclo sembrados a mediados de Octubre en alta (12 pl m⁻²; A) y baja (3 pl m⁻²; B) densidad de siembra en Pergamino. Adaptado de: Maddonni et al., 2001b y Borrás et al., 2003. El momento fenológico de floración ocurrió alrededor de 1000 °Cd (flecha negra).

El crecimiento del cultivo está estrechamente asociado con su capacidad para interceptar la radiación solar incidente y convertirla en materia seca (Capítulo 3). El manejo correcto de la cantidad de plantas por unidad de superficie tiene como principal objetivo el establecimiento de un canopeo que permita interceptar niveles de radiación incidente que aseguren el máximo crecimiento del cultivo antes del comienzo del periodo crítico para la fijación de granos (Capítulo 4). La Figura 9.4 muestra el efecto de la densidad de plantas sobre la evolución de la interceptación de la radiación y la acumulación de materia seca en cultivos regados y fertilizados. Bajo condiciones sin limitaciones hídricas ni nutricionales, se obtuvieron incrementos significativos en la biomasa aérea total acumulada durante el ciclo de cultivo en respuesta al aumento de la densidad hasta óptimos cercanos a las 9 pm^{-2} (Andrade et al., 1996). Tales incrementos se debieron, principalmente, a la mayor radiación interceptada. La similar respuesta de estas dos variables a la densidad de plantas (Figura 9.4, Tabla 9.1) es un indicador más de la estrecha asociación que presentan (Capítulo 3). Entonces, la interceptación de radiación y la materia seca producida en el cultivo de maíz son altamente sensibles a la variación en densidad de plantas (Overman y Scholtz III, 2011; van Roekel y Coulter, 2012, Hernández et al., 2020). Estas respuestas contrastan con la que presentan otros cultivos con mayor plasticidad vegetativa (Andrade et al., 2005; Vega y Andrade, 2000).

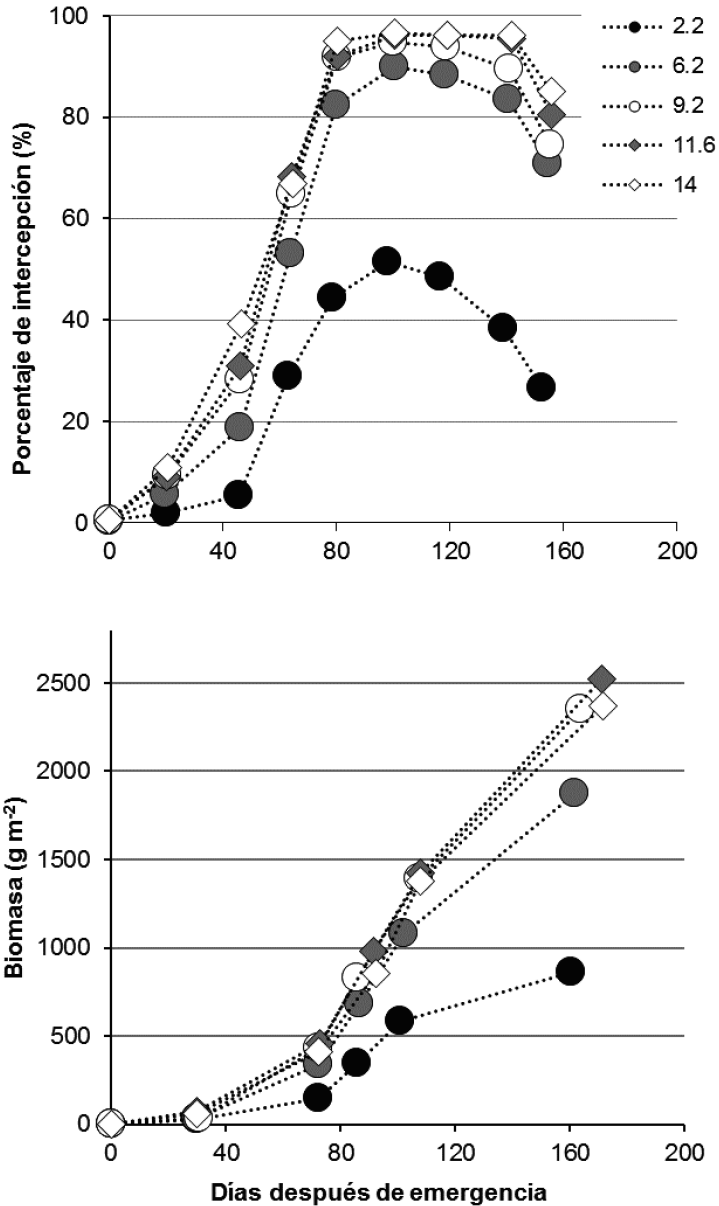


Figura 9.4: Porcentaje de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa y biomasa aérea del cultivo de maíz a lo largo del ciclo del cultivo para densidades de plantas de 2,2 (círculos negros), 6,2 (círculos grises), 9,2 (círculos blancos), 11,6 (rombos grises) y 14 (rombos blancos) plantas m². Los errores estándar variaron entre 2,3 y 7,1% para intercepción de radiación y entre 29 y 102 gm⁻² para biomasa aérea. Híbrido Dekalb 636 sembrado en septiembre con cinco densidades de plantas en condiciones no limitantes de agua y nutrientes, durante la campaña agrícola 1993-1994 en Balcarce.

Altas densidades de plantas permiten obtener elevadas coberturas a lo largo del ciclo del cultivo y alcanzar temprano el IAF crítico, lo que favorece la producción de biomasa. Bajas densidades, por el contrario, no logran alcanzar el IAF crítico. Aumentos de densidad de plantas por encima de la óptima pueden incrementar el IAF (Figura 9.2) pero no aumentan la intercepción de radiación ni la tasa de crecimiento del cultivo en las etapas críticas para la determinación del rendimiento (Figura 9.4).

Tabla 9.1: Efectos de la densidad de plantas en la intercepción de radiación solar total a lo largo del ciclo, la biomasa total producida y la eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa (ec), para un cultivo de maíz creciendo en Balcarce con amplia disponibilidad de nutrientes y agua. La regresión lineal ajustada entre la radiación interceptada y biomasa acumulada fue significativa ($R^2= 0,93$).

Densidad de plantas (plantas m ⁻²)	Radiación interceptada (Mj m ⁻²)	Biomasa acumulada (t ha ⁻¹)	ec (g Mj ⁻¹)
4,7	726	15,8	2,17
7,0	821	18,5	2,25
8,4	858	19,8	2,31
9,3	858	21,0	2,45

Finalmente, la densidad de plantas también puede afectar la eficiencia de conversión de radiación en biomasa a través del efecto que genera en la extinción de la luz en el cultivo (Maddonni y Otegui, 2004), en la economía del agua (Hernández et al., 2020), en la economía de nutrientes (Ciampitti y Vyn, 2011), o en la sanidad del cultivo. Sin embargo, este efecto es cuantitativamente menor que el de la densidad sobre la captura de radiación.

9.2.1. Densidad y Macollaje

Existen genotipos con capacidad para emitir vástagos axilares, conocidos como macollos, en bajas densidades (Rotili y Maddonni, 2016; Rotili et al., 2021b; Sangoi et al., 2012; Sangoi et al., 2011b). Los macollos se desarrollan a partir de yemas axilares de los nudos basales del maíz durante etapas vegetativas tempranas (Moullia et al., 1999). La aparición de macollos se asocia con alta relación rojo-rojo lejano (Markham y Stoltenberg, 2010), balances de carbono positivos en el tallo (Rotili et al., 2021b), suelos fértiles, elevados niveles de radiación y bajas temperaturas en etapas tempranas (Tetio-Kagho y Gardner, 1988a; Veenstra et al., 2021; Massigoge, 2022). El macollaje incrementa notablemente la plasticidad vegetativa del maíz (Rotili y Maddonni, 2016; Sangoi et al., 2011a; Veenstra et al., 2021; Massigoge et al., 2022) porque permite aumentos en el área foliar por planta. De esta manera, los genotipos macolladores presentan menor disminución de la intercepción de radiación y de producción de biomasa en respuesta a densidades sub-óptimas en comparación con genotipos no macolladores (Veenstra et al., 2021; Masigoge

2022). Cuando los recursos por planta son óptimos (i.e. sin limitaciones importantes de agua o nitrógeno), los macollos también pueden contribuir con espigas fértiles, aumentando el número de granos y el rendimiento en bajas densidades (Rotili et al., 2021b; Massigoge 2022; Massigoge et al., 2022).

9.3. Determinación de los componentes del rendimiento

El número de granos por unidad de superficie del maíz está fuertemente afectado por la densidad de plantas (Tabla 9.2; Cerrudo et al., 2020; Di Matteo et al., 2016; Sangoi et al., 2002; Tetio-Kagho y Gardner, 1988b). Como ya se mencionó, el maíz presenta escasa capacidad de adecuar el área foliar por planta ante variaciones en densidad de plantas (escasa plasticidad vegetativa), aspecto que disminuye su habilidad para la intercepción de radiación solar. Existe una estrecha relación entre la capacidad de un individuo para capturar la radiación solar y el número de granos que puede fijar (Andrade et al., 2000; Kiniry y Kniewel, 1995; Kiniry et al., 2002). A nivel de cultivo, cuando la baja densidad de plantas reduce la radiación solar interceptada durante el período crítico para la determinación del número de granos (Capítulos 3 y 4), la tasa de crecimiento disminuye y, en consecuencia, el número de granos fijados por unidad de superficie es menor que el logrado en densidades óptimas (Andrade et al., 1999; Cerrudo et al., 2013). Además de este efecto sobre la tasa del crecimiento del cultivo, la escasa plasticidad reproductiva que presenta el maíz (i.e. bajo número de espigas y de flores por espiga) también limita el número de granos por unidad de superficie que puede establecerse en densidades sub-óptimas. En maíz, la respuesta del número de granos por planta a la disponibilidad de recursos por planta es curvilínea (Figura 9.5, Capítulo 4). El número de granos por planta alcanza su máximo con tasas de crecimiento por planta menores a las máximas posibles. Esta respuesta tipo plateau es el resultado de limitaciones en el número potencial de granos por espiga (Allison y Daynard, 1979; Echarte et al., 2000). Es de destacar el contraste entre el maíz y otros cultivos como soja o trigo que presentan relaciones prácticamente lineales entre el número de granos y el crecimiento por planta (Vega et al., 2001b). En otras palabras, una mayor disponibilidad de recursos por planta no incrementa la morfogénesis de estructuras reproductivas en maíz (Otegui, 1997; Ruget, 1989; Valentinuz, 1996) por lo que el cultivo presenta un número de flores por espiga relativamente constante. Por lo tanto, ante una reducción en densidad de plantas desde la densidad óptima, el incremento en el número de granos por planta es menos que proporcional al incremento en los recursos por planta (Vega et al., 2001b).

Este grado de restricción es mayor en híbridos de maíz con baja prolificidad o baja plasticidad de la espiga superior (Ciancio et al., 2016; Echarte y Andrade, 2003; Otegui et al., 1995; Ross et al., 2020; Sarquís et al., 1998). Híbridos prolíficos presentan mayor estabilidad del rendimiento ante reducciones en la densidad de plantas (Duvick, 1974; Ross et al., 2020; Sarquís et al., 1998) por presentar mayor capacidad para fijar granos en una segunda espiga. Sin embargo, para la expresión

de la prolificidad es necesario que no existan limitantes nutricionales, particularmente de N (Anderson et al., 1984; D'Andrea et al., 2022; Parco et al., 2020; Maltese et al., 2021).

Resumiendo, la marcada respuesta del maíz a densidades menores a la óptima se fundamenta en dos procesos simultáneos. La escasa plasticidad vegetativa que reduce la capacidad del cultivo de interceptar radiación solar y crecer durante el periodo crítico de cultivo y la escasa plasticidad reproductiva que lleva a que se fijen menos granos por unidad de recurso captado.

Tabla 9.2: Efecto de la densidad de plantas sobre el número de granos por unidad de superficie, el peso de 1000 granos y el rendimiento (0% humedad) en el híbrido de maíz DK 636. Cultivos conducidos en condiciones de riego y adecuada fertilización en Balcarce. Datos de Valentinuz (1996). Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre densidades.

Densidad (pl m ⁻²)	Número granos m ²	Peso grano (mg)	Rendimiento (g m ⁻²)
2.2	1619 c	367 a	594 c
8.7	3741 a	313 b	1171 a
16.7	3107 b	285 b	885 b

Aumentos significativos en la densidad de plantas por encima de la óptima también pueden producir importantes reducciones del número de granos fijados en maíz (Tabla 9.2). La sensibilidad del rendimiento de este cultivo a altas densidades de plantas se expresa como una baja estabilidad del índice de cosecha en respuesta a la reducción en la disponibilidad de recursos por planta (Echarte y Andrade, 2003; Maddonni y Otegui, 2006; Vega et al., 2000). Como ya se indicó, en el maíz, la relación entre el número de granos fijados por planta y la tasa de crecimiento de plantas durante el período crítico es curvilínea y presenta un alto umbral de tasa de crecimiento por planta para comenzar a fijar granos (Edmeades y Daynard, 1979b; Tollenaar et al., 1992; Vega et al., 2001b; Figura 9.5; Capítulo 4). De acuerdo con lo anterior, al aumentar la densidad por sobre la óptima, el número de granos que fija cada planta disminuye más que proporcionalmente a lo que aumenta el número de plantas con la consecuente disminución en el número de granos por unidad de superficie (Figura 9.5). En un ejemplo extremo, dos cultivos podrían crecer a la misma tasa (kg ha⁻¹ d⁻¹) aún en densidades distintas (i.e. óptima vs. supra-óptima). Sin embargo, si la densidad supra-óptima provoca que ciertos individuos crezcan por debajo del umbral para fijar granos, es esperable que el rendimiento final del cultivo disminuya. Cuando los individuos en el cultivo crecen con escasos recursos, procesos de aborto de granos y de espiga son exacerbados (Hernández et al., 2014; Tollenaar et al., 1992; Vega et al., 2001b; Vega y Sadras, 2003). En el ejemplo mencionado se puede concluir, entonces, que los recursos que ofrecía el ambiente permitían el logro de tasas de crecimiento de cultivo similares entre ambas densidades, pero contrastante crecimiento reproductivo a nivel de individuos.

Como ya fuera expuesto, el maíz muestra un alto umbral de tasa de crecimiento por planta para fijar granos, aspecto que refleja la significativa reducción en la partición de materia seca a estructuras reproductivas cuando el crecimiento a nivel de individuo es reducido en densidades de plantas superiores a las óptimas (Andrade et al., 1999; Ciancio et al., 2016; D'Andrea et al., 2008a; Hashemi-Dezfouli y Herbert, 1992; Pagano y Maddonni, 2007; Tollenaar et al., 1992; Vega et al., 2001a). Esto puede ser resultado del relegamiento de la espiga en la distribución de asimilados por estar sujeta a dominancia apical (Capítulo 4). Las respuestas, que analizamos antes, entre la tasa de crecimiento por planta y el número de granos que puede fijar una planta constituye la base conceptual para interpretar la fuerte interacción entre la densidad de siembra y la disponibilidad de recursos sobre el rendimiento de grano en maíz. En resumen, el maíz tiene un óptimo de densidad marcado y ese óptimo depende del ambiente como sucedáneo de los recursos disponibles (Andrade, 1995; Di Matteo et al., 2016; Edwards, 2016; Mylonas et al., 2020; Tokatlidis et al., 2011).

La distribución de tamaños de plantas en la población es otro factor a considerar al analizar la estabilidad de este cultivo en respuesta al aumento de la densidad (Vega y Sadras, 2003). Aumentos en el estrés poblacional (Edmeades y Daynard, 1979a) ocasionan el establecimiento de jerarquías de individuos (i.e. dominantes y dominados) temprano en el ciclo del cultivo (Maddonni y Otegui, 2004). Los individuos dominados exhiben un desarrollo de espiga retrasado (Pagano et al., 2007) y menor partición de biomasa a estructuras reproductivas (Borrás et al., 2007; Pagano y Maddonni, 2007), que puede resultar en la cesación del crecimiento de la espiga y en la esterilidad de la planta.

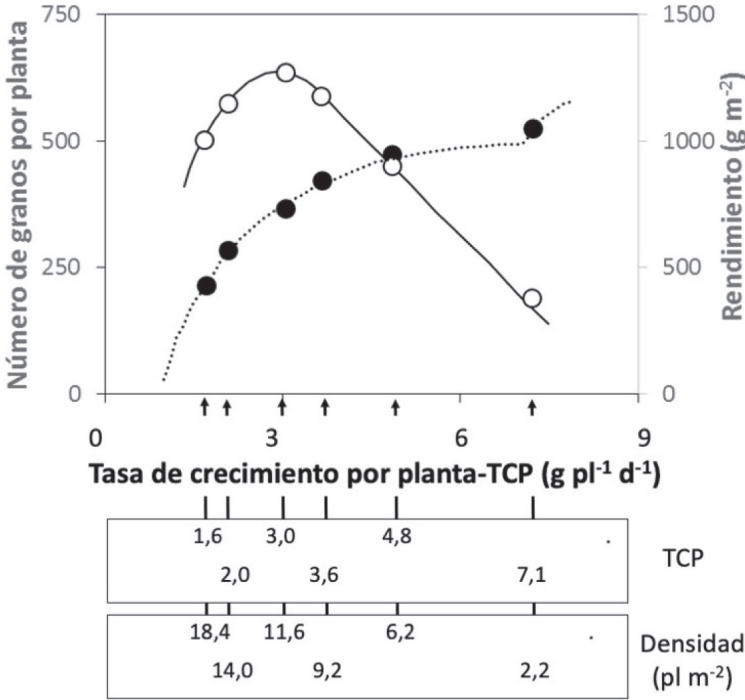


Figura 9.5: Relación entre el número de granos por planta y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo crítico para la determinación del número de granos. Datos de híbrido de maíz sembrado entre 2 y 18,4 plantas m² y conducidos bajo riego y fertilización. En el eje X se indican las tasas de crecimiento por planta y las densidades de plantas correspondientes. Las dos funciones hiperbólicas corresponden a la primera y segunda espiga. Adaptado de (Andrade et al., 1996). En círculos blancos, se indica el rendimiento en grano por unidad de superficie

El peso logrado por grano depende de las condiciones ambientales a la que está expuesta la planta durante el llenado (Andrade y Ferreiro, 1996; Borrás y Otegui, 2001; Capítulos 5 y 6). No obstante, ante cambios en la densidad, este segundo componente del rendimiento también presenta variación en maíz (Borrás y Otegui, 2001; Larrosa y Borrás, 2022; Sala et al., 2007; Tollenaar y Daynard, 1978a; Tollenaar y Daynard, 1978b), aunque menor que la observada en el número de granos (Tabla 9.2). Disminuciones en la densidad de plantas se asocian con incrementos en el peso potencial del grano debido a que la naturaleza hiperbólica de la relación NGP/TCP resulta en una mejor relación de fuente por grano durante la fase lag postfloración, etapa en la que queda determinado dicho componente (Gambín y Borrás, 2010; Gambín et al., 2008; Capítulo 5). Sin embargo, plantas o genotipos prolíficos que en baja densidad exhiben mayor número de granos tenderán a tener menor peso por grano (Capristo, 2000; Otegui, 1995). En un estudio con dos genotipos cul-

tivados con densidad baja ($2,2 \text{ pm}^{-2}$), el peso del grano de plantas no prolíficas fue entre 8 y 23% mayor que el de plantas prolíficas (Capristo, 2000). Densidades supra óptimas pueden resultar en reducciones de este componente del rendimiento (Capristo, 2000; Larrosa y Borrás, 2022). En general, cuando mayor es la capacidad de la planta para aumentar el número de granos por mayor disponibilidad de recursos por individuo (plasticidad reproductiva), menor es el ajuste en el peso individual de los mismos (Borrás y Otegui, 2001; Larrosa y Borrás, 2022; Maddonni et al., 1998; Sala et al., 2007).

En resumen, la estabilidad del rendimiento frente a cambios en la densidad de plantas depende de la capacidad de los individuos para expresar mecanismos de compensación cuando los recursos por planta son abundantes (i.e., plasticidad vegetativa y reproductiva) y mecanismos de tolerancia al estrés cuando los recursos por planta son escasos.

9.4. Calidad ambiental y ajuste de la densidad de plantas

Como analizamos antes, la respuesta del maíz a la densidad de plantas depende del nivel de recursos disponible (Andrade et al., 1996; Duncan, 1984; Gardner y Gardner, 1983; Tokatlidis et al., 2011), por lo que la elección de la densidad de siembra dependerá del ambiente considerado en interacción con el manejo del resto de las variables del cultivo. En buenos ambientes, los máximos rendimientos de maíz se obtienen con densidades relativamente altas debido a la escasa plasticidad reproductiva que presenta el cultivo, carácter que ya fue discutido en párrafos anteriores. En cambio, en condiciones de baja oferta de recursos, la densidad de plantas óptima deberá ser sensiblemente menor (Figura 9.5). Esto se debe a que, cuando los recursos son limitantes, la tasa de crecimiento del cultivo es baja, existiendo por ello un riesgo de disminución de la partición de asimilados hacia las estructuras reproductivas conducente al aborto de granos o de espigas. Con la estrategia de menor número de plantas, es más probable que cada individuo crezca a una tasa mayor a los umbrales de esterilidad evitando así la disminución extrema del número de granos fijados. Entonces, en situaciones en las que se esperan altas tasas de crecimiento del cultivo durante el periodo crítico se utilizarán densidades de siembra relativamente altas. En tanto que, en situaciones en las que se esperan bajas tasas de crecimiento del cultivo durante el periodo crítico se utilizarán densidades relativamente bajas. En el maíz, y debido al carácter de la espiga como órgano sujeto a dominancia apical, es crítico manejar los recursos y la tasa de crecimiento por planta para maximizar la partición de asimilados a estructuras reproductivas.

Los recursos para el cultivo están condicionados por los niveles de radiación solar disponible, la temperatura y los factores hídricos y nutricionales. En particular, cuando la probabilidad de ocurrencia de déficit hídrico en floración es alta, una disminución en la densidad de plantas del cultivo reduce la competencia intraespecífica evitando que las tasas de crecimiento de los individuos se acerquen a los valores umbrales para la supresión de la fijación de granos (Capítulo 4; Andrade et

al., 2002; D'Andrea et al., 2008b; Echarte y Tollenaar, 2006). Esto será beneficioso en la medida que el aumento de rendimiento por planta sea más que proporcional a la disminución en el número de individuos por unidad de superficie. De acuerdo con estos conceptos, las Figuras 9.6, 9.7 y 9.8 muestran que la densidad óptima de plantas es mayor cuando la disponibilidad hídrica, nutricional y la calidad ambiental son altas. Por ejemplo, ante aumentos en la densidad entre 5,5 y 8 plantas m^{-2} , el rendimiento aumentó bajo riego, no respondió en condiciones de deficiencias hídricas moderadas y se deprimió cuando el déficit hídrico fue severo (Figura 9.6). De manera similar, la respuesta a la densidad entre 3 y 7 plantas m^{-2} fue marcada con amplia disponibilidad de nitrógeno y nula sin fertilización (Figura 9.7). Las mismas conclusiones acerca de la variación de la densidad óptima en función de la potencialidad del ambiente se obtuvieron con dos híbridos de maíz de respuesta contrastante a la densidad (Figura 9.8).

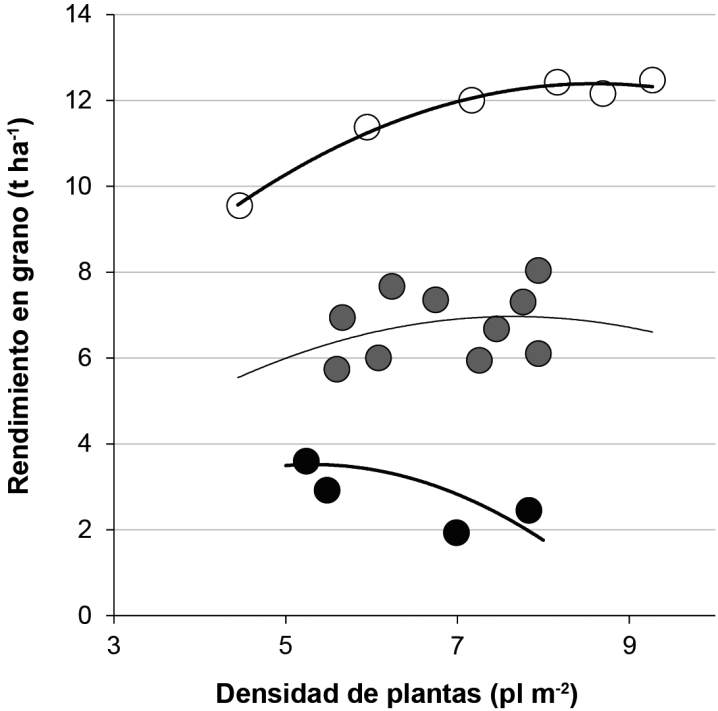


Figura 9.6: Rendimiento en grano del maíz (14% de humedad) en función de la densidad de plantas para tres niveles de disponibilidad hídrica: sin deficiencia (círculos blancos), con deficiencia de 150 mm (círculos grises) y de 300 mm (círculos negros). Las deficiencias fueron estimadas como la diferencia entre la precipitación y la evapotranspiración potencial en un periodo de 70 días alrededor de la floración (adaptado de Andrade et al., 1996).

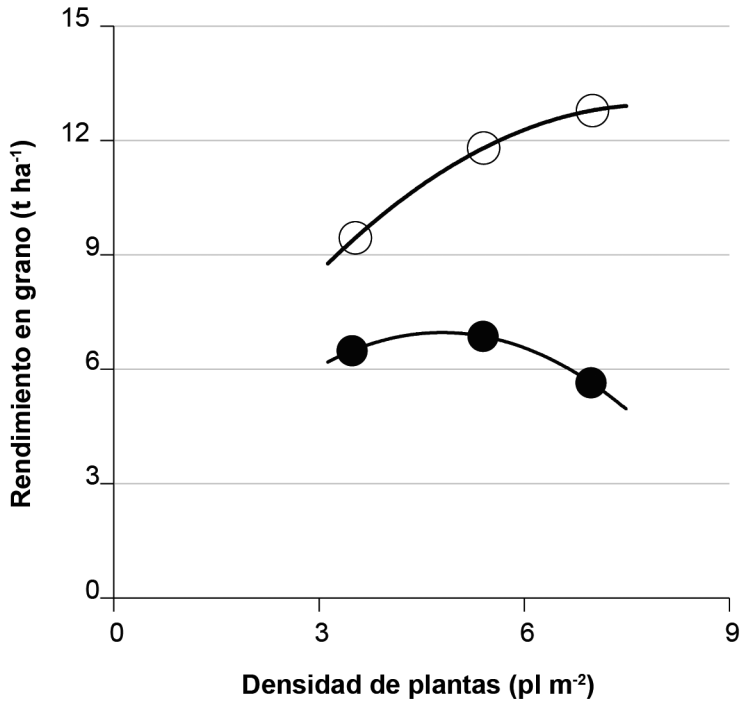


Figura 9.7: Rendimiento en grano del maíz en función de la densidad de plantas para dos niveles de disponibilidad de nitrógeno con aplicación de 240 kg de N por ha (círculos blancos) y sin fertilización nitrogenada (círculos negros). El testigo sin fertilización representa un consumo por parte del cultivo de aproximadamente 130 kg de N por ha (Russell, 1986).

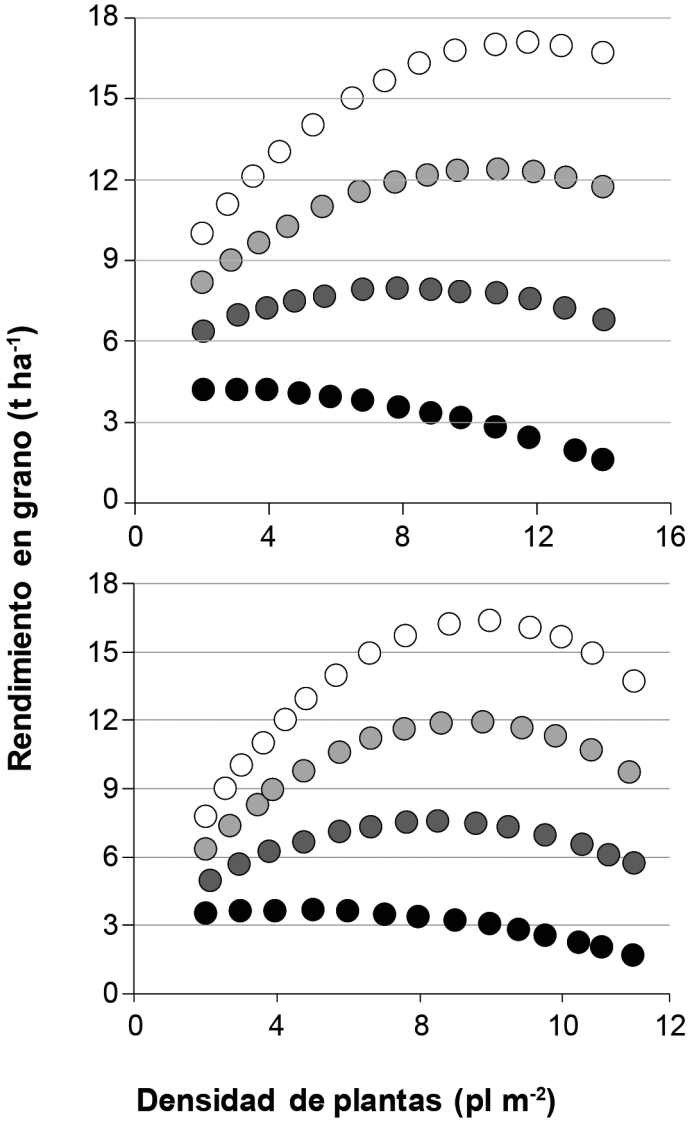


Figura 9.8: Rendimiento en grano en función de la densidad de plantas en cuatro ambientes de diferente potencialidad para dos híbridos de maíz (A y B) de diferente respuesta a la densidad de plantas (Juan Matías Ferreyra, Comunicación personal). Círculos blancos y círculos negros representan a los ambientes de máxima y de mínima calidad, respectivamente.

La adecuación de la densidad al ambiente genera importantes beneficios al rendimiento. Así, en sistemas de alta producción de maíz (bajo riego y adecuada

fertilización), los máximos rendimientos son alcanzados con altas densidades que permiten la completa cobertura de suelo para maximizar la intercepción de radiación, la tasa de crecimiento del cultivo, la partición reproductiva y la eficiencia para fijar granos. En cambio, en ambientes pobres o restrictivos en los que generalmente la variabilidad espacial y/o temporal en la oferta de recursos es elevada, resulta conveniente utilizar densidades moderadas (Grassini et al., 2015; Ross et al., 2020; Tokatlidis et al., 2011). En estos ambientes, las pérdidas de rendimiento por el uso de densidades supraóptimas en años secos es generalmente mayor que el potencial de rendimiento no explotado por utilizar densidades sub-óptimas en los años de buena disponibilidad hídrica. Se destaca en este manejo conservador en densidad de plantas la conveniencia de utilizar híbridos con elevada plasticidad reproductiva, que presentan mayor capacidad de respuesta del rendimiento a (posibles) buenas condiciones ambientales (Cox, 1996; Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021a; Sarquís et al., 1998; Tokatlidis et al., 2011). Además, una menor densidad de plantas en condiciones de baja disponibilidad hídrica produce un uso conservativo del agua durante el período vegetativo (Alessi y Power, 1976; Hernández et al., 2020; Mylonas et al., 2020) lo que puede incrementar la disponibilidad de agua en las etapas de crecimiento reproductivo (Curin et al., 2020; Hao et al., 2019; Hernández et al., 2020). Sin embargo, esto generalmente puede ser de utilidad en aquellos sistemas en los que la pérdida de agua por evaporación representa una baja proporción del agua evapotranspirada y los cultivos dependen en gran medida del agua almacenada en el suelo (Capítulo 8).

Los conceptos hasta aquí vertidos indican que la baja estabilidad del índice de cosecha del maíz en respuesta a la disponibilidad de recursos por planta (Echarte y Andrade, 2003) obliga a ajustar cuidadosamente la densidad de plantas al nivel de recursos que provee el ambiente y al nivel de insumos (Al-Naggar et al., 2015; Hernández et al., 2014; Hernández et al., 2020; Rotili et al., 2019). Estos mismos conceptos gobiernan la elección de la densidad de plantas ante atrasos en la fecha de siembra. Bajo condiciones potenciales de manejo (i.e. riego y fertilización), los maíces tardíos tienen una mayor tasa de crecimiento vegetativo (Maddonni y Otegui, 1996) que conduce a un tamaño de plantas que exacerbaría la competencia intraespecífica con potenciales efectos negativos sobre la partición reproductiva. Además, la radiación solar incidente durante la etapa crítica de floración es menor en siembras tardías (Maddonni, 2012). Por lo tanto, una menor densidad puede aliviar el estrés poblacional y evitar que la tasa de crecimiento de la planta en floración se acerque a los umbrales de esterilidad. Considerando cultivos en secano, el retraso de la fecha de siembra en una explotación o región puede posicionar al cultivo de maíz en mejores ambientes desde el punto de vista hídrico (Capítulo 12). En dichas situaciones, la densidad de plantas óptima es superior en fecha tardía que en temprana, tal como se ha encontrado en algunos ambientes del SO de Buenos Aires (Rotili et al., 2019).

9.5. Genotipo y ajuste de la densidad óptima

En el manejo de la densidad de plantas para maximizar el rendimiento en un ambiente en particular, es necesario considerar la interacción con el genotipo. Los genotipos difieren tanto en su densidad óptima como en el potencial de rendimiento en su densidad óptima (Hernández et al., 2014; Sarlangue et al., 2007). Las respuestas genotípicas tanto en bajas, óptimas o altas densidades pueden ser explicadas por diferencias en la plasticidad reproductiva (i.e. prolificidad, ear-flex, e incluso por la presencia de macollos fértiles), la tolerancia de la fijación de granos al estrés (Hashemi-Dezfuli y Herbert, 1992; Larrosa y Borrás, 2022), y por la habilidad para mantener el crecimiento de los granos durante la postfloración (Mansfield y Mumm, 2014). En Figura 9.9 (Pagano y Maddonni, 2007), se puede observar la variabilidad genotípica del rendimiento por planta y del cultivo ante la variación en la densidad de plantas.

Otros aspectos genotípicos a tener en cuenta para el manejo de la densidad son los relacionados al ciclo. En general, los cultivares de ciclo corto presentan mayores densidades óptimas que los de ciclo más largo debido a su menor porte y a su menor plasticidad reproductiva (Sarlangue et al., 2007; Torreani, 2021).

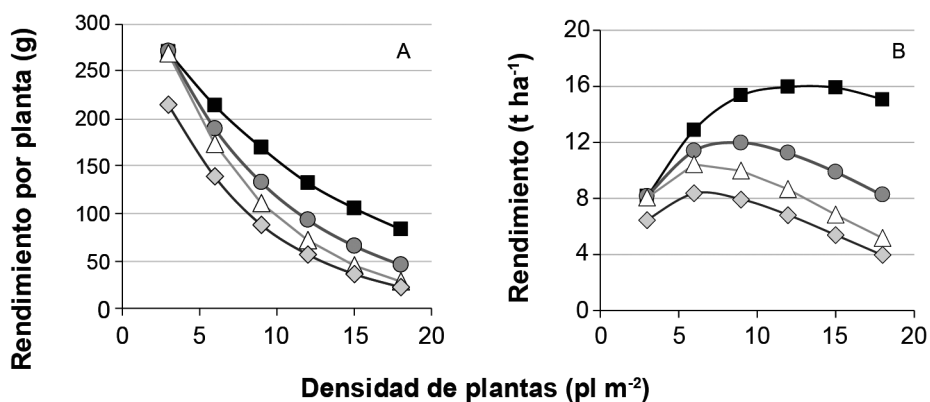


Figura 9.9: Variaciones en el rendimiento por planta y en el rendimiento del cultivo ante cambios en la densidad de plantas para híbridos de maíz que difieren en el máximo rendimiento por planta en baja densidad y en la tolerancia a aumento en la densidad de siembra. Adaptado de Pagano y Maddonni, 2007. Los símbolos indican distintos híbridos.

En Figura 9.10, se observa el efecto del genotipo sobre las relaciones entre calidad ambiental y la densidad óptima. Para todos los genotipos estudiados, la densidad óptima fue mayor en los ambientes de mayor potencial. Sin embargo, es importante destacar que hubo variación en la respuesta genotípica e interacciones entre el genotipo y el ambiente (Capítulo 17).

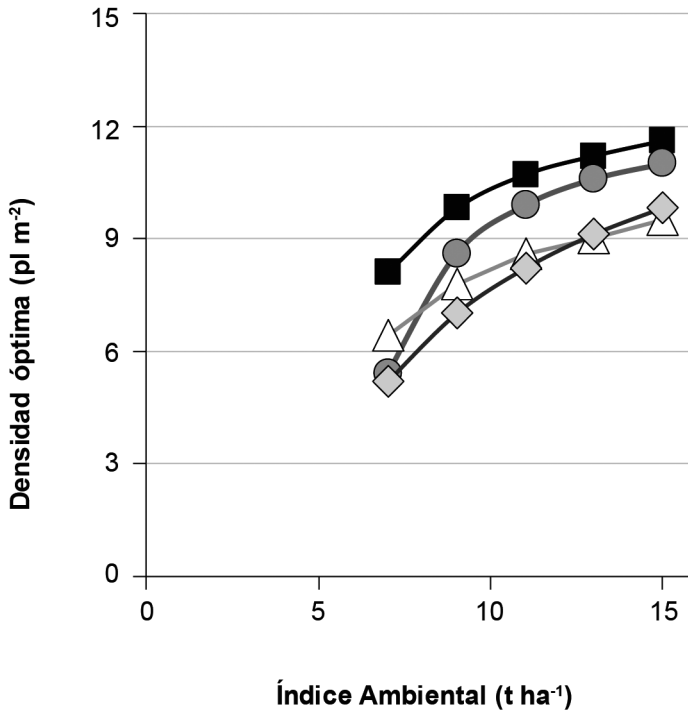


Figura 9.10: Densidad de plantas óptima según el índice ambiental. Los distintos símbolos indican distintos híbridos de maíz. Fuente: adaptado de TD Monsanto

En resumen, la recomendación de la densidad óptima de siembra dependerá de los genotipos, de la calidad ambiental y de sus interacciones (Figuras 9.8, 9.9, 9.10). Estos conceptos son de utilidad para realizar prescripciones de manejo por ambientes (Capítulo 13).

9.6. Impacto del mejoramiento genético sobre la respuesta del maíz a la densidad

El mejoramiento genético genera cambios fisiológicos que modifican las relaciones discutidas anteriormente, y estos aspectos condicionan la respuesta del cultivo de maíz a la densidad de plantas. Los nuevos híbridos de maíz presentan un rendimiento más estable ante variaciones en densidad de plantas en comparación con los híbridos antiguos (Di Matteo et al., 2016; Mansfield y Mumm, 2014). Por un lado, los planes de mejoramiento genético han buscado, entre sus principales objetivos una mayor tolerancia al estrés y adaptación amplia, en general. Para ello, una de las principales herramientas utilizadas fue la selección en altas densidades y en una

amplia área de testeo incluyendo ambientes de bajo rendimiento (Lee y Tollenaar, 2007; Tollenaar y Lee, 2002; Tollenaar y Wu, 1999). La selección en alta densidad actuó como sucedáneo a una selección bajo condiciones de estrés en las que los recursos por planta son escasos (Di Matteo et al., 2016). De esta manera, el mejoramiento genético aumentó la tolerancia al estrés, la tolerancia a altas densidades y la estabilidad a través de ambientes (Assefa et al., 2018; Di Matteo et al., 2016; Capítulo13). El incremento en la tolerancia a estrés condujo a cambios en las relaciones entre la tasa de crecimiento de la planta y la cantidad de granos fijados por individuo (Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006) y estuvo asociado con una menor variabilidad en el tamaño y productividad de plantas en el cultivo (Fasoula y Tollenaar, 2005; Tollenaar y Wu, 1999). Cambios morfológicos y arquitecturales (plantas compactas, ángulo foliar más erecto y menores coeficientes de extinción lumínica que impactan sobre la captura y el uso de la radiación solar) (Capítulo3; Incognito, 2019; Cagnola et al., 2021; Hammer et al., 2009; Lacasa et al., 2022), mejoras en la partición y eficiencia reproductiva (menor dominancia apical, sincronía floral y de embriones) (Capítulo 4; Cagnola et al., 2021; Ciancio et al., 2016; Echarte et al., 2004; Gonzalez et al., 2018; Luque et al., 2006) y un mayor stay-green funcional durante el llenado (Lee y Tollenaar, 2007; Liu et al., 2021) ayudan a explicar dichas respuestas (Capítulo 16). Por otro lado, algunos híbridos actuales presentan mayor plasticidad reproductiva respecto a sus predecesores (Ciancio et al., 2016; Di Matteo et al., 2016; Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021b). A diferencia de lo ocurrido con la tolerancia al estrés, el incremento en la plasticidad reproductiva no parece haber sido global y se dio sobre todo en híbridos liberados en América del Sur. Los mecanismos involucrados en el incremento en la plasticidad reproductiva incluyen i) mayor prolificidad (Ciancio et al., 2016; Otegui, 1995; Ross et al., 2020) ii) incremento en el máximo número de granos por espiga y peso potencial de los granos (Ci et al., 2013; Ciancio et al., 2016; Duvick, 1997; Echarte et al., 2004; Mueller et al., 2019), o iii) un incremento en las espigas provenientes de macollos (Massigoge et al., 2022, Rotili et al., 2022; Veenstra et al., 2021).

En resumen, los efectos del mejoramiento pueden visualizarse a través de la respuesta del número de granos fijados por planta a los recursos por planta. Es de destacar que el mejoramiento genético ha reducido la respuesta del maíz a la densidad (Assefa et al., 2018; Di Matteo et al., 2016; Tokatlidis et al., 2011). Esta menor respuesta resulta de cambios fisiológicos que, a través del proceso de selección, dan lugar a genotipos con mayor tolerancia al estrés y mayor plasticidad reproductiva. Las relaciones curvilíneas con altos umbrales para la fijación de granos y marcados plateaux de los híbridos antiguos están siendo reemplazadas por relaciones más lineales, con umbrales bajos (i.e. ordenada al origen más cercana a cero) y una mayor proporcionalidad en la respuesta del número de granos fijados por planta a los recursos disponibles por individuo (Figura 9.11; Ciancio et al., 2016; Echarte et al., 2004).

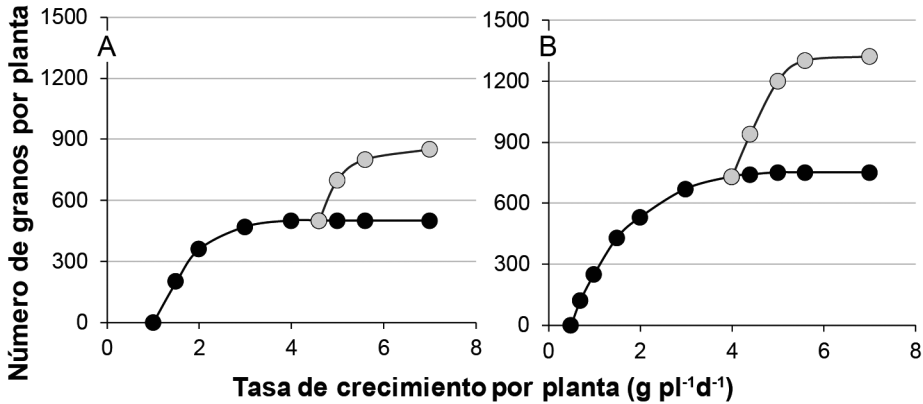


Figura 9.11: Presentación esquemática conceptual de la respuesta del número de granos por planta a cambios en la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico (TCP) en dos híbridos de maíz con distinta plasticidad reproductiva (A y B). La curva superior de cada gráfico indica los granos aportados por la espiga sub-apical. En B, la curva representa a un cultivar de mayor flexibilidad de espiga, menor umbral de TCP para la expresión de la prolificidad, mayor número de granos en la espiga sub-apical y menor umbral de TCP para la esterilidad de plantas.

9.7. Principales conceptos prácticos

- La densidad de plantas afecta marcadamente la interceptación de la radiación solar y el crecimiento del cultivo de maíz.
- El rendimiento del maíz es muy sensible a la densidad de plantas. Ésta debe ser cuidadosamente seleccionada con el objeto de maximizar la producción de cada situación particular de cultivo.
- Densidades de plantas inferiores a la óptima reducen el rendimiento por menor interceptación de radiación y por baja plasticidad reproductiva.
- Densidades de plantas superiores a la óptima reducen el rendimiento porque la tasa de crecimiento por planta se acerca a los umbrales de esterilidad.
- La densidad óptima para rendimiento en grano se incrementa cuanto mayor es la disponibilidad de agua y nutrientes.
- Los híbridos prolíficos, macolladores o con alta flexibilidad de espigas presentan mayor estabilidad del rendimiento ante reducciones en la densidad de plantas.
- Los híbridos con buena sincronía floral, uniformes, y con alta partición a espigas alrededor de la floración son más tolerantes a incrementos en la densidad de plantas por encima de la óptima.

9.8. Referencias

- Aarssen L.W. 1995. Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants: Implications for the interpretation of overcompensation. *Oikos* 74: 149-156.
- Al-Naggar A.M.M., R.A. Shabana, M.M.M. Atta y T.H. Al-Khalil. 2015. Maize response to elevated plant density combined with lowered N-fertilizer rate is genotype-dependent. *The Crop Journal* 3: 96-109.
- Alessi J. y J.F. Power. 1976. Water use by dryland corn as affected by maturity class and plant spacing. *Agronomy Journal* 68: 547-550.
- Allison J.C.S. y T.B. Daynard. 1979. Effect of change in time of flowering, induced by altering photoperiod or temperature, on attributes related to yield in maize. *Crop Science* 19: 1-4.
- Anderson E.L., E.J. Kamprath, R.H. Moll y W.A. Jackson. 1984. Effect of N fertilization on silk synchrony, ear number, and growth of semiprolific maize genotypes. *Crop Science* 24: 663-666.
- Andrade F., A. Cirilo, S. Uhart y M. Otegui. 1996. *Ecofisiología del cultivo de maíz*. 1 ed. La Barrosa, Balcarce, Buenos Aires, Argentina. 292p.
- Andrade F.H. 1995. Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Research* 41: 1-12.
- Andrade F.H., P.E. Abbate, M.E. Otegui, A.G. Cirilo y A. Cerrudo. 2010. Ecophysiological bases for crop management. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology* 4: 23-34.
- Andrade F.H., L. Echarte, R. Rizzalli, A. Della Maggiora y M. Casanovas. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science* 42: 1173-1179.
- Andrade F.H. y M.A. Ferreiro. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research* 48: 155-165.
- Andrade F.H., M.E. Otegui y C. Vega. 2000. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize. *Agronomy Journal* 92: 92-97.
- Andrade F.H., V.O. Sadras, C.R.C. Vega y L. Echarte. 2005. Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. *Journal of Crop Improvement* 14: 51-101.
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero y O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39: 453-459.
- Assefa Y., P. Carter, M. Hinds, G. Bhalla, R. Schon, M. Jeschke, S. Paszkiewicz, S. Smith y I.A. Ciampitti. 2018. Analysis of long term study indicates both agronomic optimal plant density and increase maize yield per plant contributed to yield gain. *Scientific Reports* 8: 1-11.
- Borrás L., G.A. Maddonni y M.E. Otegui. 2003. Leaf senescence in maize hybrids: plant population, row spacing and kernel set effects. *Field Crops Research* 82: 13-26.
- Borrás L. y M.E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. *Crop Science* 41: 1816-1822.
- Borrás L., M.E. Westgate, J.P. Astini y L. Echarte. 2007. Coupling time to silking with plant growth rate in maize. *Field Crops Research* 102: 73-85.
- Cagnola J.I., M. Parco, D.H. Rotili, E.L. Ploschuk, F. Curin, J.I. Amas, S.F. Luque, G.A. Maddonni, M.E. Otegui y J.J. Casal. 2021. Artificial selection for grain yield has increased net CO₂ exchange of the ear leaf in maize crops. *Journal of Experimental Botany* 72: 3902-3913.
- Capristo P.R. 2000. Variación del peso de grano en respuesta a la disponibilidad de recursos por planta en maíz, girasol y soja. Agronomy Engineer Thesis. Universidad de Mar del

- Plata, Balcarce. 45p.
- Cerrudo A., J. Di Matteo, E. Fernandez, M. Robles, L.O. Pico y F.H. Andrade. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science* 64: 580-587.
- Cerrudo D., M. Hernández, M. Tollenaar, C.R.C. Vega y L. Echarte. 2020. Kernel number response to plant density in tropical, temperate, and tropical × temperate maize hybrids. *Crop Science* 60: 381-390.
- Ci X., D. Zhang, X. Li, J. Xu, X. Liang, Z. Lu, P. Bai, G. Ru, L. Bai, Z. Hao, J. Weng, M. Li y S. Zhang. 2013. Trends in ear traits of chinese maize cultivars from the 1950s to the 2000s. *Agronomy Journal* 105: 20-27.
- Ciampitti I.A. y T.J. Vyn. 2011. A comprehensive study of plant density consequences on nitrogen uptake dynamics of maize plants from vegetative to reproductive stages. *Field Crops Research* 121: 2-18.
- Ciancio N., M. Parco, S.J.P. Incognito y G.A. Maddonni. 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Research* 191: 101-110.
- Cox W.J. 1996. Whole-plant physiological and yield responses of maize to plant density. *Agronomy Journal* 88: 489-496.
- Curin F., A.D. Severini, F.G. González y M.E. Otegui. 2020. Water and radiation use efficiencies in maize: Breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. *Field Crops Research* 246: art. no. 107683.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui y A.G. Cirilo. 2008a. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Research* 105: 228-239.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui y A.J. De La Vega. 2008b. Multi-attribute responses of maize inbred lines across managed environments. *Euphytica* 162: 381-394.
- D'Andrea K.E., M. Parco y G.Á. Maddonni. 2022. Maize prolificacy under contrasting plant densities and N supplies: II. Growth per plant, biomass partitioning to apical and sub-apical ears during the critical period and kernel setting. *Field Crops Research* 284: art. no. 108557.
- Di Matteo J.A., J.M. Ferreyra, A.A. Cerrudo, L. Echarte y F.H. Andrade. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Research* 197: 107-116.
- Doebley J., A. Stec y L. Hubbard. 1997. The evolution of apical dominance in maize. *Nature* 386: 485-488.
- Duncan W.G. 1984. A theory to explain the relationship between corn population and grain yield. *Crop Science* 24: 1141-1145.
- Duvick D.N. 1974. Continuous backcrossing to transfer prolificacy to a single-eared inbred line of maize. *Crop Science* 14: 69-71.
- Duvick D.N. (Ed.) 1997. What is yield? CIMMYT. El Batán, Mexico. 332-335 p.
- Echarte L. y F.H. Andrade. 2003. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 82: 1-12.
- Echarte L., F.H. Andrade, C.R.C. Vega y M. Tollenaar. 2004. Kernel number determination in argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* 44: 1654-1661.
- Echarte L., S. Luque, F.H. Andrade, V.O. Sadras, A. Cirilo, M.E. Otegui y C.R.C. Vega. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 68: 1-8.
- Echarte L., A.D. Maggiora, D. Cerrudo, V.H. Gonzalez, P. Abbate, A. Cerrudo, V.O. Sadras y P. Calviño. 2011. Yield response to plant density of maize and sunflower intercropped

- with soybean. *Field Crops Research* 121: 423-429.
- Echarte L. y M. Tollenaar. 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Science* 46: 870-878.
- Edmeades G.O. y T.B. Daynard. 1979a. The development of plant-to-plant variability in maize at different planting densities. *Canadian Journal of Plant Sciences* 59: 561-576.
- Edmeades G.O. y T.B. Daynard. 1979b. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. *Canadian Journal of Plant Sciences* 59: 585-601.
- Edwards J.W. 2016. Genotype x environment interaction for plant density response in maize (*Zea mays* L.). *Crop Science* 56: 1493-1505.
- Fasoula V.A. y M. Tollenaar. 2005. The impact of plant population density on crop yield and response to selection in maize. *Maydica* 50: 39-48.
- Gambín B.L. y L. Borrás. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: A comparison across crop species. *Annals of Applied Biology* 156: 91-102.
- Gambín B.L., L. Borrás y M.E. Otegui. 2008. Kernel weight dependence upon plant growth at different grain-filling stages in maize and sorghum. *Australian Journal of Agricultural Research* 59: 280-290.
- Gardner F.P., R.B. Pearce y R.L. Mitchell. 1985. *Physiology of Crop Plants*. 1 ed. Iowa State University Press, Ames, IA. 328p.
- Gardner W.R. y H.R. Gardner. 1983. Principles of water management under drought conditions. *Agricultural Water Management* 7: 143-155.
- Gonzalez V.H., M. Tollenaar, A. Bowman, B. Good y E.A. Lee. 2018. Maize yield potential and density tolerance. *Crop Science* 58: 472-485.
- Grassini P., J.E. Specht, M. Tollenaar, I. Ciampitti y K.G. Cassman. 2015. High-yield maize-soybean cropping systems in the US Corn Belt. In: V.O. Sadras y D.F. Calderni (Eds.), *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy: Second Edition*. p. 17-41.
- Hammer G.L., Z. Dong, G. McLean, A. Doherty, C. Messina, J. Schussler, C. Zinselmeier, S. Paszkiewicz y M. Cooper. 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt? *Crop Science* 49: 299-312.
- Hao B., Q. Xue, T.H. Marek, K.E. Jessup, J.D. Becker, X. Hou, W. Xu, E.D. Bynum, B.W. Bean, P.D. Colaizzi y T.A. Howell. 2019. Grain yield, evapotranspiration, and water-use efficiency of maize hybrids differing in drought tolerance. *Irrigation Science* 37: 25-34.
- Hashemi-Dezfouli A. y S.J. Herbert. 1992. Intensifying plant density response of corn with artificial shade. *Agronomy Journal* 84: 547-551.
- Hernández F., A. Amelong y L. Borrás. 2014. Genotypic differences among argentinean maize hybrids in yield response to stand density. *Agronomy Journal* 106: 2316-2324.
- Hernández M.D., C. Alfonso, A. Cerrudo, M. Cambareri, A. Della Maggiora, P. Barbieri, M.M. Echarte y L. Echarte. 2020. Eco-physiological processes underlying maize water use efficiency response to plant density under contrasting water regimes. *Field Crops Research* 254: 107844.
- Incognito S.J.P. 2019. Tolerancia al estrés por alta densidad en maíz (*Zea mays* L.): efecto del mejoramiento y bases genéticas determinantes de caracteres arquitecturales asociados. PhD Thesis. UBA, Bs. As. 112p.
- Kiniry J.R. y D.P. Knievel. 1995. Response of maize seed number to solar radiation intercepted soon after anthesis. *Agronomy Journal* 87: 228-234.
- Kiniry J.R., Y. Xie y T.J. Gerik. 2002. Similarity of maize seed number responses for a diverse

- set of sites. *Agronomie* 22: 265-272.
- Lacasa J., I.A. Ciampitti, J.I. Amas, F. Curín, S.F. Luque y M.E. Otegui. 2022. Breeding effects on canopy light attenuation in maize: A retrospective and prospective analysis. *Journal of Experimental Botany* 73: 1301-1311.
- Larrosa F.H. y L. Borrás. 2022. Differential maize yield hybrid responses to stand density are correlated to their response to radiation reductions around flowering. *Frontiers in Plant Science* 12: art. no. 771739.
- Lee E.A. y M. Tollenaar. 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Science* 47: S202-S215.
- Li J., R.Z. Xie, K.R. Wang, P. Hou, B. Ming, G.Q. Zhang, G.Z. Liu, M. Wu, Z.S. Yang y S.K. Li. 2018. Response of canopy structure, light interception and grain yield to plant density in maize. *Journal of Agricultural Science* 156: 785-794.
- Liu G., H. Yang, R. Xie, Y. Yang, W. Liu, X. Guo, J. Xue, B. Ming, K. Wang, P. Hou y S. Li. 2021. Genetic gains in maize yield and related traits for high-yielding cultivars released during 1980s to 2010s in China. *Field Crops Research* 270: art. no. 108223.
- Luque S.F., A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research* 95: 383-397.
- Maddonni G.A. 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina—a probabilistic approach. *Theoretical and Applied Climatology* 107: 325-345.
- Maddonni G.A., M. Chelle, J.L. Drouet y B. Andrieu. 2001a. Light interception of contrasting azimuth canopies under square and rectangular plant spatial distributions: simulations and crop measurements. *Field Crops Research* 70: 1-13.
- Maddonni G.A. y M.E. Otegui. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Research* 48: 81-87.
- Maddonni G.A. y M.E. Otegui. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research* 85: 1-13.
- Maddonni G.A. y M.E. Otegui. 2006. Intra-specific competition in maize: Contribution of extreme plant hierarchies to grain yield, grain yield components and kernel composition. *Field Crops Research* 97: 155-166.
- Maddonni G.A., M.E. Otegui y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize II. Post-silking growth and kernel weight. *Field Crops Research* 56: 257-264.
- Maddonni G.A., M.E. Otegui y A.G. Cirilo. 2001b. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Research* 71: 183-193.
- Maltese N.E., G.A. Maddonni, R.J.M. Melchiori y O.P. Caviglia. 2021. Plant nitrogen status at flowering and kernel set efficiency in early- and late-sown maize crops. *Field Crops Research* 270: 108216.
- Mansfield B.D. y R.H. Mumm. 2014. Survey of plant density tolerance in U.S. maize germplasm. *Crop Science* 54: 157-173.
- Markham M.Y. y D.E. Stoltenberg. 2010. Corn morphology, mass, and grain yield as affected by early-season red: Far-red light environments. *Crop Science* 50: 273-280.
- Massigoge, I. 2022. Macollaje en maíz: consumo de agua y estabilidad de rendimiento. Tesis Magister Scientiae, UNMDP, Balcarce, 73p.
- Massigoge, I., F. Ross, J. Fernández, L. Echarte, I. Ciampitti y A. Cerrudo. 2022. Contribution of tillers to maize yield stability at low plant density. *Crop Science*. <https://doi.org/10.1002/csc2.20827>
- Mouliá B., C. Loup, M. Chartier, J.M. Allirand y C. Edelin. 1999. Dynamics of architectural development of isolated plants of maize (*Zea mays* L.), in a non-limiting environment:

- the branching potential of modern maize. *Annals of Botany* 84: 645-656.
- Mueller S.M., C.D. Messina y T.J. Vyn. 2019. The role of the exponential and linear phases of maize (*Zea mays* L.) ear growth for determination of kernel number and kernel weight. *European Journal of Agronomy* 111: art. no 125939.
- Mylonas I., E. Sinapidou, E. Remountakis, I. Sistanis, C. Pankou, E. Ninou, I. Papadopoulos, F. Papathanasiou, A. Lithourgidis, F. Gekas, C. Dordas, C. Tzantarmas, A. Kargiotidou, M. Tokamani, R. Sandaltzopoulos y I.S. Tokatlidis. 2020. Improved plant yield efficiency alleviates the erratic optimum density in maize. *Agronomy Journal* 112: 1690-1701.
- Otegui M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinian maize hybrids. *Maydica* 40: 371-376.
- Otegui M.E. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of Maize: II. Plant population effects. *Crop Science* 37: 448-455.
- Otegui M.E., F.H. Andrade y E.E. Suero. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research* 40: 87-94.
- Overman A.R. y R.V. Scholtz III. 2011. Model of yield response of corn to plant population and absorption of solar energy. *PLoS ONE* 6: e1611.
- Pagano E., S. Cela, G.A. Maddonni y M.E. Otegui. 2007. Intra-specific competition in maize: Ear development, flowering dynamics and kernel set of early-established plant hierarchies. *Field Crops Research* 102: 198-209.
- Pagano E. y G.A. Maddonni. 2007. Intra-specific competition in maize: Early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Research* 101: 306-320.
- Parco M., I.A. Ciampitti, K.E. D'Andrea y G.A. Maddonni. 2020. Prolificacy and nitrogen internal efficiency in maize crops. *Field Crops Research* 259. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107912>
- Ross F., J. Di Matteo y A. Cerrudo. 2020. Maize prolificacy: A source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought-prone environments. *Field Crops Research* 247: art. no. 107699.
- Rotili D.H., L.G. Abeledo, P. deVoil, D. Rodríguez y G.Á. Maddonni. 2021a. Exploring the effect of tillers on the water economy, plant growth and kernel set of low-density maize crops. *Agricultural Water Management* 243: art. no. 106424.
- Rotili D.H., L.G. Abeledo, S. Martínez Larrea y G.Á. Maddonni. 2022. Grain yield and kernel setting of multiple-shoot and/or multiple-ear maize hybrids. *Field Crops Research* 279: art. no. 108471.
- Rotili D.H., A. Giorno, P.M. Tognetti y G.Á. Maddonni. 2019. Expansion of maize production in a semi-arid region of Argentina: Climatic and edaphic constraints and their implications on crop management. *Agricultural Water Management* 226: art. no. 105761.
- Rotili D.H. y G.Á. Maddonni. 2016. Desarrollo vegetativo y reproductivo de vastagos de diferente orden de tres híbridos comerciales de maíz en dos densidades de siembra. *Agronomía y Ambiente* 30: 21-32.
- Rotili D.H., V.O. Sadras, L.G. Abeledo, J.M. Ferreyra, J.R. Micheloud, G. Duarte, P. Girón, M. Ermácora y G.Á. Maddonni. 2021b. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *Field Crops Research* 265: art. no. 108107.
- Ruget F. 1989. Relations entre matière sèche à la floraison et rendement en grains chez le maïs: importance du rayonnement disponible par plante. *Agronomie* 9: 457-465.
- Russell W. 1986. Contribution of breeding to maize improvement in the United States, 1920s-1980s. *Iowa State Journal of Research* 61: 5-34.
- Sala R.G., M.E. Westgate y F.H. Andrade. 2007. Source/sink ratio and the relationship between maximum water content, maximum volume, and final dry weight of maize ker-

- nels. *Field Crops Research* 101: 19-25.
- Sangoi L., M.A. Gracietti, C. Rampazzo y P. Bianchetti. 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Research* 79: 39-51.
- Sangoi L., A. Schmitt, J. Vieira, V.P. Vargas, D. Girardi y S.R. Zoldan. 2012. Tiller removal does not increase maize grain yield, regardless of the sowing date. *Ciencia Rural* 42: 1354-1359.
- Sangoi L., C. Schweitzer, P.R. Ferreira da Silva, A. Schmitt, V.P. Vargas, R. Trezzi Casa y C. Arruda de Souza. 2011a. Maize tillering, leaf area, and grain productivity under different spatial arrangement. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 46: 609-616.
- Sangoi L., V.P. Vargas, A. Schmitt, A.J. Pletsch, J. Vieira, A. Saldanha, E. Siega, G. Carniel, R.T. Mengarda y G.J. Picoli Junior. 2011b. Nitrogen availability, tiller survival and contribution to maize grain yield. *Revista Brasileira de Ciencia do Solo* 35: 183-191.
- Sarlangue T., F.H. Andrade, P.A. Calviño y L.C. Purcell. 2007. Why do maize hybrids respond differently to variations in plant density? *Agronomy Journal* 99: 984-991.
- Sarquís J.I., H. Gonzalez y J.R. Dunlap. 1998. Yield response of two cycles of selection from a semiproflific early maize (*Zea mays* L.) population to plant density, sucrose infusion and pollination control. *Field Crops Research* 55: 109-116.
- Stewart D.W., C. Costa, L.M. Dwyer, D.L. Smith, R.I. Hamilton y B.L. Ma. 2003. Canopy structure, light interception, and photosynthesis in maize. *Agron J* 95: 1465-1474.
- Tetio-Kagho F. y F.P. Gardner. 1988a. Responses of maize to plant population density. I. Canopy development, light relationships and vegetative growth. *Agronomy Journal* 80: 930-935.
- Tetio-Kagho F. y F.P. Gardner. 1988b. Responses of maize to plant population density. II. Reproductive development, yield and yield adjustments. *Agronomy Journal* 80: 935-940.
- Timlin D.J., D.H. Fleisher, A.R. Kemanian y V.R. Reddy. 2014. Plant density and leaf area index effects on the distribution of light transmittance to the soil surface in maize. *Agronomy Journal* 106: 1828-1837.
- Tokatlidis I.S., V. Has, V. Melidis, I. Has, I. Mylonas, G. Evgenidis, A. Copandean, E. Ninou y V.A. Fasoula. 2011. Maize hybrids less dependent on high plant densities improve resource-use efficiency in rainfed and irrigated conditions. *Field Crops Research* 120: 345-351.
- Tollenaar M. y T.B. Daynard. 1978a. Dry weight, soluble sugar content and starch content of Maize during the early post-silking period. *Canadian Journal of Plant Sciences* 58: 199-206.
- Tollenaar M. y T.B. Daynard. 1978b. Kernel growth and development at two positions on the ear of maize (*Zea mays*). *Canadian Journal of Plant Science* 58: 189-197.
- Tollenaar M., L.M. Dwyer y D.W. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* 32: 432-438.
- Tollenaar M. y E.A. Lee. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research* 75: 161-169.
- Tollenaar M. y J. Wu. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science* 39: 1597-1604.
- Torreani F. 2021. Maíz de segunda: ajuste de ciclo y densidad para maximizar rendimiento en el sur de Buenos Aires. Grado UNMdP, Balcarce. 35p.
- Valentinuz O.R. 1996. Crecimiento y rendimiento comparados de girasol, maíz y soja ante cambios en la densidad de plantas. M.S Thesis. Universidad Nacional de Mar del Plata., Balcarce, Bs. As., Argentina. 45p.
- van Roekel R.J. y J.A. Coulter. 2012. Agronomic responses of corn hybrids to row width and

- plant density. *Agronomy Journal* 104: 612-620.
- Veenstra R.L., C.D. Messina, D. Berning, L.A. Haag, P. Carter, T.J. Hefley, P.V.V. Prasad y I.A. Ciampitti. 2021. Effect of tillers on corn yield: Exploring trait plasticity potential in unpredictable environments. *Crop Science* 61: 3660-3674.
- Vega C.R. y F.H. Andrade. 2000. Densidad de plantas y espaciamento entre hileras. In: F.H. Andrade y V.O. Sadras (Eds.), *Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja*. INTA-FCA (UNMdP), Balcarce, Argentina. p. 97-133.
- Vega C.R.C., F.H. Andrade y V.O. Sadras. 2001a. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research* 72: 163-175.
- Vega C.R.C., F.H. Andrade, V.O. Sadras, S.A. Uhart y O.R. Valentinuz. 2001b. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science* 41: 748-754.
- Vega C.R.C. y V.O. Sadras. 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Annals of Botany* 91: 795-805.
- Vega C.R.C., V.O. Sadras, F.H. Andrade y S.A. Uhart. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany* 85: 461-468.



Capítulo 10

Espaciamiento entre hileras del cultivo

Alfredo Cirilo

Fernando Andrade

Oscar Valentinuz

10. Espaciamiento entre hileras del cultivo

Alfredo Cirilo, Fernando Andrade y Oscar Valentinuz

10.1. Introducción

El rendimiento del cultivo de maíz depende de su capacidad de producir biomasa y de la fracción de la misma que destina a la producción de granos (índice de cosecha, IC; Capítulo 3). Ese crecimiento resulta de la utilización fotosintética de la radiación solar en la elaboración de los componentes necesarios para la constitución y funcionamiento de los distintos órganos de las plantas. Por lo tanto, está directamente relacionado con la capacidad del cultivo para capturar la luz solar incidente (ei). Cultivos de maíz bien manejados deben asegurar la mayor intercepción posible de la oferta de radiación incidente durante el ciclo, pero especialmente durante la etapa crítica de determinación del rendimiento (Capítulo 4). Altas tasas de crecimiento en esa etapa del cultivo permiten fijar más granos y, en consecuencia, alcanzar mayores rendimientos. La captura de radiación solar por el cultivo, por su parte, es función de la estructura de su canopeo, que depende de la densidad de siembra y de la arquitectura y tamaño del área foliar de las plantas pero también del arreglo espacial de esas plantas en el terreno, es decir, de la distancia entre las hileras de siembra. Por lo tanto, la respuesta del rendimiento en maíz al manejo del espaciamiento entre hileras debe ser particularmente analizada a través de su efecto en la cantidad de radiación interceptada durante el período crítico de fijación de granos (Andrade et al. 2002).

La completa intercepción de la radiación solar incidente es probable que no se alcance cuando se siembran genotipos de ciclo corto de pocas hojas y/o de hojas erectas (Bavec y Bavec, 2002), cuando las plantas son defoliadas por heladas, granizo o insectos o están sometidas a deficiencias hídricas o nutricionales (Barbieri et al., 2000 y 2008). Dado que las deficiencias de agua o nutrientes durante el período vegetativo limitan la expansión del área foliar (D'Andrea et al., 2006; Salah y Tardieu, 1997; Uhart y Andrade, 1995; Capítulo 7), es posible obtener ventajas del acercamiento de las hileras cuando aquellas deficiencias no son corregidas o mitigadas a tiempo. También la siembra temprana de maíz puede incrementar la respuesta a la reducción del espaciamiento entre hileras dado que puede generar plantas con menos hojas y menor tamaño (Duncan et al., 1973; Maddonni y Otegui, 1996; Capítulos 2 y 12).

La modificación de la distancia entre hileras en el cultivo de maíz plantea dificultades operativas para llevarla a la práctica por la disponibilidad de maquinarias apropiadas para la siembra y demás tareas culturales. Por lo tanto, es conveniente conocer sus ventajas o desventajas, según el caso, y aconsejarla sólo cuando puedan esperarse beneficios de su empleo. En el presente capítulo se analiza el

efecto del acercamiento de las hileras de siembra en maíz en diferentes situaciones de cultivo con la finalidad de orientar la toma de decisiones en la adopción de esta práctica.

10.2. Espaciamiento entre hileras y captura de radiación solar

La disminución de la distancia entre hileras, manteniendo constante la densidad de siembra, generalmente conduce a una distribución más uniforme de las plantas de maíz sobre el terreno. Esta disposición más cuadrangular (plantas más equidistantes) permite cubrir mejor y más tempranamente el suelo y reducir o retrasar la mutua competencia entre plantas por agua, nutrientes y luz, con las ventajas esperables tanto en el control del crecimiento de malezas (Forcella et al., 1992; Teadsdale, 1995) como en la captura de nutrientes limitantes en el suelo y de recursos en general (Stickler, 1964; Rosolem et al., 1993; Barbieri et al., 2000 y 2008). Al reducirse la superposición de hojas sobre el surco con una menor distancia entre las hileras de siembra se incrementa la eficiencia de captura de luz desde etapas tempranas del cultivo, tal como se muestra en las Figuras 10.1 y 10.2 (panel izquierdo) para cultivos de maíz creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales (Cirilo, 2000).

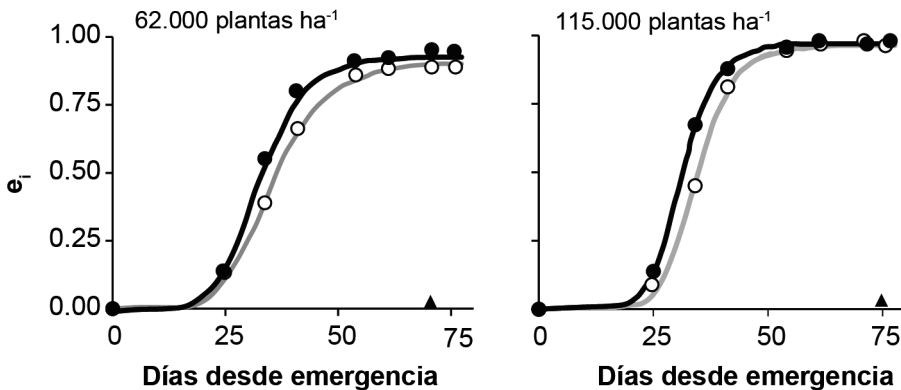


Figura 10.1: Evolución de la eficiencia de intercepción de radiación solar por el canopeo (e) entre la emergencia y la postfloración de un cultivo de maíz creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales en Pergamino (híbrido de ciclo completo para la localidad) con dos distancias entre hileras: 0,50 m (línea y símbolos negros) y 0,70 m (línea gris y símbolos blancos) sembrados con dos densidades de plantas: baja (izquierda) y alta (derecha). Los triángulos indican el momento de floración en cada caso. (Adaptado de Cirilo, 2000).

En el rango de densidades de plantas generalmente utilizadas en maíz, cuando el cultivo se siembra en hileras más próximas, se reduce el índice de área foliar requerido para maximizar la intercepción de la radiación incidente debido a un mayor coeficiente de extinción lumínica del canopeo (panel derecho en Figura 10.2; Flénet

et al., 1996; Riahinia y Dehdashti, 2008; Maddonni et al., 2001a y 2006; Johnson y Hoverstad, 2002). Sin embargo, este efecto se diluye en densidades muy bajas (<4 plantas m⁻²) en las que, indistintamente del espaciamento usado entre hileras de siembra, el máximo IAF desplegado en floración es insuficiente para alcanzar el índice de área foliar crítico (IAFc) y el canopeo presenta aún una escasa proporción de hojas mutuamente sombreadas. En consecuencia, las ventajas de una mayor captura de radiación por acercar hileras se tornan inconsistentes porque la disminución en la radiación transmitida entre hileras es compensada por el aumento de la radiación transmitida entre plantas dentro de la hilera (Maddonni et al., 2006).

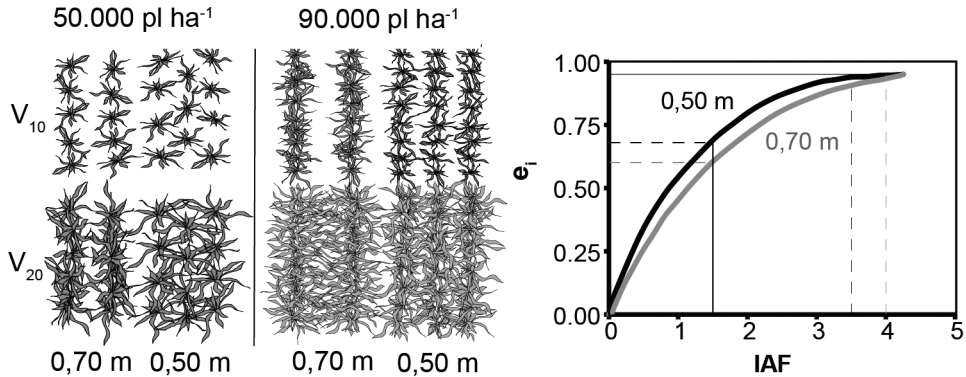


Figura 10.2: *Izquierda*: representación esquemática del efecto de la variación de la distancia entre hileras (0,50 vs 0,70 m) sobre la estructura del canopeo de maíz (en vista aérea) para dos densidades: baja (50.000 plantas ha⁻¹) y alta (90.000 plantas ha⁻¹) en dos momentos de la etapa vegetativa: V₁₀ (cobertura de suelo: 0,50>0,70 m en ambas densidades) y V₂₀ (cobertura de suelo: 0,50>0,70 m sólo en baja densidad). *Derecha*: relación esperada entre la eficiencia de intercepción de radiación solar (e_i) y el índice de área foliar (IAF) desplegado progresivamente a lo largo de la etapa vegetativa, donde la línea negra gruesa continua corresponde a 0,50 m y la línea gris gruesa continua, a 0,70 m. Las líneas cortadas verticales indican el valor diferencial de IAFc (0,50 m<0,70 m; en colores negro y gris, respectivamente) que permite alcanzar e_i≥0,95 (indicado con la línea continua delgada horizontal). Las líneas cortadas horizontales indican el valor diferencial de e_i (0,50 m>0,70 m; en colores negro y gris, respectivamente) alcanzado para un mismo IAF=1,5 (indicado con la línea continua delgada vertical) desplegado aproximadamente a mitad de la etapa vegetativa.

Con densidades de siembra usuales para el cultivo de maíz y en ausencia de deficiencias importantes de agua o nutrientes, los beneficios de una mayor captura de radiación por reducir la distancia entre hileras se evidencian sólo en las etapas tempranas de despliegue de hojas en el canopeo. Las diferencias se reducen o anulan, particularmente en densidades altas, al aproximarse el cultivo al momento de floración en el que las plantas despliegan la totalidad de su área foliar (Figura 10.1). Por lo tanto, los aumentos en la cantidad de radiación interceptada son más evidentes, en general, en la etapa vegetativa previa a la floración. En la Tabla 10.1 se

presentan los valores comparados de radiación interceptada acumulada medidos en dos distanciamientos entre hileras de cultivos de maíz creciendo sin limitantes hídricas ni nutricionales en una de las principales zonas productoras de Argentina, sembrados en un amplio rango de densidades (Cirilo, 2000). Se puede observar en la tabla que la mejora en la captura de luz fue de 4,6% en la etapa vegetativa hasta la floración y de sólo 2,9% desde la floración hasta la madurez fisiológica. En cambio, el incremento en la densidad de plantas triplicó ($\approx 16,8\%$) la respuesta en captura de luz en la etapa vegetativa respecto del efecto de estrechar hileras, evidenciando la mayor efectividad del ajuste del número de plantas para aumentar la intercepción de la radiación que llega al tope del cultivo (Capítulo 9). En general, los incrementos en captura de luz en respuesta a hileras cercanas en maíz informados en la literatura son generalmente inferiores al 15% en condiciones usuales de cultivo (Scarsbrook y Doss, 1973; Bullock et al., 1988; Ottman y Welch, 1989; Westgate et al., 1997; Barbieri et al., 2012).

Tabla 10.1: Radiación solar fotosintéticamente activa interceptada (R_{int}) y biomasa acumuladas desde emergencia hasta floración y entre floración y madurez fisiológica según densidades y distancias entre hileras de cultivos de maíz creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales en Pergamino. Los valores corresponden a promedios de seis híbridos comerciales de ciclo completo difundidos en la región. (Adaptado de Cirilo, 2000).

		Emergencia-Floración		Floración-Madurez fisiológica	
		R_{int}	Biomasa	R_{int}	Biomasa
		($Mj m^{-2}$)	($g m^{-2}$)	($Mj m^{-2}$)	($g m^{-2}$)
Densidad ($pl ha^{-1}$)	62.000	380	937	743	1.623
	87.000	434	1.072	767	1.572
	115.000	454	1.178	761	1.492
LSD 0,01		26	144	ns	ns
Espaciamiento (m)	0,50	432	1.098	768	1.577
	0,70	413	1.027	746	1.548
	prob. F	0,01	0,001	ns	0,10
cv%		6,7	8,5	5,0	16,2

10.2.1. Variaciones por plasticidad azimutal del canopeo

La variación en la distancia entre hileras en maíz, en general, no genera modificaciones en el valor máximo de IAF alcanzado por el canopeo (Maddonni et al., 2001a; Westgate et al., 1979). Si bien, como ya fue mencionado, un patrón de siembra más cuadrangular mejora la captura de luz por el cultivo en su etapa vegetativa, en algunos híbridos se alcanzan valores de ei similares indistintamente de la distancia entre hileras utilizada. Esta respuesta disímil de ei al acercamiento

de las hileras puede ser atribuida a un comportamiento contrastante entre híbridos de maíz en cuanto a su sensibilidad frente a las señales de proximidad de plantas vecinas según la distribución espacial de las plantas en el cultivo que modifica la arquitectura del canopeo (Maddonni et al., 2001a; Maddonni et al., 2001b). En efecto, la distribución azimutal de las hojas (orientación de las hojas en el plano horizontal sobre el tallo de la planta) se modifica al aumentar la densidad de plantas sembradas, pero también puede alterarse frente al acortamiento de la distancia entre hileras (Maddonni et al. 2001a). Desde etapas muy tempranas del ciclo del cultivo, el crecimiento de las hojas y su disposición azimutal puedan ser modificadas por el ambiente lumínico que exploran y perciben las plantas, reorientándolas hacia espacios con menor competencia (Maddonni et al., 2002). Existen diferencias genotípicas en esa capacidad de reorientación foliar que permite agrupar a los genotipos de maíz en plásticos o rígidos en función de su mayor o menor respuesta a la calidad de luz que perciben y las señales de proximidad de plantas vecinas (Maddonni et al. 2001a). En los genotipos plásticos, las plantas reaccionan orientando las hojas en expansión hacia los espacios libres de plantas vecinas competidoras de modo de ocupar esos vacíos espaciales (ya sea dentro de la hilera o en el espacio entre hileras), logrando así alcanzar valores semejantes de e_i en diferentes distancias entre hileras. Por el contrario, los genotipos rígidos no exhiben esa capacidad de reacción y presentan una distribución azimutal al azar de sus hojas, independientemente del patrón de siembra. Es con este último tipo de híbridos que pueden esperarse mayores mejoras en la captura de luz cuando se siembran con un planteo más cuadrangular por acercamiento de las hileras de siembra ya que, de no hacerlo, las plantas no pueden reacomodar por sí mismas sus hojas ante la mutua interferencia. En este sentido, en estudios de simulación sólo se hallaron diferencias consistentes en la atenuación lumínica dentro del canopeo cuando la orientación azimutal de las hojas se cambió drásticamente desde hojas completamente al azar a hojas totalmente perpendiculares al surco de siembra (Maddonni et al., 2001b). Este comportamiento diferencial entre genotipos puede contribuir a explicar las diferencias en las respuestas al acercamiento de hileras en cuanto a captura de luz cuando se cotejan densidades y áreas foliares de planta semejantes. Por lo tanto, una distribución más uniforme de las plantas y de sus hojas en el espacio por sembrarlas en entre-surcos estrechos puede incrementar la atenuación lumínica cuando los canopeos no alcancen el IAFc con hileras anchas y, en ese caso, es con los genotipos rígidos con los que se pueden esperar las mayores respuestas a la adopción de la práctica (Maddonni et al, 2001a). En cambio, en cultivos densos de maíz en los que alcanzar el IAFc es esperable, la atenuación de la radiación por el canopeo al desplegar el máximo índice de área foliar en floración no varía significativamente entre genotipos rígidos y plásticos indistintamente del espaciamiento utilizado.

10.3. Espaciamiento entre hileras y rendimiento en grano

Las mejoras resultantes en la cantidad de radiación interceptada por el canopeo por una menor distancia entre hileras tienen su correspondencia en la biomasa producida dada la directa relación causal entre la captura de radiación y la producción de biomasa como resultado de la actividad fotosintética del cultivo (Capítulo 3). Esta respuesta está reflejada en la Tabla 10.1 y en diversos reportes bibliográficos (Cirilo, 2000; Barbieri et al., 2000; Bullock et al., 1988). Sin embargo, con densidades de siembra usuales y en ausencia de deficiencias importantes de agua o nutrientes, los beneficios en rendimiento en grano obtenidos por reducir la distancia entre hileras en el cultivo maíz son variables. En algunos casos se han reportado incrementos de rendimiento de variada magnitud (Bullock et al., 1988; Olson y Sander, 1988; Scarsbrook y Doss, 1973; Lich et al., 2019), pero en otros casos no se han encontrado respuestas o éstas son inconsistentes (Ottman y Welch, 1989; Westgate et al., 1997; van Roekel y Coulter, 2012; Cirilo, 2001; Maddonni y Martínez-Bercovich, 2014).

Las diferencias en la respuesta del rendimiento a la reducción del espaciamiento entre hileras deben ser analizadas en función del efecto de la práctica sobre la cantidad de radiación interceptada por el cultivo durante los momentos críticos para la fijación de granos. En cultivos creciendo en condiciones adecuadas y con las densidades correctas, las ventajas tempranas en cobertura por estrechar hileras se diluyen conforme avanza el ciclo del cultivo y, por lo general, se logran altos valores de intercepción de radiación solar antes del período crítico de determinación del rendimiento alrededor de la floración (Capítulo 4) cualquiera sea el espaciamiento entre hileras. Por consiguiente, las ventajas de reducir la distancia entre hileras en maíz resultan generalmente de reducida magnitud o inconsistentes en dichas condiciones. Sin embargo, la respuesta del rendimiento a la modificación de la distancia entre hileras puede variar según la densidad de plantas, las características del cultivar empleado, y la condición ambiental. Así, en ausencia de restricciones hídricas severas alrededor de la floración, es posible esperar ventajas del acercamiento de hileras en todas aquellas situaciones en que sea previsible que no se alcance la plena intercepción de la radiación incidente en la etapa crítica sembrando hileras más distantes. Tal es el caso de la siembra de cultivares muy precoces con limitado número de hojas y/o con hojas de inserción muy erecta con escasa eficiencia de captura de radiación por unidad de área foliar desplegada (Bavec y Bavec, 2002). También se pueden esperar ventajas por estrechar hileras cuando existen expectativas de riesgo de pérdida de área foliar por heladas, granizo o insectos que afectan la captura de radiación. Del mismo modo es posible encontrarlas en el caso de plantas que estén sometidas a estrés hídrico o de nutrientes transitorios durante la etapa de crecimiento vegetativo (Barbieri et al., 2000). En estos casos, las deficiencias de agua o nutrientes que experimenta tempranamente el cultivo limitan la expansión y supervivencia del área foliar de las plantas (D'Andrea et al., 2006; Salah y Tardieu, 1997; Uhart y Andrade, 1995b), lo que incrementa la probabilidad de respuesta favorable a la reducción de la distancia entre hileras. También puede incrementarse la probabilidad de respuesta al estrechamiento de hileras en el caso de siembras

muy tempranas de maíz en ambientes fríos dado que en tales ambientes es posible encontrar plantas más pequeñas con menos hojas (Duncan et al., 1973). También pueden responder favorablemente al acortamiento de la distancia entre hileras los cultivos de maíz en siembras a continuación de otro cultivo invierno-primaveral en la misma estación de crecimiento que limita la disponibilidad inicial de agua y nutrientes. Dicha respuesta positiva también se da especialmente en siembras muy demoradas en altas latitudes que exigen i) reducir la cantidad de plantas en el cultivo por el empobrecimiento progresivo del ambiente térmico y radiativo (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui et al., 2002; Capítulo 12 y ii) el empleo de híbridos de menor ciclo (de menor porte y follaje) por el acortamiento de la estación disponible para el crecimiento previo a las primeras heladas estacionales (Otegui et al. 2002; Mercou y Otegui, 2014; Capítulo 13).

La respuesta del rendimiento a la reducción de la distancia entre hileras dependerá, entonces, de la mejora que se logre, respecto del cultivo sembrado en hileras anchas, en la eficiencia de intercepción de radiación solar que alcanza el canopeo y, por lo tanto, en la producción de biomasa alrededor de la floración, momento crítico para la determinación del rendimiento (Capítulo 4). Si el cultivo sembrado con hileras anchas no logra la plena captura de la luz incidente en ese momento, el rendimiento mejorará al sembrar hileras angostas debido a la mejora esperada en la captura de radiación y el mayor crecimiento resultante durante el período (Andrade et al., 2002). Entonces, las mejoras esperables del rendimiento en maíz por sembrar en hileras angostas serán mayores cuanto menor sea la intercepción de radiación incidente en floración que se logra en el cultivo con hileras anchas y cuanto mayor sea el incremento porcentual en esa intercepción resultante de la adopción de la práctica (Andrade et al., 2002; Otegui et al., 2007; Cirilo et al., 2012). Por lo tanto, el incremento esperado de rendimiento por sembrar en hileras más cercanas resulta inversamente relacionado al valor de e_i en floración alcanzado con hileras distantes y directamente relacionado con la mejora lograda en el valor de e_i por acercar las hileras (Figura 10.3).

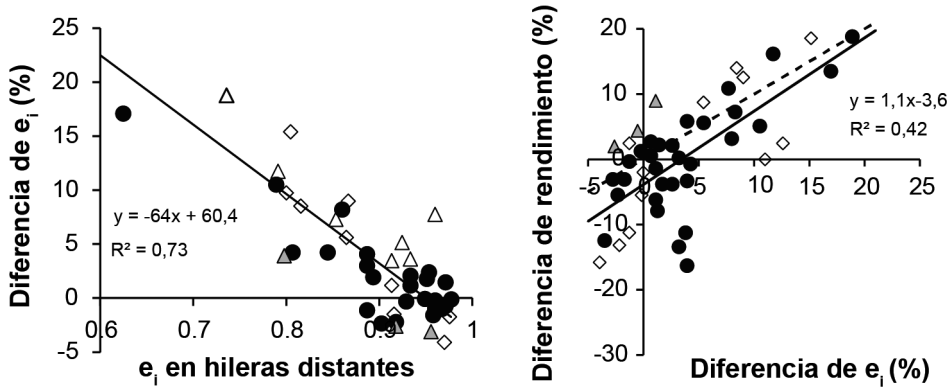


Figura 10.3: Izquierda: Diferencia porcentual en la eficiencia de intercepción de radiación (e_i) durante la floración por reducción de la distancia entre hileras en función de la e_i observada en hileras distantes durante la misma etapa. Derecha: Relación entre las respuestas porcentuales de rendimiento y de e_i en floración por reducción de la distancia entre hileras; la línea discontinua indica la relación 1:1 entre las variables. Diferentes símbolos y colores indican distintos experimentos comparando diferentes distanciamientos evaluados en ausencia de limitaciones hídricas o nutricionales (Adaptado de Otegui et al., 2007).

10.3.1. Distancia entre hileras en cultivos con muy baja densidad de plantas

Las ventajas en la captura de la radiación solar incidente por acercar las hileras reportadas para cultivos sembrados en densidades moderadamente bajas (Figura 10.3) se reducen cuando los maíces son cultivados en muy bajas densidades (≤ 4 plantas m^{-2}) en las que, por lo general, los cultivos alcanzan valores máximos de IAF muy por debajo del valor crítico para plena captura de radiación (Maddonni et al., 2006). En tales situaciones, la interferencia entre hojas es escasa dado el reducido tamaño del área foliar desplegado y la variación de su distribución en el espacio por modificar la distancia entre hileras tiene poco efecto en mejorar la captura de radiación. Por otro lado, con tales densidades, sin restricciones hídricas ni nutricionales severas, usualmente las plantas de maíz presentan tasas de crecimiento en floración iguales o superiores al valor umbral de $3-4$ g planta $^{-1}$ día $^{-1}$ reportado en la literatura (Echarte et al., 2004) por encima del cual fijan un número de granos cercano a su potencial (Capítulo 4). Por lo tanto, las variaciones en la distancia entre hileras en tales condiciones pueden no reflejarse en diferencias en el número de granos fijados debido a limitaciones morfogénicas de las plantas para fijar más granos. En correspondencia, el rendimiento en grano del cultivo sigue la misma tendencia dado que el peso individual del grano generalmente no varía ante diferentes distancias entre hileras en esas situaciones donde el rendimiento por planta está maximizado. Si bien tales situaciones son inusuales en la gran mayoría de los sistemas de producción de maíz de regiones húmedas, las mismas pueden presentarse en ambien-

tes marginales con severas restricciones de la oferta hídrica donde es conveniente explorar estrategias adaptativas con siembra del cultivo en muy bajas densidades. En esos casos, la elección de genotipos prolíficos con varias espigas por tallo y/o con varios tallos fértiles permitirá obtener ventajas en rendimiento, especialmente durante las estaciones inesperadamente lluviosas (Du Toit y Prinsloo, 2000; Rotili et al, 2021; Rotili et al., 2022; Capítulo13).

10.3.2. Alteraciones de la eficiencia de uso de la radiación en cultivos densos

En las situaciones usuales de producción de maíz, sin restricciones hídricas ni nutricionales importantes, la estrategia de manejo aconsejable es maximizar la captura de radiación (e_i) y la eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa (e_c) durante el período crítico de determinación del rendimiento alrededor de la floración del cultivo (Andrade, 1995; Capítulos 3 y 4). En ambientes con alta disponibilidad de recursos (principalmente agua y nutrientes), donde los cultivos son sembrados con altas densidades de plantas para elevar su productividad (Capítulo 9), esa estrategia permite alcanzar altos valores de IAF que superan el IAF_c y logran niveles de e_i en floración superiores a 0,95 aún en hileras distantes. Por lo tanto, en tales situaciones la reducción de la distancia entre hileras no contribuye a incrementar la captura de luz en floración (Andrade et al, 2002) ni tampoco, en consecuencia, en la etapa posterior de llenado de los granos. Sin embargo, la e_c en postfloración de cultivos densos es alterada por el empleo de entresurcos estrechos. En efecto, Maddonni et al. (2006) reportaron reducciones de 5 a 16% en la e_c durante el período postfloración en tales condiciones como consecuencia de una mayor atenuación de radiación dentro del canopeo que resulta en una senescencia más acelerada de sus hojas. En tales condiciones, los estratos medios e inferiores de hojas dentro del canopeo en hileras cercanas perciben menores niveles de irradiancia y con menor calidad (baja relación rojo/rojo lejano) que los mismos estratos en cultivos sembrados en hileras más distantes, lo que deprime su actividad fotosintética (Pendleton et al. (1968) y acelera su senescencia (Borrás et al., 2003; Sadras et al., 2000; Thomas y Ougham, 2015), por lo que se reduce la e_c del cultivo en la etapa de llenado de los granos. Esta menor e_c de cultivos densos sembrados en hileras cercanas se refleja en una menor producción de biomasa en dicha etapa que afecta la disponibilidad de fotoasimilados para los granos limitando su peso final y, en consecuencia, reduciendo el rendimiento (Cirilo y Andrade, 1996; Borrás y Otegui, 2001; Borrás et al., 2004) según la relación fuente-destino establecida en el cultivo; Capítulos 5 y 6). Los puntos ubicados por debajo de la relación 1:1 en la Figura 10.3 corresponden a cultivos densos de maíz y reflejan estos efectos que los apartan de la relación general esperada entre las mejoras en captura de radiación y de rendimiento en respuesta a acercar las hileras. Si bien las mermas de rendimiento por esta causa suelen ser de escasa magnitud, la fuerte demanda de fotoasimilados de las espigas debido al elevado número de granos fijados en esos ambientes de alta productividad genera un marcado desbalance con la oferta fotosintética actual y promueve una fuerte removilización de reservas desde los tallos (Uhart y Andrade, 1995a; Martínez Dalmás et

al., 2013; D'Andrea et al, 2016; Capítulo 6). Esta mayor removilización de reservas debilita la estabilidad de los tallos y puede provocar, según el híbrido, importantes pérdidas de cosecha como consecuencia del incremento en la cantidad de plantas volcadas y quebradas que no pueden ser recolectadas en la cosecha mecánica (Figura 10.4; Cirilo, 2002). En ese caso, la elección de híbridos que conserven mejor la estabilidad de su tallo, así como el anticipo de la cosecha aún a costa de mayores gastos de secado artificial durante la comercialización, deberán ser tenidos en consideración cuando se empleen altas densidades de plantas y entresurcos angostos en condiciones de alta productividad de maíz y sin restricciones de recursos.

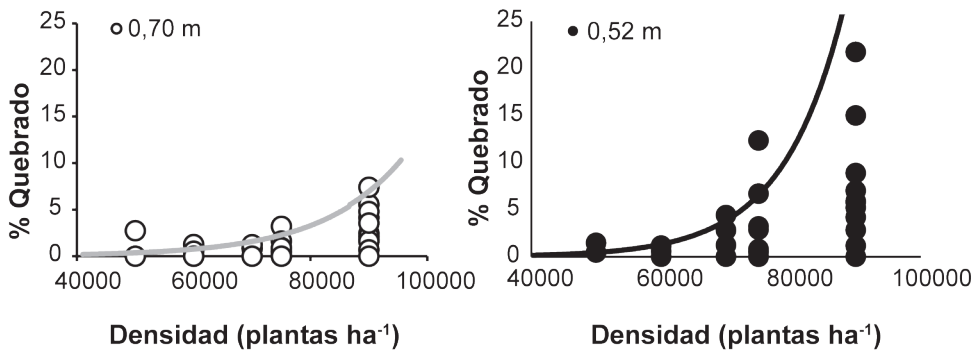


Figura 10.4: Relaciones entre el porcentaje de plantas quebradas en la cosecha y la densidad de siembra con distanciamientos entre hileras de 0,70 m (izquierda) y 0,52 m (derecha) en cultivos de maíz creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales en Pergamino, Argentina. Datos de diversos híbridos difundidos en la región. Se incluyen ajustes de cuantil 90% (Adaptado de Cirilo, 2002).

10.3.3. Distancia entre hileras en situaciones de deficiencias hídricas

En la agricultura de secano la variación estacional en la oferta hídrica provoca con frecuencia déficits hídricos de variada duración e intensidad que son la principal limitante para la obtención de rendimientos altos y estables de maíz (Capítulo 8). Como ya fue mencionado, diferentes valores de *ei* son esperables cuando la estructura del cultivo se altera por variaciones en la distancia entre hileras y en la densidad de plantas sembradas. Esas diferencias en la cobertura del suelo pueden modificar el impacto de reducciones de la disponibilidad hídrica sobre el rendimiento. Esto es así porque la variación en la distancia entre hileras, a una dada densidad de plantas, afecta la partición del agua evapotranspirada por el cultivo entre la transpiración desde el follaje y la evaporación desde el suelo (Al-kaisi et al., 1989; Villalobos y Ferreres, 1990). En situaciones de buena disponibilidad hídrica por lluvias frecuentes o riego, cuando se acercan las hileras se reduce la proporción de agua evaporada directamente desde la superficie húmeda del suelo y aumenta la proporción de agua

transpirada por el follaje debido al mayor y más temprano sombreado del entresurco, mejorando así la eficiencia de uso del agua disponible para el cultivo (Barbieri et al., 2012; Capítulo 8). Sin embargo, frente a situaciones de lluvias que se tornan temporalmente escasas al avanzar el ciclo del cultivo, cuando el suelo se seca prolongadamente en superficie, se reduce su tasa de evaporación de manera notable ya que el aire que llena los poros de los estratos superficiales interrumpe la conductividad del agua en el sistema suelo-atmósfera (McNaughton and Jarvis, 1983). Cuando se produce una sequía progresiva, el cultivo depende del agua almacenada en el suelo para enfrentarla. En esta situación, la siembra en hileras cercanas incrementa el uso anticipado del agua por transpiración (Alessi and Power 1982; Zafaroni and Schneiter 1989; Debaeke and Aboudrare 2004) ya que la cantidad de agua transpirada por el canopeo de maíz está estrechamente relacionada con la cantidad de radiación solar interceptada (Dardanelli et al., 2003; Otegui, 2009; Capítulo 8). O sea que la siembra en hileras cercanas, al permitir que el follaje capture más radiación desde etapas más tempranas, incrementa, al mismo tiempo, el consumo de agua por parte del cultivo ya que éste ofrece menos resistencia a la pérdida de agua que el suelo seco en superficie. Entonces, este fenómeno puede intensificar los efectos negativos de una sequía progresiva al limitar la reserva hídrica y agravar el riesgo de estrés durante el período crítico para la determinación del rendimiento si no es interrumpida por lluvias oportunas (Passioura, 2006). Así, una sequía progresiva puede tornarse más severa en cultivos sembrados en hileras angostas, particularmente cuando se usan densidades que resultan excesivas para el ambiente hídrico instalado con la sequía. En tales casos, la siembra en hileras distantes permite un uso más conservativo del agua del suelo durante el período vegetativo. En efecto, Barbieri et al. (2012) reportaron un mayor consumo (ca., 8%) de las reservas de agua del suelo en etapas tempranas del ciclo del cultivo de maíz con el empleo de hileras cercanas, provocando una desfavorable distribución del agua almacenada en el suelo a la siembra entre las etapas vegetativa y reproductiva. Entonces, cuando la probabilidad de deficiencias hídricas es alta por una eventual sequía progresiva sobre la floración, la siembra en hileras más distantes posibilita un uso ahorrativo del agua edáfica durante el período vegetativo, evitando mayores reducciones en las tasas de crecimiento de plantas en floración respecto de hileras cercanas que afecten marcadamente la fijación de granos en el cultivo.

Tabla 10.2: Rendimiento (14% humedad), número de granos, eficiencia de intercepción de radiación (e_i) en floración e intervalo entre floraciones masculina y femenina (ASI) de dos híbridos de diferente sensibilidad al estrés hídrico creciendo con diferentes densidades y distancias entre hileras en dos condiciones hídricas (riego: mitad superior; seco: mitad inferior, con período de 40 días de lluvias escasas y alta demanda atmosférica en etapa vegetativa tardía) en Pergamino. Se incluye el valor de diferencia mínima significativa al nivel de significancia (LSD) de 0,05 para comparación de medias. (Adaptado de Cirilo, 2001).

Híbrido	Densidad (pl m ⁻²)	Distancia entre hileras (m)	Rendimiento (kg ha ⁻¹)	Número de granos (m ⁻²)	e _i en floración (-)	ASI (días)
Riego						
Más Sensible	7	0,50	13410	3666	0,92	3
		0,70	13587	3735	0,92	3
	9	0,50	13467	3953	0,94	4
		0,70	14090	3991	0,93	4
Menos Sensible	7	0,50	13020	3875	0,95	0
		0,70	13393	3995	0,93	0
	9	0,50	13203	4216	0,95	1
		0,70	13573	4193	0,94	1
LSD (0,05)			1.050	211	0,04	--
Secano						
Más Sensible	5	0,50	9333	2564	0,86	4
		0,70	10037	2730	0,82	4
	7	0,50	9290	2532	0,89	5
		0,70	11243	3164	0,87	5
Menos Sensible	5	0,50	10467	3011	0,90	1
		0,70	10510	3055	0,85	1
	7	0,50	11893	3452	0,91	1
		0,70	11860	3444	0,90	1
LSD (0,05)			1.350	617	0,04	--

La merma de rendimiento resultante de una sequía agravada por el mayor consumo hídrico del cultivo en etapas previas a la floración con hileras cercanas dependerá de la densidad de plantas sembradas y de la sensibilidad al estrés hídrico del híbrido utilizado (Curin et al., 2020; Hao et al., 2019). La Tabla 10.2 muestra esa respuesta diferencial al acercamiento de hileras ante distintas situaciones de disponibilidad hídrica (ie., riego vs secano) y de competencia intra-específica (ie., por variación de la densidad de plantas) al evaluar híbridos de diferente sensibilidad al estrés en Pergamino (Cirilo, 2001). Como muestra la tabla, la modificación de la distancia entre hileras no alteró el rendimiento y la cantidad de granos logrados ni la e_i alcanzada en floración en ninguno de los híbridos ni densidades empleadas en la condición de riego. Sin embargo, el acercamiento de las hileras en la condición de secano, con una sequía instalada en la etapa vegetativa tardía (ie., se registró un período prolongado de 40 días con escasas lluvias y alta demanda atmosférica coincidente con la prefloración y floración del cultivo), provocó mermas de rendimiento que fueron más notables en el genotipo más sensible y con la densidad más alta usada en esa condición. El valor del intervalo entre la antesis de las flores de la panoja y la aparición de los estigmas de las flores de la espiga (ASI, por su descripción en inglés: *anthesis-silking interval*) como indicador de la afectación de las plantas por el déficit hídrico (Bolaños y Edmeades, 1993), se extendió hasta 5 días en el híbrido más sensible al acercar las hileras con la mayor densidad en la

condición de secano, correspondiéndole una merma de rendimiento de casi 2 Tn ha⁻¹ respecto de su siembra en hileras anchas en la misma condición.

10.4. Consideraciones finales

La práctica de acercar hileras incrementa ei, lo que puede resultar beneficioso si el cultivo no alcanza la intercepción plena de la radiación incidente durante la floración cuando es sembrado a la distancia convencional entre hileras. Tal es el caso de cultivos de plantas pequeñas, de escasa foliosidad, de follaje erecto, defoliados o con menor expansión foliar por restricciones hídricas o nutricionales. En cambio, en ambientes sin severas restricciones hídricas ni nutricionales con cultivos bien manejados y con las densidades correctas, el maíz logra plena intercepción en floración, independientemente de la distancia entre las hileras, por lo que las ventajas de modificar el distanciamiento entre hileras son escasas y a menudo insignificantes. Es conveniente tener en cuenta que el empleo de entresurcos estrechos en cultivos densos reduce la ec en postfloración y, por lo tanto, la disponibilidad de fotoasimilados para los granos. Esto puede limitar el peso final del grano y el rendimiento según la relación fuente-destino establecida en el cultivo y aumentar la removilización de reservas desde los tallos y, por lo tanto, su quebrado. También es importante considerar que una sequía progresiva puede tornarse más severa en cultivos sembrados en hileras angostas, particularmente cuando se usan densidades que resultan excesivas para el ambiente hídrico instalado.

10.5. Principales conceptos prácticos

- La reducción del distanciamiento entre hileras contribuye a inhibir el crecimiento de malezas y a mejorar la captura de nutrientes limitantes en el suelo al generar una distribución más uniforme de las plantas sobre el terreno.
- Cuando no existen limitaciones hídricas severas durante la floración, la respuesta del rendimiento a la reducción de la distancia entre hileras de siembra depende de la mejora en la cobertura que alcance el cultivo en ese momento crítico para la determinación del rendimiento. La respuesta es mayor cuanto menor es la intercepción de radiación solar que se logra con la distancia tradicional.
- La siembra en hileras cercanas puede dar beneficios cuando se emplean genotipos de planta pequeña con estructura erecta y poco foliosa.
- Cuando para una dada densidad de siembra no se alcance el IAFc con hileras distantes, la siembra en entresurcos más estrechos puede incrementar la captura de radiación si se emplean genotipos rígidos, pero será menor la ventaja a obtener con los genotipos plásticos.
- La incidencia de defoliaciones (por granizo, heladas, insectos, vientos, etc.)

puede traducirse en una deficiente cobertura del suelo y captura de radiación solar incidente en el cultivo cuando se emplean hileras distantes; por lo tanto, la siembra en hileras menos espaciadas puede resultar ventajosa para mitigar esos daños.

- Una baja disponibilidad de nutrientes no corregida oportunamente que limita la expansión de las hojas y su longevidad puede generar canopeos ineficientes en capturar plenamente la oferta de radiación durante la floración. En estos casos, una menor distancia entre hileras de siembra también puede ser ventajosa.
- El acortamiento de la distancia entre hileras incrementa el consumo de agua por el cultivo en la etapa vegetativa debido al mayor y más temprano sombreado del entresurco que puede intensificar los efectos negativos de la instalación de una sequía progresiva sobre la floración al reducir la reserva hídrica disponible.
- La siembra en hileras cercanas no ofrece ventajas de intercepción de radiación en ambientes de alta producción donde se utilizan altas densidades. Sin embargo su empleo puede resultar en menor producción fotosintética del cultivo en postfloración por empobrecimiento del ambiente lumínico del interior del canopeo que limita el peso de los granos e incrementa el quebrado de los tallos por mayor removilización de sus reservas. En ese caso es recomendable el anticipo de la cosecha para reducir las pérdidas en la recolección mecánica.

10.6. Referencias

- Alessi, J. y J.F. Power. 1982. Effects of plant and row spacing on dryland soybean yield and water-use efficiency. *Agronomy Journal*, 74: 851-854.
- Al-Kaisi, M., L. J. Brun, y J. W. Enz, 1989. Transpiration and evapotranspiration from maize as related to leaf area index. *Agricultural and forest meteorology*, 48: 111-116.
- Andrade, F.H. 1995. Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Res.* 41: 1–12.
- Andrade, F.H., A.G. Cirilo, S.A. Uhart y M.E. Otegui. 1996. Ecofisiología del cultivo de maíz. Balcarce, INTA-UI. 292 pp.
- Andrade, F.H., P. Calviño, A. Cirilo y P. Barbieri. 2002. Yield responses to narrow rows depend on increased radiation interception. *Agron. J.* 94: 975–980.
- Barbieri, P.A., H. Sainz Rozas, F.H. Andrade y H.E. Echeverría. 2000. Row spacing effects at different levels of nitrogen availability in maize. *Agron. J.* 92:283–288.
- Barbieri, P.A., H.E. Echeverría, H.R. Saínz Rozas y F.H. Andrade. 2008. Nitrogen use efficiency in maize as affected by nitrogen availability and row spacing. *Agron. J.* 100: 1094–1100. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0057>
- Barbieri, P., L. Echarte, A. della Maggiora, V.O. Sadras, H. Echeverria y F.H. Andrade. 2012. Maize evapotranspiration and water-use efficiency in response to row spacing. *Agron. J.* 104: 939–944. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0014>.
- Bavec, F. y M. Bavec. 2002. Effects of plant population on leaf area index, cob characteristics

- and grain yield of early maturing maize cultivars (FAO 100-400). *Eur. J. Agron.* 16: 151–159. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(01\)00126-5](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00126-5).
- Bolaños, J. y G.O. Edmeades. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Response in reproductive behavior. *Field Crops Research*. 31: 253-268.
- Borrás, L. y M.E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source - Sink ratio. *Crop Sci.* 41.
- Borrás, L., M.E. Westgate y M.E. Otegui. 2003. Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source-sink ratio in maize. *Ann. Bot.* 91. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg090>
- Borrás, L., G.A. Slafer, y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *F. Crop. Res.* 86: 131–146. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>
- Bullock, D.G., R.L. Nielsen y W.E. Nyquist. 1988. A growth analysis comparison of corn grown in conventional and equidistant plant spacing. *Crop Sci.* 28; 254–258. <https://doi.org/10.2135/cropsci1988.0011183X002800020015x>.
- Cirilo A.G. 2000. Distancia entre surcos en maíz. *Revista de Tecnología Agropecuaria. INTA Pergamino*. Vol. V Nro. 14, Segundo Cuatrimestre: Mayo/Agosto 2000. Pág. 19-23.
- Cirilo, A.G. 2001. La distancia entre surcos y el rendimiento del maíz: Una interpretación ecofisiológica. *Revista de Tecnología Agropecuaria. INTA Pergamino*. Vol. VI Nro. 17, Segundo Cuatrimestre: Mayo/Agosto 2001. Pág. 26-30.
- Cirilo, A.G. 2002. Los surcos angostos en maíces de alta producción. *Revista de Tecnología Agropecuaria. INTA Pergamino*. Vol.VII Nro. 21, Segundo Cuatrimestre: Setiembre/Diciembre 2002. Pág. 12-15.
- Cirilo A.G. y F.H. Andrade. 1994. Sowing date and maize productivity. I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Science* 34:1039-1043.
- Cirilo A.G. y F.H. Andrade. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Science*. 36:325-331.
- Cirilo A., F. Andrade, M. Otegui, G. Maddonni, C. Vega y O. Valentinuz. 2012. Ecofisiología del cultivo de maíz. P. 25-56. Capítulo 2. En “Bases para el manejo del cultivo de maíz”. G. Eyherabide (Ed.). Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires Argentina. 297pp.
- Curin, F., A.D. Severini, F.G. González y M.E. Otegui. 2020. Water and radiation use efficiencies in maize: Breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. *F. Crop. Res.* 246: 107683. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107683>.
- D’Andrea, K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G. Eyherabide. 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines - Nitrogen responses. *Crop Sci.* 46. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.07-0195>.
- D’Andrea, K.E., C.V. Piedra, C. Mandolino, A.M. Cerri, A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2016. Contribution of reserves to kernel weight and grain yield determination in maize: phenotypic and genotypic variation. *Crop Sci.* 56:697–706
- Dardanelli, J., D. Collino, M.E. Otegui y V.O. Sadras. 2003. Bases funcionales para el manejo del agua en los sistemas de producción de los cultivos de grano. Cap. 16; pág.: 325-386. En: *Producción de Cultivos de Granos. Bases Funcionales para su Manejo*. E.H. Satorre, R.L. Benech A., G.A. Slafer, E. B. de la Fuente, D.J. Miralles, M.E. Otegui, R.Savin (eds). Editorial Facultad de Agronomía. 783 pp. ISBN 950-29-0713-2.
- Debaeke, P. y A. Aboudrare. 2004. Adaptation of crop management to water-limited environments. *European Journal of Agronomy*, 21: 433-446.
- Duncan, W.G., D.L. Shaver y W.A. Williams. 1973. Insolation and Temperature Effects on Maize Growth and Yield1. *Crop Sci.* 13: 187-191. <https://doi.org/10.2135/crops->

- ci1973.0011183x001300020012x.
- Du Toit, A.S. y M.A. Prinsloo. 2000. Incorporating prolificacy into CERES–Maize prediction of kernel number. p. 103–113. In M.E. Westgate and K.J. Boote (ed.) *Physiology and modeling kernel set in maize*. CSSA Spec. Publ. 29. CSSA and ASA, Madison, WI.
- Echarte, L., F.H. Andrade, C.R.C. Vega, y M. Tollenaar. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Sci.* 44: 1654–1661.
- Flénet, F., J.R. Kiniry, J.E. Board, J.E., M.E. Westgate. y D.C. Reicosky. 1996. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower. *Agron. J.* 88: 185-190. <https://doi.org/10.2134/agronj1996.00021962008800020011x>.
- Forcella, F., M.E. Westgate y D.D. Warnes, 1992. Effect of row width on herbicide and cultivation requirements in row crops. *American Journal of Alternative Agriculture*, 7: 161-167.
- Hao, B., Q. Xue, T.H. Marek, K.E. Jessup, J.D. Becker, X. Hou, W. Xu, E.D. Bynum, B.W. Bean, P.D. Colaizzi y T.A. Howell., 2019. Grain yield, evapotranspiration, and water-use efficiency of maize hybrids differing in drought tolerance. *Irrig. Sci.* 37: 25-34. <https://doi.org/10.1007/s00271-018-0597-5>
- Johnson G.A. y T.R. Hoverstad. 2002. Effect of row spacing and herbicide application timing on weed control and grain yield in corn (*Zea mays*). Cambridge University Press. *Weed Technology* Vol. 16, No. 3 (Jul. - Sep., 2002), pp. 548-553.
- Licht, M.A., M.R. Parvej, y E.E. Wright. 2019. Corn yield response to row spacing and plant population in Iowa. *Crop Forage Turfgrass Manage.* 5: 32. <https://doi:10.2134/cftm2019.05.0032>.
- Maddonni, G.A. y M.E. Otegui. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Res.* 48:81–87. Maddonni, G.A., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., 2006. Row width and maize grain yield. *Agron. J.* 98: 1532–1543. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0038>.
- Maddonni, G.A. y M.E. Otegui. 2006. Intra-specific competition in maize: Contribution of extreme plant hierarchies to grain yield, grain yield components and kernel composition. *F. Crop. Res.* 97: 155-166. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.09.013>.
- Maddonni, G.A. y J. Martínez-Bercovich. 2014. Row spacing, landscape position, and maize grain yield. Hindawi Publishing Corporation. *International Journal of Agronomy*. Volume 2014, Article ID 195012, 12 pages. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/195012>.
- Maddonni, G.A., M.E. Otegui y A.G. Cirilo. 2001a. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *F. Crop. Res.* 71: 183-193. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00158-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00158-7).
- Maddonni G.A, M. Chelle, J-L. Drouet, y B. Andrieu. 2001b. Light interception of contrasting azimuth canopies under square and rectangular plant spatial distributions: simulations and crop measurements. *Field Crop Res* 70: 1-3.
- Maddonni, G.A., M.E. Otegui, B. Andrieu, M. Chelle y J.J. Casal 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology* 130: 1181-1189. <https://doi/10.1104/pp.009738>.
- Maddonni G.A., A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2006. Row width and maize grain yield. *Agron. J.* 98:1532-1543.
- McNaughton, K. G., y P. G. Jarvis. 1983. Predicting effects of vegetation changes on transpiration and evaporation, in *Water Deficits and Plant Growth*, vol. 7, edited by T. T. Kozlowsky, pp. 1-47, Academie, San Diego, Calif.
- Martínez Dalmas M., J.A. Di Matteo, A. Cerrudo, L. Echarte y F.H. Andrade. 2013. Dinámica del contenido de azúcares en tallo de maíz para híbridos liberados entre 1965 y 2012 en Argentina. II Workshop Internacional de Ecofisiología de Cultivos Aplicada al Mejoramiento Vegetal-Raíces/UIB-INTA/SAFV. Mar del Plata, 26 y 27 agosto 2013.

Versión CD

- Mercau, J.L. y M.E. Otegui. 2014. A modeling approach to explore water management strategies for late-sown maize and double-cropped wheat-maize in the rain-fed Pampas region of Argentina. In: Lajpat Ahuja, Liwang Ma, and Robert Lascano (Eds), 'Practical Applications of Agricultural System Models to Optimize the Use of Limited Water'. ASA-CSSA-SSSA, Baltimore, EEUU. ISBN 978-0-89118-343-3. pp. 351-374.
- Olson, R.A. y D.J. Sander. 1988. Corn production, in: Sprague, G.F., Dudley, J.W. (Eds.), Corn and corn improvement. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, pp. 639-686.
- Otegui, M.E. 2009. Bases ecofisiológicas para el manejo del agua en cultivos para grano conducidos en secano. En: Hoffman, E., Ribeiro, A., Ernst, O. y García, F.O. (eds). Primer Simposio Nacional de Agricultura de Secano. Universidad de la República, Uruguay. ISBN: 978-9974-00-583-9. pp: 7-15.
- Otegui, M.E., J.L. Mercau y F.J. Menéndez. 2002. Estrategias de manejo para la producción de maíz tardío y de segunda. En: E.H. Satorre (ed.), Guía Dekalb del Cultivo de Maíz. Servicios y Marketing Agropecuario, Argentina. ISBN 987-20358-0-6. pp. 170-184.
- Otegui, M.E., A.G. Cirilo y G.A. Maddonni. 2007. Achicando la brecha con los rendimientos potenciales de maíz: Fundamentos, posibilidades y limitaciones para la intensificación del cultivo. Actas del Congreso Mundo Agro 2007, Sema-Crea-Aapresid, Bs.As., 26 y 27 junio 2007, pág.: 67-73
- Ottman, M.J. y L.F. Welch. 1989. Planting patterns and radiation interception, plant nutrient concentration, and yield in corn. *Agron. J.* 81: 167. <https://doi.org/10.2134/agronj1989.00021962008100020006x>.
- Passioura, J. 2006. Increasing crop productivity when water is scarce—from breeding to field management. *Agric. Water Manag.* 80: 176-196. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2005.07.012>
- Pendleton, J.W., G.E. Smith, S.R. Winter y T.J. Johnston. 1968. Field investigations of the relationships of leaf angle in corn (*Zea mays* L.) to grain yield and apparent photosynthesis, *Agron. J.* 60: 422-424. <https://doi.org/10.2134/agronj1968.00021962006000040027x>
- Riahinia, S. y S.M. Dehdashti. 2008. Row spacing effects on light extinction coefficients, leaf area index, leaf area index affecting in photosynthesis and grain yield of corn (*Zea mays* L.) and Sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J. Biol. Sci.* 8: 954–957. <https://doi.org/10.3923/jbs.2008.954.957>.
- Rosolem, C.A., S.M. Kato, J.R. Machado y S.J. Bicudo. 1993. Nitrogen redistribution to sorghum grains as affected by plant competition. In *Plant Nutrition—from Genetic Engineering to Field Practice* (pp. 219-222). Springer, Dordrecht.
- Rotili, D.H., L.G. Abeledo, S. Martínez Larrea y G.A. Maddonni. 2022. Grain yield and kernel setting of multiple-shoot and/or multiple-ear maize hybrid. *Field Crops Research*. Volume 279, 1 April 2022, 108471. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108471>
- Rotili, D.H., V. Sadras, L.G. Abeledo, M. Ferreira, J. Micheloud, G. Duarte, P. Girón, M. Ermácora y G.A. Maddonni. 2021. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *Field Crops Research* 265: 108107. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108107>.
- Sadras, V.O., L. Echarte y F.H. Andrade. 2000. Profiles of leaf senescence during reproductive growth of sunflower and maize. *Ann. Bot.* 85:187-195. <https://doi.org/10.1006?anbo.1999.1013>
- Salah, H. y F. Tardieu. 1997. Control of leaf expansion rate of droughted maize plants under fluctuating evaporative demand (A superposition of hydraulic and chemical messag-

- es?). *Plant Physiol.* 114: 893-900. <https://doi.org/10.1104/pp.114.3.893>.
- Scarsbrook, C.E. y B.D. Doss. 1973. Leaf area index and radiation as related to corn yield. *Agron. J.* 65: 459-461. <https://doi.org/10.2134/agronj1973.00021962006500030031x>.
- Stickler, F.C. 1964. Row width and plant population studies with corn 1. *Agronomy Journal*, 56: 438-441.
- Teasdale, J. R. 1995. Influence of narrow row/high population corn (*Zea mays*) on weed control and light transmittance. *Weed technology* 9:113-118.
- Thomas, H. y H. Ougham. 2015. Senescence and crop performance, Second Edi. ed, *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy: Second Edition*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417104-6.00010-8>
- Uhart, S.A. y F.H. Andrade. 1995a. Nitrogen and carbon accumulation and remobilization during grain filling in maize under different source/sink ratios. *Crop Sci.* 35: 183-190.
- Uhart, S.A. y F.H. Andrade. 1995b. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Sci.* 35: 1376-1383. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500050020x>.
- van Roekel, R.J. y J.A. Coulter. 2012. Agronomic responses of corn hybrids to row width and plant density. *Agron. J.* 104: 612-620. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0380>.
- Villalobos, F.J., y E. Fereres, 1990. Evaporation measurements beneath corn, cotton, and sunflower canopies. *Agronomy Journal*, 82: 1153-1159.
- Westgate, M.E., F. Forcella, D.C. Reicosky y J. Somsen. 1997. Rapid canopy closure for maize production in the northern US corn belt: RUE and grain yield. *F. Crops Res.* 49: 249-258.
- Zaffaroni, E. y A.A. Schneiter, 1989. Water-use efficiency and light interception of semidwarf and standard-height sunflower hybrids grown in different row arrangements. *Agronomy Journal*, 81: 831-836.



Capítulo 11

Desuniformidad del stand de plantas del cultivo

Gustavo Maddonni



11. Desuniformidad del stand de plantas del cultivo

Gustavo Maddonni

11.1. Introducción

El rendimiento de un cultivo puede ser comprendido como el producto entre la cantidad de plantas por unidad de área (i.e. la densidad de siembra), el número de granos por planta y el peso de los granos. Como se detalló en el capítulo de densidad (Capítulo 9), el incremento en la cantidad de plantas determina una intensificación de los procesos de competencia entre los individuos del stand por los recursos aéreos (radiación) y edáficos (agua, nutrientes), que disminuye el crecimiento individual de las plantas en floración y, en consecuencia, la fijación de granos por planta (Pagano y Maddonni, 2007; Rossini et al., 2011). Bajo esta premisa, las recomendaciones de la densidad de siembra objetivo en maíz en ambientes de alta potencialidad procuran exponer a las plantas del stand a una determinada intensidad de competencia intra-específica, bajo la cual alcancen en floración tasas de crecimiento intermedias que penalicen en cierto grado el número de granos por planta, pero maximicen la fijación de granos por unidad de área (Andrade et al., 1996). Para tasas superiores (i.e. menores densidades), el mayor número de granos por planta no compensa la menor cantidad de plantas (especialmente en híbridos no prolíficos y no macolladores) y para tasas inferiores (i.e. mayores densidades), la caída en la fijación de granos por planta puede ser más que proporcional al incremento en la cantidad de plantas (según la tolerancia del material al estrés por densidad) implicando penalidades sobre el rendimiento del cultivo (Capítulo 9). Estos fundamentos son válidos para cultivos de maíz en los que sus individuos tienen una similar capacidad de capturar recursos aéreos y edáficos durante el ciclo y transformarlos en similares tasas de crecimiento en floración, es decir canopeos uniformes en el crecimiento de sus plantas. Sin embargo, existen determinadas condiciones de manejo, de ambiente y fisiológicas que pueden determinar pérdidas de plantas y/o desuniformidades en el crecimiento desde etapas tempranas del ciclo, que intensifican los procesos de competencia intraespecífica e impactan en la variabilidad del crecimiento individual de las plantas en floración (Maddonni y Otegui, 2004) y, en consecuencia, en la fijación de granos por planta (Pagano y Maddonni, 2007), en el rendimiento del cultivo (Tollenaar y Wu, 1999; Andrade y Abbate, 2005) y en la eficiencia en el uso de los recursos (Rossini et al., 2018).

En este capítulo, se presenta en primer lugar el origen y cuantificación de los distintos tipos de desuniformidades poblacionales (espacial y temporal) en maíz. Luego se revisan diversos trabajos que cuantifican el impacto de estas desuniformidades sobre el rendimiento y se analizan las bases eco fisiológicas de dicho efecto, para poder comprender la posibilidad de revertirlas o atenuarlas según el agregado de recursos y el componente genético. Finalmente, se identifican los escenarios más factibles para la generación de desuniformidades en maíz.

11.2. Origen y cuantificación de las desuniformidades poblacionales en maíz

Las sembradoras de maíz distribuyen las semillas a lo largo de las hileras, a una determinada distancia equidistante entre plantas (según la densidad de plantas y la distancia entre hileras) y a una similar profundidad del suelo. Bajo estas condiciones operativas y con óptimas condiciones de humedad (cercanas a capacidad de campo) y de temperatura (mayores a 16°C) en la cama de siembra, se logran las emergencias sincrónicas de las plántulas (Padilla, 2009; Silberfaden 2010) con una distribución adecuada a lo largo de la hilera de siembra. Siembras con menores temperaturas del suelo, bajos contenidos de humedad en la cama de siembra, profundidad de siembra variable, mal contacto suelo-semilla, y semillas de calibre desuniforme, generan un stand de plantas con emergencia despereja, i.e. desuniformidad temporal y fallas en la emergencia. Por otro lado, la mala elección de la placa de la sembradora según el calibre de la semilla (más de una semilla por celda), la velocidad de siembra elevada (Balboa et al., 2008) y la presencia de rastrojo en superficie, pueden generar una mala distribución de las semillas a lo largo de las hileras, i.e. desuniformidad espacial. Estas erróneas operativas en el proceso de siembra determinan cultivos de maíz desuniformes.

Diversos trabajos han cuantificado el grado de desuniformidad en la distribución de las plantas a lo largo de las hileras de siembra, mediante un estadístico que pondera la similitud de los espacios entre plantas (e.g. Nafziger, 1996; Liu et al., 2004a, b, c; Andrade y Abbate, 2005). Así, una vez finalizada la emergencia del cultivo, el recuento de la distancia entre varias plantas y su valor medio en la población medida, permite estimar el desvío estandar de dicha variable (DE) y con ello describir esta desuniformidad espacial. Un valor de DE cercano a 0 cm nunca se lograría, ya que, aun dada las condiciones ideales para la mejor calidad de siembra, siempre se produce variabilidad en la distribución de las plantas debido a las limitaciones operativas de las sembradoras (Liu et al., 2004a) y al pequeño porcentaje de semillas que no germinan. Nielsen (1995) sugirió que un DE de 5 cm es lo mejor que un productor puede obtener en calidad de siembra de maíz, para cultivos en hileras a 0,76 m y densidades entre las 6,9 a 7,1 plantas m⁻². Para este ejemplo, la relación entre el DE (5cm) y el tamaño de la media (ca. 18,8 cm) indicaría una variabilidad en la distribución de las plantas cercana al 30% (coeficiente de variación). Sin embargo, el valor de referencia del DE esta muy condicionado por la densidad de plantas y el distanciamiento entre hileras. Por ejemplo, si nos proponemos como objetivo tener menos de un 30% en la variabilidad de la distancia entre plantas, para diseños a 0,70 m entre hileras el DE variaría entre 5 cm (para 9 plantas m⁻²) y 14 cm (para 3 plantas m⁻²). Para este mismo rango de densidades, los DE aumentan a 6,4 y 14,4 cm para cultivos en hileras a 0,52 m y a 9,5 a 28,5 cm para cultivos en hileras a 0,35 m.

Para una misma densidad (e.g., 7 plantas m⁻² en hileras a 0,76 m) la cantidad de huecos simples y la cantidad de dos plantas juntas a lo largo de una hilera de siembra incrementan el DE entre 6,5 y 16,2 cm (Liu et al., 2004b). Sin embargo, Nafziger

(1996) advirtió que el DE por sí solo no es un buen predictor de la respuesta del rendimiento del cultivo de maíz a la desuniformidad espacial, debido a los efectos diferenciados e interactivos de la presencia de huecos simples o dobles y la existencia de dos o más plantas juntas sobre la variabilidad del crecimiento de las plantas. En algunas situaciones el DE se incrementa debido a la falla en la emergencia de algunas plántulas por falta de humedad, bajo poder germinativo o mal contacto semilla-suelo. Este efecto (menor cantidad de plantas por unidad de área) sobre el rendimiento es diferente al de una distribución despereja de plántulas en la hilera conservando la misma cantidad de plantas. En la sección siguiente se presentan algunos ejemplos del efecto de la falta de plantas y de la desuniformidad espacial sobre el rendimiento del cultivo de maíz.

La emergencia de un cultivo en el tiempo puede ser descrita con un modelo poblacional, donde el tiempo a la emergencia se estima cuando el 50% de las plántulas presentan el coleoptile por encima del suelo. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, diversos factores pueden desincronizar la emergencia del total de la población, entre ellos las bajas temperaturas en el suelo (Padilla, 2009) o baja humedad en la cama de siembra (Silberfaden, 2010) seguida de lluvias luego de la emergencia de las primeras plántulas. Como consecuencia, luego de finalizada la emergencia completa de la población, algunas plantas pueden presentar una fenología más avanzada que otras (i.e. plantas tempranas vs plantas tardías). Así, el grado de desuniformidad en la emergencia, o desuniformidad temporal, es cuantificado a través de la variabilidad en la fenología de las plantas luego de finalizado el proceso de emergencia y/o con la proporción de plantas tardías con diferencia en n hojas expandidas respecto a las plantas de emergencia temprana (Liu et al., 2004c). Por ejemplo, con bajas temperaturas pueden originarse desfases en la emergencia entre las primeras y últimas plántulas en el orden de 7 a 14 días que se reflejan en diferencias de 2 a 4 hojas desplegadas. Así, para una fecha de siembra temprana en Venado Tuerto, se simuló la emergencia y la fenología postemergencia, para dos híbridos con diferente tiempo térmico y sincronismo para este proceso (Figura 11.1). El híbrido 2, debido a su menor tiempo térmico a emergencia, presentó al término de la simulación, un mayor número de hojas desplegadas que el híbrido H1, pero además una distribución de frecuencia de la fenología más cercana a la normalidad debido a su emergencia poblacional más uniforme. Emergencias poblacionales desuniformes a bajas temperaturas pueden estar relacionadas con el grado de dormición secundaria de esas semillas durante el llenado en la planta madre y con el secado de esos granos en la industria. Dicho efecto se cancela (ruptura de la dormición) en siembras con mayores temperaturas (Padilla, 2009). En la medida que esta variabilidad fenológica temprana se refleje en la habilidad de las plantas para capturar recursos y se sostenga en el tiempo hasta floración, podría afectar al rendimiento del cultivo.

El uso de imágenes de canopeos obtenidas con cámaras fotográficas digitales puede ser utilizada también para describir la variabilidad temporal de la emergencia de las plantas, así como su variabilidad espacial a lo largo de la hilera de siembra, en la medida que dichas imágenes se correlacionen con las métricas utilizadas para

describir estas situaciones. Esta herramienta promisoriosa sería válida en etapas muy tempranas del cultivo, previo a la superposición del follaje entre las plantas de la misma hilera, que coinciden con i) el fin de la fase heterotrófica (las plántulas crecen a expensas del consumo de las reservas en las semillas, Pommel, 1990) y ii) el inicio de los procesos de competencia intra-específica (Maddonni y Otegui, 2004).

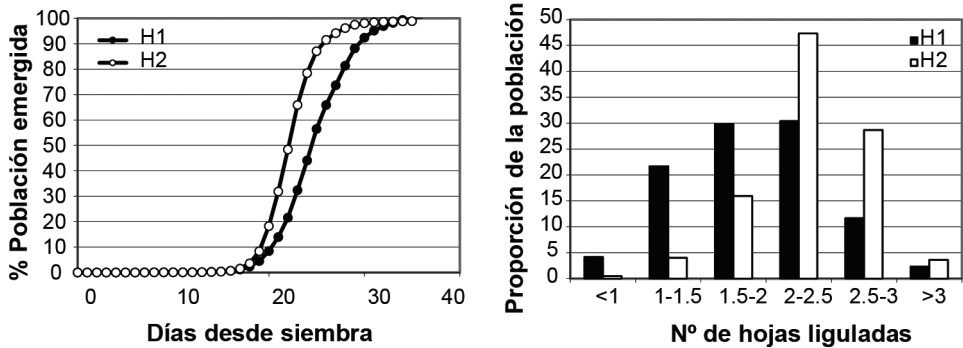


Figura 11.1. Dinámica poblacional de la emergencia de plantas (izquierda) y simulación de la fenología poblacional (número de hojas liguladas) una vez finalizada la emergencia (derecha) para dos híbridos (H1 y H2) de maíz con fecha de siembra de principios de septiembre en Venado Tuerto (Argentina).

11.3. Impacto de las desuniformidades sobre el rendimiento de maíz

El impacto de la variabilidad espacial de las plantas a lo largo de la hilera de siembra sobre el rendimiento no siempre resulta significativo o consistente en su magnitud. Por ejemplo, para dos híbridos de maíz, sembrados con una densidad equivalente a 70000 plantas ha^{-1} , en hileras a 0,76 m, durante dos campañas y en dos localidades de Canadá, los rendimientos medios variaron entre 6 a 10 tn ha^{-1} , pero no guardaron relación con las variaciones en el DE entre 5 y 17 cm, para una distancia media esperada de 18,7cm (Liu et al. 2004b). Un análisis más detallado para una de las localidades de Canadá documentó que para un cultivo sembrado a 67000 plantas ha^{-1} en hileras a 0,76m (distancia media esperada 19,6 cm) con variaciones en el DE entre 2,5 y 17 cm no existieron penalidades en el rendimiento debido al mayor rendimiento de las plantas creciendo junto a los huecos generados por la presencia de dos plantas juntas (Lui et al., 2004c). Por el contrario, en la zona de Roque Pérez-Saladillo, Argentina, se documentaron pérdidas de rendimiento cercanas a los 100 kg ha^{-1} por cada cm de incremento en el DE, para un rango de DE entre 5 y 30 cm, en un híbrido de maíz sembrado con una densidad equivalente a 72000 plantas ha^{-1} en hileras a 0,52 m (distancia media esperada 26,7cm), en tres ambientes con rendimientos entre las 8 y 13 tn ha^{-1} (Satorre, 2008). Aún mayores fueron las penalidades al rendimiento (ca. 147 kg ha^{-1} por cada cm de incremento en el DE) en Daireux, Argentina, para un híbrido sembrado en hileras a 0,70 m en una densidad de plantas equivalente a 75000 plantas ha^{-1} (distancia media esperada

19 cm) para un rango de DE entre 7 y 25 cm y un rinde máximo de 12 tn ha⁻¹ (Figura 11.2, izquierda). En cambio, para ese mismo híbrido con una menor densidad (50000 plantas ha⁻¹), no se observaron efectos del DE sobre el rendimiento (ca. 9 tn ha⁻¹) (Olmos y Menéndez, 2006) (Figura 11.2, izquierda). Finalmente, una reciente revisión (Satorre, 2021) documenta para cultivos de maíz con las densidades recomendadas para ambientes de alto rendimiento, que las pérdidas atribuibles a la variabilidad de la distancia entre las plantas dentro de la hilera fueron mayores en Argentina (102,1 ± 40,6 kg ha⁻¹ cm⁻¹) que en Estados Unidos y Brasil (67,4 ± 28,9 y 57,0 ± 38,4 kg ha⁻¹ cm⁻¹, respectivamente) cuando el DE superaba los 5 cm. En resumen, los efectos de la desuniformidad espacial sobre el rendimiento del cultivo de maíz pueden ser nulos o de cierta magnitud, según la densidad de plantas y el ambiente. Sin embargo, la tolerancia de un material al estrés por alta densidad (proceso que afecta la fijación de granos en las plantas muy cercanas a sus vecinas) y la plasticidad reproductiva en baja densidad (capacidad de fijar más granos por planta en aquellas plantas junto a un hueco) son responsables de la magnitud (incluso ausencia) de la pérdida de rendimiento en cultivos con variabilidad en la distribución de plantas a lo largo de la hilera. Ambos rasgos son gobernados por genes independientes lo que permitiría que ambos mecanismos estén presentes en un mismo genotipo (González et al., 2018).

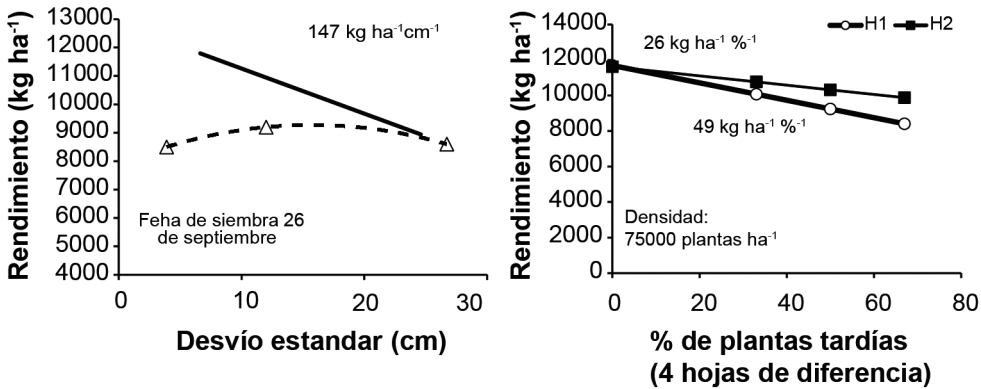


Figura 11.2. Ejemplos de variaciones en el rendimiento del cultivo de maíz originadas por una mala distribución de las plantas a lo largo de la hilera de siembra para un mismo híbrido en dos densidades de plantas (triángulos: 50.000 plantas ha⁻¹ y círculos: 70.000 plantas ha⁻¹; izquierda) o por demora en la emergencia de distinta proporción de plantas (4 hojas de diferencia entre las plantas de emergencia temprana y tardía) para dos híbridos (H1 y H2) a la misma densidad (derecha). Se indican las reducciones del rendimiento por cada unidad de aumento en el desvío estándar o en porcentaje de plantas tardías, respectivamente. Adaptado de Olmos y Menéndez (2006) y Ramos et al. (2006).

Por el contrario, la mayoría de la información sobre la desuniformidad temporal y su impacto sobre el rendimiento en maíz es consistente, documentando penalidades que varían con la diferencia en la fenología entre plantas tempranas y tardías,

la proporción de plantas tardías, y el material genético. Por ejemplo, en el trabajo anteriormente mencionado de Liu et al. (2004c) para un cultivo sembrado con 67000 plantas ha^{-1} en hileras a 0,76m, el atraso en la emergencia de algunas plántulas (ca. 16% de la población) generó diferencias en 2 y 4 hojas e impactó sobre el rendimiento del cultivo (4 a 8% de reducción para un rendimiento de 8,2 tn ha^{-1}) ya que el menor rendimiento de las plantas de emergencia tardía no fue compensado por el mayor rinde de las plantas de emergencia temprana. Similarmente, considerando un desfase de 4 hojas en proporciones crecientes de la población (de 0 a 70%) en Paraná, Argentina, dos híbridos bajo riego en una densidad de 75000 plantas ha^{-1} , alcanzaron en canopeos uniformes 12 tn ha^{-1} , y presentaron caídas en el rendimiento entre 26 y 49 kg ha^{-1} por cada punto de incremento en el porcentaje de plantas tardías (Ramos et al., 2006) (Figura 11.2 derecha). Estas mismas respuestas fueron documentadas en híbridos más recientes de maíz, donde la penalidad resultó también mayor cuanto mayor fue el desfase en la fenología de plantas tempranas vs tardías y mayor fue la proporción de plantas tardías (Okandu S. comunicación personal). Finalmente, solamente dos trabajos documentaron comparativamente el efecto de ambas desuniformidades sobre el rendimiento del cultivo de maíz y en ambos los efectos de la desuniformidad espacial (DE 2-17 cm Liu et al., 2004b; DE 13,5cm Giuliano et al., 2005) no resultaron significativos, mientras que la desuniformidad temporal generó reducciones al rendimiento (4-9% de reducción del rinde para 4 hojas de desfase en 16% de la población en Liu et al., 2004c; 20-25% reducción del rinde para 4 hojas de desfase en 30% de la población en Giuliano et al., 2006).

En resumen, los efectos de ambos tipos de desuniformidades sobre el rendimiento del cultivo de maíz pueden ser nulos o de cierta magnitud, según la densidad de plantas y el ambiente. Sin embargo, la tolerancia de un material al estrés por alta densidad (proceso que afecta la fijación de granos en las plantas muy cercanas a sus vecinas o sombreadas por las de emergencia más temprana) y la plasticidad reproductiva en baja densidad (capacidad de fijar más granos por planta en aquellas plantas creciendo junto a un hueco o en las plantas de emergencia más temprana que superan en altura a las tardías) pueden ser responsables de una baja pérdida de rendimiento o de la falta de respuesta en cultivos con variabilidad en la distribución de plantas a lo largo de la hilera o con emergencia despereja. En la siguiente sección se profundiza sobre las bases eco-fisiológicas del impacto de las desuniformidades en el rendimiento del cultivo de maíz.

11.4. Bases eco-fisiológicas del impacto de las desuniformidades sobre el rendimiento del cultivo de maíz

En función de lo expuesto hasta aquí y en capítulos anteriores sería razonable pensar que ante desuniformidades (espacial o temporal) o fallas en la emergencia que generen variabilidad poblacional en el crecimiento de las plantas, el rendimiento del cultivo no se vería afectado en la medida que una planta más hábil competi-

dora en la captura de recursos sea capaz de compensar el menor rendimiento de una planta más suprimida del stand o la falta de una planta. Sin embargo, esta aseveración merece algunos considerandos. En primer término, los efectos de las desuniformidades que se establecen temprano sobre el crecimiento de las plantas deberían sostenerse durante el período crítico del cultivo alrededor de la floración (Capítulo 4). Segundo, el rango de tasas de crecimiento de las plantas durante el período crítico es función del ambiente percibido por cada una de ellas (modificado por la densidad, la oferta de agua y nutrientes) y su impacto sobre la biomasa de las plantas al inicio del periodo crítico. Tercero, la variabilidad en el número de granos por planta y la existencia o no de impactos de las desuniformidades y/o falta de plantas sobre el rendimiento del cultivo queda establecido según la función (genotipo dependiente) entre el número de granos por planta y la tasa de crecimiento por planta (TCP; Capítulo 4) y las tasas alcanzadas por cada una de las plantas en floración. Varios trabajos basados en los principios de la ecología y fisiología vegetal permiten dar luz a estas aseveraciones y han servido de marco de análisis para comprender los posibles efectos de las desuniformidades poblacionales sobre el rendimiento del cultivo de maíz.

En especies cultivadas como el maíz, donde comúnmente los individuos del stand son genéticamente idénticos (híbridos simples), aunque se asegure una equidistancia entre plantas a lo largo de la hilera de siembra y una emergencias sincrónica de las plántulas, se establece temprano en el ciclo (entre V3 y V7 aproximadamente; Maddonni y Otegui, 2004) variabilidad poblacional en el crecimiento de las plantas, que obedece al estado de activación de los fitocromos B (Wies y Maddonni 2020), foto-proteínas responsables de modificar el crecimiento de diversos órganos para maximizar la captura de recursos de las plantas en presencia de vecinas (Ballaré et al., 1997). Esta variabilidad es afectada, por ejemplo, por la densidad de siembra, y modifica la captura de recursos de cada planta del stand (Wies et al., 2019; Wies y Maddonni 2020) y tiende a sostenerse en floración afectando la TCP y la fijación de granos de las plantas (Wies et al., 2019). Sin embargo, un cambio en la oferta de recursos por planta (e.g. raleo de cultivos de densidades altas a bajas o sombreos de cultivos en densidades bajas, fertilización o riego) post-jerarquización de la población (luego de V7) puede atenuar total o parcialmente la variabilidad poblacional temprana (Pagano y Maddonni, 2007; Rossini et al., 2011; Rossini et al., 2016). Por ejemplo, para dos híbridos bajo riego, la variabilidad temprana en el crecimiento de las plantas (V3 a V6) generada por diferentes densidades (6, 9 y 12 pl m⁻²) se sostuvo en el período crítico en un ambiente deficitario de nitrógeno, pero se canceló ante el agregado de fertilizante nitrogenado (Rossini et al., 2011), principalmente, por la mayor recuperación del crecimiento de las plantas más suprimidas del stand en etapas tempranas (op cit. y Caviglia y Melchiori, 2011). Dicha variabilidad impactó sobre la TCP en floración y la fijación de granos por planta, con mayores cambios en el híbrido menos tolerante al estrés por densidad (Figura 11.3). De la misma manera, en experimentos donde se generaron canopeos con diferente proporción de plantas de emergencia tardía, la variabilidad en la biomasa de las plantas en V3 se asoció o desacopló de la variabilidad de la biomasa al inicio del período crítico y de la tasa de

crecimiento por individuo durante ese período, según la oferta de N y el ambiente, reflejándose en el número de granos por planta y el rendimiento del cultivo. Por otro lado, fallas en la emergencia incrementan la captura de radiación en floración de los individuos que se encuentran cercanos a los huecos, permitiendo una mayor fijación de granos por planta (Figura 11.4), pero que puede no compensar la menor cantidad de espigas por unidad de área (Pommel et al. 2001), especialmente si son híbridos pocos plásticos (e.g. no prolíficos).

Finalmente, utilizando el mismo marco conceptual se analizó comparativamente el efecto de las desuniformidades espaciales y temporales en maíz (especie con baja plasticidad vegetativa-reproductiva) y soja (especie con alta plasticidad vegetativa-reproductiva) (Andrade y Abbate, 2005). Debido a la diferencia en plasticidad vegetativa y a la constitución genética en la población de ambas especies (variedades vs híbridos en soja y maíz, respectivamente), en condiciones de cultivos uniformes la soja presenta más variabilidad poblacional en el crecimiento de la biomasa vegetativa que el maíz, pero en ambos cultivos la desuniformidad temporal incrementó más la variabilidad vegetativa que la desuniformidad espacial (Figura 11.5). Sin embargo, debido a la relación lineal entre la fijación de granos y el crecimiento por planta en soja, el rinde no se vio modificado por las desuniformidades, mientras que en maíz esta relación es curvilínea, implicando penalidades en el rendimiento en la medida que la caída en la fijación de granos de las plantas más suprimidas no pueda ser compensada por el incremento en la fijación de granos de las plantas con mayor crecimiento. Es evidente que en genotipos de maíz que presenten relaciones más lineales de esta respuesta con umbrales de esterilidad más próximos a cero y con la posibilidad de fijar granos en espigas sub-apicales (Ciancio et al., 2016), la posibilidad de compensación es mayor.

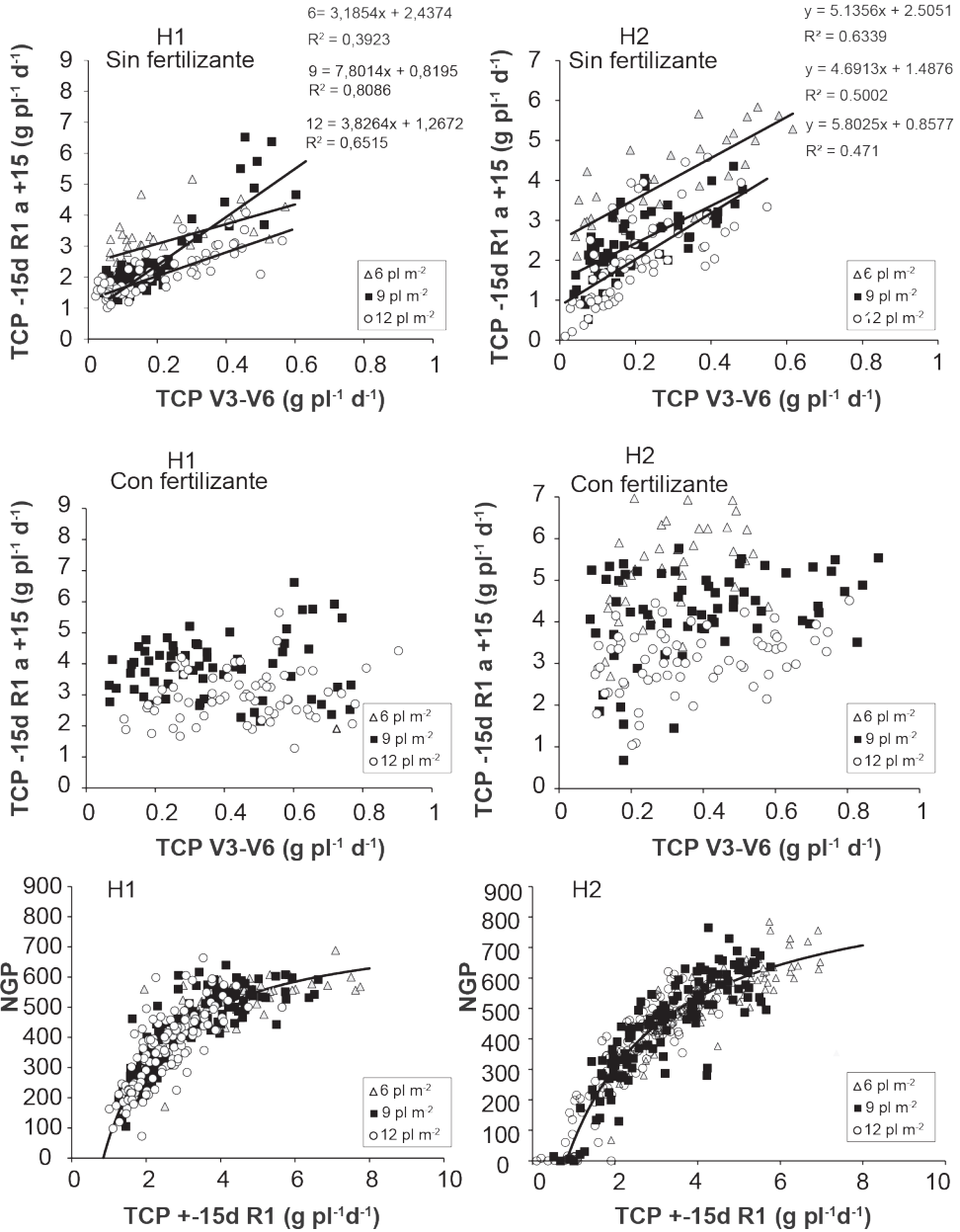


Figura 11.3. Relaciones entre la tasa de crecimiento por planta (TCP) durante el período crítico de floración (15 días previos a 15 días posteriores a R1) y la TCP entre V3 y V6 (paneles medios y superiores) y entre el número de granos por planta (NGP) y la TCP durante dicho periodo crítico (paneles inferiores) para dos híbridos (H1 y H2) de maíz sembrados en Pergamino con riego en tres densidades de siembra (6, 9 y 12 plantas m⁻²) sin y con el agregado de fertilizante nitrogenado en V7. Adaptado de Rossini et al. (2011). R1 corresponde a la floración femenina y V3, V6 y V7 corresponden a los estados de 3, 6 y 7 hojas totalmente desplegadas, respectivamente (Ritchie et al., 1986)

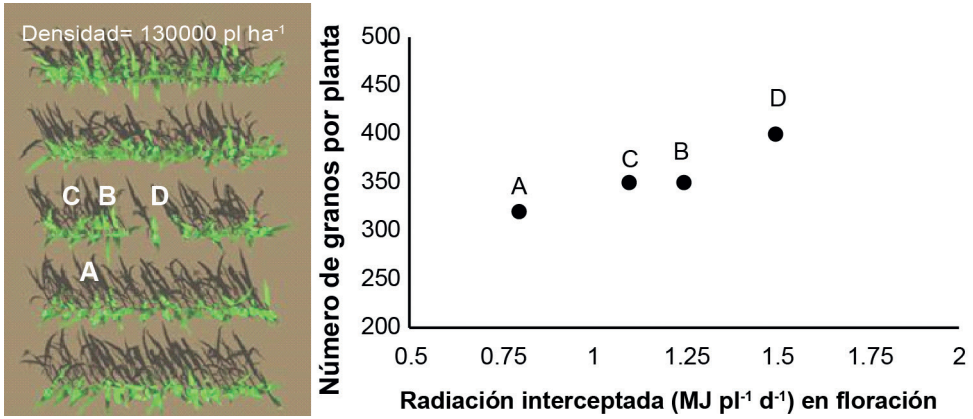


Figura 11.4. Relación entre la captura de radiación por planta en floración y el número de granos fijados por planta (panel derecho). Datos simulados para un canopeo de maíz con fallas en la cantidad de plantas (panel izquierdo), para una planta en plena competencia (A), una planta junto a un hueco (B) o junto a dos huecos (D) y una planta cercana a un hueco (C). Adaptado de Pommel et al. (2001).

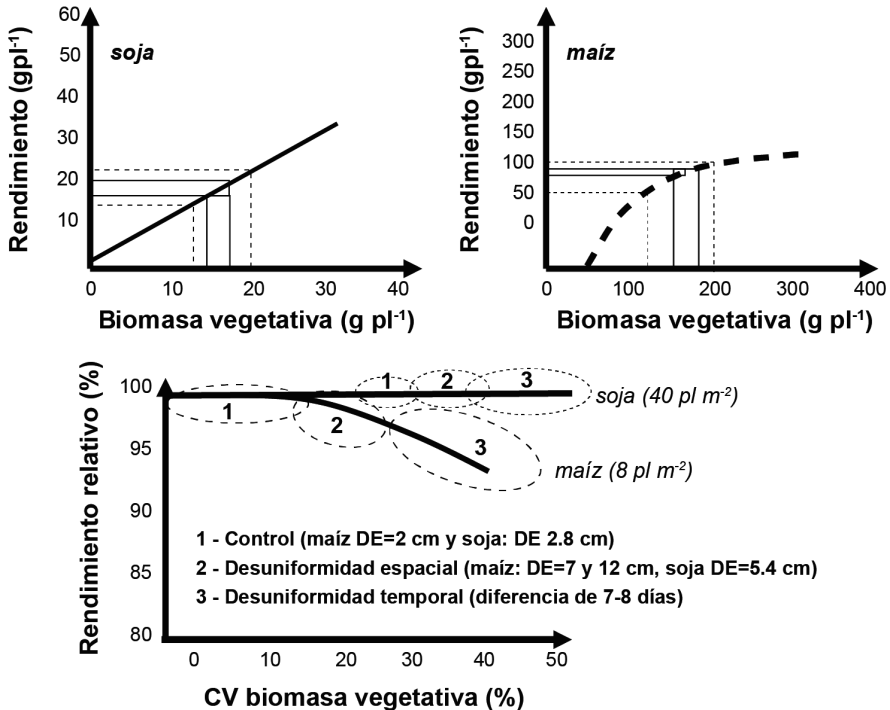


Figura 11.5: Relación entre el rendimiento por planta y la biomasa vegetativa de las plantas en madurez para cultivos de soja y maíz (paneles superiores), y variaciones en el rendimiento de ambos cultivos ante incremento en la variabilidad poblacional del crecimiento vegetativo originada por desuniformidades espaciales y temporales (panel inferior). En los paneles superiores las líneas llenas o punteadas indican el rango de ambas variables explorado por cultivos uniformes y desuniformes; respectivamente. Adaptado de Andrade y Abbate (2005).

11.5. Escenarios más factibles para la generación de canopeos desuniformes en maíz

Como se mencionó en las anteriores secciones, la operatoria de la siembra (relacionada con las maquinarias) y las condiciones de la cama de siembra resultan críticas para una óptima calidad de siembra que genere cultivos uniformes. Focalizándonos en las condiciones de la cama de siembra, realizar esta operación con temperaturas medias de suelo superiores a los 16°C y con contenidos de humedad edáfica cercanos a capacidad de campo permiten una emergencia uniforme de las semillas. Estas condiciones tienden a lograrse con mayor certeza en escenarios de siembras tardías, ya que en siembras tempranas acontecen bajas temperaturas y escasas precipitaciones en el período de implantación con una alta variabilidad interanual (Maddonna, 2012). En algunas localidades (e.g., región del litoral), los meses estivales pueden presentar elevadas precipitaciones que junto con la textura fina de sus suelos pueden favorecer procesos de anoxia que reducen el logro de plantas establecidas (Silberfaden, 2010). En particular, si en siembras tempranas condiciones de anoxia se suman a las bajas temperaturas del suelo, se agrava aún más la falla de emergencia de plantas. Con respecto a las densidades de siembra y considerando el marco conceptual de esta sección, en ambientes de alta potencialidad donde se utilizan altas densidades, las plantas exploran en floración la zona de respuesta descendente del número de granos por planta a la TCP con lo cual, si se producen situaciones de fuerte competencia entre plantas, podrían generarse canopeos muy variables en el crecimiento incluyendo plantas con muy baja fijación de granos y/o plantas estériles. Este efecto depende de la tolerancia del genotipo al estrés por densidad. Por el contrario, las des-uniformidades espaciales o temporales tienen menor impacto en bajas densidades ya que en floración las plantas crecen con tasas cercanas a la saturación de la respuesta del número de granos por planta a la TCP. Sin embargo, en baja densidad, fallas en la emergencia (i.e. falta de plantas) solamente serían compensadas con genotipos prolíficos o capaces de generar más de una espiga por planta a través de la producción de espigas fértiles de macollos (Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021). Finalmente, existen evidencias que indican que el agregado de recursos que favorezcan el crecimiento vegetativo podría atenuar los problemas de las desuniformidades tempranas. Esta evidencia plantea la necesidad de no desestimar el uso de fertilizantes en lotes de producción donde se han generado cultivos desuniformes. Por ejemplo, ante la incidencia temprana de una fuerte competencia con malezas o la ocurrencia de una helada, factores que no reducen el stand de plantas pero que incrementan la variabilidad poblacional del crecimiento temprano de las plantas, el agregado de recursos a través de la fertilización y/o el riego son prácticas de manejo tendientes a mitigar los efectos de la desuniformidad sobre el rendimiento del cultivo de maíz.

11.6. Principales conceptos prácticos

- La desuniformidad espacial y temporal entre plantas puede reducir el rendimiento del cultivo de maíz, dependiendo del ambiente, del manejo y del genotipo.
- Es necesario ajustar la operatoria de la siembra (regulación de la maquinaria, velocidad de siembra) y asegurar condiciones propicias en la cama de siembra (temperatura, humedad) para lograr canopeos uniformes dada la baja posibilidad de corregir errores luego en el transcurso del ciclo del cultivo.
- Las siembras tardías permiten alcanzar frecuentemente las condiciones propicias en la cama de siembra, pero aumenta el riesgo de lluvias estivales intensas que generen situaciones de anoxia para las plantas o impedimentos físicos para su emergencia por endurecimiento de la superficie del suelo.
- En ambientes de alta potencialidad, donde se emplean altas densidades, es particularmente conveniente asegurar planteos uniformes y el empleo de genotipos tolerantes para evitar o minimizar situaciones de fuerte competencia entre individuos que generen cultivos muy variables con plantas de muy baja fijación de granos y/o plantas estériles.
- En muy bajas densidades las des-uniformidades espaciales o temporales tienen menor impacto por la reducida competencia entre plantas.
- La correcta fertilización y/o el riego desde etapas tempranas en el ciclo del cultivo pueden atenuar los efectos de la desuniformidad sobre el rendimiento.

11.7. Referencias

- Andrade F.H. y P.E. Abbate. 2005. Response of maize and soybean to variability in stand uniformity. *Agronomy Journal* 97: 1263-1269.
- Andrade F.H., A.G., Cirilo, S.A. Uhart, y M.E. Otegui. 1996. *Ecofisiología del cultivo de maíz*. Editorial La Barrosa y Dekalb, 292 pp.
- Balboa G.R., G.P. Espósito, C.A. Castillo, R.G. Balboa y G. De Deseo. 2008. Uniformidad espacial de plantación en maíz (*Zea mays* L.). Hoja de extensión, Universidad Nacional de Río Cuarto. Recuperado de: https://www.produccionvegetalunrc.org/images/fotos/699_Balboa_GR.pdf
- Caviglia O.P. y R.J.M. Melchiori. 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Research* 122: 131–139.
- Ciancio N., M. Parco, S.J.P. Incógnito y G.A Maddonni. 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Research* 191: 101-110.
- Giuliano D, A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2005. Desuniformidad espacial y temporal de plantas en el cultivo de maíz: Influencia de la densidad y la distancia entre surcos. Acta VIII Congreso Nacional de Maíz: Generando Valor para un Futuro Sustentable. AIANBA (Ed). Rosario (S.F.), Argentina. 16-18 de noviembre de 2005. Pág. 71-74. Recuperado

- de: <http://www.maizar.org.ar/vertext.php?id=181>
- González V.H., M. Tollenaar, A. Bowman, B. Good y E.A. Lee. 2018. Maize yield potential and density tolerance. *Crop Science* 58: 472-485.
- Liu W., M. Tollenaar, G. Stewart y W. Deen. 2004a. Impact of planter type, planting speed, and tillage on stand uniformity and yield of corn. *Agronomy Journal* 96: 1668–1672.
- Liu W., M. Tollenaar, G. Stewart y W. Deen. 2004b. Within-row plant spacing variability does not affect corn yield. *Agronomy Journal* 96: 275–280.
- Liu W., M. Tollenaar, G. Stewart y W. Deen. 2004c. Response of corn grain yield to spatial and temporal variability in emergence. *Crop Science* 44: 847-854.
- Maddonni G.A. 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina, a probabilistic approach. *Theoretical and Applied Climatology*, 107: 325-345.
- Maddonni G.A. y M.E. Otegui. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plant affects final kernel set. *Field Crops Research* 85: 1-13
- Nafziger E.D. 1996. Effects of missing and two-plant hills on corn grain yield. *Journal of Production Agriculture*. 9: 238–240.
- Nielsen R.L. 1995. Planting speed effects on plant establishment and grain yield of corn. *Journal of Production Agriculture*, 8: 391-393.
- Olmos M. y F. Menéndez. 2005. Efectos de la desuniformidad espacial sobre el rendimiento de cultivos de maíz sembrados con diferentes densidades. *Actas VIII Congreso Nacional del Maíz*. Rosario, Santa Fe, Argentina. Pp. 97-100.
- Padilla J. 2009. Identificación de caracteres asociados con la tolerancia a bajas temperaturas en híbridos de maíz. Tesis Magister Scientiae en Producción Vegetal. Escuela para Graduados de la FA-UBA.
- Pagano E. y G.A. Maddonni. 2007. Intra-specific competition in maize: early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Res.* 101: 306-320.
- Pommel B. 1990. Influence du poids de la semence et de la profondeur de semis sur la croissance et le développement de la plantule de maïs *Agronomie* 10: 699-708.
- Pommel B., Y. Sohbi y B. Andrieu. 2001. Use of virtual 3d maize canopies to assess the effect of plot heterogeneity on radiation interception. *Agricultural & Forest Meteorology*, 110: 55-67
- Ramos J., O. Valentinúz, S. Cabada, G. Díaz y E. García. 2006. Emergencias desuniformes en híbridos de maíz. *Actualización técnica de Maíz*. INTA EEA Paraná. Serie Extensión 41:53-56.
- Ritchie S.W., J.J. Hanway, y G.O. Benson. 1986. How a corn plant develops. *Spec. Rep.* 48:24
- Ross F. J. Di Matteo y A.A. Cerrudo. 2020. Maize prolificacy: a source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought-prone environments. *Field Crops Research*. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107699>.
- Rossini M.A., G.A. Maddonni y M.E. Otegui 2011. Intra-specific competition in maize grown under contrasting nitrogen offers: variability in plant and ear growth. *Field Crops Res.* 121:373-380
- Rossini M.A., G.A. Maddonni y M.E. Otegui. 2016. Multiple abiotic stress effects on maize grain yield determination: additive effects vs co-limitations in two hybrids of contrasting stability. *Field Crops Research*. 198: 280-289.
- Rossini M.A., M.E. Otegui, E.L Martínez y G.A. Maddonni. 2018. Contribution of the early-established plant hierarchies to maize crop responses to N fertilization. *Field Crops Res.* 216: 141-149
- Rotili D.H., V. Sadras, L.G. Abeledo, y G.A. Maddonni. 2021. Impacts of vegetative and re-

- productive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *Field Crops Research*. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.10810>
- Satorre E.H. 2008. Estructura especial: respuesta del cultivo a la densidad, distancia entre hileras y uniformidad. En: *Producción de maíz*. AACREA. 25-39.
- Satorre E.H. 2021. Variabilidad de la distancia entre plantas dentro de la hilera de siembra y su efecto sobre el rendimiento del cultivo de maíz (*Zea mays* L.) en Argentina, Brasil y Estados Unidos. *Revista Agronomía y Ambiente*. 41: 49-57.
- Silberfaden F. 2010. Evaluación cuantitativa del efecto de las bajas temperaturas y el contenido hídrico del suelo sobre la germinación y emergencia en semillas de maíz, Trabajo de Intensificación. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía.
- Tollenaar M. y J. Wu. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science* 39: 1597–1604.
- Wies G., A.I. Maltese, J. Casal y G.A. Maddonni. 2019. Phytochrome B enhances plant growth, biomass, and grain yield in field grown maize. *Annals of Botany*. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz015>
- Wies G. y G.A. Maddonni. 2020. Effects of phytochromes B on growth variability and competitive capacity of maize plants in a canopy. *Field Crops Research*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107765>.



Capítulo 12

Fecha de siembra

María Elena Otegui

Fernando Andrade

Alfredo Cirilo

Jorge Mercau



12. Fecha de siembra

María Elena Otegui, Fernando Andrade, Alfredo Cirilo y Jorge Mercou

12.1. Introducción

La elección de la fecha de siembra es una decisión frecuentemente condicionada por razones operativas (oportunidad de labores, disponibilidad de insumos) o estratégicas (escape a adversidades climáticas o biológicas), por lo que resulta conveniente conocer e interpretar los efectos de la variación del momento de implantación del cultivo sobre su productividad.

Las principales limitaciones a considerar para la selección de la fecha de siembra del maíz en una región específica son el período libre de heladas y la ocurrencia de estrés por calor y/o déficit hídrico, principalmente alrededor del período crítico de floración. Para la región pampeana de Argentina, el período libre de heladas aumenta de sur a norte y de oeste a este (Hall et al., 1992). Así, las siembras en la región central húmeda (e.g. Pergamino, 33°53'S 60°34'O) son frecuentemente más tempranas que en el sur pampeano (e.g. Balcarce, 37°50'S 58°15'O) y que en la región subhúmeda ubicada hacia el oeste (e.g. Río Cuarto 33°07'S 64°21'O). Para suelos profundos sin restricciones permanentes al crecimiento de las raíces, el déficit hídrico de verano aumenta de sur a norte y de este a oeste (Hall et al., 1992; Capítulo 2), dependiendo principalmente de la demanda atmosférica y la frecuencia e intensidad de las lluvias.

Los cultivos se deben manejar de manera tal de aprovechar la estación de crecimiento teniendo en cuenta además que los períodos más críticos para la determinación del rendimiento (Capítulo 4) ocurran en momentos con condiciones favorables para el crecimiento. Los productores cuentan con dos prácticas claves para lograr estos objetivos: la fecha de siembra y el cultivar.

En el presente capítulo se analizan los efectos de la modificación de la fecha de siembra sobre el desarrollo, el crecimiento y el rendimiento del cultivo de maíz.

12.2. Fecha de siembra y rendimiento potencial del maíz

En nuestras zonas agrícolas, la radiación, la temperatura y el fotoperíodo varían marcadamente a lo largo del año (Figura 12.1). Estos factores tienen una fuerte influencia sobre el crecimiento y desarrollo del maíz (Capítulos 2 y 3). Por esto, al variar la fecha de siembra se modifican las condiciones ambientales a las que es expuesto el cultivo a lo largo de la estación de crecimiento, lo que afecta su rendimiento potencial. Considerando un cultivar sin respuesta al fotoperíodo, en la Figura 12.1 se representa la variación estimada de la duración del ciclo de un híbrido posible de ser utilizado en todos los ambientes representados (madurez relativa 119) cuando es sembrado en diferentes fechas en cada localidad. Por un lado, en todas

las localidades el atraso en la fecha de siembra produce el acortamiento de la etapa prefloración (Siembra-R1), que sólo en siembras muy tardías es compensado por el alargamiento de la etapa postfloración (R1-R6). Esta tendencia es acompañada por el desplazamiento del período crítico y el llenado del grano hacia ambientes con menor oferta radiativa, pero también con menor riesgo de déficit hídrico y golpe de calor. Por otro lado, en la medida que nos desplazamos a latitudes más altas (Anguil o Balcarce) se acorta el período libre de heladas (PLH) y consecuentemente la ventana en la cual es posible realizar el cultivo. En estas condiciones, además, el PLH disminuye hacia el oeste (Anguil) respecto al este (Balcarce) por mayor continentalidad, aunque en el mismo sentido también aumenta la carga calórica diaria y esto aumentaría la probabilidad de completar el ciclo en siembras retrasadas (10-Dic).

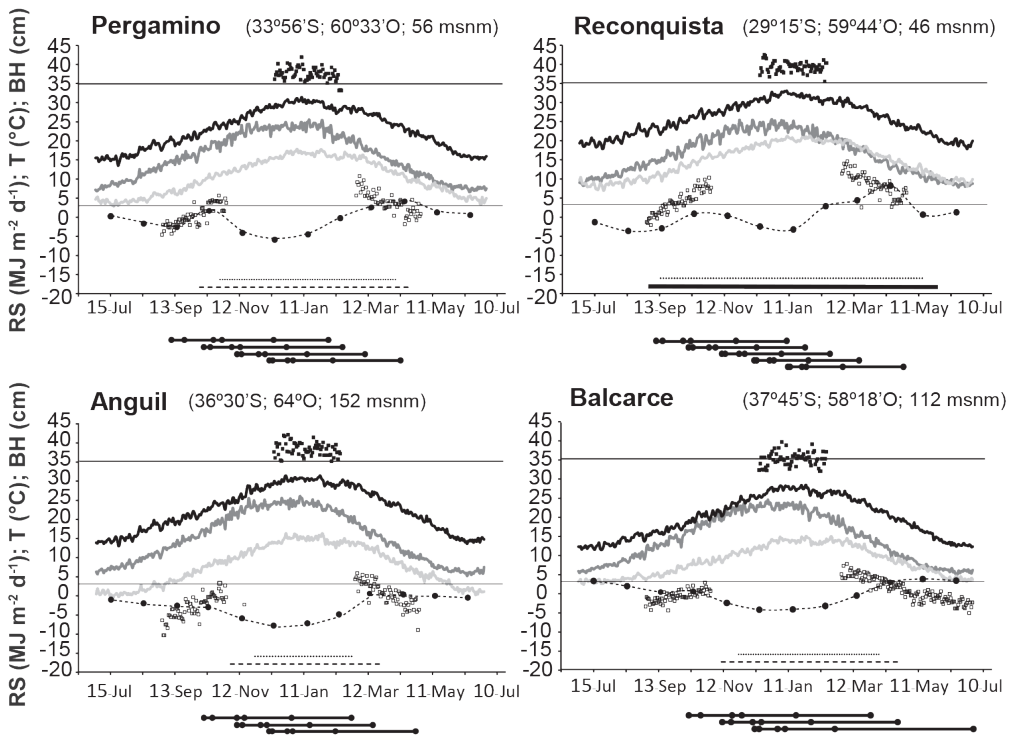


Figura 12.1: Evolución de los valores diarios de radiación solar (RS) incidente (línea negra) y temperaturas (T) máxima (línea gris oscura) y mínima media (línea gris clara) correspondientes al promedio del período 1971-2012 (42 años) para cuatro localidades productoras de maíz de Argentina, ubicadas en diferentes combinaciones de latitud y longitud. Se indican también los valores correspondientes a (i) el balance hídrico (BH) medio mensual, como diferencia entre los valores acumulados de las precipitaciones y la evapotranspiración potencial (círculos negros unidos por una línea punteada), (ii) los valores de T mínimos (cuadrados vacíos) y máximos (cuadrados llenos) diarios absolutos de la serie para los períodos del año que podrían afectar más negativamente al cultivo según la fecha de siembra, y (iii) el período libre de heladas medio (línea horizontal cortada) o correspondiente a una probabilidad del 20% (línea punteada). Las líneas horizontales finas señalan las temperaturas de 3 °C (helada

agrometeorológica) y 35 °C (umbral orientativo de golpe de calor). Las líneas horizontales más gruesas próximas al eje 'x' representan la duración del ciclo para fechas de siembra del 10-Sep (sólo Pergamino y Reconquista), 10-Oct, 10-Nov y 10-Dic, y 10 de enero sólo en Reconquista. Los círculos negros sobre cada línea indican, sucesivamente de izquierda a derecha, los momentos de siembra, emergencia, V6, V8, R1 y R6. Los datos corresponden a un híbrido sin respuesta al fotoperíodo y con un TT de siembra a R1 de 900 °Cdía y de siembra a R6 de 1700 °Cdía, con T base de 10 °C (siembra-VE) u 8 °C (resto del ciclo). Los datos climáticos fueron obtenidos de <http://siga2.inta.gov.ar/> y el período libre heladas de <https://www.agro.uba.ar/heladas/>.

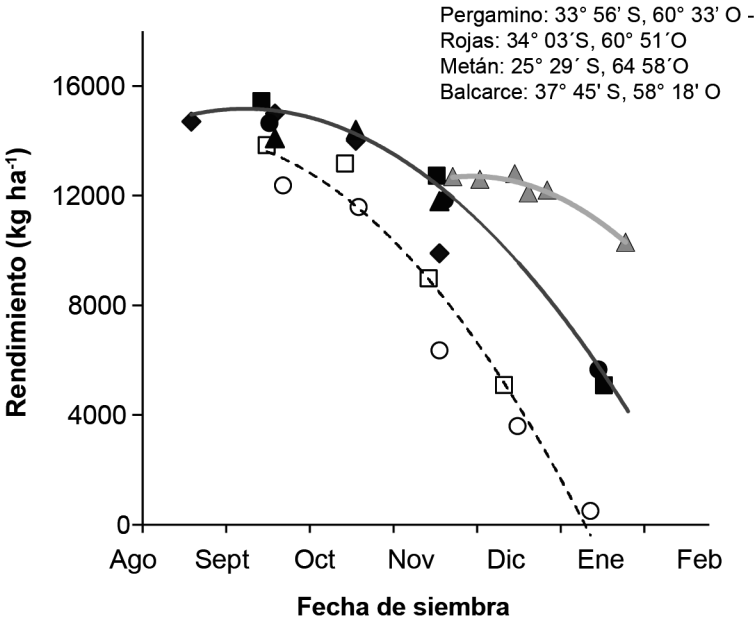


Figura 12.2. Rendimiento en grano de maíz (14% de humedad) en función de la fecha de siembra. Los datos corresponden a experimentos a campo en localidades de tres zonas productoras de maíz de Argentina: Sudeste Pampeana (Balcarce, cuadrados blancos: 1990-1991 y círculos blancos: 1991-1992), Núcleo Pampeana (Pergamino, cuadrados negros: 1997-1998 y círculos negros: 1998-1999; y Rojas, rombos negros: 1990-1991 y triángulos negros: 1991-1992) y Noroeste Extra-pampeana (Metán, triángulos grises: 2013-2014), utilizando híbridos recomendados para cada una de ellas creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales. Se muestran las líneas de tendencias para las tres zonas (Sudeste Pampeana: línea negra discontinua; Núcleo Pampeana: línea negra continua; Noroeste Extra-pampeana: línea gris). Se indican las coordenadas de las localidades en insertos próximos a cada línea. [Adaptado de Cirilo y Andrade (1994) Cirilo (2001), Otegui et al. (1995) y Cerrudo (2021)].

Más allá de las diferencias señaladas en duración del ciclo, el atraso en la fecha de siembra en las regiones maiceras de Argentina produce disminuciones en los rendimientos de un cultivo conducido bajo riego y fertilización (Cirilo y Andrade,

1994; Otegui et al., 1995; Cirilo, 2001, Bonelli et al., 2016; Cerrudo, 2021), aunque este efecto varía marcadamente con la latitud (Figura 12.2). Así, mientras que en la zona Núcleo Pampeana pueden esperarse mermas promedio para los meses de septiembre a diciembre de 0, 60, 100 y 130 kg ha⁻¹ por día de retraso en la siembra a partir de mediados de setiembre, respectivamente, más al sur en la zona Sudeste Pampeana esos valores ascienden a 20, 130, 140 y 160 kg ha⁻¹ por día de retraso. En cambio, en la zona Noroeste Extra-pampeana de menor latitud, variaciones de varias semanas en la fecha de siembra dentro de la estación apta para el cultivo producen escasas variaciones en el rendimiento esperado (Figura 12.2). Resultados similares fueron encontrados en otros lugares del mundo (Duncan et al., 1973; Knapp y Reid, 1981; Baum et al., 2019).

12.2.1. Desarrollo

El retraso de la siembra expone a las plantas a mayores temperaturas y fotoperíodos más largos durante las etapas vegetativas (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui et al., 1995). La tasa de desarrollo hasta floración se reduce con días largos en genotipos de maíz con respuesta al fotoperíodo, y se acelera con el aumento de la temperatura en todos los genotipos (Capítulo 2). Como el efecto térmico prevalece sobre el fotoperiódico, la duración de la etapa vegetativa (VE-R1) se acorta (Figura 12.3A), por lo que la tasa de desarrollo hasta floración (Figura 12.3C) siempre aumenta cuando la siembra se retrasa (Bonhomme et al., 1994). No se han documentado efectos del fotoperíodo durante el llenado de los granos. En la región Pampeana central, la temperatura media durante esta segunda etapa (R1-R6) tiende a ser más uniforme para un rango amplio de fechas de siembra, lo cual se traduce en una duración poco variable entre ellas (Figura 12.3B). Sin embargo, al aumentar la latitud o movernos hacia las zonas subhúmedas y semiáridas (Figura 12.1), la ocurrencia de bajas temperaturas durante la fase de llenado efectivo de granos en siembras tardías tienden a alargar dicho período (Cirilo y Andrade, 1996; Otegui et al., 2021), aunque limitaciones de fuente fotosintética (Bonelli et al., 2016) y heladas tempranas (Maddonni, 2012; Otegui et al., 2021) pueden contrarrestar los beneficios de este efecto (Figura 12.3D; Capítulo 6).

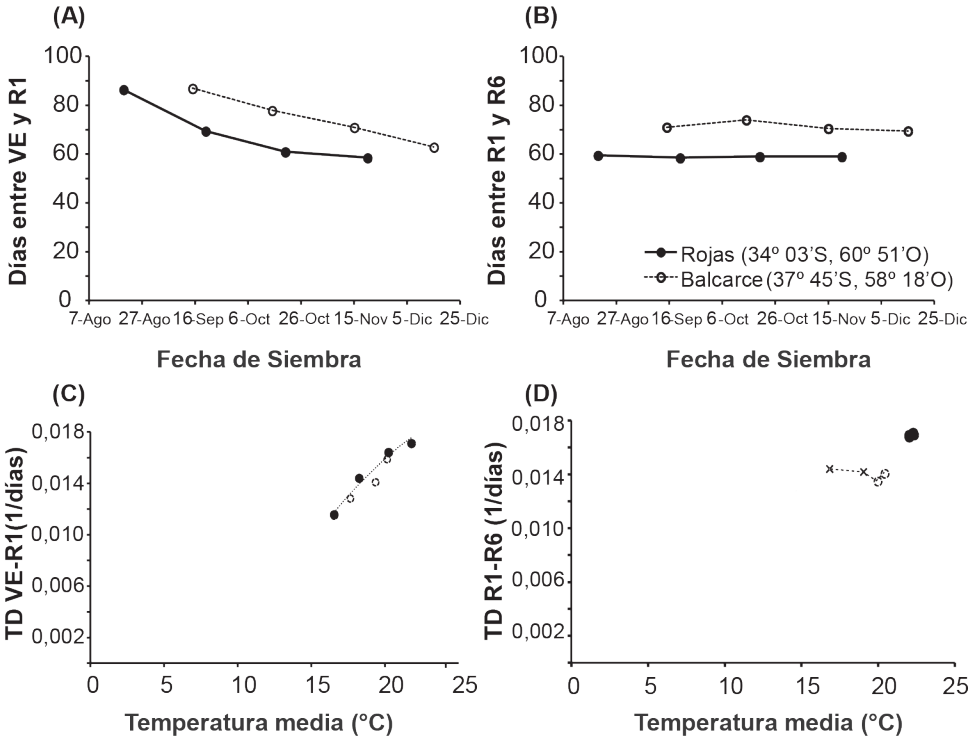


Figura 12.3. Paneles superiores: duración del ciclo en respuesta a la fecha de siembra para los periodos entre (A) emergencia (VE) y floración femenina (R1), y (B) R1 y madurez fisiológica (R6). Paneles inferiores: tasa de desarrollo (TD) en función de la temperatura media (Tm) del aire para los periodos (C) VE-R1, y (D) R1-R6. Los datos corresponden al híbrido DK636 y son promedio de dos campañas agrícolas (1990-1991 y 1991-1992) en dos localidades. El modelo cuadrático ajustado a los datos en (C) es $TD = -0.0299 + 0.0036 Tm - 6.6 \cdot 10^{-5} Tm^2$ ($r^2 = 0.095$). En (D), las cruces para datos de Balcarce corresponden a cultivos que no lograron culminar el llenado del grano. Datos adaptados de Cirilo y Andrade (1994) para el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Balcarce) y Otegui et al. (1995) para un ambiente de zona núcleo (Rojas).

12.2.2. Crecimiento y rendimiento

La producción potencial de biomasa total aérea cae con el atraso en la fecha de siembra (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui et al., 1995; Srivastava et al., 2018). No obstante, el maíz muestra un notable incremento del crecimiento vegetativo en siembras tardías. Esto se debe a que, para atrasos de la siembra hasta noviembre-diciembre en la región Pampeana, el acortamiento del ciclo a floración es sobre-compensado por un aumento de la radiación incidente diaria y, según la latitud, de la eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa (ec), que posibilita alcanzar más rápidamente altos valores de intercepción de radiación (ei) y

altas tasas de crecimiento vegetativo (Figuras 12.4 A y B). El resultado de estas tendencias es una mayor acumulación de biomasa hasta floración a pesar del menor tiempo de crecimiento vegetativo (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui et al., 1995). Por lo tanto, altas temperaturas durante la etapa vegetativa en dichas siembras tardías también producen una aceleración en el crecimiento del maíz. En zonas templadas, las temperaturas medias diarias al comienzo de la estación de crecimiento son frecuentemente limitantes para la fotosíntesis del maíz (Capítulo 3). El efecto de la modificación de la fecha de implantación del cultivo sobre la eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa (ec) es mayor cuanto más varía la temperatura durante el ciclo y cuanto más dependiente de esta variación sea la fotosíntesis del cultivar. Para maíz en Balcarce, la ec durante el período vegetativo (VE-R1) se incrementó de 3,3 a 4,2 g MJ al atrasar la fecha de siembra entre Septiembre y Diciembre. Este aumento en ec está asociado con la temperatura media del período (Andrade et al., 1993). Por el contrario, la ec durante dicha etapa en la zona núcleo maicera es más estable entre fechas de siembra (Otegui et al., 1995) y es de las más altas registradas para maíz (Sinclair y Muchow, 1999). Esta respuesta es atribuible a la baja frecuencia de temperaturas subóptimas respecto al sudeste bonaerense (Figura 12.1; Otegui et al., 1996).

Las condiciones de radiación y temperatura diarias durante el periodo de crecimiento reproductivo (R1-R6) se deterioran con el retraso en la fecha de siembra, lo que reduce la tasa de crecimiento y la relación fuente-destino durante el periodo reproductivo de cultivos sin restricciones hídricas ni nutricionales (Borrás et al., 2004; Otegui et al., 2021) (Capítulo 6). Estas tendencias se acentúan al aumentar la latitud (Bonelli et al., 2016; Grassini et al., 2009; Tsimba et al., 2013) y/o la continentalidad (Grassini et al., 2009; Otegui et al., 2021) (Figura 12.1). Las temperaturas subóptimas y las menores radiaciones incidentes durante la etapa reproductiva tienen efecto negativo sobre el índice de cosecha (Kiniry y Otegui, 2000; Ruget, 1993; Wilson et al., 1995).

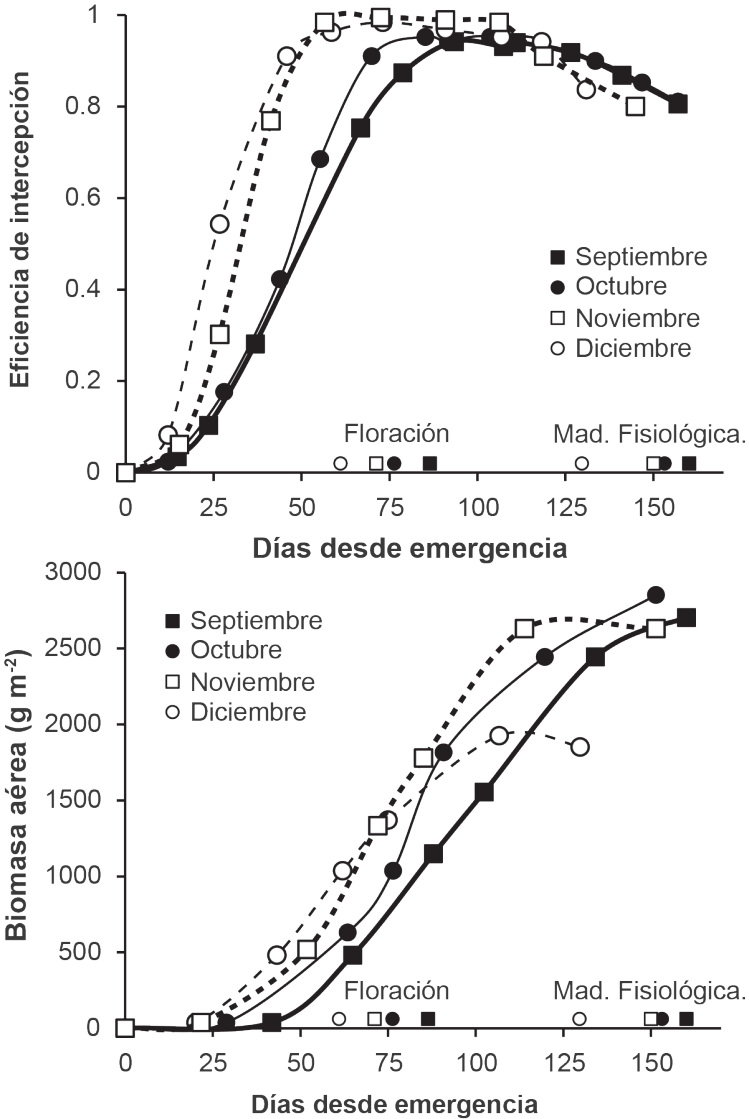


Figura 12.4. Evolución de (arriba) la eficiencia de intercepción de radiación fotosintéticamente activa, expresada como fracción de la radiación incidente, y (abajo) la biomasa aérea acumulada. Los datos corresponden a un híbrido de maíz de MR 116 sembrado en cuatro fechas entre Septiembre y Diciembre (se detallan los símbolos en los insertos) en Balcarce con densidad de 8,7 plantas m⁻², en hileras a 0,70 m y sin restricciones hídrico-nutricionales ni bióticas. Los símbolos sobre el eje de abscisas indican los días correspondientes al 50% de floración (R1) y 50% de madurez fisiológica (R6) para cada fecha de siembra (Adaptado de Cirilo y Andrade, 1994).

12.3. Fecha de siembra y rendimiento del maíz en conducción de secano

En un manejo de secano, como el que domina ampliamente la producción extensiva de maíz en Argentina, el desempeño del cultivo está más fuertemente condicionado por la probabilidad de ocurrencia de déficits hídricos durante el período crítico para la determinación del número de granos que por los cambios antes descritos en la oferta fototermal a través de fechas de siembra. Por este motivo, una vez definida la estación de cultivo en función del riesgo de heladas, la fecha de siembra más apropiada para cada combinación de genotipo × ambiente será aquella que minimice el riesgo de (i) temperaturas demasiado bajas al inicio del ciclo, que provoquen un atraso excesivo de la emergencia del cultivo y aumenten la heterogeneidad espacio-temporal del stand de plantas (Lawles et al., 2012; Liu et al., 2004; Capítulo 11), y (ii) déficits hídricos y/o golpe de calor durante el período crítico (Maddonni, 2012). El retraso en la fecha de siembra para evitar estos factores de estrés recién pudo considerarse a partir de 1997, en que se liberaron al mercado los primeros híbridos de maíz genéticamente modificados (OGM) con protección contra insectos (Williams et al., 1997), coloquialmente conocidos como *maíz Bt* por la expresión de genes que codifican la síntesis de proteínas insecticidas aisladas de la bacteria *Bacillus thuringiensis*. Hasta ese momento, plagas como el barrenador del tallo (*Diatraea saccharalis*, F.), la oruga militar (*Spodoptera frugiperda* Smith) y la oruga de la espiga (*Helicoverpa zea* Boddie) hacían económicamente inviable la elección de siembras tardías, ya que su incidencia aumentaba con el atraso de la fecha de siembra y con ella el número de controles químicos necesarios. Por entonces, la estrategia para minimizar los efectos negativos del déficit hídrico estival consistía en una siembra lo más anticipada posible de primavera (Totis de Zeljkovich y Rebella, 1980). A partir de la comercialización de los maíces Bt y mediante el uso del modelo de simulación agronómico CERES-Maize (Jones y Kiniry, 1986) validado para las condiciones locales (Mercau et al., 2001), se evaluaron los efectos de cambios en la fecha de siembra para diferentes ambientes de la región templado-húmeda (Mercau y Otegui, 2014; Otegui et al., 2002), estudio que luego se hizo extensivo a las regiones subhúmeda y semiárida (Otegui et al., 2021). Para esto se utilizó una serie histórica de 41 años de datos climáticos, los suelos más representativos de cada ambiente y las condiciones iniciales de agua en el perfil más esperables. Los efectos de las diferentes condiciones analizadas sobre el rendimiento en grano, sus determinantes fisiológicos y sus componentes numéricos se resumen en la Figura 12.5.

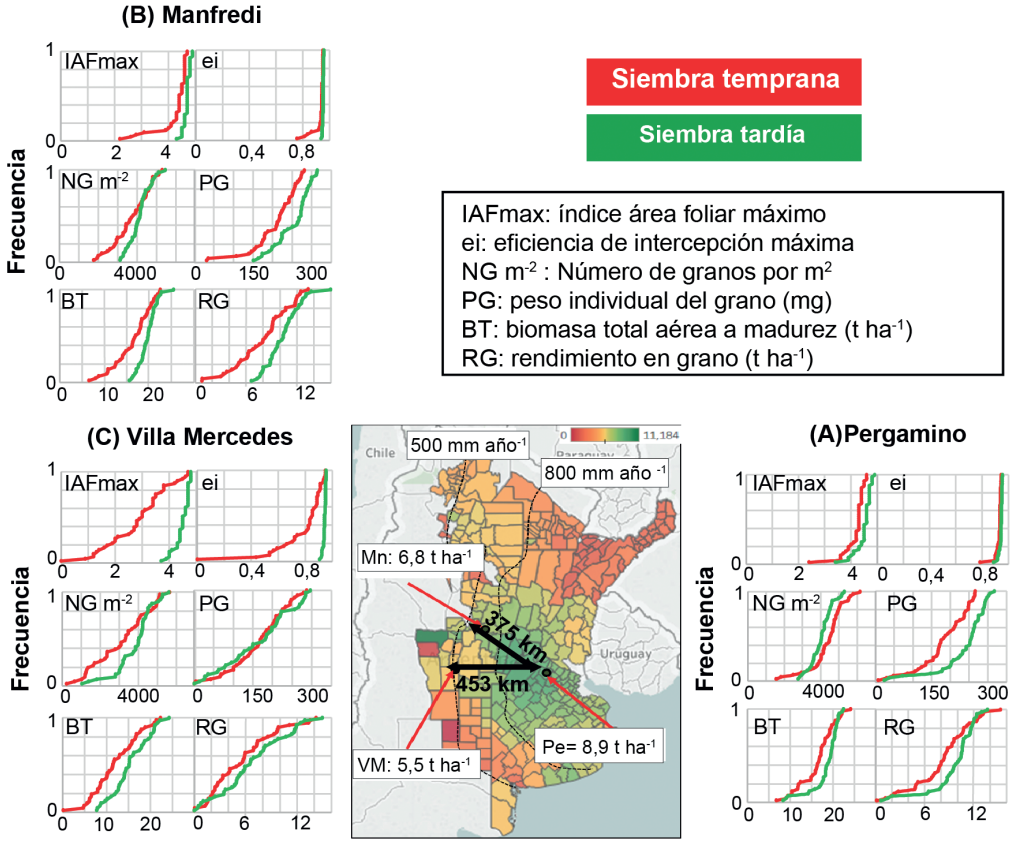


Figura 12.5. Síntesis de la respuesta del rendimiento en grano, sus determinantes fisiológicos y sus componentes numéricos a la variación en fecha de siembra en tres sitios representativos de un gradiente hídrico entre (A) la región húmeda (Pe: Pergamino; 33° 56' S, 60° 33' O, 76 msnm), (B) la sub-húmeda (Mn: Manfredi; 31°51' S, 63°45' O, 282 msnm), y (C) la semi-árida (VM: Villa Mercedes; 33°40' S, 65°27' O, 512 msnm) de la región central de Argentina. Los datos representan las frecuencias acumuladas de cada rasgo a partir de la simulación de una serie histórica de 41 años de datos climáticos. Las condiciones simuladas fueron (i) siembras tempranas del 20-Sep en Pe, 15-Oct en Mn y 30-Oct en VM, con todo el perfil de suelo a capacidad de campo (CC) en Pe y a CC hasta 0,6 m y con 30% de agua útil en el resto del perfil para Mn y VM, y (ii) siembra del 10-Dic con todo el perfil a CC en todos los sitios. El mapa representa el rendimiento en grano por partido como promedio de la última década. Se indica la ubicación de cada sitio y el rendimiento del partido correspondiente. La escala de colores indican los rendimientos. A partir de Otegui y Mercou (2018).

El atraso en la fecha de siembra provocaría, en todos los ambientes evaluados, un acortamiento de la etapa vegetativa respecto a la reproductiva. Este acortamiento no tendría efectos negativos sobre la generación de área foliar, alcanzándose valores de índice de área foliar máximos (IAF_{max}) iguales o superiores a los de una siembra temprana, en concordancia con las evidencias experimentales (Maddonni y Otegui, 1996). Consecuentemente, el atraso en la época de siembra no tiene efectos negativos sobre la máxima eficiencia de interceptación de radiación en los ambientes evaluados. El atraso en la fecha de siembra sí tendría efectos diferentes sobre la determinación del número de granos (NG) según el ambiente. En la zona húmeda se espera que en el 90% de los años el atraso provoque una leve caída en el NG m⁻². Por el contrario, con el atraso en la época de siembra se espera un mayor NG m⁻² en (i) el 60% de los años en la región sub-húmeda, y (ii) el 70% de los años en la semi-árida. En el caso del peso individual del grano (PG), en cambio, el efecto favorable del atraso en la fecha de siembra es evidente en casi todos los años en la región húmeda y todos los años en la sub-húmeda, mientras que no existen diferencias pronunciadas entre fechas de siembra para la región semi-árida. Los efectos positivos del atraso de la fecha de siembra en los ambientes evaluados tendrían como resultado una mejora clara en la producción de biomasa total aérea y en el rendimiento en grano en más del 80% de los años en todos los sitios. Por un lado, los beneficios enumerados para las siembras tardías se deben al mejor acople entre un balance hídrico favorable y la ocurrencia de las etapas reproductivas (Figura 12.1). Por otro lado, los análisis no contemplan condiciones particulares, como la presencia de napas que pueden tornar al cultivo más independiente de las lluvias durante el período crítico y consecuentemente favorecer el resultado de siembras tempranas por su mayor potencialidad (Florio et al., 2014; Noretto et al., 2009). Considerando una red muy amplia de años (2009-2021) y lotes de producción para la zona templada Central húmeda (n= 1153), se pudo establecer la ventaja relativa de las siembras tardías respecto a las tempranas según el ambiente objetivo, definido por el nivel de rendimiento medio alcanzable (Ferraris, 2022). Así, las siembras tardías serían ventajosas en ambientes de hasta 8,5 T ha⁻¹ y las tempranas en aquellos con más 12 T ha⁻¹. Entre ambos umbrales deberán considerarse como relevantes otros aspectos, como las condiciones del año (e.g. según pronóstico ENSO) y el tipo de suelo. Respecto a esto último, de la misma red de información se pudo deducir que a mayor texturalidad (e.g. Argiudoles vérticos) es casi siempre recomendable el atraso de la fecha de siembra y a menor texturalidad (e.g. Hapludoles típicos, principalmente con presencia de napa) suele ser más recomendable la siembra temprana.

Es importante destacar que las tendencias analizadas en la Figura 12.5. son válidas para siembras hasta el 10-Dic, ya que atrasos posteriores pueden dar lugar a diferencias importantes entre ambientes en un gradiente norte (menos sensible) a sur (más sensible) y este (menos sensible) a oeste (más sensible). En ambos casos esto sería el resultado del aumento del riesgo de heladas tempranas (Maddonni, 2012; Figura 12.1) y el mayor deterioro de las condiciones foto-termales con el aumento de la latitud (Bonelli et al., 2016; Capítulo 6), que afectarían negativamente

la determinación del PG y, consecuentemente, del rendimiento (Mercau y Otegui, 2015). Como consecuencia de este gradiente, una alternativa adicional para la zona central húmeda es la realización de maíz como doble cultivo (DC) después de un cultivo invernal (e.g. trigo o arveja) o un cultivo de servicio, lo cual implicaría un atraso aún mayor en la fecha de siembra y condiciones menos ventajosas de agua acumulada en el perfil a la siembra. Considerando la situación más desventajosa, representativa de un cultivo de maíz sembrado el 20-Dic luego de la cosecha de un cultivo de trigo, se estimó que en un alto porcentaje de los años tal escenario produciría rendimientos inferiores a los de maíces como único cultivo de siembra tardía (Figura 12.6A), en buena medida por el aumento en la frecuencia de episodios de estrés hídrico durante la etapa vegetativa, el período crítico y parte del llenado del grano (Figura 12.6B). Sin embargo, las diferencias de rendimiento serían menos importantes respecto a las siembras tempranas, a las cuales esta estrategia podría superar incluso en un 30% de los años.

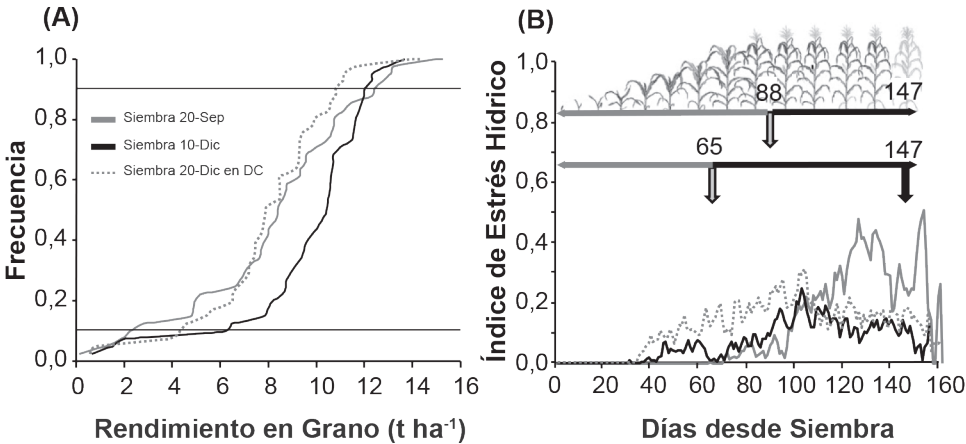


Figura 12.6. (A) Frecuencia de rendimiento en grano (0% de humedad) estimada con el modelo CERES-Maize para cultivos de maíz conducidos en secano en Pergamino. Los valores corresponden al promedio diario desde la siembra a través de 41 años de datos climáticos para tres condiciones: (i) siembra del 20-Sep con el perfil de suelo a capacidad de campo (CC) hasta 1,8 m de profundidad, (ii) siembra del 10-Dic con el suelo como en (i), y (iii) siembra del 20-Dic con el suelo a CC hasta 0,6 m y con 30% de agua útil entre 0,6 y 1,8 m, simulando un doble cultivo (DC). Las líneas punteadas horizontales indican los deciles 10% (inferior) y 90% (superior). (B) Evolución del índice de estrés hídrico para crecimiento. Las flechas horizontales representan los períodos prefloración (gris) y postfloración (negro), para siembras de septiembre (superior) y diciembre (inferior). Los números sobre las flechas verticales indican la media para los días a R1 (88 y 65 días, respectivamente) y a R6 (todas 147 días). A partir de Otegui y Mercau (2018).

La selección de la fecha de siembra también es una herramienta de escape de otras limitaciones ambientales para el crecimiento de los cultivos, como heladas tempranas o tardías, adversidades biológicas, clima lluvioso en la cosecha, etc.

Además, las temperaturas extremadamente altas en la polinización podrían afectar la viabilidad del polen, que es particularmente frecuente en cultivos de maíz creciendo en latitudes más bajas como las correspondientes al noroeste (Figura 12.2) y noreste (Reconquista en Figura 12.1) de Argentina. En tales regiones, es conveniente retrasar o adelantar la fecha de siembra para evitar altas temperaturas en la floración. En el mismo sentido, el maíz tardío aporta resiliencia frente al pronóstico de aumento de incidencia de sequías asociado con cambio climático y la degradación de los suelos (Capítulo 14).

12.4. Manejo de los cultivos en siembras tardías

El retraso en la fecha de siembra afecta la cobertura, el crecimiento, la fenología y el rendimiento de los cultivos (Figuras 12.5., 12.6. y 12.7). El conocimiento de estos efectos nos orienta en la selección de las prácticas de manejo más apropiadas para siembras tardías. Las principales prácticas de manejo a ajustar en siembras tardías son la elección de cultivares de ciclo apropiado, la densidad de plantas y el espaciamiento entre hileras.

Los efectos negativos del desplazamiento de las etapas reproductivas hacia épocas con condiciones foto-termales menos favorables por el retraso en la fecha de siembra son mayores cuanto más largo es el ciclo del cultivar. En general, los ciclos largos se benefician más de las siembras tempranas y son los que muestran una mayor reducción del rendimiento potencial al atrasar la fecha de siembra (Capítulo 13). El beneficio de acortar el ciclo en siembras retrasadas depende de la magnitud del retraso, del ciclo del híbrido considerado y del largo potencial de la estación de crecimiento. La caída en el rendimiento potencial de maíz por día de atraso en la fecha de siembra a partir del momento óptimo es mayor cuanto más alta es la latitud y cuanto más corta es la estación de crecimiento (Andrade et al., 1996). Por esto, acortar el ciclo del cultivar en siembras de segunda puede ser beneficioso en el sur de la región maicera pero no necesariamente en la región Central húmeda (Otegui et al., 2002).

Una duración de ciclo demasiado larga para la estación de crecimiento disponible tiene dos consecuencias principales: una disminución del rendimiento por un menor PG a causa de la finalización anticipada del período de llenado y un mayor contenido de humedad del grano a partir del cual comienza el proceso de secado post madurez (Borrás et al., 2004; Sala et al., 2007).

Finalmente, también deberá considerarse la mayor probabilidad en siembras tardías de (i) incidencia de enfermedades (e.g. fusariosis), en buena medida derivadas de la baja velocidad de secado en tales condiciones (Figura 12.7A), y (ii) problemas de cosecha, principalmente por la mayor incidencia de vuelco y quebrado provocados por cañas más débiles por la mayor disminución del contenido de reservas a madurez fisiológica (Figura 12.7B; Capítulo 6). En este sentido la estrategia en siembras tardías debería ser (i) elegir híbridos de secado rápido (Chazarreta et al., 2021), (ii) tender a densidades menores que las usualmente recomendadas para

maximizar rendimientos en condiciones potenciales bajo siembras tempranas (Capítulo 9), y (iii) utilizar entresurcos estrechos (≤ 52 cm) para compensar los posibles efectos negativos de una menor densidad sobre la captura de radiación (Capítulo 10).

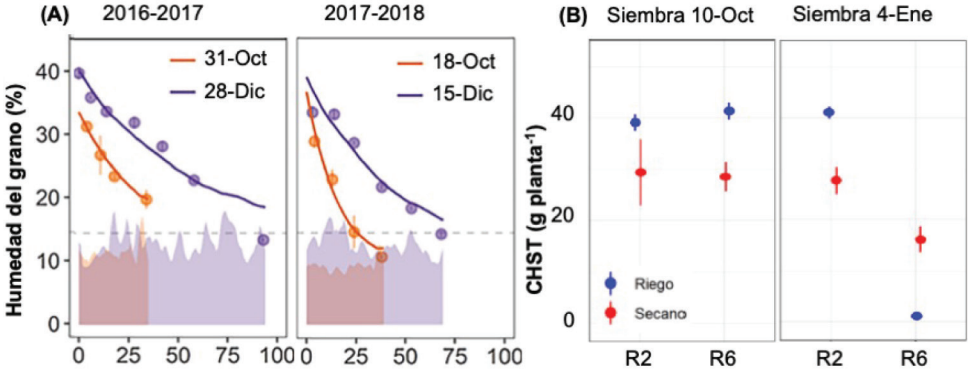


Figura 12.7. (A) Evolución de la humedad del grano en función de los días a partir de R6 para un híbrido de maíz cultivado en Pergamino en dos fechas de siembra durante dos campañas. El área sombreada representa la humedad de equilibrio (i.e., aquella a la cual no hay intercambio entre el grano y el aire que lo rodea). Las líneas corresponden a los modelos ajustados a cada fecha de siembra según Chazarreta et al. (2021). La línea punteada horizontal representa la humedad comercial del 14,5%. (B) Contenido de carbohidratos solubles en tallo (CHST) en R2 y R6 para el mismo híbrido que en (A) creciendo en dos fechas de siembra contrastantes y dos regímenes hídricos en Pergamino durante 2017-2018. En ambas figuras se indican los errores estándar (líneas verticales).

12.5. Principales conceptos prácticos

- El rendimiento potencial del maíz cae con el retraso de la fecha de siembra. Este efecto es mayor cuanto mayor es la latitud
- En sistemas de alta producción (riego y/o suelos profundos, presencia de napa, fertilización, control de adversidades bióticas, cultivares de alto potencial, etc.) el maíz debe ser sembrado en fechas que permitan la ocurrencia de la etapa crítica de floración en momentos de alta radiación incidente, excepto en aquellos ambientes con alta probabilidad de golpe de calor.
- Para reducir los efectos del estrés por déficit hídrico o golpe de calor en el período crítico de floración se recomienda retrasar la fecha de siembra, siempre que las condiciones ambientales de fin de ciclo (e.g. lluvias otoñales abundantes) y las heladas tempranas no afecten en mayor proporción el rendimiento de grano. Adelantar la fecha de siembra también puede resultar en beneficio del rendimiento por 'escape' según las condiciones de cada ambiente.
- Los cultivos de maíz sembrados temprano alcanzan su madurez fisiológica

bajo condiciones ambientales favorables para una rápida pérdida de humedad en los granos, reduciendo los gastos de secado. Además, al anticipar la cosecha, se evitan los inconvenientes de demora de la misma en otoños húmedos.

- En siembras tempranas, las bajas temperaturas de comienzo del ciclo pueden dañar las plántulas, demorar la germinación y dilatar las etapas iniciales del cultivo exponiéndolo al ataque de plagas, enfermedades y a la competencia de las malezas, por lo que es más necesario el empleo de semilla con buen vigor y curada, al igual que un buen control de adversidades bióticas.
- Los retrasos en la siembra pueden requerir ajustes en el manejo del cultivo, como ser la elección de cultivares de ciclo más corto, de secado rápido, tolerantes al vuelco y quebrado, y a enfermedades y plagas, adecuación de la densidad de siembra, entre otras prácticas. Estos ajustes varían en función de la latitud y del ambiente.

12.6. Referencias

- Andrade F.H., S. Uhart, y A. Cirilo. 1993. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *F. Crops Res.* 32: 17–25. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90018-I](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90018-I)
- Andrade F.H., Cirilo, A.G., Uhart, S.A., Otegui, M.E., 1996. *Ecofisiología del cultivo de maíz*. Dekalb Press, p. 292.
- Baum M.E., S. Archontoulis y M. Licht. 2019. Planting date, hybrid maturity, and weather effects on maize yield and crop stage. *Agron. J.* 111, 303–313. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.04.0297>
- Bonelli L.E., J. Monzon, A. Cerrudo, R. Rizzalli y F. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *F. Crops Res.* 198: 215–225. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
- Bonhomme R., M. Derieux y G. Edmeades. 1994. Flowering of Diverse Maize Cultivars in Relation to Temperature and Photoperiod in Multilocation Field Trials. *Crop Sci.* 34: 156–164. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010028x>
- Borrás L., G. Slafer y M. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *F. Crop Res.* 86: 131–146. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>
- Cerrudo D. 2021. Determinación de rendimiento en híbridos de maíz de origen tropical, templado y templado x tropical. Tesis Doctoral. Escuela de Postgrado en Producción Vegetal, Univ. Nacional de Mar del Plata. 119 páginas.
- Chazarreta Y.D., J. Amas y M. Otegui. 2021. Kernel filling and desiccation in temperate maize: Breeding and environmental effects. *F. Crops Res.* 271: 108243. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108243>
- Cirilo A.G. 2001. Maíces tardíos y maíz de segunda. *Revista de Tecnología Agropecuaria*. INTA Pergamino. Vol.VI Nro. 18, Segundo Cuatrimestre: Setiembre/Diciembre 2001. Pág. 44-48.
- Cirilo A.G. y F. Andrade. 1994. Sowing date and maize productivity: I.Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Sci.* 34: 1039–1043. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400040037x>
- Cirilo A.G. y F. Andrade. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Sci.* 36: 325–

331. <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600020019x>
- Duncan W., D. Shaver y W. Williams. 1973. Insolation and temperature effects on maize growth and yield. *Crop Sci.* 13: 187–191.
- Ferraris G., 2022. Producción de maíz en un escenario de bajas precipitaciones: ajustes en el manejo y la nutrición [WWW Document]. *Jorn. Actual. Técnica INTA Pergam.* URL https://www.youtube.com/watch?v=bWuYGzGGWu8&t=13998s&ab_channel=INTA-Pergamino
- Florio E.L., J. Mercau, E. Jobbágy y M. Nosetto. 2014. Interactive effects of water-table depth, rainfall variation, and sowing date on maize production in the Western Pampas. *Agric. Water Manag.* 146: 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2014.07.022>
- Grassini P., H. Yang y K. Cassman. 2009. Limits to maize productivity in Western Corn-Belt: A simulation analysis for fully irrigated and rainfed conditions. *Agric. For. Meteorol.* 149: 1254–1265. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.02.012>
- Hall A.J., C. Rebella, C. Ghera y J. Culot. 1992. Field-crop systems of the Pampas, in: *Ecosystems of the World.* p. 18.
- Jones C.A. y J. Kiniry. 1986. CERES-Maize. A simulation model of maize growth and development. Texas A&M University Pres, College Station, TX.
- Jones R.J. y R. Simmons. 1983. Effect of Altered Source-Sink Ratio on Growth of Maize Kernels. *Crop Sci.* 23: 129–134. <https://doi.org/10.2135/cropsci1983.0011183X002300010038x>
- Kiniry J.R. y M.E. Otegui. 2000. Processes Affecting Maize Grain Yield Potential in Temperate Conditions, in: Otegui, M.E., Slafer, G.A. (Eds.), *Physiological Bases for Maize Improvement.* New York, pp. 31–46.
- Knapp W.R. y W. Reid. 1981. Interactions of hybrid maturity class, planting date, plant population, and nitrogen fertilization on corn performance in New York. Ithaca, NY.
- Lawles K., W. Raun, K. Desta y K. Freeman. 2012. Effect of delayed emergence on corn grain yields. *J. Plant Nutr.* 35: 480–496. <https://doi.org/10.1080/01904167.2012.639926>
- Liu W., M. Tollenaar, G. Stewart y W. Deen. 2004. Response of corn grain yield to spatial and temporal variability in emergence. *Crop Sci.* 44: 847–854. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.8470>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00704-011-0478-9>
- Maddonni G.A. y M.E. Otegui. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *F. Crops Res.* 48, 81–87. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00035-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00035-4)
- Mercau J.L. y M.E. Otegui. 2015. A Modeling Approach to Explore Water Management Strategies for Late-Sown Maize and Double-Cropped Wheat-Maize in the Rainfed Pampas Region of Argentina, in: *Practical Applications of Agricultural System Models to Optimize the Use of Limited Water.* pp. 351–373. <https://doi.org/10.2134/advagricsystmodel5.c13>
- Mercau J.L., E. Satorre, M. Otegui, G. Maddonni, J. Cárcova, R. Ruiz, M. Uribelarrea y F. Menéndez. 2001. Evaluación a campo del comportamiento del modelo CERES en cultivos de maíz del norte de la provincia de Buenos Aires., in: A.I.A.N.B.A. (Ed.), *Actas VII Congreso Nacional de Maíz.* A.I.A.N.B.A.
- Nosetto M.D., E. Jobbágy, R. Jackson y G. Sznajder. 2009. Reciprocal influence of crops and shallow ground water in sandy landscapes of the Inland Pampas. *Field Crops Res.* 113: 138–148. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.04.016>
- Otegui M.E. y J. Mercau. 2018. Fecha de siembra y rendimiento de maíz en ambientes con provisión hídrica contrastante de la región central de Argentina. *An. Acad. Nac. Agron. y Vet.* 71: 150–160.
- Otegui M.E., J. Mercau y F. Menéndez. 2002. Estrategias de manejo para la producción de

- maíz tardío y de segunda, in: Satorre, E.H. (Ed.), *Guía Dekalb Del Cultivo de Maíz*. Dekalb Press, Buenos Aires, Argentina, pp. 171–186.
- Otegui M.E., M. Nicolini, R. Ruiz y P. Dodds. 1995. Sowing Date Effects on Grain Yield Components for Different Maize Genotypes. *Agron. J.* 87: 29–33. <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700010006x>
- Otegui M.E., M. Riglos y J. Mercau. 2021. Genetically modified maize hybrids and delayed sowing reduced drought effects across a rainfall gradient in temperate Argentina. *J. Exp. Bot.* 72: 5180–5188. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab139>
- Otegui M.E., R. Ruiz y D. Petruzzi. 1996. Modeling hybrid and sowing date effects on potential grain yield of maize in a humid temperate region. *Field Crops Res.* 47: 167–174. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00031-7](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00031-7)
- Ruget F., 1993. Contribution of storage reserves during grain-filling of maize in Northern European conditions. *Maydica* 38; 51–59.
- Sala R.G., F. Andrade y M. Westgate. 2007. Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source-sink relationship during grain filling. *Crop Sci.* 47: 711–716. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.06.0381>
- Sinclair T.R. y R. Muchow. 1999. Radiation Use Efficiency. *Adv. Agron.* 65: 215–265. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60914-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60914-1)
- Srivastava R.K., R. Panda, A. Chakraborty y D. Halder. 2018. Enhancing grain yield, biomass and nitrogen use efficiency of maize by varying sowing dates and nitrogen rate under rainfed and irrigated conditions. *F. Crops Res.* 221: 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.06.019>
- Totis de Zeljkovich L. y C. Rebella. 1980. Necesidades de agua de un cultivo de maíz en la región de Pergamino, in: A.I.A.N.B.A. (Ed.), *Actas Del 2do. Congreso Nacional de Maíz*. A.I.A.N.B.A., Pergamino, pp. 211–219.
- Tsimba R., G. Edmeades, J. Millner y P. Kemp. 2013. The effect of planting date on maize grain yields and yield components. *F. Crops Res.* 150: 135–144. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.028>
- Williams W.P., J. Sagers, J. Hanten, F. Davis y P. Buckley. 1997. Transgenic Corn Evaluated for Resistance to Fall Armyworm and Southwestern Corn Borer. *Crop Sci.* 37: 957–962. <https://doi.org/10.2135/CROPSCI1997.0011183X003700030042X>
- Wilson D.R., R. Muchow y C. Murgatroyd. 1995. Model analysis of temperature and solar radiation limitations to maize potential productivity in a cool climate. *F. Crops Res.* 1–18.



Capítulo 13

Elección del cultivar

Alfredo Cirilo

Juan Manuel de Santa Eduvigis

Javier Di Matteo

Juan Matías Ferreyra

Matías Marcantonio

Nahuel Peralta

Tomás Sarlangue

13. Elección del cultivar

Alfredo Cirilo, Juan Manuel de Santa Eduviges, Javier Di Matteo, Juan Matías Ferreyra, Matías Marcantonio, Nahuel Peralta y Tomás Sarlangue

13.1 Introducción

Si bien el ambiente, con sus variaciones en temperatura, radiación, disponibilidad hídrica y fertilidad de suelo entre muchas otras, suele ser la mayor fuente de variación de rendimiento en el cultivo de maíz (Satorre et al., 2021, Borrás y Uhart, 2017), las particulares prestaciones y desempeño del cultivar elegido para sembrar pueden tener también un impacto significativo, tanto por su efecto genético directo como por su interacción con el mismo ambiente y con otras decisiones de manejo. Por otro lado, en general se dispone en el mercado de semillas de maíz de una amplia oferta de cultivares con una variada gama de características y adaptaciones a diferentes ambientes y planteos culturales. Por lo tanto, la correcta elección del cultivar más conveniente para cada situación de producción es un aspecto relevante en la toma de decisiones de manejo en el cultivo de maíz.

13.2 Estación de crecimiento y largo de ciclo

La estación de crecimiento puede definirse como el período del año en el que las condiciones ambientales permiten el crecimiento y desarrollo del cultivo de maíz. Por lo tanto, la extensión de la estación de crecimiento determina, por lo general, el largo de ciclo máximo de cultivar que es posible utilizar. La extensión de dicha estación varía fundamentalmente en función de la latitud de la localidad, aunque particularidades climáticas o geográficas la pueden alterar. Por otro lado, existe una gran diversidad de cultivares de maíz con un amplio rango de variación en la duración de su ciclo de crecimiento (Summerfield et al., 1991). Dentro de ese rango, los diversos cultivares presentan distintos valores de temperatura base y requerimientos térmicos de sus fases de desarrollo, así como de umbrales y sensibilidad fotoperiódicos (Capítulo 2). De este modo, existe también una amplia variación en cuanto a la duración relativa de sus etapas vegetativa y reproductiva (Capristo et al., 2007; Cockran et al. 2007; Sarlangue et al., 2007).

En los sistemas convencionales de producción de maíz, donde el objetivo es incrementar el rendimiento del cultivo, los mejores cultivares para una dada localidad son aquellos que exploran y aprovechan toda la oferta de recursos ambientales durante la estación de crecimiento ajustándose a las limitaciones temporales que le impone el ambiente local. Como ejemplo de esto, la Figura 13.1 muestra la evolución de la captura de radiación incidente sobre el cultivo y la producción de biomasa resultante (Capítulo 3) a lo largo del ciclo de dos cultivares de maíz de diferente

precocidad creciendo en la localidad de Balcarce (Argentina). En la figura se reflejan las diferencias en el aprovechamiento del recurso radiación en función del largo del ciclo (Andrade et al., 1996) donde el cultivar de mayor ciclo interceptó más radiación y produjo más biomasa que el de menor ciclo. En efecto, los mayores rendimientos para un ambiente específico sólo pueden ser alcanzados si los cultivares empleados están fenológicamente adaptados a los patrones de oferta ambiental de la localidad objetivo de producción. En consecuencia, el largo del ciclo de crecimiento del cultivar resulta crítico para ajustar el genotipo al ambiente (Capristo et al., 2007; Wilkens et al., 2015). En general, cuanto mayor es la estación de crecimiento mayor es el grupo de madurez del cultivar mejor adaptado. En regiones de bajas latitudes, la temperatura y la radiación no varían de modo notable a lo largo del año y, en tales situaciones, los cultivares de ciclo largo son los aconsejables ya que utilizan los recursos disponibles de manera más eficiente que los cultivares de ciclo corto. Su mayor largo de ciclo les permite compensar los acortamientos de etapas promovidos por la alta temperatura media (Capítulo 2) y, por lo tanto, capturar una mayor proporción de la radiación incidente (Capítulo 3) sobre el cultivo durante la estación (Lafitte y Edmeades 1997; Bruns y Abbas 2006). Por el contrario, en altas latitudes la radiación y la temperatura se reducen marcadamente durante la etapa de llenado de granos posterior a la floración (Cirilo y Andrade, 1994; Maddonni et al., 1998) y el rendimiento usualmente disminuye a medida que el largo del ciclo se incrementa por encima del límite fijado por la duración de la estación (Baum et al., 2019; Neild y Newman 1985; Ruget 1993).

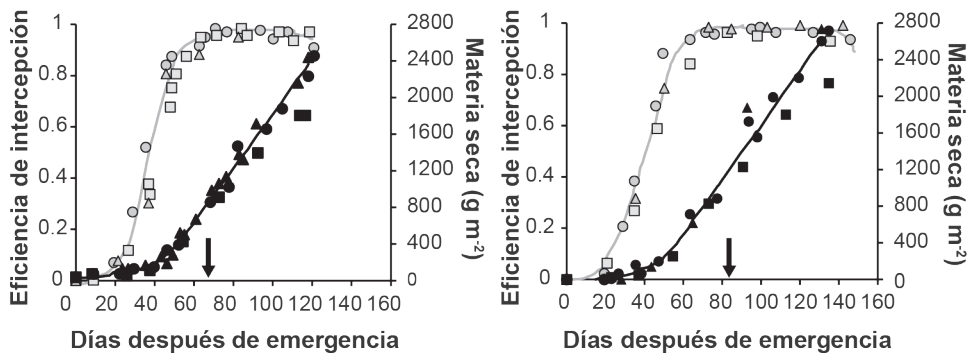


Figura 13.1. Evolución de la eficiencia de intercepción de radiación fotosintéticamente activa (símbolos grises) y acumulación de materia seca aérea (símbolos negros) en función del tiempo desde la emergencia del cultivo para dos cultivares de diferente precocidad: corto (izquierda) y largo (derecha) cultivados sin limitaciones hídricas ni nutricionales en Balcarce (Argentina). Las flechas indican el momento de ocurrencia de la floración femenina. Adaptado de Andrade *et al.* (1996).

En la localidad de Balcarce ($\approx 37^\circ$ LS), ubicada en el sur del área maicera de Argentina y caracterizada por bajas temperaturas promedio al inicio de la estación

que limitan el crecimiento inicial del cultivo y por un abrupto descenso en los valores de radiación incidente y temperatura hacia el final de la estación de crecimiento, Capristo et al. (2007) evaluaron diversos genotipos que abarcaron un amplio rango de precocidades, desde muy cortos a muy largos para esa localidad. Estos autores reportaron que los rendimientos fueron menores en los cultivares de ciclo más corto y aumentaron con el largo del ciclo del cultivar, resultando similares entre cultivares de ciclo intermedio y largo (Figura 13.2). En dicho estudio, los cultivares de ciclo largo acumularon más radiación interceptada entre la emergencia y la madurez del cultivo, pero evidenciaron menor radiación incidente diaria y menor eficiencia de uso de la radiación (ec) durante el crecimiento reproductivo en la etapa posterior a la floración. En consecuencia, la relación fuente-destino (Capítulo 6) disminuyó en esos cultivares y la removilización de reservas desde órganos vegetativos hacia los granos se incrementó. En tales ambientes, el rendimiento de los cultivares de ciclo más corto estaría más limitado por la capacidad de los destinos reproductivos mientras que los de mayor ciclo estarían más limitados por la capacidad de la fuente fotosintética durante el llenado efectivo de los granos (Capítulo 6). Para latitudes mayores que Balcarce se reportaron ciclos óptimos aún más cortos y hasta caídas del rendimiento en grano con cultivares de largo del ciclo excesivo (Rugé 1993). En cambio en Pergamino, localidad ubicada a menor latitud ($\approx 33^\circ$ LS) en la misma área maicera argentina y con una temperatura promedio durante la estación de crecimiento del maíz de $\approx 3^\circ\text{C}$ mayor que en Balcarce, al sembrar el mismo grupo de cultivares evaluado por Capristo et al. (2007) el rendimiento se incrementó lineal y progresivamente en todo el rango de precocidades a medida que se alargó el ciclo hasta $\approx 1900^\circ\text{Cd}$ (A. Cirilo, comunicación personal; Figura 2-inserto). Estos resultados contrastantes se explican por el deterioro diferencial de las condiciones ambientales durante la parte final de la estación de crecimiento que se hace más notable a medida que aumenta la latitud de la localidad (Capítulo 12).

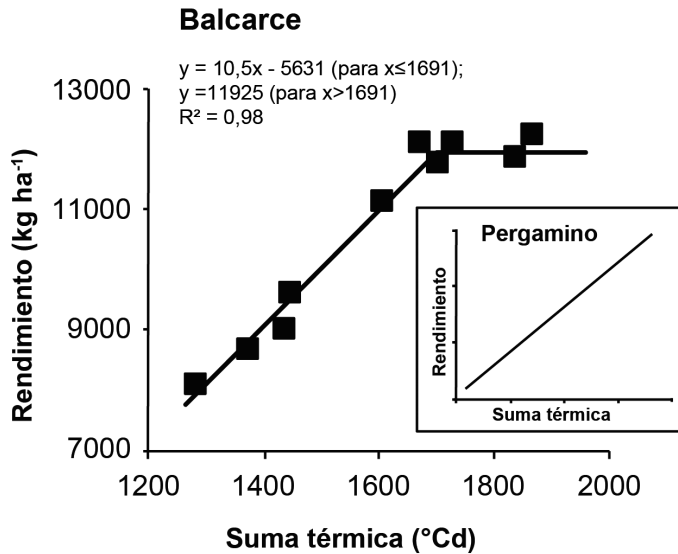


Figura 13.2. Respuesta del rendimiento en grano en función del largo de ciclo del cultivar [expresado como la suma térmica desde la emergencia (e) hasta la madurez fisiológica (m) del cultivo] para varios cultivares de maíz de diferente precocidad sembrados en fecha óptima para máximos rendimientos en Balcarce (Argentina; 37°46' S; se grafica el promedio de 2 estaciones de crecimiento; adaptado de Capristo et al., 2007). En el inserto se esquematiza esa relación para el mismo grupo de cultivares sembrados en Pergamino (Argentina; 33°56' S; A. Cirilo, comunicación personal).

El mayor potencial de rendimiento se obtiene, entonces, con aquellos cultivares cuyo largo de ciclo permite utilizar al máximo la oferta estacional de recursos ambientales. Así, en regiones de latitudes bajas como Brasil existe una extensa estación disponible para el crecimiento del maíz donde suelen utilizarse cultivares de ciclo largo en siembra convencional y pueden obtenerse maíces de segunda siembra luego de la cosecha de soja (llamados maíces de “safrinha”), logrando dos cosechas de cultivos estivales por año (Guimarães et al., 2022). En cambio, en otras regiones del mundo de latitudes medias a altas, como en el cinturón maicero de Estados Unidos y también Canadá, es necesario el uso de cultivares de ciclos más cortos que eviten el efecto negativo sobre el rendimiento de la brusca reducción de la oferta radiativa y térmica y de la ocurrencia de heladas tempranas al final de la estación de crecimiento del cultivo (Wilkins et al., 2015; Baum et al., 2019).

13.3 Potencial y estabilidad de rendimiento de los cultivares

El mejoramiento genético tradicional fue efectivo en incrementar los rendimien-

tos de los cultivos en las últimas décadas del siglo pasado (Fischer y Edmeades, 2010; Fischer et al., 2014). En los últimos años, y cada vez con mayor aporte de aproximaciones multidisciplinarias, los programas de mejoramiento genético vienen generando nuevos cultivares de mejor producción en cantidad y calidad, más adaptados al clima de cada región, más tolerantes a adversidades bióticas y abióticas y más resilientes frente a la creciente variabilidad climática (Allard, 1999; Acquaah, 2007; Acquaah, 2012; Capítulos 16 y 17).

En el caso del maíz, el rendimiento potencial del cultivo se ha incrementado a una tasa anual de más de 1% en los últimos 40 años revelando el importante aporte de los esfuerzos de mejoramiento genético. Los rendimientos en ambientes menos productivos también se han incrementado, incluso a tasas mayores, lo que indica un gran impacto de los planes de mejoramiento en la tolerancia al estrés. Esto se ha reportado tanto en Argentina (Ehyéabide y Damilano, 2001; Echarte et al., 2000; Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016) como en otras regiones del mundo (Tollenaar y Lee, 2002; Duvick y Cassman, 1999; Assefa et al., 2018). La utilización de redes de ensayos que incluyen múltiples localidades con una gran variabilidad ambiental y utilizando, en muchos casos, altas densidades de plantas que generan mayor nivel de estrés sobre cada planta individual han contribuido a ese incremento del rendimiento potencial en conjunto con una mayor tolerancia al estrés (Fasoula y Fasoula, 2002). En este sentido, Di Matteo et al., 2016 encontraron una fuerte asociación de la tolerancia al estrés ambiental con la tolerancia a altas densidades de siembra. La alta densidad sería, entonces, sucedánea de estrés ambiental por exponer a las plantas a mayor competencia intraespecífica que compromete la partición de fotoasimilados a estructuras reproductivas en sus periodos críticos (Capítulo 4). Por lo expresado, los híbridos modernos de maíz generalmente superan a los más antiguos tanto en ambientes de alta producción como en los de limitada disponibilidad de recursos (Di Matteo et al., 2016; Figura 13.3), lo que resulta en una adaptación de los cultivos a un amplio rango de ambientes. Así, es común encontrar en el mercado de cultivares aquellos que combinan alto potencial de rendimiento con alta estabilidad o adaptabilidad a ambientes restrictivos (Tester y Landgridge, 2010; Di Matteo et al., 2016). En este sentido, algunos híbridos modernos obtenidos por mejoramiento convencional se destacaron por su alta tolerancia al estrés en estudios específicos reportados recientemente (De Santa Eduvigis, 2010; Castro, 2013). Entonces, el mejoramiento genético de maíz no sólo ha elevado por esa vía los rendimientos tanto en ambientes de alto potencial como en aquellos menos favorables (Russell, 1986; Tollenaar y Lee, 2002) sino que, además, ha contribuido a que las variaciones en la calidad del ambiente no provoquen efectos compensatorios en aquellos híbridos de comportamiento superior (Sadras y Denison, 2016).

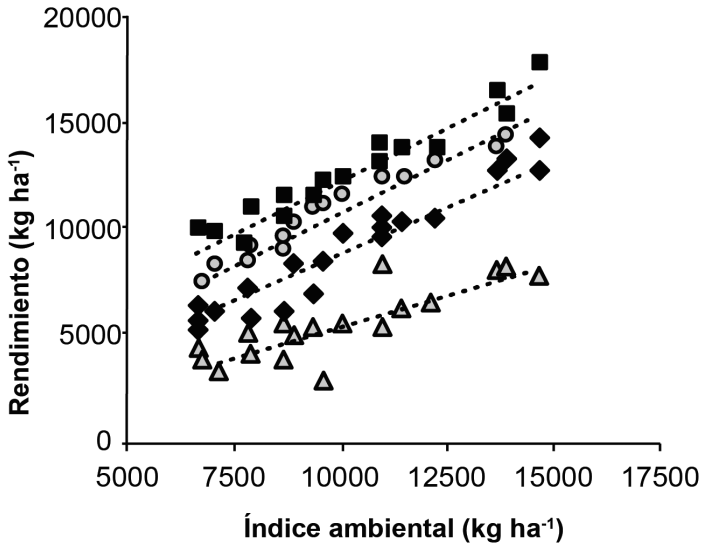


Figura 13.3. Rendimientos de cultivares de maíz adaptados a la región maicera central de Argentina liberados en distintas épocas (1965: triángulos, 1993: rombos, 2010: círculos y 2012: cuadrados) en función de un índice ambiental que refleja la potencialidad del ambiente. Adaptado de Di Matteo et al. (2016).

Los nuevos híbridos de maíz también presentan mayor eficiencia de uso de nutrientes y de agua en comparación con los más antiguos (Robles et al., 2011; Ferreyra, 2015; Nagore et al., 2017; Otegui et al., 2021). La Figura 13.4 describe la respuesta en rendimiento de híbridos liberados en distintas épocas a un amplio rango de variación en la disponibilidad de nitrógeno, donde se puede ver que los híbridos más modernos superan en producción a los más antiguos, tanto en situaciones de alta como de baja disponibilidad del nutriente (Ferreyra, 2015). Ese mejor desempeño de los híbridos modernos involucra una mayor productividad del nutriente (expresada como kg de grano por kg de nitrógeno disponible) que resulta de la mejora en la eficiencia de uso del nitrógeno absorbido (eficiencia fisiológica) asociada al aumento en el número de granos logrados en el cultivo y, como resultado de ello, se refleja en un mayor índice de cosecha de la biomasa producida. Si bien la cantidad de nitrógeno absorbido no se alteró mayormente al comparar los híbridos liberados en distintas décadas, la eficiencia de recuperación del nutriente podría ser aumentada mediante mejoramiento genético ya que existe variabilidad en maíz en caracteres relacionados al crecimiento y morfología del aparato radical y a su capacidad de absorber, asimilar y transportar el nutriente (Manske et al., 2000; Fageria y Baligar, 2005; Hirel et al., 2007).

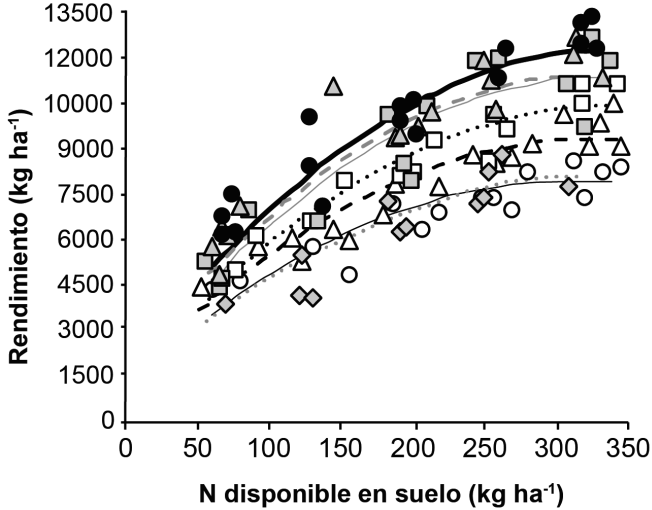


Figura 13.4: Relación entre rendimiento de grano y el nitrógeno (N) disponible (incluye el N del fertilizante, el N presente en el suelo a la siembra y el N mineralizado durante el ciclo del cultivo) para híbridos de maíz de distintas épocas de liberación [1965 (círculo blanco y línea negra delgada continua); 1975 (triángulo blanco y línea negra discontinua); 1985 (rombo gris y línea gris punteada); 1993 (cuadrado blanco y línea negra punteada); 2000 (cuadrado gris y línea gris continua); 2003 (triángulo gris y línea gris discontinua) y 2010 (círculo negro y línea negra gruesa continua)] sembrados con la densidad de selección y recomendación para alta producción. Adaptado de Ferreyra (2015)

Asociada también con mayor fijación de granos e índice de cosecha resultante, los híbridos modernos presentan mayor eficiencia de uso del agua evapotranspirada que los más antiguos, aunque sin diferencias en la cantidad total de agua consumida (Nagore et al., 2010; Nagore et al., 2014; Nagore et al., 2017). La Figura 13.5 ilustra la variación de la eficiencia de uso del agua para producir granos en función de la cantidad evapotranspirada por el cultivo en un híbrido antiguo y dos híbridos más recientes y evidencia el mejor comportamiento logrado con el mejoramiento genético (Nagore et al., 2017). Estas mejoras y las anteriores diferencias comentadas en el desempeño de cultivares modernos deben ser tenidas en cuenta al decidir el manejo del cultivo en los diferentes ambientes específicos de producción.

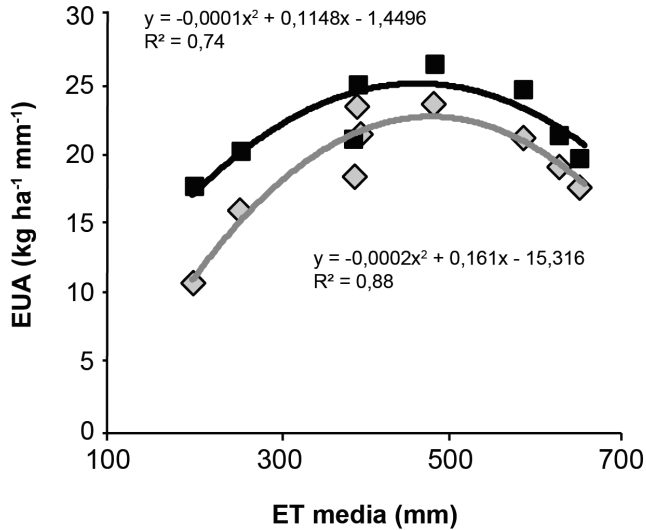


Figura 13.5: Relación entre la eficiencia de uso del agua evapotranspirada (EUA) y la evapotranspiración (ET) media para híbridos de maíz liberados en distintas épocas. Datos correspondientes a un híbrido liberado en 1980 (rombos) y a dos híbridos liberados en 2004 (cuadrados y triángulos). Adaptado de Nagore et al. (2017).

13.4 Elección de cultivares según prácticas de manejo y ambiente

La elección del cultivar debe tener en consideración su correcto ajuste con las otras prácticas de manejo del cultivo tales como la fecha de siembra, la densidad de plantas, el espaciamento entre hileras y la uniformidad del cultivo, entre otras. La correcta elección del cultivar es una herramienta útil para planificar el escape al estrés o la tolerancia a condiciones adversas. Los conceptos que se enuncian a continuación ya fueron presentados en capítulos anteriores y se vuelven a mencionar en esta sección con la intención de integrarlos.

13.4.1 Densidad

Los cultivares de maíz difieren en su respuesta a la variación en la densidad de plantas (Capítulo 9). Para el ajuste de la densidad en el cultivo deben considerarse el ciclo, la estructura de la planta y el comportamiento frente al estrés poblacional del cultivar. En general, los cultivares de ciclo corto presentan mayores densidades óptimas que los de ciclo más largo debido a su menor porte y menor número de hojas (Sarlangue et al., 2007; Torreani, 2021). Por su parte, los cultivares de hojas erectas requieren densidades mayores que los de hojas con disposición más planófila para lograr el mismo nivel de cobertura de suelo (Stewart et al., 2005). La respuesta diferencial a la densidad de plantas se explica, además, por diferencias

en la plasticidad reproductiva (i.e. prolificidad o plasticidad de espiga e, incluso, por la presencia de macollos fértiles) y en la sensibilidad de la fijación de granos frente al estrés (Hashemi-Dezfouli y Herbert, 1992; Larrosa y Borrás, 2022). La reducción del rendimiento en densidades subóptimas con altos valores de TCP es mayor en híbridos de maíz con baja prolificidad, bajo macollaje o baja plasticidad de la espiga superior (Ciancio et al., 2016; Ross et al., 2020) mientras que los cultivares con menor umbral de esterilidad y con mayor fijación de granos por unidad de TCP en valores bajos de esta tasa son más tolerantes a altas densidades de plantas (Capítulo 9). Por lo tanto, para el correcto ajuste de la densidad de plantas a lograr en el cultivo debe tenerse en cuenta la particular estabilidad del rendimiento del cultivar ante variaciones en la densidad de plantas (Pagano y Maddonni, 2007; Sarlangue et al., 2007). El mejoramiento genético ha logrado notables progresos que se evidencian cuando comparamos los nuevos híbridos de maíz con los híbridos antiguos, tal como ya fuera mencionado anteriormente (Di Matteo et al., 2016; Mansfield y Mumm, 2014). También, como ya fuera presentado en el Capítulo 9, en ambientes con régimen hídrico limitante y alta variabilidad interanual de sus precipitaciones, las recomendaciones de densidad deben ajustarse siempre respecto de los años con menores precipitaciones; en tales ambientes los híbridos de alta plasticidad reproductiva tendrán ventajas ante condiciones hídricas mejores a las esperadas, pudiendo expresar mayores rendimientos que los de baja plasticidad reproductiva en esas situaciones (Ross et al 2020). La expresión de la prolificidad es uno de los mecanismos de plasticidad reproductiva y depende, entre otros factores, de la disponibilidad de nitrógeno; así los genotipos poco prolificos presentan mayor asincronía en la floración de las espigas subapicales cuando crecen con deficiencias de nitrógeno (Parco et al., 2020; Parco et al., 2022). Este mecanismo puede explicar la interacción reportada por Di Matteo et al. (2018) entre híbridos, densidades de plantas y niveles de disponibilidad de nitrógeno en maíz.

13.4.2 Fecha de siembra

La respuesta en rendimiento del maíz al retraso en la fecha de siembra difiere entre cultivares (Capítulo 12). El efecto negativo del desplazamiento de las etapas reproductivas hacia condiciones fototermales menos favorables con el retraso de la siembra es mayor cuanto más largo es el ciclo del cultivar. En general, los ciclos largos se benefician más de las siembras tempranas y son los que muestran una mayor reducción del rendimiento potencial al atrasar su fecha de siembra. El beneficio de acortar el ciclo en siembras retrasadas dependerá de la magnitud del retraso, del largo de ciclo del híbrido considerado y de la extensión de la estación de crecimiento. Por esto, acortar el ciclo del cultivar en siembras demoradas puede ser beneficioso al sur de la región maicera argentina (Andrade et al., 1996; Bonelli et al., 2016) pero no necesariamente lo será en la región maicera central húmeda (A. Cirilo, comunicación personal; Otegui et al., 2002). En el caso de maíces sembrados muy tardíamente, el manejo de la densidad de plantas junto a la elección del ciclo del híbrido son dos prácticas que será necesario ajustar conjuntamente. La Tabla 13.1 muestra que para maíces de siembra muy tardía de fin de enero en Pergamino

($\approx 33^\circ\text{LS}$) los híbridos de ciclo más largo rindieron menos, especialmente cuando se sembraron con alta densidad, correspondiendo con reducciones en el número y más notoriamente en el peso de los granos por el desplazamiento de las etapas reproductivas hacia condiciones desfavorables para el crecimiento y con heladas que interrumpieron el llenado; pero cuando la demora de la siembra no fue tan dilatada (principio de enero), los rendimientos obtenidos no mostraron grandes diferencias entre las precocidades evaluadas (Cirilo, 2001). En cambio, en una localidad con menor extensión de la estación de crecimiento (Balcarce: $\approx 37^\circ\text{LS}$), Andrade y Cirilo (2002) reportaron que los híbridos precoces rindieron 24% más respecto de los de ciclo más largo en las siembras de fin de diciembre. De todos modos, es oportuno advertir que la ocurrencia de un eventual episodio de sequía hará variar estas respuestas relativas en función de su duración e intensidad y de su oportunidad de ocurrencia en relación al ciclo de los híbridos y al grado de compromiso de la etapa crítica de la floración en cada uno de ellos (Andrade y Cirilo, 1998).

13.4.3 Distancia entre hileras

Las ventajas del acercamiento de las hileras de siembra son más probables de observar cuando se emplean cultivares de ciclo corto con limitado número de hojas o cuando se siembran cultivares con hojas de inserción muy erecta con escasa eficiencia de intercepción de la radiación incidente por unidad de área foliar desplegada (Capítulo 10). Esto es debido a que puede no alcanzarse en dichas situaciones la plena intercepción de la radiación incidente durante la etapa crítica de la floración cuando tales cultivares son sembrados en hileras distantes (Bavec y Bavec, 2002). Por otro lado, existen diferencias genotípicas en cuanto a la sensibilidad frente a señales de proximidad de plantas vecinas y en la capacidad de orientación en el despliegue de sus hojas hacia espacios con menor competencia entre las hileras, distinguiéndose genotipos plásticos y rígidos en función de su mayor o menor respuesta a esas señales (Maddoni et al., 2001; Maddoni et al., 2002). Como fuera tratado en el Capítulo 10, cuando los canopeos no alcanzan el IAFc con hileras distantes, se puede esperar que una distribución más uniforme sobre el terreno del mismo número de plantas al sembrarlas en hileras más cercanas hubiera incrementado la captura de radiación. Una mejora evidente de dicha captura es esperable cuando se emplean genotipos rígidos que no pueden orientar sus hojas, pero dicha ventaja será menor si se emplean genotipos plásticos que sí pueden hacerlo. Tales genotipos pueden ocupar mejor el espacio libre entre hileras aún con hileras distantes, disminuyendo la interferencia mutua entre sus hojas sobre la hilera. Por otro lado, en ambientes de alta producción donde se recomiendan altas densidades de plantas que aprovechan la potencialidad del ambiente y que garantizan alcanzar el IAFc (Capítulo 9), la siembra en hileras cercanas no ofrece ventajas de intercepción de radiación en floración. Su empleo, no obstante, puede resultar en menor producción fotosintética del cultivo en postfloración por empobrecimiento del ambiente lumínico del interior del canopeo y promover mayor removilización de reservas desde los tallos hacia los granos, aumentando el riesgo de quebrado (Capítulo 10). En esos casos es recomendable la elección de híbridos que conserven

mejor la estabilidad de su tallo junto con la decisión del anticipo de la cosecha para reducir las pérdidas de granos en la recolección mecánica.

Tabla 13.1: Rendimiento en grano (14% humedad) y sus componentes (número de granos y peso del grano) y fechas de floración y madurez fisiológica de maíces de distinto largo de ciclo en siembra tardía en Pergamino con tres densidades. Se muestran promedios de 2 a 3 híbridos en cada grupo (se incluye el valor de diferencia mínima significativa para comparaciones; adaptado de Cirilo, 2001).

	Rendimiento (kg ha ⁻¹)	Número de granos (m ⁻²)	Peso de granos (mg)	Fecha de floración	Fecha de mad. fisiol.
3 - Ene					
Ciclo Corto					
5.0 pl m ⁻²	7.513	2.564	253	7-mar	2-jun
6.5 pl m ⁻²	7.625	2.946	223	8-mar	30-may
8.0 pl m ⁻²	7.934	3.169	216	10-mar	31-may
Ciclo Medio					
5.0 pl m ⁻²	6.716	2.463	238	9-mar	1-jun
6.5 pl m ⁻²	6.875	2.811	212	11-mar	1-jun
8.0 pl m ⁻²	7.113	3.063	199	12-mar	31-may
Ciclo Largo					
5.0 pl m ⁻²	7.198	2.767	227	13-mar	14-jun
6.5 pl m ⁻²	7.428	3.237	200	15-mar	8-jun
8.0 pl m ⁻²	7.158	3.274	190	15-mar	7-jun
25 - Ene					
Ciclo Corto					
5.0 pl m ⁻²	3.970	2.232	154	4-abr	5-jul
6.5 pl m ⁻²	3.220	2.221	128	9-abr	4-jul
8.0 pl m ⁻²	3.080	2.130	126	10-abr	3-jul
Ciclo Medio					
5.0 pl m ⁻²	3.512	2.383	143	6-abr	5-jul
6.5 pl m ⁻²	3.441	2.202	123	10-abr	4-jul
8.0 pl m ⁻²	3.186	2.083	123	11-abr	2-jul
Ciclo Largo					
5.0 pl m ⁻²	3.258	2.292	123	11-abr	6-jul
6.5 pl m ⁻²	2.576	2.204	104	15-abr	5-jul
8.0 pl m ⁻²	2.458	2.009	107	16-abr	5-jul
DMS (0,05)	380	132	9,3		

13.4.4 Desuniformidad de plantas

La respuesta del rendimiento del cultivo de maíz a la desuniformidad de plantas, tanto por una distribución variable a lo largo de la hilera como por una emergencia despereja, depende del cultivar. Cultivares con mayor fijación de granos en bajas TCP o con mayor plasticidad reproductiva en altas tasas TCP (Capítulo 9) son más tolerantes a la desuniformidad espacial y temporal de plantas (Capítulo 11). En

ambientes de alta potencialidad, donde se emplean altas densidades, es particularmente conveniente asegurar planteos uniformes, tanto espacial como temporalmente, y emplear genotipos tolerantes al estrés poblacional para evitar o minimizar los efectos negativos de las situaciones de fuerte competencia entre individuos que puedan generar plantas de muy baja fijación de granos y/o plantas estériles (Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007; González et al., 2018; Capítulo 11). Por su parte, en ambientes restrictivos, donde se recomiendan muy bajas densidades de plantas, las desuniformidades espaciales o temporales tienen menor impacto por la reducida competencia entre individuos que generan. No obstante, en tales ambientes, la siembra de cultivares con plasticidad de espiga, prolíficos o con macollos fértiles pueden compensar eventuales fallas en la emergencia de plantas (Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021; Capítulo 11).

13.4.5 Tolerancia al estrés

Los planes de mejoramiento genético han buscado, entre sus principales objetivos, una mayor tolerancia al estrés y una amplia adaptación al ambiente (Figuras 13.3, 13.4 y 13.5). Para ello, una de las principales herramientas utilizadas fue la selección en altas densidades y una amplia área de testeo, incluyendo ambientes de bajo rendimiento (Lee y Tollenaar, 2007; Tollenaar y Lee, 2002; Tollenaar y Wu, 1999). Tal como fue presentado en la Sección 3 de este Capítulo, la selección en alta densidad actuó como sucedánea a la selección bajo condiciones de estrés ambiental en las que los recursos disponibles por planta son escasos (Di Matteo et al., 2016). De esta manera, el mejoramiento genético aumentó la tolerancia a altas densidades y, simultáneamente, incrementó la tolerancia al estrés abiótico, mejorando la estabilidad del rendimiento a través de ambientes (Assefa et al., 2018; Di Matteo et al., 2016). Por otro lado, entre los cultivares actuales existen diferencias en cuanto a su sensibilidad frente a situaciones de estrés ambiental que deben considerarse al momento de una correcta elección del genotipo a sembrar. Esas diferencias determinan variaciones en la tolerancia al incremento de la densidad de plantas, tanto en ambientes de baja como de alta productividad, e impactan en los rendimientos alcanzados. Estas respuestas diferenciales implican la necesidad de asegurar el correcto ajuste de la densidad de siembra en cada caso, siendo más crítico en el caso de los híbridos más intolerantes (Pagano y Maddonni, 2007; Sarlangue et al., 2007; Hernández et al., 2014).

Los cambios en las fechas de siembra no solamente modifican el ambiente abiótico al cual el cultivo está expuesto (Capítulo 12) sino que también alteran la presión de factores bióticos depresores del rendimiento, como son las malezas, enfermedades e insectos. En tales situaciones, las diferencias entre cultivares en su comportamiento agronómico frente a esos factores de estrés, ya sea las generadas por mejoramiento tradicional (eg., estabilidad de tallo, velocidad de secado de grano, etc) o por ingeniería genética (eg., resistencia a plagas, tolerancia a sequía), deben ser contempladas al momento de la elección del cultivar para enfrentar convenientemente varias de esas adversidades. Particularmente las siembras tardías en

áreas cálidas de menores latitudes suelen exponer a los cultivos a situaciones más desafiantes en cuanto a presión de insectos (como gusano cogollero -*Spodoptera frugiperda*- e isoca de la espiga -*Helicoverpa zea*) y de enfermedades (como tizón -*Exserohilum turcicum*- y Mal de Río Cuarto -MRC virus transmitido por la chicharrita *Delphacodes kuscheli*). En tales situaciones, los cultivares a elegir para la siembra deben presentar un perfil sanitario adecuado y/o biotecnologías específicas para el control de tales adversidades, sin descuidar la importancia del monitoreo periódico y la intervención oportuna con acciones de control una vez alcanzados los umbrales recomendados. Hay regiones específicas de producción, como por ejemplo el norte de Argentina, donde los efectos de las elevadas temperaturas y la incidencia de algunas enfermedades propias de zonas tropicales (como el complejo del achaparramiento del maíz o corn stunt) pueden ser severos e impactar marcadamente sobre el rendimiento del cultivo. En tales situaciones resulta crítica la correcta elección de la semilla a sembrar ya que existen en el mercado cultivares de maíz con diferente proporción de genética tropical (híbridos tropicales, híbridos de cruza directa de tropicales por templados o híbridos templados con genética tropical incorporada) que les confiere una mayor tolerancia a dichas adversidades (Cerrudo, 2021).

13.4.6 Escape a adversidades

La correcta elección del largo de ciclo del cultivar a sembrar es también una herramienta para escapar al estrés ambiental y evitar que los periodos más críticos para la determinación del rendimiento coincidan con los momentos esperados de estrés ambiental (por déficits hídricos, golpes de calor, heladas, adversidades bióticas, etc.). Dicha elección junto con la conveniente variación en la fecha de siembra (Capítulo 12) constituyen una estrategia efectiva para eludir esperados eventos estacionales de estrés. Así, en varias regiones productoras como el área maicera central de Argentina, la siembra tardía de maíz se ha convertido en los últimos lustros en una práctica recomendada y ampliamente adoptada para evitar o aliviar los efectos de déficits hídricos que son frecuentes al inicio del verano. La siembra tardía permite alejar el momento de la floración respecto de tales eventos (Maddonni, 2012; Mercou y Otegui, 2015; Rotili et al., 2019; Capítulos 8 y 12). Esto resulta conveniente toda vez que dicha demora no penalice excesivamente el rendimiento por la ocurrencia de heladas tempranas en el otoño que interrumpan el llenado de los granos (Bonelli et al., 2016; Maddonni, 2012). En esos casos, las recomendaciones ya mencionadas acerca del acortamiento del largo de ciclo según el grado de la demora en la siembra deben tenerse en cuenta al elegir el cultivar a sembrar. Los cultivares de ciclo corto también permiten escapar a problemas de fin de ciclo que son comunes en latitudes altas, tales como la elevada y persistente humedad de grano en la cosecha, la mayor incidencia de plagas y enfermedades, los excesos hídricos que dificultan y demoran el trabajo oportuno de las máquinas cosechadoras, etc. Por otro lado, en latitudes más bajas donde la estación de crecimiento es más extensa por el mayor período libre de heladas, la elección de híbridos precoces en siembras muy tempranas también puede ser una estrategia válida para escapar a los frecuentes estreses abióticos de finales de primavera y comien-

zos del verano anticipando la floración a la ocurrencia de los mismos. Si bien esta estrategia implica sacrificar potencial de rendimiento al desacoplar el largo del ciclo respecto la extensión de la estación de crecimiento (Sección 13.2 de este Capítulo), su adopción permite evitar las penalizaciones sobre el rendimiento debidas a estrés hídricos y térmicos al que serían expuestas las plantas en su etapa crítica con siembras en las fechas convencionales (Capítulo 8).

13.4.7 Situaciones específicas de producción

Existen nuevos desafíos en los sistemas productivos que requieren de cultivares adaptados a situaciones específicas como, por ejemplo, los incrementos en el costo de los fertilizantes o la producción de maíz en zonas periurbanas con restricciones para la utilización de fitosanitarios. Contar con cultivares que tengan mayor eficiencia de uso de los nutrientes agregados o mejores comportamientos en ambientes de baja disponibilidad natural de nutrientes permite ajustar planteos de fertilización de bajo costo o planteos mixtos con el uso de cultivos de servicios que aporten nitrógeno por fijación biológica simbiótica o con empleo de insumos de base biológica como los abonos orgánicos. (Mischler et al., 2010; Piñeyro, 2016; Bertolotto y Marzetti, 2017). Por otro lado, para hacer frente al desafío de las producciones periurbanas con restricciones de uso de fitosanitarios se requerirá de cultivares de maíz con ciertas características adaptativas a ese sistema productivo, tales como rápido crecimiento inicial, hojas basales en disposición planófila y canopeo plástico (Capítulo 10) para ser sembrados con menor distancia entre hileras y generar un sombreado temprano sobre las malezas (Stewart et al., 2011; Piñeyro, 2016). Tales cultivares también deberán tener mayor tolerancia intrínseca a enfermedades e insectos para minimizar el impacto de estos factores depresores del rendimiento con reducido o nulo uso de agroquímicos (Sección 13.4.5. de este Capítulo). También deberán tener tolerancia al estrés hídrico dado que frecuentemente se sembrarán inmediatamente a continuación de cultivos de servicio que les dejan escasa reserva de agua remanente en el suelo (Capítulo 8). A eso habrá que agregarles una alta capacidad de captura de los nutrientes disponibles en el suelo y los liberados a partir de los cultivos de servicio, en particular de nitrógeno, y una alta eficiencia de uso de nutrientes (Robles et al., 2014; Ferreyra, 2015; Maltese et al., 2019; Maltese et al., 2020). Además, los cultivares convenientes para estas nuevas situaciones de producción deberán tener baja estatura de planta para poder sembrar el cultivo siguiente antes de la cosecha del maíz y evitar el avance de malezas mediante el sombreado anticipado del suelo. En este sentido, ya existen avances en el desarrollo de híbridos enanos con acortamiento de entrenudos en varios programas locales de mejoramiento genético. Finalmente, es necesario resaltar que el ajuste del manejo del cultivo de maíz en estas nuevas situaciones emergentes requiere un abordaje amplio del sistema de producción que contemple la diversidad de factores intervinientes y la colaboración entre actores, miradas y disciplinas en una construcción conjunta de la necesaria innovación.

13.4.8 Herramientas digitales para la integración de conocimientos y su aplicación práctica

El uso de las tecnologías de colección y procesamiento masivos de información digital contribuye a predecir, seleccionar y elegir los mejores cultivares adaptados a cada ambiente específico (Peralta et al., 2016). En este sentido, Peralta et al. (2018, 2019), evaluando cultivares experimentales y comerciales de maíz en ensayos comparativos durante dos campañas en 41 localidades de la región templada de producción de maíz en Argentina reportaron que la utilización de estas herramientas digitales junto con nuevos modelos analíticos de machine-learning permitieron aumentar la precisión en la evaluación de la interacción genotipo x ambiente, mejorar la estimación de los parámetros de estabilidad y ampliar la capacidad de testeo del comportamiento de nuevo germoplasma en sus programas de mejoramiento respecto de la típica estrategia predigital de evaluación (Arslan y Colvin 2002). La agricultura digital, con sus novedosas tecnologías de colecta, procesamiento y análisis de información geoespacial para monitorear, evaluar y gestionar los recursos edáficos, climáticos y genéticos, se ha transformado también en una herramienta valiosa para la optimización de las recomendaciones de manejo y la elección de los cultivares a sembrar en cada situación de producción. Su empleo ofrece el potencial de generar beneficios concretos a través de mayor rendimiento y estabilidad y mejor eficiencia en el uso de los recursos agua, suelo y nutrientes y de los insumos agregados para la producción (Ahmed Kayad et al., 2021). Esta transformación digital abre el camino para evolucionar desde el tradicional entendimiento descriptivo y predictivo del funcionamiento de los cultivos hacia un nuevo enfoque prescriptivo que permite recomendar la combinación de recursos e insumos correctos, incluyendo entre ellos la elección del cultivar, y el manejo del cultivo que resulta más conveniente para cada ambiente específico de producción (Peralta et al., 2016).

La agricultura digital ha acelerado su desarrollo en los últimos años gracias a las crecientes innovaciones en diversos campos como la electrónica, la tecnología de la información, los sistemas de captura de imágenes (drones, satélites), los sensores de suelo, el equipamiento meteorológico, los monitores de rendimiento y la más reciente mecatrónica (un área nueva de la ingeniería que combina mecánica de precisión, electrónica, automatismos e informática; Wolfert et al., 2017). Actuando en forma conjunta con el uso de tecnologías de precisión y el procesamiento de grandes volúmenes de información (big data), junto con la internet de las cosas (IoT), la inteligencia artificial (AI), el machine-learning y los softwares cada vez más específicos ofrecidos por las Ag-Techs, es posible transformar grandes volúmenes de información en simples y amigables recomendaciones agronómicas de manejo que optimizan el resultado productivo del agricultor (Delgado et al., 2019; Wolfert et al., 2017). Fechas de siembra, densidad de semillas, dosis de aplicación de novedosos fitosanitarios y fertilizantes ajustados por ambiente son algunas de las prácticas que hoy se optimizan utilizando plataformas digitales en combinación con la agricultura de precisión (Arslan y Colvin 2002). Como ejemplo de esto, inte-

grando conocimientos e información durante cuatro años de ensayos a campo en 210 sitios de variados ambientes de la región núcleo maicera de Argentina con una amplia diversidad de cultivares, Peralta et al. (2018, 2019) evaluaron la utilización de la agricultura digital basada en la caracterización del ambiente intra-lote, el ajuste agronómico de la densidad de plantas y de la dosis de aplicación de N (Kitchen et al., 2017; Colaco y Bramley, 2018). Como resultado de esa evaluación, los autores reportaron aumentos por aplicación de la agricultura digital en el ajuste de las recomendaciones según ambientes de 15% en el rendimiento de maíz, de 14% en la productividad parcial del nitrógeno, de 30% en la eficiencia de uso del nitrógeno y de 18% en la eficiencia de uso del agua, junto con reducciones de casi 8% en la dosis de fertilizante usada y de 18% en el N residual expuesto a lixiviación respecto de la recomendación uniforme del manejo tradicional del productor.

La agricultura digital contribuye, sin dudas, a enfrentar el desafío de alcanzar una agricultura global más sostenible, equilibrando las dimensiones económica, ambiental y social en la producción de alimentos, fibras y energía (Basso y Antle, 2020). Sin embargo, todas estas tecnologías digitales novedosas requieren del respaldo de las tecnologías de procesos y conocimientos de los mecanismos subyacentes en las respuestas de los cultivos que aportan los estudios ecofisiológicos de su funcionamiento, así como los de dinámica de plagas y enfermedades, los ambientales y los de las interacciones dinámicas entre los componentes del sistema. Estas tecnologías de procesos son imprescindibles para extraer mayor provecho de aquellas tecnologías digitales duras al permitir identificar correctamente el problema, diseñar nuevas formas y modelos efectivos para la toma de decisiones y desarrollar las herramientas más convenientes de aplicación; además, y especialmente, son tecnologías de bajos costos de adopción y con beneficios apropiables por el agricultor (Andrade, 2020).

13.5 Principales conceptos prácticos

- Para una específica combinación de cultivo y ambiente, los mayores rendimientos se alcanzan cuando los cultivares empleados están fenológicamente adaptados a los patrones de oferta ambiental de la región objetivo de producción. En general, cuanto mayor es la estación de crecimiento mayor es el grupo de madurez del cultivar mejor adaptado y viceversa.
- El mejoramiento genético aumentó el potencial de rendimiento de maíz tanto como su estabilidad a través de ambientes al mejorar simultáneamente rendimiento y tolerancia al estrés en general y por altas densidades en particular.
- En general, los ciclos largos se benefician más de las siembras tempranas y son los que muestran una mayor reducción del rendimiento potencial al atrasar la fecha de siembra. Acortar el ciclo del cultivar en siembras tardías puede ser beneficioso al sur de la región maicera argentina, pero no necesariamente

en localidades de menor latitud en la región.

- Los híbridos difieren en su respuesta a la variación en la densidad de plantas, lo que se explica, principalmente, por diferencias en la plasticidad reproductiva en baja densidad y en la sensibilidad de la fijación de granos frente a la reducción de la tasa de crecimiento de la planta en floración en alta densidad.
- Los cultivares de ciclo corto presentan, en general, mayores densidades óptimas que los de ciclo más largo debido a su menor porte y menor número de hojas y a su menor plasticidad reproductiva. Además, los cultivares de hojas erectas requieren densidades mayores que los de hojas con disposición planófila para lograr el mismo nivel de captura de la radiación incidente y cobertura del suelo resultante.
- Las ventajas del acercamiento de hileras son más probables de observar cuando se emplean cultivares de ciclo corto con limitado número de hojas o cultivares con hojas de inserción muy erecta de baja eficiencia de captura de radiación incidente por unidad de área foliar desplegada o cultivares de canopy rígido en la orientación de sus hojas frente a las señales de competencia desde plantas vecinas.
- Cultivares con mayor fijación de granos en bajas TCP y/o con mayor plasticidad reproductiva en altas tasas TCP son más tolerantes a la desuniformidad espacial y temporal de plantas en el cultivo.
- La elección del largo de ciclo del cultivar junto con la variación en la fecha de siembra es una estrategia efectiva para escapar a eventos estacionales de estrés que puedan comprometer la determinación del rendimiento ya que permite evitar que los periodos más críticos del cultivo coincidan con momentos de estrés ambiental (deficits hídricos, golpes de calor, adversidades bióticas, etc.).
- La agricultura digital posibilita coleccionar, integrar y transformar grandes volúmenes de información en simples y amigables recomendaciones agronómicas prescriptivas acerca de la combinación de recursos e insumos, incluyendo la elección del cultivar y el manejo más convenientes para el cultivo de maíz en cada ambiente específico, pero deben respaldarse en las tecnologías de procesos y conocimientos de los mecanismos subyacentes en sus respuestas a las variaciones en el ambiente de producción.

13.6 Referencias

- Acquaah G. 2007. Principles of Plant Genetics and Breeding. Ed.: Oxford: Blackwell Publishing 569 pp. ISBN 1-4051-3646-4
- Acquaah G. 2012. Principles of Plant Genetics and Breeding. 2nd Edition, Wiley-Blackwell,

- John Wiley & Sons, Chichester. [https://doi.org/ 10.1002/9781118313718](https://doi.org/10.1002/9781118313718)
- Allard R.W. 1999. Principles of plant breeding. Ed.: John Wiley & Sons 264 pp.
- Andrade F. 2020. Los desafíos de la agricultura global. 1a ed. ampliada. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Ediciones INTA. Libro digital, PDF. ISBN 978-987-8333-68-7. 250 pág.
- Andrade F.H. y A.G Cirilo. 1998. Relationship between kernel number and plant growth rate in maize: nitrogen and water deficiencies. In: Otegui, M.E. and Slafer, G.A. (eds). Proceedings of the International Workshop on Physiological Bases for Maize Improvement. October 8-9, 1998, Buenos Aires, Argentina. iii-vi.
- Andrade F.H. y A.G Cirilo. 2002. Fecha de siembra y rendimiento de los cultivos. En: Andrade FH, Sadras VO (Eds.). Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja. INTA Balcarce, Facultad de Ciencias Agrarias, UNMP, Buenos Aires, Argentina. p. 137-156.
- Andrade F.H., A.G. Cirilo, S.A. Uhart y M.E. Otegui. 1996. Ecofisiología del cultivo de maíz. Dekalb Press, p. 292.
- Arslan S. y T. Colvin. 2002. An Evaluation of the Response of Yield Monitors and Combines to Varying Yields. Precision Agriculture, 3, 107–122.
- Assefa Y., P. Carter, M. Hinds, G. Bhalla, R. Schon, M. Jeschke, S. Paszkiewicz, S. Smith y I.A. Ciampitti. 2018. Analysis of Long Term Study Indicates Both Agronomic Optimal Plant Density and Increase Maize Yield per Plant Contributed to Yield Gain. Scientific Reports 8(4937).DOI:10.1038/s41598-018-23362-x
- Basso B. y J. Antle. 2020. Digital agriculture to design sustainable agricultural systems. Nat Sustain 3, 254–256. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0510-0>
- Baum M.E., S.V. Archontoulis y M.A. Licht. 2019. Planting date, hybrid maturity, and weather effects on maize yield and crop stage. Agron. J. 111, 303–313. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.04.0297>
- Bavec F. y M. Bavec. 2002. Effects of plant population on leaf area index, cob characteristics and grain yield of early maturing maize cultivars (FAO 100-400). Eur. J. Agron. 16: 151–159. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(01\)00126-5](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00126-5).
- Bertolotto M. y M. Marzetti. 2017. Manejo de malezas problema. Cultivos de Cobertura: Bases para su manejo en sistemas de producción. Recop.: Edit. Resp.:REM-Aapresid. Rosario, Santa Fe, Argentina. Volumen VII – Año 2017. ISSN N° 2250-5342 (versión papel) / ISSN N° 2250-5350 (versión on-line).
- Bonelli L.E., J.P. Monzon, A. Cerrudo, R.H. Rizzalli y F.H. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. F. Crop. Res. 198, 215–225. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>.
- Borras L. y S. Uhart. 2017. El mismo maíz, un nuevo desafío: Compendio primer congreso de maíz tardío. Dow Agrosiences, Argentina. ISBN 978-987-98384-3- 3. Argentina, 248 pp.
- Bruns H.A. y H.K. Abbas. 2006. Planting date effects on Bt and non Bt corn in the Mid-South USA. Agronomy Journal 98, 100-106.
- Capristo P., R. Rizzalli y F. Andrade. 2007. Ecophysiological yield components of maize hybrids with contrasting maturity. Agronomy Journal 99, 1111-1118.
- Castro S. 2013. Estabilidad de rendimiento y mecanismos ecofisiológicos asociados con la fijación de granos en híbridos de maíz y en sus líneas parentales. Tesis de Magister Scientiae, UNMP.
- Cerrudo D. 2021. Determinación del rendimiento en híbridos de maíz de origen tropical, tem-pado y templado x tropical. Tesis Doctoral-FCA UNMP. 119 páginas.
- Ciancio N., M. Parco, S.J.P. Incógnito y G.A. Maddonni. 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. Field Crops Research

- 191: 101-110.
- Cirilo A.G. 2001. Maíces tardíos y maíz de segunda. *Revista de Tecnología Agropecuaria*. INTA Pergamino. Vol.VI Nro. 18, Segundo Cuatrimestre: Setiembre/Diciembre 2001. Pág. 44-48.
- Cirilo A.G. 2002. Los surcos angostos en maíces de alta producción. *Revista de Tecnología Agropecuaria*. INTA Pergamino. Vol.VII Nro. 21, Segundo Cuatrimestre: Setiembre/Diciembre 2002. Pág. 12-15.
- Cirilo A.G. y F.H. Andrade. 1994. Sowing date and maize productivity: I.Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Sci.* 34, 1039–1043. <https://doi.org/10.2135/Cropsci1994.-0011183X003400040037x>.
- Cockram J., H. Jones, F.J. Leigh, D. O’Sullivan, W. Powell, D. Lauri y A.J. Greenland. 2007. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany* 58, 1231–1244.
- Colaço A.F. y R.G.V. Bramley. 2018. Do crop sensors promote improved nitrogen management in grain crops? *Field Crops Research*, Volume 218, Pages 126-140, <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.01.007>.
- Delgado J.A., N.M. Jr. Short, D.P. Roberts y B. Vandenberg. 2019. Big Data Analysis for Sustainable Agriculture on a Geospatial Cloud Framework. *Front. Sustain. Food Syst.* 3:54. doi: 10.3389/fsufs.2019.00054
- De Santa Eduvigis J. 2010. Potencial de rendimiento y tolerancia a sequía en híbridos de maíz. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias UNMP. 70 pp.
- Di Matteo J.A., M. Robles, N.R. Peralta y J.M. Ferreyra. 2018. Modelo de respuesta a la interacción entre la densidad de plantas y nitrógeno en maíz para la región templada Argentina. In *Actas XI Congreso Nacional de maíz*. Pergamino, Argentina.
- Di Matteo, J.A., J.M. Ferreyra, A. Cerrudo, L. Echarte y F. Andrade. 2016. Yield potential and yield stability of argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Res.*, 197:107-116.
- Duvick D.N. y K.G. Cassman. 1999. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States. *Crop Science*. 39(6): 1622-1630.
- Echarte L., S. Luque, F.H. Andrade, V.O. Sadras, A. Cirilo, M.E. Otegui y C.R.C. Vega. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinian hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.*, 68:1-8.
- Eyherabide G.H. y A.L. Damilano. 2001. Comparison of genetic gain for grain yield of maize between the 1980s and 1990s in Argentina. *Maydica* 46:277-281
- Fageria N. y V. Baligar. 2005 Enhancing nitrogen use efficiency in crop plants. *Advances in Agronomy* 88: 97-185.
- Fasoula V.A. y D. Fasoula. 2002. Principles underlying genetic improvement for high and stable crop yield potential. *Field Crops Research* 75(2):191-209. DOI:10.1016/S0378-4290(02)00026-6
- Ferreyra J.M. 2015. Efectos del mejoramiento de maíz (1965-2010) sobre la eficiencia en el uso del nitrógeno. Tesis MSc. UNMP.
- Fischer A. y G.O. Edmeades. 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci.* 50:85-98. doi: 10.2135/cropsci2009.10.0564.
- Fischer R.A., D.Byerlee y G.O. Edmeades. 2014. Crop yields and global food security: will yield increase continue to feed the world? *ACIAR Monograph No. 158*. Australian Centre for International Agricultural Research: Canberra. xxii + 634 pp.
- González V.H., M. Tollenaar, A. Bowman, B. Good, y E.A. Lee. 2018. Maize yield potential and density tolerance. *Crop Science* 58: 472-485.
- Guimarães L.J.M., F. Ozanan Machado Durães, M.M. Pastina, R.W. Noda, S. Netto Parentoni, P.E. de Oliveira Guimarães, R. dos Santos Trindade y J.L. Zambrano. 2022. Hitos

- tecnológicos que cambiaron el rol de Brasil en la producción de maíz: 30 años de crecimiento para convertirse en importante actor del escenario mundial, una revisión. *Avances en Ciencias e Ingenierías, Section C*. Vol. 14, nro. 1 ID: 2605A. Pág. 1-20. DOI: <https://doi.org/10.18272/aci.v14i1>
- Hashemi-Dezfouli A. y S.J. Herbert. 1992. Intensifying plant density response of corn with artificial shade. *Agron. J.* Volume 84:547-551 <https://doi.org/10.2134/agronj1992.000>
- Hernández F.; Amelong, A.; Borrás, L. 2014. Genotypic differences among argentinean maize hybrids in yield response to stand density. *Agron. J.* 106:2316–2324.
- Hirel B., J. Le Gouis, B. Ney y A. Gallais. 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *Journal of Experimental Botany* 58: 2369–2387.
- Kayad A., M. Sozzi, S. Gatto, B. Whelan, L. Sartori y F. Marinello. 2021. Ten years of corn yield dynamics at field scale under digital agriculture solutions: A case study from North Italy, *Computers and Electronics in Agriculture*, Volume 185, 106126, ISSN 0168-1699. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2021.106126>.
- Kitchen N.R., K.A. Sudduth, S.T. Drummond, P.C. Scharf, H.L. Palm, D.F. Roberts y E.D. Vorries. 2010. Ground-based canopy reflectance sensing for variable-rate nitrogen corn fertilization. *Agron. J.* 102, 71–84. <http://dx.doi.org/10.2134/>
- Lafitte H.R. y G.O. Edmeades. 1997. Temperature effects on radiation use and biomass partitioning in diverse tropical maize cultivars. *Field Crop. Res.* 49, 231–247.
- Larrosa F.H. y L. Borrás. 2022. Differential maize yield hybrid responses to stand density are correlated to their response to radiation reductions around flowering. *Front Plant Sci.* 12: 771739. doi: 10.3389/fpls.2021.771739.
- Lee E.A. y M. Tollenaar, 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Sci.* 47:S-202
- Luque S.F., A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Res.* 95:383-397.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00704-011-0478-9>.
- Maddonni G.A. y M.E. Otegui. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plant affects final kernel set. *Field Crops Research* 85: 1-13
- Maddonni G.A., M.E. Otegui y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize. II. Postsilking growth and kernel weight. *F. Crop. Res.* 56, 257–264. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00093-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00093-2)
- Maddonni G.A., M.E. Otegui y A.G. Cirilo. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *F. Crop. Res.* 71: 183-193. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00158-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00158-7).
- Maddonni G.A., M.E. Otegui, B. Andrieu, M. Chelle y J.J. Casal. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology* 130: 1181-1189. <https://doi/10.1104/pp.009738>.
- Maltese N.E., R.J.M. Melchiori, G.A. Maddonni, J.M. Ferreyra y O.P. Caviglia. 2019. Nitrogen economy of early and late-sown maize crops. *Field Crops Research*, 231:40–50. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.11.007>.
- Maltese N.E., G.A. Maddonni, R.J.M. Melchiori, J.M. Ferreyra y O.P. Caviglia. 2020. Crop nitrogen status of early- and late-sown maize at different plant densities, *Field Crops Research*, Volume 258, 107965. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107965>.
- Mansfield B.D. y R.H. Mumm. 2014. Survey of plant density tolerance in U.S. maize Germplasm. *Crop Sci.* 54:157–173. doi:10.2135/cropsci2013.04.0252
- Manske G., J. Ortiz-Monasterio, M. van Ginkel, R. Gonzalez, S. Rajaram, E. Molina y P. Vlek.

2000. Traits associated with improved P-uptake efficiency in CIMMYT's semidwarf spring wheat grown on an acide Andisol in Mexico. *Plant Soil* 221: 189-204.
- Mercau J.L. y M.E. Otegui, 2015. A Modeling Approach to Explore Water Management Strategies for Late-Sown Maize and Double-Cropped Wheat-Maize in the Rainfed Pampas Region of Argentina, in: Ahuja, L.R., Ma, L., Lascano, R.J. (Eds.), *Advances in Agricultural Systems Modeling*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI., pp. 351–373. <https://doi.org/10.2134/advagricsystmodel5.c13>.
- Mischler R.A., S.W. Duiker, W.S. Curran y D. Wilson. 2010. Hairy vetch management for no-till organic corn production. *Agron. J.* 102: 355- 362.
- Nagore M., L. Echarte, A. Della Maggiora y F. Andrade. 2010. Rendimiento, consumo y eficiencia de uso del agua del cultivo de maíz bajo estrés hídrico. IX Congreso Nacional de Maíz, Simposio Nacional de Sorgo. 17 al 19 de Noviembre de 2010, Rosario, Santa Fe, Argentina.
- Nagore M., L. Echarte, F. Andrade y A. Della Maggiora. 2014. Crop evapotranspiration in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Res.* 155: 23-29.
- Nagore M.; A. Della Maggiora; F. Andrade y L. Echarte. 2017. Water use efficiency for grain yield in an old and two more recent maize hybrids. *Field Crops Res.* 214: 185-193.
- Neild R.F. y J.E. Newman. 1985. Growing season characteristics and requirements in the Corn Belt. Report N°. NCH 40. Purdue University.
- Otegui M.E., J.L. Mercau y F.J. Menéndez. 2002. Estrategias de manejo para la producción de Maíz tardío y de segunda. In book: *Guía Dekalb del Cultivo de Maíz*. Edition: 2002. Ed.: Emilio H. Satorre. Publisher: Monsanto S.A. pp.171-186.
- Otegui M.E., A.G. Cirilo, S.A. Uhart y F.H. Andrade. 2021. Maize. Chapter 1. Pages 3-43. In: *Crop Physiology. Case histories for major crops*. D. Calderini and V. Sadras Eds. Imprint: Academic Press, 1st Edition (Elsevier). ISBN: 9780128191941. Count Pages 756. <https://www.elsevier.com/books-and-journals>
- Pagano E. y Maddonni, G.A., 2007. Intra-specific competition in maize: Early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *F. Crop. Res.* 101, 306–320. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.12.007>.
- Parco M., K.E. D'Andrea y G.A. Maddonni. 2022. Maize prolificacy under contrasting plant densities and N supplies: I. Plant growth, biomass allocation and development of apical and sub-apical ears from floral induction to silking. *Field Crops Research*, Volume 284, 2022, 108553, ISSN 0378-4290.
- Parco M., I.A. Ciampitti, K.E. D'Andrea y G.A. Maddonni. 2020. Prolificacy and nitrogen internal efficiency in maize crops, *Field Crops Research*, Volume 256, 2020, 107912, ISSN 0378-4290.
- Peralta N.R., J. Di Matteo y J.M. Ferreyra. 2019. Nitrogen smart recommendation on field scale: The Science Behind Nitrogen Management. AGU Fall Meeting, San Francisco, California, EEUU.
- Peralta N.R., H. Ingrassia, J. Di Matteo y J.M. Ferreyra. 2018. Herramientas de información digital: clave para mejorar la caracterización y el proceso de posicionamiento de los híbridos de maíz. XI Congreso Nacional de Maíz, UNNOBA, Pergamino, Argentina.
- Peralta N.R., Y. Assefa, J. Du, C. Barden y I. Ciampitti. 2016. Mid-season high-resolution satellite imagery for forecasting site-specific corn yield. *Remote Sensing*, 8(10), 848.
- Piñeyro G. 2016. Cultivos de servicio contra el deterioro de los campos. En: <http://sobrelaterra.agro.uba.ar/cultivos-de-servicios-contra-el-deterioro-de-los-campos/>.
- Robles M., J.M. Ferreyra, A. Peper y J.I. Rattalino Edreira. 2014. Diferencias genotípicas en la captura, eficiencia de uso y partición en híbridos modernos de maíz. 10° Congreso Nacional de Maíz, Rosario (Argentina). Noviembre 2014.
- Robles M., A. Cerrudo, J. Di Matteo, P. Barbieri, R. Rizzalli y F. Andrade. 2011. Nitrogen use

- efficiency of maize hybrids released in different decades. ASA Congress. San Antonio, Texas, USA. 2011.
- Rotili D.H., Giorno, A., Tognetti, P.M. y Maddonni, G.Á., 2019. Expansion of maize production in a semi-arid region of Argentina: Climatic and edaphic constraints and their implications on crop management. *Agric. Water Manag.* 226, 105761. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2019.105761>.
- Rotili D. H., V. Sadras, L. G. Abeledo, y G. A. Maddonni. 2021. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *Field Crops Research*. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.10810>
- Ross F. J. Di Matteo y A. Cerrudo. 2020. Maize prolificacy: a source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought-prone environments. *Field Crops Research*. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107699>
- Ruget F. 1993. Contribution of storage reserves during grain filling of maize in northern european conditions. *Maydica* 38, 51-59.
- Russell W. 1986. Contribution of breeding to maize improvement in the United States, 1920s-1980s. *Iowa State Journal of Research* 61: 5-34.
- Sadras V. y R. Denison. 2016. Neither crop genetics nor crop management can be optimised. *Field Crops Res.* 189:75-83.
- Sarlangue T., F.H. Andrade y R.G. Sala. 2007. QTLs asociados con largo del ciclo vegetativo y reproductivo en maíz. *Actas I Workshop Internacional de Ecofisiología, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.*
- Satorre E.H., E. Tronfi, C. Costamagna, T. Iturrez y A. Arinci. 2021. Factores ambientales y de manejo determinantes del rendimiento de maíz en la Región Centro-Norte de la provincia de Córdoba. *Agronomía & Ambiente. Revista de la Facultad de Agronomía (UBA). Volumen 41. N°2.*
- Stewart W., D. Dobb, A. Johnston y T. Smyth. 2005. The contribution of commercial fertilizer nutrients to food production. *Agron. J.* 97: 1-6.
- Stewart CL., R.E. Nurse, LL. Van Eerd, RJ. Vyn y PH. Sikkema. 2011. Weed control, environmental impact, and economics of weed management strategies in glyphosate-resistant soybean. *Weed Technology* 25: 535-541.
- Summerfield R.J., E.H. Roberts, R.H. Ellis y R.J. Lawn. 1991. Toward the reliable prediction of time to flowering in six annual crops. I. The development of simple models for fluctuating field environments. *Experimental Agriculture* 27, 11-31.
- Tester M. y P. Langridge. 2010. Breeding Technologies to increase crop production in a changing World. *Science* 327: 818-822.
- Tollenaar M. y J. WU. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science.* 39: 1597-1604.
- Tollenaar, M. y E. Lee. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Res.* 75: 161-169.
- Torreani F. 2021. Maíz de segunda: Ajuste de ciclo y densidad para maximizar rendimiento en el sur de Buenos Aires. *Tesina de Grado Ing. Agronómica. UNMP.*
- Wilkens S., P.J. Weimer y J.G. Lauer. 2015. The effects of hybrid relative maturity on corn stover for ethanol production and biomass composition. *Agronomy Journal* 107, 2303–2311. <https://doi.org/10.2134/agronj15.0123>.
- Wolfert S., L. Cor Verdouw y M. Bogaardt. 2017. Big data in smart farming— A review. *Agricult. Syst.* 153, 69–80. doi: 10.1016/j.agsy.2017.01.023.



Capítulo 14

El maíz y la intensificación sostenible

Octavio Caviglia

Roberto Rizzalli

Fernando Andrade

14. El maíz y la intensificación sostenible

Octavio Caviglia, Roberto Rizzalli y Fernando Andrade

14.1. Introducción

En la Argentina, desde la introducción del ganado bovino y de la agricultura extensiva hace unos pocos siglos atrás, la mayoría de los ecosistemas naturales de la región pampeana han experimentado una transición hacia agroecosistemas cada vez más simplificados (Figura 14.1).

Dicha simplificación se aceleró en los últimos 30 años, donde muchos de los hasta entonces sistemas mixtos predominantes de la región pampeana fueron convertidos en sistemas agrícolas, con un aumento progresivo de la frecuencia del cultivo de soja. Este cultivo incorporó, a mediados de la década de 1990, la tolerancia al glifosato, lo que permitió un manejo muy simplificado del control de malezas y la adopción masiva de la siembra directa. Estas prácticas redujeron la necesidad de labores mecánicas mejorando la conservación del suelo y del agua cuando fue acompañada con un adecuado manejo de suelos y cultivos.

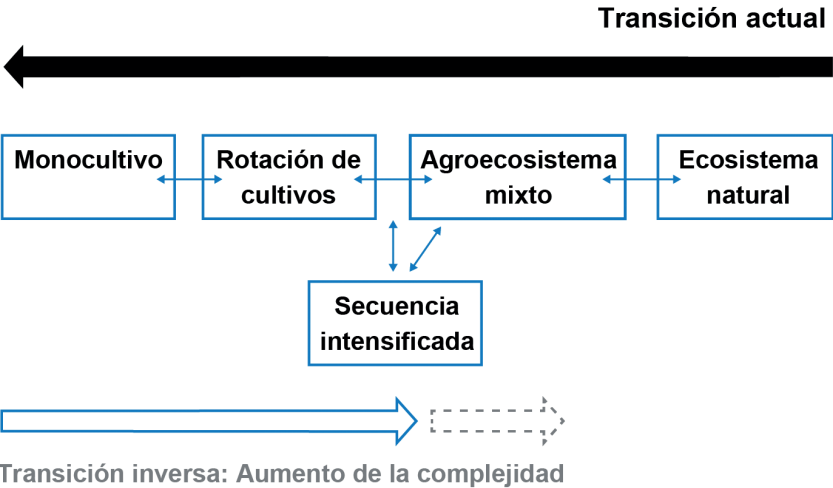


Figura 14.1: Transiciones entre sistemas agroproductivos en la Región Pampeana de Argentina sobre las que se basan la mayor parte de las propuestas de sistemas alternativos al vigente.

Por otro lado, esas secuencias de cultivo simplificadas incluyen una proporción de cereales cercana al 35-40% en total y casi el 20% de cereales de invierno (ReTAA, 2021a), los que reciben una muy baja reposición vía fertilizantes de los nutrientes que se exportan en los granos fuera del sistema (ReTAA, 2021b).

Una combinación de factores a nivel local han llevado a una adopción predominante de estas secuencias agrícolas en la región pampeana, entre las que pueden mencionarse la alta proporción de la producción sobre tierras alquiladas (INDEC, 2021), la corta duración de los contratos de alquiler, la relativa simplicidad en el manejo del control de adversidades del sistema hasta la aparición de resistencia a los herbicidas en numerosas malezas, la plasticidad y estabilidad del cultivo de soja y, fundamentalmente, al bajo costo directo de producción (Videla Mensegue et al., 2022).

Condicionada por todos estos factores, sumados a las características de los suelos y del ambiente, la agricultura en la región pampeana ha adquirido una particular impronta si se la compara con otras regiones productoras de granos del mundo (Andrade et al., 2017; Jobbagy et al., 2021). Dicha impronta está caracterizada por un bajo uso de fertilizantes, un alto uso de herbicidas, altos gravámenes impositivos, destrucción de hábitats para la biodiversidad y alteraciones en el ciclo hidrológico (Jobbagy et al., 2021).

Si bien hay variaciones importantes entre zonas de la región pampeana, una representación esquemática de una secuencia promedio (Figura 14.2) permite valorar la magnitud de la productividad potencial del ambiente, dada por la oferta anual de lluvias y de radiación incidente, que se desperdicia en un sistema basado en cultivos estivales y dotados con un metabolismo C3 con baja eficiencia para transformar los pocos recursos capturados en granos (Caviglia y Andrade, 2010; Caviglia et al., 2013, Andrade et al., 2015). Esta ineficiencia de los actuales sistemas productivos no solo tiene consecuencias sobre la oportunidad de aprovechar los recursos para incrementar la productividad real sino que también conlleva a importantes consecuencias ambientales, ya que los recursos no aprovechados, en especial agua y nutrientes, suelen generar procesos de contaminación u degradación del suelo, agua y aire, los que muy frecuentemente son detectados fuera de los límites del área donde se lleva adelante el proceso productivo.

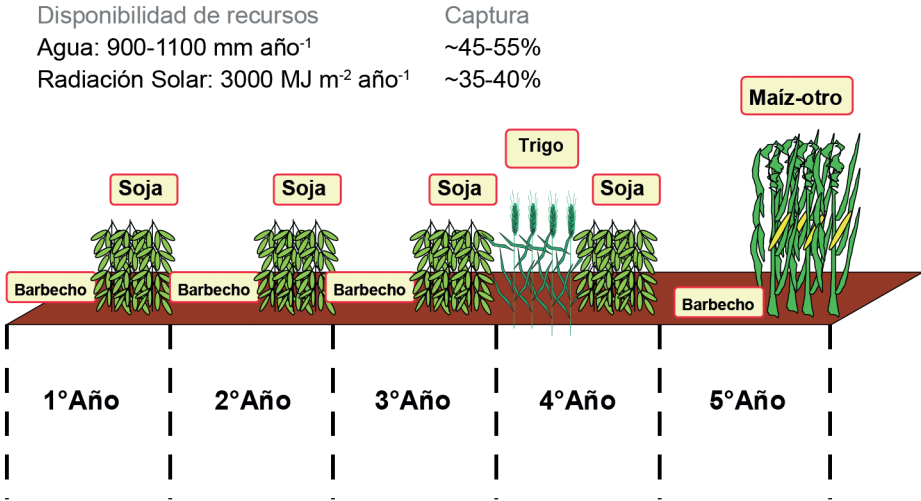


Figura 14.2: Representación esquemática de la secuencia de cultivos promedio de Argentina. Basada en datos la Bolsa de Cereales de Buenos Aires y adaptado de Caviglia y Andrade (2010).

En síntesis, la transición desde ecosistemas naturales hacia las actuales secuencias agrícolas con alto nivel de simplificación ha llevado a una pérdida gradual de servicios ecosistémicos que resultan en consecuencias productivas, económicas y ambientales que ponen en crisis la continuidad de los actuales sistemas de producción de granos.

El principal desafío de la agricultura argentina para los próximos años es desacoplar los incrementos de la producción requeridos para satisfacer las crecientes demandas de alimentos del impacto ambiental (Andrade, 2020). En respuesta a este desafío surgen numerosas propuestas de sistemas productivos alternativos, con diverso grado de basamento científico y/o de factibilidad de adopción. Aunque en general, las propuestas de sistemas productivos alternativos al actual se basan en transiciones inversas, i.e. en el retorno hacia ecosistemas naturales, la intensificación sostenible (Caviglia y Andrade, 2010) con base ecológica (Caviglia, 2020) incluye características de otras propuestas alternativas, considerando no solo aspectos productivos sino también conceptos derivados de la economía y de la ecología. Esta propuesta, que tiene al maíz como uno de sus principales protagonistas, no solo está basada en fuerte evidencia científica y en teorías avanzadas, sino que también tiene una alta factibilidad de adopción ya que surge de procesos de innovación en los que participan productores y asociaciones que los nuclea y otros importantes actores de la producción, tales como empresas de la industria semillera y de fertilizantes. En los últimos años se evidencia un progreso hacia la

intensificación sostenible de la agricultura extensiva a juzgar por una mayor diversidad de cultivos con mayor porcentaje de gramíneas en la rotación, un aumento de la participación del maíz en la superficie agrícola total, una intensificación de la secuencia de cultivos, una mayor frecuencia de cultivos de cobertura, un incremento de las prácticas de agricultura por ambiente y de precisión, un mayor manejo de cultivos con base ecofisiológica y ecológica, una mejor reposición de nutrientes, la digitalización del agro y la utilización de plaguicidas menos tóxicos y persistentes (Satorre y Andrade, 2020).

Los objetivos del presente capítulo son i) introducir los principales conceptos de intensificación sostenible, sus pilares y prácticas agronómicas, ii) describir los aportes a los pilares de la intensificación sostenible de las diversas maneras de inclusión del cultivo de maíz en el agroecosistema, iii) analizar las consecuencias de la inclusión de maíz en el agroecosistema sobre la provisión de servicios ecosistémicos.

14.2. Intensificación sostenible

14.2.1. Definición e interpretaciones

El significado del término “intensificación” está fuertemente asociado con la economía clásica, ya que indica un uso más intenso de los factores de producción, es decir, tierra, trabajo humano y capital (Mortimore y Tiffen, 1995). Más recientemente, se ha propuesto que las tecnologías, tanto las duras como las basadas en conocimientos y procesos, son también factores de producción. Así, se reconocen como sistemas intensivos o intensificados a aquellos que utilizan con alta intensidad alguno/s o todos estos factores.

En la visión tradicional de la intensificación agrícola, se reconoce con mucha frecuencia un aumento en la utilización de insumos de síntesis química y de la especialización o simplificación de la producción, lo que resulta en un mayor riesgo de contaminación y en una reducción en el número de cultivos tendiendo al monocultivo. En esta interpretación de la intensificación está normalmente implícita la falta de compromiso con la sostenibilidad del sistema, con la conservación de los recursos naturales circundantes y con la calidad de vida de la población urbana y rural. Sin embargo, existen otros puntos de vista sobre la intensificación como el de Boserup (1987), quien la definió como el cambio gradual en el uso de la tierra que hace posible el cultivo, en un área determinada, con más frecuencia que antes. Esta definición implica el uso de menos y/o más cortos períodos de barbecho.

En línea con ello, la intensificación sostenible de la agricultura (Caviglia y Andrade, 2010) con base ecológica se puede definir como el proceso que busca: i) aumentar los rendimientos, ii) restaurar los servicios ecosistémicos que se perdieron durante el proceso de simplificación y iii) reducir las externalidades del sistema. Está basada en conocimientos y procesos y orientada a aumentar el rendimiento de los

cultivos por unidad de área a través de una mayor captura y eficiencia de uso de los recursos del ambiente (agua, radiación solar, nutrientes) sobre las tierras de mayor aptitud agrícola para evitar el avance sobre tierras de mayor fragilidad ambiental.

14.2.2. Servicios ecosistémicos

Los servicios ecosistémicos (Millennium Ecosystem Assessment, 2005) son brindados por los ecosistemas o agroecosistemas y están orientados a mejorar el bienestar humano. Se clasifican en servicios de provisión (alimentos, fibras, madera, insumos para la industria); de regulación (del clima, de inundaciones, de enfermedades, de purificación del agua, etc.); culturales (recreación, estéticos, educacionales, etc.); y los de soporte, que son los esenciales para poder brindar los tres servicios precedentes (formación de suelo, reciclado de nutrientes, etc.).

Históricamente, la agricultura ha estado centrada, como es lógico, en el servicio de provisión. Más recientemente, por la incorporación de conceptos derivados de la ecología, se ha revalorizado el rol de la agricultura para proveer otros servicios ecosistémicos. Actualmente, la propuesta de intensificación sostenible con base ecológica se basa no solo en mejorar los rendimientos sino también en restaurar los servicios ecosistémicos que se perdieron en el proceso de simplificación y en reducir externalidades negativas derivadas del proceso productivo.

14.2.3. Pilares de la intensificación sostenible

Para cumplir con las premisas enunciadas en su definición, la intensificación sostenible de la agricultura con base ecológica está basada en cuatro pilares-guía fundamentales (Figura 14.3): la diversidad, la perennidad, la eficiencia y el enfoque sistémico. Estos pilares-guía están sustentados en principios ecológicos que requieren la adaptación del manejo a las condiciones locales de cada ambiente. El uso de conceptos ecológicos en la agronomía introduce herramientas novedosas orientadas a un cambio de paradigma que permita compatibilizar la producción con el cuidado del ambiente y sirve de guía para diseñar sistemas mejorados a través de una transición inversa (Figura 1) que permita recuperar los servicios ecosistémicos y reducir externalidades.

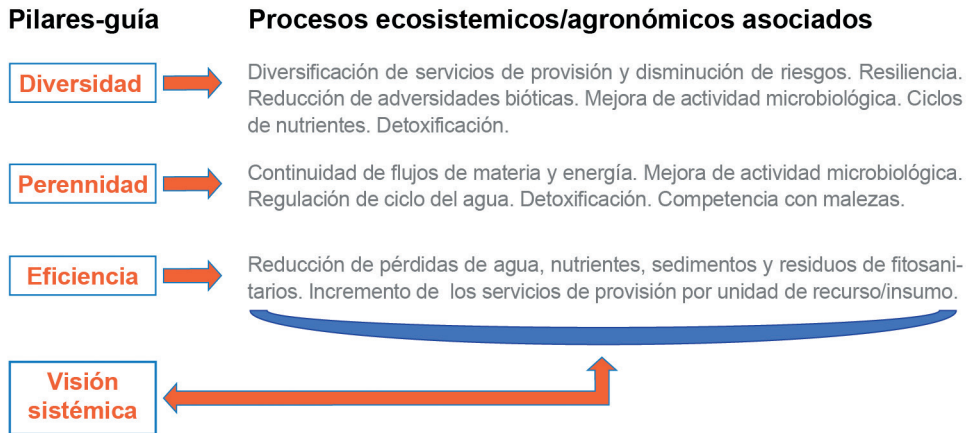


Figura 14.3: Pilares guía de intensificación sostenible con base ecológica y su relación con procesos ecosistémicos/agronómicos. Adaptado de Caviglia (2020).

Enfoque sistémico

El enfoque sistémico es transversal a los otros tres pilares-guía (Figura 14.3) y se basa en incorporar un análisis basado en el sistema más que en un cultivo en particular. Esto requiere de un cambio de paradigma en la manera de abordar la agricultura, desde un enfoque mayormente reduccionista hacia uno más holístico.

La teoría general de sistemas (Von Bertalanffy, 1950) fue desarrollada para sistemas biológicos, aunque su alcance fue extendido a numerosas disciplinas. La teoría se fundamenta en algunas premisas básicas:

- Los sistemas existen dentro de sistemas; cada sistema existe dentro de otro más grande.
- Los sistemas son abiertos (es consecuencia de la premisa anterior). Cada sistema que se examine, excepto el menor o el mayor, algo recibe de y descarga en los otros sistemas.
- Por lo tanto, se deben definir claramente sus límites.
- Las funciones de un sistema dependen de su estructura y ésta, de sus elementos.

En síntesis, un sistema es un conjunto de elementos dinámicamente relacionados para realizar una actividad para el logro de un objetivo dado.

Los ecosistemas naturales, i.e. sin la intervención humana, son sistemas complejos formados por una trama de elementos bióticos y abióticos que mantienen un estado de equilibrio dinámico en los que operan flujos de materia y energía. Se

caracterizan por su estabilidad y resiliencia y su capacidad de proveer servicios ecosistémicos de regulación, de soporte y estéticos/culturales, pero no de provisión, ya que se encuentran en equilibrio dentro de los límites establecidos. Dichas propiedades se atribuyen, en gran medida, a su alta biodiversidad, que permite que algunos elementos cumplan las funciones de algún otro elemento cuando ocurre algún disturbio. La teoría ecológica postula que existe un equilibrio dinámico, i.e. el clímax, para cada ecosistema al cual se tiende a retornar a través de un proceso de sucesión luego de la ocurrencia de un disturbio.

Cuando el ser humano interviene en un ecosistema natural busca obtener un servicio de provisión en el que exporta materia y energía por fuera de los límites del sistema. En este caso, se recurre usualmente a reducir el número de elementos existentes, a introducir nuevos elementos (especies cultivadas o animales domésticos) y a subsidiar el sistema (aporte de nutrientes y/o energía en forma de labores manuales o mecánicas). Es por ello que cuando ocurre esto, el ecosistema se transforma en un agroecosistema, i.e. un ecosistema manejado por el hombre orientado a obtener principalmente un servicio de provisión (productos agrícolas). Los agroecosistemas requieren de la intervención del ser humano y su equilibrio es inestable, debido a la tendencia a retornar al clímax del ecosistema natural.

El entendimiento de estas propiedades básicas de los ecosistemas es clave si se pretende manejar los agroecosistemas en base a conceptos ecológicos. Los cambios que ocurren en las dinámicas de poblaciones de malezas, insectos y patógenos cuando la intervención del ser humano modifica elementos/subsidios en un agroecosistema (e.g. introducción de siembra directa, esquema de manejo de protección de adversidades en base a pocos principios activos, inclusión de cultivos de cobertura) responden a dicha tendencia natural a retornar hacia un nuevo clímax.

El enfoque sistémico definitivamente requiere establecer los límites del sistema que se maneja, pero debe aclararse que dichos límites no son solo espaciales sino también temporales. Por lo tanto, la incorporación del enfoque sistémico para la intensificación sostenible con enfoque ecológico requiere considerar no solo el horizonte temporal de un solo cultivo sino la secuencia de cultivos completa.

Diversidad

Debido a que la definición de diversidad es amplia y compleja en términos de sus alcances espaciales y temporales (diversidad α , β , y γ , Whittaker, 1960) y de sus funciones dentro de un ecosistema (diversidad específica o funcional), por simplicidad en los agroecosistemas se ha difundido el uso del término agrobiodiversidad (Thrupp, 2002). En un contexto de intensificación sostenible, dicho término se refiere al grado de ocupación anual de la tierra con diferentes especies/grupos funcionales de especies (cereales/leguminosas/pasturas). En términos de enfoque sistémico implica aumentar la cantidad de elementos bióticos diferentes.

La agrobiodiversidad se asocia con la estabilidad de la producción agrícola, el

manejo racional de plagas y enfermedades, la conservación del suelo, la diversificación de productos y oportunidades de ingresos, la reducción o difusión del riesgo, la maximización del uso de recursos y la contribución a la conservación de la estructura del ecosistema (FAO, 2015; Thrupp, 2002).

Se ha sugerido que el 'efecto rotación' (Bullock, 1992), i.e. el aumento en el rendimiento de los cultivos que no está relacionado con la mejora en la disponibilidad de nutrientes cuando son rotados, está asociado con una combinación de mejoras producidas en el ambiente, particularmente el edáfico (por ejemplo, mejora la disponibilidad de agua para los cultivos por mayor capacidad de retención de agua e infiltración) (Videla Mensegue et al., 2022), pero también con reducción de adversidades bióticas y posiblemente de efectos tipo alelopáticos derivados del monocultivo (Bullock, 1992).

Perennidad

Se refiere al grado de ocupación anual de la tierra con cobertura verde. Cuanto mayor es la fracción del año ocupada con cobertura verde (no necesariamente cultivos para grano), mayor es el grado de perennidad del sistema.

La mayor perennidad se asocia con mayor actividad biológica (ciclo de nutrientes, detoxificación), mejor aprovechamiento del agua y radiación solar, mayores aportes de biomasa de raíces, y mayor competencia con malezas. En términos de enfoque sistémico implica ampliar los límites temporales y mejorar la continuidad de los flujos de materia y energía.

En la Argentina se ha reportado que el aumento en la perennidad en los sistemas agrícolas, al menos dentro de un rango de variación amplio, está asociado con reducción de excesos hídricos (Caviglia et al., 2013; Videla Mensegue et al., 2021), aporte de rastrojos (Novelli et al., 2017), almacenaje de carbono en el suelo (Novelli et al., 2013, Rimski-Korsakov et al., 2015), reducción de pérdidas nutrientes y plaguicidas por escurrimiento (Sasal et al., 2010a), reducción de pérdidas de suelo (Sasal et al., 2010b), incrementos en la productividad del agua (Caviglia et al., 2013; Andrade et al., 2015; Videla Mensegue et al., 2021), reducción de problemas de malezas y reducción en el uso de plaguicidas.

Para medir la perennidad, inicialmente se utilizó un índice muy sencillo que se calculaba como el número de cultivos por año en una secuencia dada (Caviglia y Andrade, 2010). Debido a los problemas que presentaba cuando se incluían cultivos de servicio, cultivos perennes o intercultivos, se propuso un nuevo índice de intensificación de la secuencia (IIS) basado en la relación entre el número de semanas (o días) con cobertura de cultivo verde y la duración total de la secuencia del cultivo (Novelli et al., 2013; Caviglia, 2020).

Eficiencia

Es una medida de los servicios de provisión por unidad de recurso disponible, que involucra el índice de captura de los recursos disponibles y la eficiencia de uso de los recursos capturados. Cuando los recursos, como el agua y los nutrientes, no son capturados por los cultivos se producen consecuencias ambientales negativas. Por lo tanto, el aumento de la captura de recursos disponibles es un objetivo muy deseable para la intensificación sostenible con enfoque ecológico. En términos de enfoque sistémico implica reducir la pérdida de recursos/insumos por fuera de los límites establecidos (excepto los exportados en los productos agrícolas).

Por otro lado, una medida de eficiencia de uso de los recursos capturados en los sistemas agrícolas se refiere a la cantidad de grano producido (output) por unidad de recurso capturado (input capturado) durante el ciclo de un cultivo. Así, la eficiencia en el uso del agua (EUA), de radiación (EUR) y de nutriente (EUn) se definen como la cantidad de grano producido por unidad de evapotranspiración, de radiación interceptada y de nutriente absorbido, respectivamente.

Esta definición suele aplicarse desde la siembra/emergencia de un cultivo hasta la madurez fisiológica/cosecha, sin considerar lo que sucede con los recursos disponibles fuera de la estación de crecimiento de los cultivos y sin tener en cuenta la relación entre los recursos capturados y los disponibles. Es por esto que cuando se utiliza un enfoque sistémico es necesario recurrir a otras métricas que permitan evaluar, por un lado, la eficiencia de uso de los recursos y, por otro, la eficiencia de captura de los recursos disponibles en base anual, i.e. ampliando los límites temporales por fuera de la estación de crecimiento de los cultivos.

La productividad anual de los recursos, una métrica desarrolla para evaluar secuencias de cultivos con límites temporales más amplios que los de un cultivo individual, ha sido definida como la cantidad de grano producido por unidad de recurso disponible en base anual (Caviglia et al., 2004).

$$\frac{G \text{ [kg ha}^{-1}\text{]}}{Rec_{anual} \text{ [unidad]}} = \frac{Rec_{capturado} \text{ [unidad]}}{Rec_{anual} \text{ [unidad]}} \times \frac{G \text{ [kg ha}^{-1}\text{]}}{Rec_{capturado} \text{ [unidad]}}$$

$$\frac{\text{Productividad del recurso [kg ha}^{-1}\text{unidad}^{-1}\text{]}}{\text{recurso [kg ha}^{-1}\text{unidad}^{-1}\text{]}} = \text{Eficiencia de captura [unidad unidad}^{-1}\text{]} \times EU_{rec} \text{ [kg ha}^{-1}\text{unidad}^{-1}\text{]}$$

Donde G es el rendimiento en granos anualizado, Rec_{anual} es la cantidad anual de recurso disponible, $Rec_{capturado}$ es la cantidad anual de recurso capturado por los cultivos, y EU_{rec} es la eficiencia en el uso del recurso (estimada como la cantidad de grano producido por unidad de recurso capturado).

Esta aproximación permite estimar mecanísticamente tanto la eficiencia de uso de los recursos (EU_{rec}) de los cultivos del sistema como la habilidad de capturar recursos de la configuración utilizada.

Debido a que las estimaciones de captura de recursos son dificultosas de realizar a nivel de lote de producción, existen otras métricas simples que pueden ser buenos indicadores de la productividad de los recursos. Las más frecuentemente utilizadas son la productividad de las precipitaciones (Ppp) y la productividad parcial del factor fertilización (PPFF = Rendimiento por unidad de nutriente aplicado). La Ppp es equivalente a la productividad del agua, aunque en su expresión más simple no permite discriminar entre eficiencia de uso y de captura. Por otro lado, la PPFF es una estimación de la productividad de la práctica de fertilización. En general, en sistemas con alto nivel de uso de fertilizantes este índice tiende a ser bajo, debido a que altas dosis de fertilizantes no se traducen en respuestas lineales en rendimiento (Andrade et al., 2017).

Una descripción detallada de las métricas de diversidad, perennidad y eficiencia a nivel de sistema puede encontrarse en Caviglia (2020).

Reducción de externalidades

Una externalidad es el costo (o beneficio) que afecta a una parte de la sociedad que no eligió incurrir en ese costo (o beneficio). Las externalidades repercuten indirectamente en las oportunidades de consumo y producción de terceros, pero el precio del producto no las refleja. Por ende, las rentabilidades y los costos privados son diferentes de los que asume la sociedad en su conjunto. Pueden ser positivas (e.g. apicultura) o negativas (e.g. contaminación, emisión de gases de efecto invernadero [GEI]). Uno de los objetivos clave de la intensificación sostenible con base ecológica es la reducción de externalidades negativas.

Para una evaluación integral del impacto ambiental de la intensificación de las secuencias se deberían considerar los efectos desde una perspectiva amplia que tome en cuenta los posibles riesgos sobre el agotamiento de los recursos no renovables, el uso de la tierra, el cambio climático global, la toxicidad sobre el ecosistema y la salud humana, la acidificación de la atmósfera y suelo y la eutrofización terrestre y acuática. Una aproximación que permite considerar muchos de estos aspectos es la del análisis del ciclo de vida (LCA, del inglés Life Cycle Assessment) de un producto, proceso o actividad (ISO 2006a,b). Sin embargo, existen muy pocos ejemplos de aplicación de esta metodología en la producción agrícola siendo más frecuentemente utilizada para el estudio de procesos industriales.

Una metodología disponible para evaluar el impacto de la aplicación de plaguicidas y poder comparar entre diferentes sistemas, que se está comenzando a utilizar cada vez más debido a su sencillez, es el cociente de impacto ambiental (EIQ, por sus siglas en inglés Environmental Impact Quotient) (Kovach et al., 1992). Este índice integra, para cada plaguicida aplicado, los impactos sobre el trabajador rural, sobre el consumidor y sobre el ambiente. A diferencia de la clasificación de los plaguicidas en bandas según su toxicidad aguda, el EIQ considera también la toxicidad crónica y la dosis utilizada.

14.3. Prácticas agronómicas de intensificación sostenible

Las prácticas agronómicas de intensificación sostenible son de dos tipos (I y II), las que se diferencian en el nivel de organización (cultivo y sistema, respectivamente) en el que se toman las decisiones. Las prácticas Tipo I (Figura 14.4) consisten en aplicar un conjunto de procedimientos de manejo a nivel de cultivo como la fertilización balanceada, el manejo de adversidades bióticas, la elección del cultivo y del genotipo a utilizar, la correcta elección de fecha, densidad y distanciamiento entre hileras de siembra, el uso de prescripción variable de insumos a nivel de cultivo, entre otros. Las prácticas Tipo II se basan en aplicar procedimientos a nivel de sistema, tales como incrementar el número de cultivos por unidad de tiempo en las secuencias, el uso de agricultura por ambientes, las terrazas para la conservación del suelo y del agua, la siembra directa, las rotaciones, el manejo de rastrojos y del barbecho y las estrategias de fertilización de nutrientes basadas en criterios de construcción y mantenimiento de niveles.

14.3.1. Prácticas Tipo I

Las prácticas tipo I, resultan similares a lo definido como “buenas o mejores prácticas de manejo” (BMP, por sus siglas en inglés Best Management Practices) ya que “incluyen prácticas agronómicas y acciones sociales que son desarrolladas para una región en particular como herramientas efectivas de protección ambiental” (Sharpley et al., 2006). Sin embargo, las prácticas tipo I no sólo contemplan una dimensión ambiental, buscando reducir las externalidades, sino que también están orientadas a mejorar la eficiencia de uso de recursos e insumos y a cerrar la brecha entre el potencial de rendimiento limitado sólo por agua (RPsec; Capítulo 7) y el rendimiento real (Cassman, 2017; Monzon et al., 2018).

Implicancias de las prácticas Tipo I para la prestación servicios ecosistémicos y reducción de externalidades

Debido al nivel de organización en el que aplican las prácticas Tipo I, i.e. el cultivo, las mejoras están centradas en incrementar los rendimientos y en reducir las externalidades negativas con foco en el pilar-guía de eficiencia, particularmente en la eficiencia de uso de los recursos.

En efecto, la aplicación de las prácticas Tipo I ha demostrado ser útil para incrementar los rendimientos (servicio de provisión) del maíz (35% en promedio) y en menor medida en trigo en comparación con el manejo promedio del productor en ensayos de largo plazo realizados en el marco de la iniciativa Global Maize en Balcarce y Paraná (Figura 14.4) (Caviglia et al., 2019). Las principales prácticas de Tipo I implementadas en el cultivo de maíz fueron la elección de genotipos de rendimien-

tos altos y estables y con genes Bt, adecuado manejo de la fertilización en cuanto a diagnóstico validado localmente, consideración de los RPsec para determinar la dosis de fertilización nitrogenada, sincronización de oferta y demanda de nutrientes, ajuste de la densidad de plantas y del espaciamiento entre hileras para garantizar elevada eficiencia de recuperación del fertilizante, consideración de umbrales de daño para el tratamiento de adversidades bióticas, etc.)(Caviglia et al., 2019).

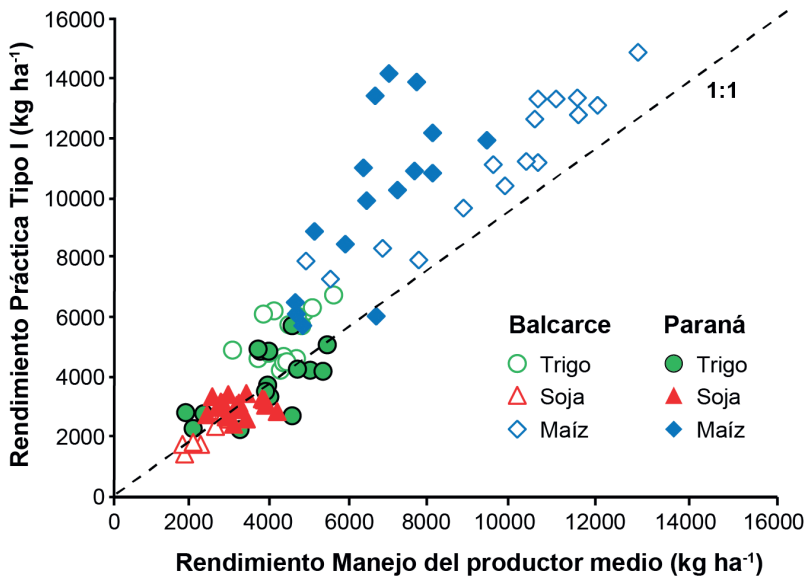


Figura 14.4: Rendimientos con la aplicación de prácticas Tipo I vs. Práctica del productor para maíz, trigo y soja en Balcarce y Paraná. Adaptado de Caviglia et al. (2019).

Similares resultados se encontraron en un estudio de caso realizado en el sudeste bonaerense, en el cual, para cada una de las diferentes zonas delimitadas por características ambientales relativamente homogéneas dentro de un establecimiento de Tandil, se tomaron decisiones de manejo del cultivo que incluyeron la elección del genotipo y las prácticas agronómicas de acuerdo a principios ecofisiológicos como la sensibilidad relativa del crecimiento del cultivo y el rendimiento a la profundidad del suelo, a las heladas y al suministro de agua durante la ventana crítica específica de la especie para la determinación del rendimiento (Capítulo 4), i.e. prácticas de Tipo I. Los resultados demostraron que fue posible incrementar entre 20 y 33% los rendimientos en los cultivos de trigo, soja de primera, cebada, girasol y 51% en maíz en comparación con el manejo promedio de los productores (Monzon et al., 2018) (Tabla 14.1). La productividad promedio de una hectárea se incrementó 54% con dicho manejo en comparación con el manejo promedio de los productores de la zona.

Colectivamente, los resultados obtenidos en la región pampeana sugieren una

más alta respuesta del cultivo de maíz a las prácticas Tipo I que de los otros cultivos.

Tabla 14.1: Rendimiento real de cebada, trigo, maíz, soja de primera, soja de segunda y girasol en el partido de Tandil y en el establecimiento San Lorenzo donde se aplican prácticas Tipo I. Los valores entre paréntesis indican el rango de Ya obtenido. Adaptado de Monzon et al. (2018).

Cultivo	Rendimiento (kg ha ⁻¹)		Relación de rendimientos
	Tandil	San Lorenzo	
Cebada	4757 (4380-5320)	5877 (5307-6396)	1,24
Trigo	4678 (3950-5254)	5724 (4723-6418)	1,22
Maíz	6380 (4800-7647)	9651 (8770-10801)	1,51
Soja de primera	2369 (2160-2580)	2845 (2514-3233)	1,20
Soja de segunda	1371 (1160-1500)	1147 (885-1447)	0,84
Girasol	2300 (2140-2580)	3052 (2742-3321)	1,33

En los mismos experimentos de la iniciativa Global Maize, se encontró que las emisiones de óxido nitroso (N₂O), un potente GEI (externalidad negativa), no difirieron entre las prácticas Tipo I y las prácticas promedio del productor, pero la emisión por unidad de grano producido de maíz fue menor utilizando las prácticas Tipo I (Tabla 14.2) (Piccone et al., 2021). Similares resultados fueron informados por Casanave Ponti et al. (2022). Estos resultados se explican por un manejo adecuado de la fertilización, que consistió en i) considerar las estimaciones de los RPsec para el diagnóstico de las necesidades de fertilización, ii) el fraccionamiento de la dosis para lograr mayor sincronía entre oferta y requerimiento del nutriente por parte del cultivo y iii) aumentar la densidad de plantas y reducir el espaciamiento entre hileras para incrementar la eficiencia de captura de N.

Tabla 14.2: Emisiones acumuladas de óxido nitroso durante el ciclo de maíz, rendimiento y emisiones por unidad de rendimiento obtenido en tratamientos con aplicación de las prácticas Tipo I y el manejo promedio del productor en Balcarce. Adaptado de Piccone et al. (2021).

Tratamiento	Emisiones de N ₂ O acumuladas	Rendimiento en granos	Emisiones por unidad de grano producido
	g N ₂ O-N	kg ha ⁻¹	g N ₂ O-N kg grano ⁻¹ ha ⁻¹
2011-2012			
Práctica Tipo I	494	6560 a	0,075 b
Manejo del productor	523	4570 c	0,115 a
2012-2013			
Práctica Tipo I	622	8120 a	0,077 a
Manejo del productor	633	7560 a	0,085 b

Letras diferentes dentro de una misma columna indican diferencias significativas (P<0.05)

En un sistema agrícola como el de Argentina, con bajo uso de fertilizantes nitrogenados (Andrade, 2020; Jobbagy et al., 2021), las dosis de N utilizadas con la aplicación de las mencionadas prácticas de Tipo 1 fueron mayores que el promedio del manejo del productor, lo que puede derivar en una menor eficiencia de uso del N y productividad parcial del factor N (PPFN). Sin embargo, los resultados obtenidos en los experimentos de la iniciativa Global Maize demuestran que, a pesar de que las dosis de N fueron más altas (18-47% en Balcarce y 41-110% en Paraná) aplicando las prácticas Tipo I en comparación con el manejo promedio del productor, la EUN de los cultivos no se redujo y la PPFN se redujo de manera menos que proporcional al aumento de las dosis (Figura 14.5). Esto refleja que cuando el aumento de las dosis de N es acompañado de otros ajustes de manejo (elección del genotipo, ajuste de la densidad de plantas y del espaciamiento entre hileras, adecuado manejo de la fertilización en cuanto a diagnóstico validado localmente, sincronización de oferta y demanda, etc.), hay una reducción menor a la esperada en las métricas de eficiencia de uso de N.

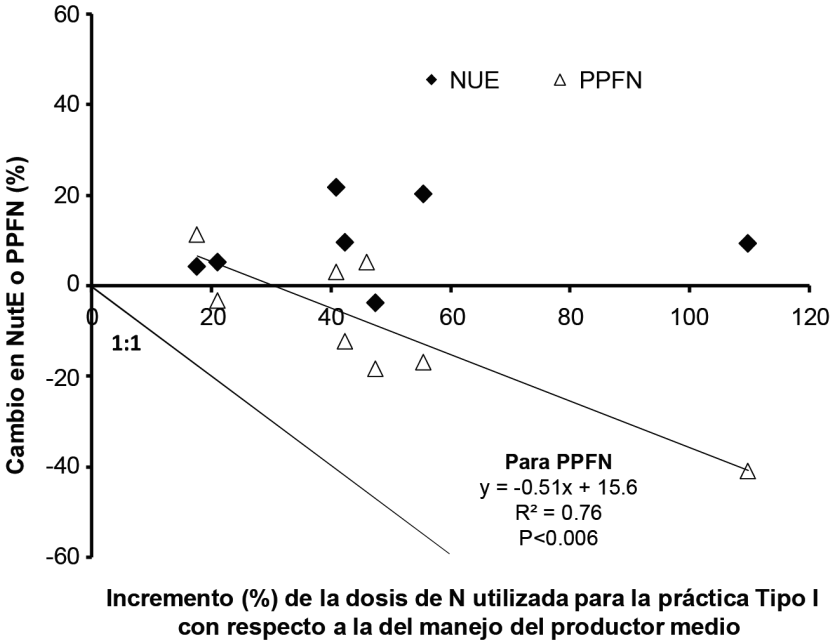


Figura 14.5: Cambio en la productividad parcial del factor N (PPFN) y en la eficiencia en el uso del N (NutE) en función del aumento en la dosis de fertilizante nitrogenado de los tratamientos basados en prácticas Tipo I con respecto al manejo promedio del productor. Datos agregados de maíz y trigo. Adaptado de Caviglia et al. (2019).

La evolución histórica de rendimientos de maíz y uso de fertilizantes en Estados Unidos, refleja una situación similar a la documentada en estos experimentos en Argentina (Figura 14.6). En dicha evolución se pueden identificar tres etapas: i) desde inicios de la década de 1950 hasta fines de la década de 1960 en la cual las dosis de N se incrementaron más que los rendimientos, con una reducción marcada en la PPFN, ii) desde inicios de las década de 1970 hasta inicios de la década de 1990 en la que las dosis de N se incrementaron de manera similar a los rendimientos, con una estabilización de la PPFN, iii) desde la década de 1990 a la actualidad caracterizada por escasos incrementos de las dosis de N y marcados aumentos de los rendimientos y de la PPFN. Los aumentos de rendimientos obtenidos en la etapa iii) no pueden ser asociados con los aumentos en las dosis de N sino con la combinación de procesos de manejo agronómico, entre los que se destaca el uso de genotipos mejorados y el ajuste asociado de densidad de plantas al ambiente. Esto refleja que es posible incrementar los rendimientos mediante las prácticas Tipo I manteniendo o aun mejorando las métricas de eficiencia.

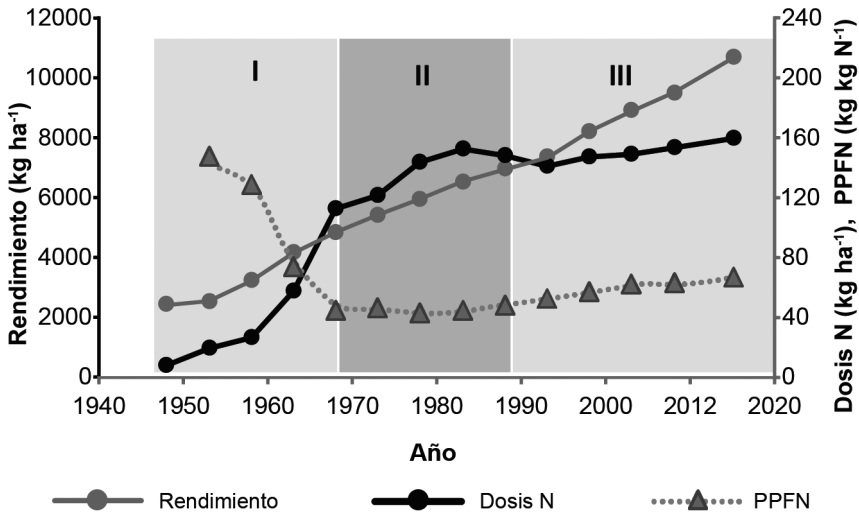


Figura 14.6: Evolución a través de los años de los rendimientos de maíz, dosis de fertilizante nitrogenado aplicado y productividad parcial del factor N (PPFN) en Estados Unidos. Adaptado de Fisher y Connor (2018).

Las prácticas Tipo I también fueron efectivas para mejorar la productividad del agua (eficiencia) en una secuencia Trigo/soja-Maíz en comparación con las prácticas promedio del productor (Tabla 14.3). Sin embargo, la mejora en dicha productividad estuvo asociada con una mayor eficiencia en el uso del agua que con una mayor captura del recurso. Un resultado similar fue reportado para la productividad de la radiación solar (Caviglia et al., 2019). Así, las prácticas de Tipo I generalmente tienen más impacto sobre la eficiencia de uso que sobre la captura de recursos, tal como lo reflejan diversos trabajos realizados en Argentina (Caviglia et al., 2004, 2013, 2019; Van Opstal et al., 2011, Andrade et al., 2015, Videla Menesegue et al., 2021).

Tabla 14.3: Evapotranspiración anual (ET), captura (Ca), Productividad (PA) y eficiencia en el uso del agua (EUA) de la secuencia Trigo/Soja-Maíz en tratamientos basados en prácticas Tipo I y el manejo promedio del productor para Balcarce y Paraná. Adaptado de Caviglia et al. (2019).

Tratamiento	ET	C _a	PA	EUA
	mm	mm mm ⁻¹	g m ⁻² mm ⁻¹	
Balcarce				
Práctica Tipo I	1079,5	0,60	8,8	14,8
Manejo del productor	1078,7	0,59	7,4	12,5
Paraná				
Práctica Tipo I	1212,5	0,54	6,4	12,0
Manejo del productor	1240,2	0,55	4,9	8,9

Finalmente, el manejo de cultivo con base ecofisiológica y la elección del genotipo son prácticas de Tipo I que han tenido fuerte impacto en los rendimientos y en la productividad de recursos e insumos del maíz. El conocimiento del funcionamiento del maíz en interacción con el ambiente orientó la selección de la fecha de siembra y de la densidad de plantas en diferentes zonas del país, lo que tuvo un gran impacto en la adaptación del cultivo a la oferta edafo-climática y en la productividad. Estos temas son tratados en los Capítulos 9 y 12. Además, el mejoramiento genético del cultivo de maíz en Argentina ha producido genotipos de rendimiento altos y estables (Capítulos 13, 16 y 17).

14.3.2. Prácticas Tipo II

Las prácticas tipo II se basan en una serie de acciones aplicadas a nivel de sistema (enfoque sistémico) para mejorar la diversidad y perennidad con el objetivo de capturar una mayor cantidad del agua de las lluvias y de la radiación solar incidente (eficiencia de captura).

Si bien la siembra directa, las rotaciones y el incremento de la cantidad de cultivos por unidad de tiempo son las prácticas de Tipo II más difundidas; otras se están volviendo cada vez más usuales como el manejo por zonas homogéneas, la construcción y mantenimiento de niveles de nutrientes y las obras para la conservación del suelo y el agua.

El doble cultivo trigo/soja y el uso de cultivos de cobertura invernales previos a un cultivo estival, en esquemas de siembra directa, son las dos prácticas de Tipo II más usuales en la Región Pampeana Argentina para incrementar la cantidad de cultivos por unidad de tiempo. Sin embargo, existen otras múltiples posibles configuraciones de cultivos que amplían las opciones para las prácticas Tipo II como las combinaciones de diversos cultivos invernales (colza, arveja, garbanzo y cebada)

con cultivos estivales de segunda (soja, maíz, sorgo y girasol) (Andrade et al., 2015, 2017), así como combinaciones de diferentes especies de cultivos de cobertura con cultivos estivales realizados en su fecha óptima o retrasada (Enrico et al., 2020). La inclusión de cultivos perennes (alfalfa, festuca, tréboles, etc.) para la producción de forraje dentro de un sistema agrícola también es considerada una práctica Tipo II, con mayor impacto que los cultivos dobles para cumplir con el pilar-guía de perennidad (Ojeda et al., 2018).

Estos sistemas intensificados han sido implementados en muchas regiones del mundo (Fischer et al., 2014; Andrade, 2020), logrando así incrementos en la productividad de la tierra, del agua, de la radiación y de los nutrientes.

Los cultivos de cobertura invernales que brindan algún servicio necesario para un sistema dado (fijar N, aportar Carbono al suelo, controlar malezas, consumir agua de la napa, capturar nutrientes remanentes, descompactar el suelo, etc.) y que no generan un servicio de provisión han sido denominados cultivos de servicio (Piñeiro et al., 2014).

Implicancias de las prácticas Tipo II para la prestación de servicios ecosistémicos y reducción de externalidades

Debido a que las prácticas de Tipo II se aplican al nivel de organización del sistema, sus objetivos están centrados en incrementar los rendimientos por unidad de área y tiempo, en aumentar la captura de recursos y en reducir las externalidades. Dichas prácticas, por lo tanto, ponen el foco en los pilares-guía de perennidad, diversidad y eficiencia, particularmente en la eficiencia de captura de los recursos.

En esta sección el énfasis está puesto en el impacto de la mejora del grado de perennidad sobre la productividad de los recursos y sobre el balance de Carbono en el suelo.

Productividad de los recursos

Los beneficios del incremento del grado de perennidad en la productividad del agua y la radiación se han establecido claramente para la región pampeana argentina húmeda (Andrade et al., 2017; Caviglia et al., 2013; Van Opstal et al., 2011) y subhúmeda (Videla Mensegue et al., 2021). Dichas mejoras en la productividad de los recursos son, en general, más atribuibles a las mejoras en la eficiencia de captura que en la eficiencia en el uso de recursos (Caviglia y Andrade, 2010; Andrade et al., 2015). El incremento en la eficiencia de captura está asociado con una reducción de las externalidades, en especial por la disminución de las pérdidas de agua por escurrimiento y percolación con la consecuente reducción de erosión hídrica, la contaminación de aguas superficiales y subterráneas y la depresión del nivel de la napa freática.

Los resultados de Andrade et al. (2017) de la zona núcleo demuestran que, en los cultivos dobles, una de las principales prácticas de Tipo II, la captura de agua (evapotranspiración) se incrementó en comparación con los cultivos individuales (Figura 14.7). En ese trabajo también se refleja la utilidad de combinar prácticas para mejorar la productividad de los recursos. La inclusión en la rotación de un cultivo con alta eficiencia como el maíz, asociada con el incremento de la ocupación de la tierra, permitió una notable mejora en la productividad del agua.

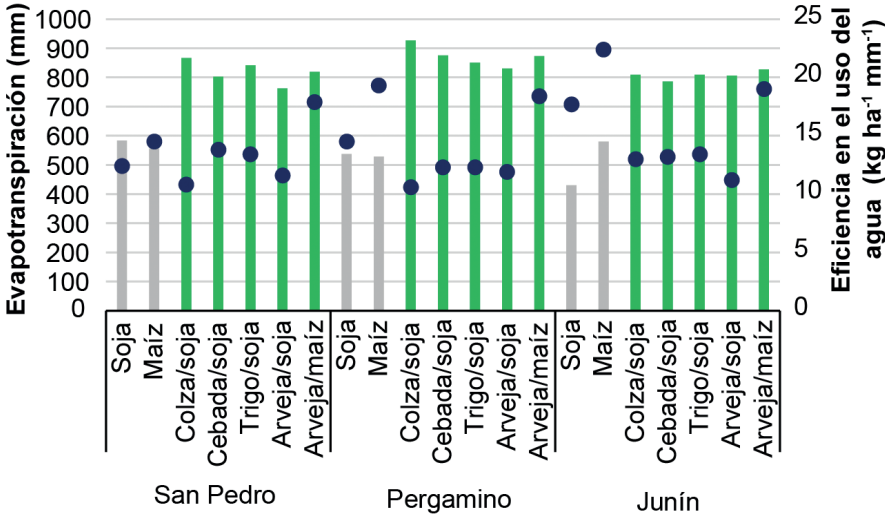


Figura 14.7: Evapotranspiración (captura de agua) (barras) y eficiencia en el uso del agua (círculos) en los cultivos individuales de soja y maíz y en cultivos dobles en la zona Núcleo de la región Pampeana. Adaptado de Andrade et al (2015).

El maíz suele consumir más agua que los otros cultivos de verano (Della Maggiora et al., 2002). En efecto, cuando se analiza el impacto sobre una secuencia de cultivos completa, la captura de agua es mayor en las secuencias con similar índice de ocupación que incluyen al maíz (Caviglia et al., 2013; Videla Mensague et al., 2021). En consecuencia, el cultivo puede aportar un importante servicio de regulación en esquemas de manejo adaptativo en ambientes que requieren flexibilizar la rotación de acuerdo a la disponibilidad de agua en el perfil y a la presencia o no de la napa freática (Florío et al., 2014).

Resultados obtenidos en el sur de Córdoba demuestran que, para niveles equivalentes de captura, la productividad del agua fue mayor en las secuencias con mayor proporción de maíz (Videla Mensague et al., 2021). Las secuencias con mayor proporción de maíz presentaron mayores ventajas en productividad del agua cuando la captura de este recurso fue más alta (Figura 14.8).

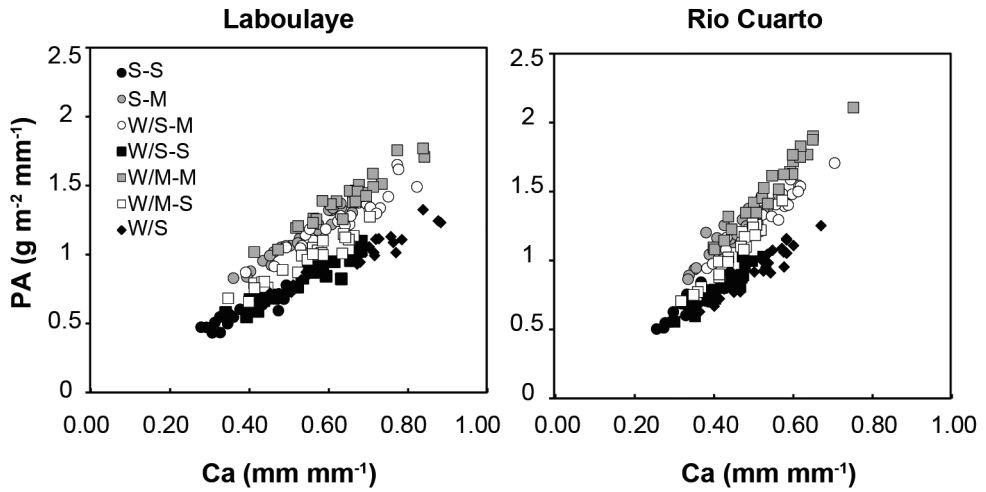


Figura 14.8: Productividad (PA) vs. captura de agua (C_a) en diferentes secuencias de cultivo en la zona sur de Córdoba. Adaptado de Videla Mensegue et al. (2021).

Resulta entonces evidente que, si se incrementa el tiempo de ocupación de la tierra (i.e. el IIS), se capturan más recursos, se mejora la productividad del agua y se pueden reducir los excesos hídricos (Caviglia et al., 2013) (Figura 14.9). Adicionalmente, si se incluye al maíz dentro de la secuencia, se logra maximizar la eficiencia de uso del agua capturada debido a su metabolismo C4 (Capítulo 3).

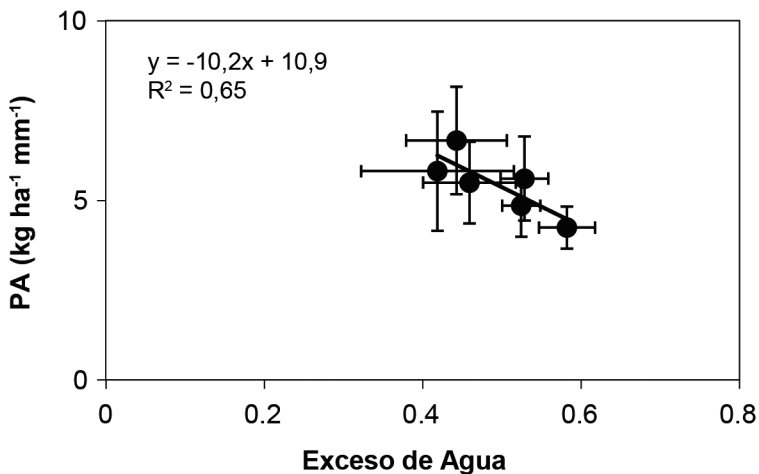


Figura 14.9: Productividad (PA) vs. excesos de agua derivados de la simulación de diferentes secuencias de cultivos en Balcarce para un periodo de 30 años. Adaptado de Caviglia et al. (2013).

Utilizando como marco de análisis la relación entre evapotranspiración (captura de agua) y lluvias anuales de Zhang et al. (2001) y los resultados de simulación de diferentes coberturas vegetales en el sudeste bonaerense, fue posible visualizar el impacto del tiempo de ocupación sobre la captura de agua (Figura 10). Las secuencias con alto grado de ocupación de la tierra, como pasturas perennes y cultivos dobles para grano o en secuencias forrajeras presentaron valores de captura de agua tan altos como los de coberturas vegetales naturales (Caviglia et al., 2013, Ojeda et al. 2018).

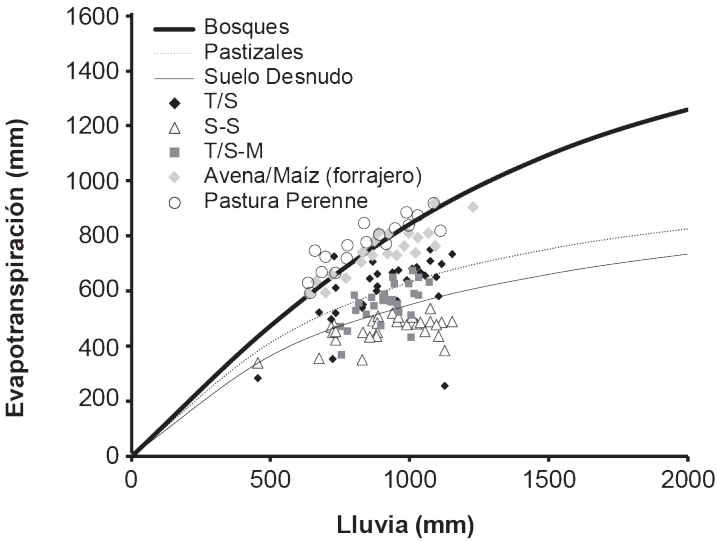


Figura 14.10: Evapotranspiración (captura de agua) vs. Lluvia anual para diferentes coberturas vegetales. Adaptado de Zhang et al. (2001) para las coberturas naturales (Bosque nativo, pastizal natural y vegetación mixta), de Caviglia et al (2013) para las secuencias agrícolas y de Ojeda et al. (2018) para las secuencias forrajeras y pastura perennes.

Cuando se incrementa la perennidad de los sistemas agrícolas, i.e. el tiempo de ocupación de la tierra caracterizado por el IIS, existe un efecto diferencial sobre la captura de agua y de radiación. El agua es un recurso que puede almacenarse en el perfil del suelo durante los períodos de barbecho o durante los períodos con baja capacidad del cultivo para capturar este recurso, es decir, las etapas iniciales de crecimiento o la senescencia del cultivo (Goudriaan y Monteith, 1990). Por otro lado, la radiación solar se recibe como un flujo que no es almacenable, pudiendo solo ser capturada por los órganos verdes cuando están presentes. Debido a la diferente naturaleza de estos recursos, cuando se incrementa el grado de perennidad de los sistemas agrícolas se logra una mayor captura de la oferta anual de radiación que de la oferta anual de agua (Caviglia et al., 2004, 2013, 2019).

La inclusión del maíz en los sistemas intensificados asegura alta eficiencia de

uso de recursos (Caviglia y Andrade, 2010, Caviglia et al., 2013) y elevada producción de biomasa (Monzon et al., 2014). Por eso, cuando es incluido en la secuencia, es el cultivo que mayor contribución realiza al rendimiento agregado, i.e. la suma de los rendimientos de todos los cultivos de la secuencia corregidos por su contenido energético expresado en base anual (Caviglia et al., 2013, 2019; Videla Mensegue et al., 2021).

Asimismo, las variaciones en el rendimiento del cultivo de maíz explican la mayor parte de la variación de los rendimientos agregados de las secuencias de cultivo. Tal como se comentó previamente, el rendimiento del maíz parece ser el que más responde a las prácticas de Tipo I, por lo que su adecuado manejo agronómico orientado al cierre de brechas resulta clave para mejorar el rendimiento agregado de las secuencias de cultivo, i.e. servicio de provisión.

Balance de C orgánico en el suelo

La siembra directa, una práctica Tipo II, se incrementó notablemente en Argentina a lo largo de las últimas tres décadas alcanzando más del 90% de la superficie sembrada de cultivos extensivos (Satorre y Andrade, 2020). Esta práctica contribuyó de manera importante a detener los procesos graves de erosión (Casas y Albarracín, 2015) y a reducir o evitar la pérdida de C orgánico de los suelos (Steinbach y Alvarez, 2006; Alvarez et al., 2014). Para evitar el deterioro de los suelos, las labranzas reducidas y la siembra directa deben estar acompañadas por otras prácticas necesarias como, por ejemplo, rotaciones con mayor diversidad de cultivos y más gramíneas en la rotación o producciones integradas de agricultura y ganadería (AAPRESID, 2016; Franzluebbers et al., 2014; Peyraud et al., 2014; Irizar et al., 2017, Franco et al., 2021). En efecto, un meta-análisis realizado en base a datos de varias regiones productivas del planeta revela que el incremento del C orgánico del suelo por efecto de la siembra directa fue significativo sólo cuando esta práctica fue acompañada por una mayor frecuencia de cultivos, i.e. mayor IIS, y cuando se incluyeron cultivos de cobertura leguminosos, i.e. mayor diversidad (Nicoloso y Rice, 2021). En línea con esto, el reciente aumento de la intensidad de cultivos en la secuencia y un mejor balance de grupos funcionales de cultivos, i.e. oleaginosos y cereales (Videla Mensegue et al., 2022), en la zona núcleo pampeana incrementó el aporte de C al suelo (Satorre y Andrade, 2021). Esto ha resultado en aumentos del C orgánico total y particulado en los primeros centímetros del suelo y en la mejora de indicadores biológicos como la densidad de lombrices y actividad de algunas enzimas del suelo (Studdert y Echeverría, 2002; AAPRESID, 2016; Irizar et al., 2017; Novelli et al., 2017).

Los efectos positivos sobre el balance de C orgánico por la inclusión de maíz en las secuencias (Oelbermann y Echarte, 2011; Novelli et al., 2017), debido a su gran aporte de residuos de cosecha con alta relación C/N, tiene su correlato en la mejora en propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo. Para el sureste de la región

pampeana de Argentina, las secuencias de cultivos con maíz tuvieron reducciones menores en el C orgánico del suelo a lo largo de los años en comparación con las secuencias que no incluyeron maíz (Figura 14.11; Studdert y Echeverría, 2002). Estas características les confieren a las secuencias que incluyen al maíz una alta capacidad de brindar servicios de regulación y de soporte.

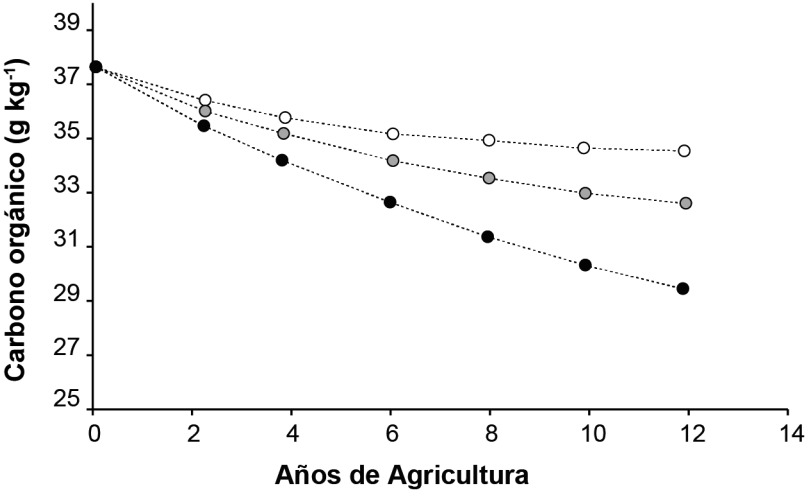


Figura 14.11: Evolución del Carbono orgánico del suelo en función de los años de agricultura en el sudeste bonaerense para las secuencias Maíz Maíz Trigo (círculos blancos), Girasol Girasol Trigo (círculos grises) y Soja Soja Trigo (círculos negros). Adaptado de Studdert y Echeverría (2002).

El impacto de la inclusión de maíz sobre el C orgánico del suelo depende del ambiente, i.e. de la combinación de prácticas de manejo y del clima, que condiciona la cantidad de rastrojos aportados y su composición (relación C/N). Maíces con altos niveles de fertilización reducen la relación C/N en los rastrojos aumentando su tasa de mineralización, por lo que se requirieron mayores cantidades de aportes de rastrojos para mantener un balance neutral de C orgánico en el suelo (Melchiori et al., 2014), i.e. cuando los aportes de C igualan a las pérdidas. Así, para mantener un balance neutral de C orgánico en el suelo fueron necesarias 4 t ha⁻¹ de aporte de rastrojos (relación C/N = 86) en un testigo sin fertilizar, y 6 t ha⁻¹ (relación C/N = 47) en un tratamiento con alta dosis de fertilización (276 kg N ha⁻¹) (Figura 14.12).

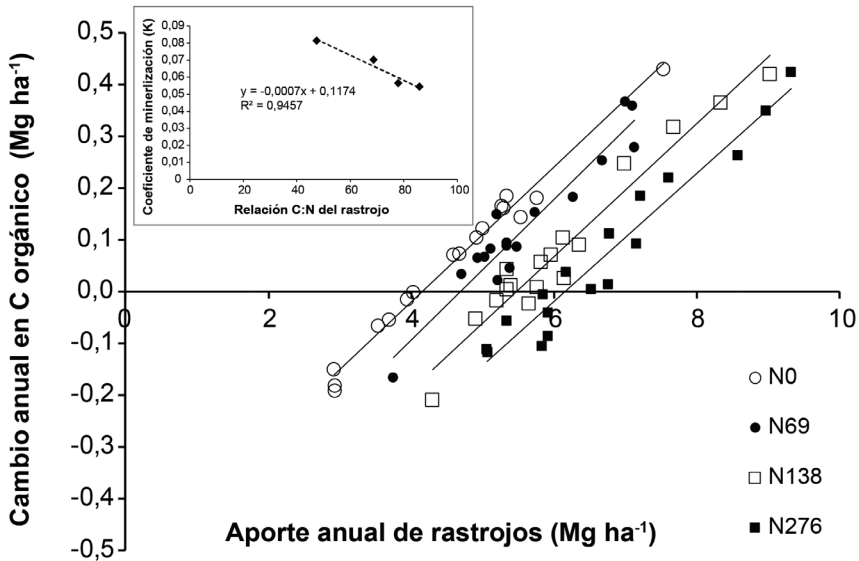


Figura 14.12: Cambio en el stock de Carbono (C) orgánico en el suelo en función de los aportes anuales de residuos de cosecha de maíz en diferentes tratamientos de fertilización nitrogenada. Figura inserta indica la reducción en el coeficiente de mineralización de los residuos en función del aumento en la relación C/N. Adaptado de Melchiori et al. (2014).

Por otro lado, el aporte de residuos de cosecha requerido para mantener un balance neutral de C orgánico en el suelo es cada vez mayor cuanto más alta es la concentración actual de C orgánico, y el balance es menor cuanto mayor es el contenido inicial de C orgánico (Figura 14.13, Lucas y Vitosh, 1978). Asimismo, la capacidad de almacenar carbono en función del aporte de residuos de cosecha realizado también depende de la textura del suelo, del clima y del sistema de labranza utilizado. Así, lejos de requerirse una cantidad fija de aportes de residuos de cosecha para mantener o mejorar el balance de C orgánico en el suelo, los requerimientos pueden ser variables según el ambiente. No obstante, queda claramente establecido que el aporte continuo de residuos por mejora de la perennidad, por la inclusión de maíz en la rotación y por la elección de un sistema de labranza de bajo disturbio (siembra directa o labranza reducida) es clave para mantener o mejorar el balance de C orgánico del suelo.

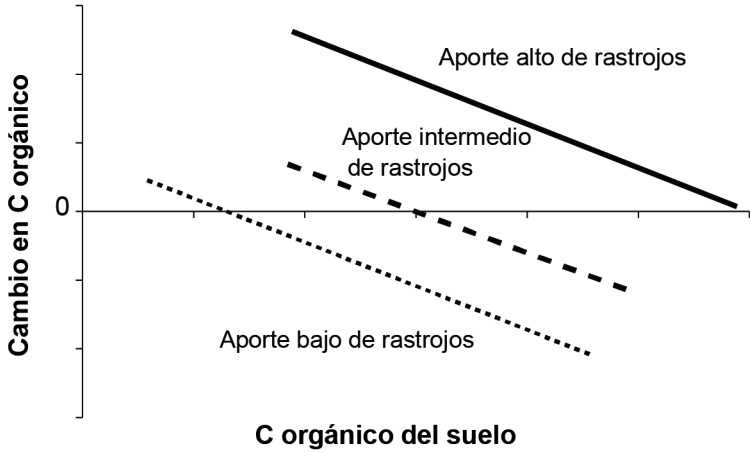


Figura 14.13: Representación esquemática del cambio anual en el stock de Carbono (C) orgánico en el suelo en función de la concentración de C orgánico del suelo para tres niveles de aportes de rastrojos, asociados directamente con los rendimientos de maíz obtenidos. Adaptado de Lucas y Vitosh (1978).

Expansión del maíz e intensificación sostenible

El conocimiento de las bases ecofisiológicas del maíz permitió adecuar el cultivo al ambiente y expandir la zona de producción.

En el estudio realizado en el sudeste bonaerense en el cual se delimitaron zonas relativamente homogéneas en características ambientales dentro de un establecimiento de Tandil (Monzon et al., 2018) se seleccionó la rotación más adecuada para cada ambiente físico caracterizado por la profundidad del suelo, las heladas y la presencia de napa, i.e. prácticas de Tipo II, ubicando al cultivo de maíz en las zonas homogéneas apropiadas.

El ajuste de la densidad de plantas y de la fecha de siembra asociado con las características de plasticidad de los genotipos (Ross et al., 2020; Rotili et al., 2020, 2021) y la mejora genética (Parra et al., 2020) (prácticas Tipo I) posibilitó incorporar el cultivo de maíz en la rotación (práctica Tipo II) en regiones donde antes no se lo cultivaba por ser los rendimientos inestables a causa de precipitaciones escasas y variables y/o suelos poco profundos (Capítulos 9, 12, y 13). Así, los nuevos conocimientos y el desarrollo de tecnologías, combinando prácticas de intensificación sostenible con base ecológica, permiten aprovechar los beneficios de la inclusión del maíz sobre una superficie agrícola cada vez más amplia.

14.5. Principales conceptos prácticos

- El maíz es un cultivo clave para la intensificación sostenible con base ecológica de los sistemas de producción. Su incorporación en la secuencia de cultivos produce ventajas en cuanto a productividad y sostenibilidad de los sistemas de producción.
- El cultivo de maíz muestra una respuesta mayor a prácticas Tipo I en comparación con otros cultivos.
- La inclusión del maíz en la secuencia de cultivos asegura alta eficiencia de uso de recursos, elevada producción de biomasa y una alta contribución al rendimiento agregado de la secuencia.
- La inclusión del maíz en la rotación mejora el balance de C en comparación con otros cultivos, debido a su gran aporte de residuos de cosecha con alta relación C/N.
- La inclusión del maíz en la rotación, asociada con el incremento del tiempo de ocupación de la tierra, permite una notable mejora en la productividad del agua y en otras métricas de eficiencia en el uso de recursos.
- Los nuevos conocimientos y los avances del mejoramiento abrieron la posibilidad de combinar al maíz con otros cultivos invernales para grano (como colza, arveja, garbanzo y cebada) o para cobertura (prácticas Tipo II).
- El ajuste del manejo del cultivo y la mejora genética (prácticas de Tipo I) posibilitan incorporar el cultivo en la rotación (práctica Tipo II) en regiones donde antes no se lo cultivaba por su baja estabilidad de rendimiento en esos ambientes.

14.6. Referencias

- AAPRESID. 2016. Sistemas Chacras Pergamino. Hacia una producción sustentable real. Resumen resultados 2011-2016. Sistemas Chacras AAPRESID.
- Alvarez C.; M. Taboada, S. Perelman y H. Morrás. 2014. Topsoil structure in no-tilled soils in the Rolling Pampas, Argentina. *Soil Research* 52: 533-542.
- Andrade, F. 2020. Los desafíos de la agricultura global. Ediciones INTA. 250 p. <https://repositorio.inta.gob.ar/handle/20.500.12123/9137>
- Andrade F.; M. Taboada, D. Lema, N. Maceira, H. Echeverría, G. Posse, D. Prieto, E. Sánchez, D. Ducasse, M. Bogliani, J. Gamundi, E. Trumper, J. Frana, E. Perotti, F. Fava y M. Mastrángelo. 2017. Los desafíos de la agricultura argentina. Satisfacer las futuras demandas y reducir el impacto ambiental. Ediciones INTA. 120 p.
- Andrade J.F., S.L. Poggio, M. Ermácora, y E.H. Satorre. 2015. Productivity and resource use in intensified cropping systems in the rolling pampa, Argentina. *Eur. J. Agron.* 67: 37–51. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.03.001>
- Andrade J.F., S.L. Poggio, M. Ermácora, y E.H. Satorre. 2017. Land use intensification in the

- Rolling Pampa, Argentina: Diversifying crop sequences to increase yields and resource use. *Eur. J. Agron.* 82: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.09.013>
- Boserup E. 1987. Agricultural growth and population change. In: EATWELL J., MILGATE M. and P. NEWMAN (Eds). *The New Palgrave: A Dictionary of Economics*. Macmillan, London and Basingstoke.
- Bullock D.G. 1992. Crop rotation. *Crit. Rev. Plant Sci.* 11: 309–326. <https://doi.org/10.1080/07352689209382349>.
- Casanave Ponti S.M., C.C. Videla, M.G. Monterubbianesi, F.H. Andrade y R.H. Rizzalli. 2020. Crop intensification with sustainable practices did not increase N₂O emissions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 292: 106828 <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.106828>.
- Casas R. y M. Albarracín. 2015. *El Deterioro del Suelo y del Ambiente en la Argentina*. PROSA. Centro para la Promoción de la Conservación del Suelo y del Agua. Editorial FECIC, Buenos Aires. p. 608.
- Cassman, K.G., 2017. Ecological intensification of maize-based cropping systems. *Better Crops* 101: 4–6. [http://www.ipni.net/publication/bettercrops.nsf/0/619D40B5E8D4C-2D585258124006AFEE2/\\$FILE/BC-2017-2.pdf](http://www.ipni.net/publication/bettercrops.nsf/0/619D40B5E8D4C-2D585258124006AFEE2/$FILE/BC-2017-2.pdf)
- Caviglia O.P. 2020. En: Satorre E. (Ed). *Sistemas productivos sostenibles: bases y experiencias para repensar el modelo de producción agrícola y sus relación con la ganadería*. AACREA, Buenos Aires, p. 71-89. Libro digital, PDF. ISBN 978-987-1513-31-4
- Caviglia O.P., R.H. Rizzalli, J.P. Monzon, F.O. García, R.J.M. Melchiori, J.J. Martinez, A. Cerudo, A. Irigoyen, P.A. Barbieri, N.V. Van Opstal y F.H. Andrade. 2019. Improving resource productivity at a crop sequence level. *Field Crop Res.* 235: 129–141. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.02.011>.
- Caviglia O.P., V.O. Sadras y F.H. Andrade. 2013. Modelling long-term effects of cropping intensification reveals increased water and radiation productivity in the south-eastern pampas. *Field Crop Res.* 149: 300–311. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.003>.
- Caviglia O.P. y F.H. Andrade. 2010. Sustainable intensification of agriculture in the Argentinean Pampas: Capture and use efficiency of environmental resources. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology* 3: 1-8. ISSN: 1752-3877
- Caviglia O.P., V.O. Sadras y F.H. Andrade. 2004. Intensification of agriculture in the south-eastern Pampas. I. Capture and efficiency in the use of water and radiation in double cropped wheat-soybean. *Field Crops Research* 87: 117-129. ISSN: 0378-4290
- Della Maggiora A., J. Gardiol y A Irigoyen. 2002. Capítulo 6. Requerimientos hídricos. En: Andrade, F. V. Sadras (Eds.). *Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja*. Facultad de Ciencias Agrarias UNMP, INTA
- Enrico J.M., C.F. Piccinetti, M.R. Barraco, M.B. Agosti, R.P. Ecclesia, y F. Salvagiotti. 2020. Biological nitrogen fixation in field pea and vetch: Response to inoculation and residual effect on maize in the Pampean region. *Eur J Agron.* 115: 126016
- FAO. 2015. *Conservation Agriculture* [www Document. URL <http://www.fao.org/ag/ca/1a.html>, (Accessed 20/12/2021)
- Fischer J., D.J. Abson, V. Butsic, M.J. Chappell, J. Ekroos, J. Hanspach, T. Kuemmerle, H.G. Smith y H. von Wehrden. 2014. Land sparing versus land sharing: moving forward. *Conserv. Lett.* 7: 149–157. <https://doi.org/10.1111/conl.12084>.
- Fischer R.A. y D.J. Connor. 2018. Issues for cropping and agricultural science in the next 20 years. *F. Crop Res.* 222: 121–142. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.03.008>.
- Florio E.L., J.L. Mercau, E.G. Jobbágy, y M.D. Nosoetto. 2014. Interactive effects of watertable depth, rainfall variation, and sowing date on maize production in the Western Pampas. *Agric. Water Manag.* 146: 75–83.
- Franco J.G.; M.T. Berti, J.H. Grabber, J.R. Hendrickson, C.C. Nieman, P. Pinto, D. Van Tassel y V.D. Picasso 2021. Ecological intensification of food production by integrating for-

- ges. *Agronomy* 11: 2580. <https://doi.org/10.3390/agronomy11122580>
- Franzluebbers A., J. SAWCHIK y M. TABOADA. 2014. Agronomic and environmental impacts of pasture-crop rotations in temperate North and South America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 190: 18-26.
- Goudriaan J. y J.L.Monteith. 1990. A mathematical function for crop growth based on light interception and leaf area expansion. *Anal. Bot.* 66: 695–701. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088084>
- INDEC. 2021. Censo Nacional Agropecuario 2018: resultados definitivos. In: Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Instituto Nacional de Estadística y Censos - INDEC, 1aed. INDEC.
- Irizar A., L. Milesi Delaye y A. Andriulo. 2017. Rotaciones de cultivo bajo siembra directa. ¿Secuestro de carbono asegurado? Actas Simposio Fertilizar 2017. Rosario.
- ISO. 2006a. Environmental management – Life cycle assessment: Principles and framework (ISO 14040:2006). European Committee for Standardization, Brussels, Belgium.
- ISO. 2006b. Environmental management – Life cycle assessment: Requirements and guidelines (ISO 14044:2006). European Committee for Standardization, Brussels, Belgium.
- Jobbagy E.G., S. Aguiar, G. Pineiro y L.A. Garibaldi. 2021. Impronta ambiental de la agricultura de granos en Argentina: revisando desafíos propios y ajenos. *Ciencia Hoy* 29: 35–44.
- Kovach J., C. Petzoldt, J. Degni y J. Tette. 1992. A method to measure the environmental impact of pesticides. *N.Y. Food Life Sci. Bull.* 139: 1–8.
- Lucas R. y M. Vitosh. 1978. Soil Organic Matter Dynamics. Michigan State University Agricultural Experiment Station and Cooperative Extension Service. Research Report. Crop and Soil Sciences. 12 p.
- Melchiori R.J.M., L.E. Novelli, V.C. Gregorutti, y O.P. Caviglia. 2014. Stover quality and soil organic carbon in long-term nitrogen-fertilized maize. *Agronomy Journal*. 106: 1709-1716. ISSN: 1435-0645
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Monzon J.P., F.H. Andrade, V.O. Sadras, J. Zubiaurre y P.A. Calviño. 2018. Precision agriculture based on crop physiological principles improves whole-farm yield and profit: a case study. *Eur. J. Agron.* 99: 62–71.
- Monzon J.P., J.L. Mercáu, J.F. Andrade, O.P. Caviglia, A.G. Cerrudo, A.G. Cirilo, C.R.C. Vega, F.H. Andrade y P.A. Calviño. 2014. Maize–soybean intensification alternatives for the Pampas. *F. Crop. Res.* 162: 48–59. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.03.012>
- Mortimore M. y M. Tiffen. 1995. Population and Environment in Time Perspective: the Machakos Story. In: BINNS T. (Ed) *People and Environment in Africa*. John Wiley & Sons, Chichester. p. 69-89.
- Novelli L. E., O.P. Caviglia y G. Piñeiro. 2017. Increased cropping intensity improves crop residue inputs to the soil and aggregate-associated soil organic carbon stocks. *Soil & Tillage Research* 165: 128-136.
- Novelli L. E., O.P. Caviglia, M.G. Wilson y M.C. Sasal. 2013. Land use intensity and cropping sequence effects on aggregate stability and C storage in a Vertisol and a Mollisol. *Geoderma* 195-196: 260-267. ISSN: 0016-7061
- Nicoloso R.S. y C.W.Rice. 2021. Intensification of no-till agricultural systems: An opportunity for carbon sequestration. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 85: 1–15. <https://doi.org/10.1002/saj2.20260>
- Oelbermann M. y L. Echarte. 2011. Evaluating soil carbon and nitrogen dynamics in recently established maize-soybean inter-cropping systems. *Eur. J. Soil Sci.* 62: 35–41. ht-

- [tps://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01317.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01317.x)
- Ojeda J.J., O.P. Caviglia, M.G. Agnusdei y P.M. Errecart. 2018. Forage yield, water and solar radiation-productivities of perennial pastures and annual crops sequences in the south-eastern Pampas of Argentina. *Field Crops Res.* 221: 19–31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.02.010>.
- Parra G., L. Borrás, y B.L. Gambin. 2020. Maize long-term genetic progress explains current dominance over sorghum in Argentina. *Eur. J. Agron.* 119: 126122. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126122>.
- Peyraud J., M. Taboada y L. Delaby. 2014. Integrated crop and livestock systems in Western Europe and South America: A review. *European Journal of Agronomy* 57: 31-42.
- Picone L.I., C. Bayer, C.C. Videla, R.H. Rizzalli, S.M. Casanave Ponti, F.H. Andrade y F.O. García. 2021. Nitrous oxide emissions in maize on Mollisols in the Pampas of Argentina. *Geoderma Regional*, 24: e00362. <https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2021.e00362>
- Piñeiro G., P. Pinto, S. Arana, J. Sawchik, J.I. Diaz, F. Guiterrez, y R. Zarza. 2014. Cultivos de servicio: integrando la ecología con la producción agrícola. XXVI Reunión Argentina de Ecología. Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.
- ReTAA. 2021a. Prácticas ambientales en la producción agrícola Argentina. Informe Mensual N°41. Bolsa de Cereales de Buenos Aires. ISSN 2591-4871.
- ReTAA. 2021b. Brechas de nutrientes en maíz y soja. Informe Mensual N°49. Bolsa de Cereales de Buenos Aires. ISSN 2591-4871.
- Rimski-Korsakov H., C.R. Alvarez y R.S. Lavado. 2015. Cover crops in the agricultural systems of the Argentine Pampas. *J. Soil Water Conserv.* 70: 134A–140A. <https://doi.org/10.2489/jswc.70.6.134A>.
- Ross F., J. Di Matteo y A. Cerrudo, A. 2020. Maize prolificacy: a source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought prone environments. *Field Crop Res.* 247: 107699 <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107699>.
- Rotili D.H., P. de Voil, J. Eyre, L. Serafin, D. Aisthorpe, G.A. Maddonni y D. Rodríguez. 2020. Untangling genotype x management interactions in multienvironment on-farm experimentation. *Field Crop Res.* 255: 107900 <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107900>.
- Rotili D.H., L.G. Abeledo, P. deVoil, D. Rodríguez y G.A. Maddonni. 2021. Exploring the effect of tillers on the water economy, plant growth and kernel set of low-density maize crops. *Agric. Water Manag.* 243: 106424 <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106424>.
- Satorre E. y F. Andrade. 2020. Cambios productivos y tecnológicos de la agricultura extensiva argentina en los últimos quince años. *Ciencia Hoy* 29: 19-27.
- Sasal M.C., A.E. Andriulo, M.G. Wilson, y S.I. Portela. 2010a. Pérdidas de glifosato por drenaje y escurrimiento en Molisoles bajo siembra directa. *Información Tecnológica* 2: 135–142
- Sasal M.C., M.G. Castiglioni y M.G. Wilson. 2010b. Effect of crop sequences on soil properties and runoff on natural-rainfall erosion plots under no tillage. *Soil Tillage Res.* 108: 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.03.010>.
- Sharpley A.N., T. Daniel, G. Gibson, L. Bundy, M. Cabrera, T. Sims, R. Stevens, J. Lemunyon, P. Kleinman y R. Parry. 2006. Best Management Practices To Minimize Agricultural Phosphorus Impacts on Water Quality USDA, ARS-163, 44p.
- Steinbach H. y R. Alvarez R. 2006. Changes in soil organic carbon contents and nitrous oxide emissions after introduction of no-till in Pampean agroecosystem. *Journal of Environmental Quality* 35: 3-13.
- Studdert G. y H. Echeverría. 2000. Crop Rotations and Nitrogen Fertilization to Manage Soil Organic Carbon Dynamics. *Soil Science Society of America Journal.* 64: 1496-1503.
- Studdert G. y H. Echeverría. 2002. Soja, girasol y maíz en los sistemas de cultivos en el su-

- deste bonaerense. Capítulo 14 en: F. Andrade; V. Sadras (ed.). Bases para el manejo del maíz el girasol y la soja. 2.a edición. INTA, FCA UNMP.
- Thrupp L.A. 2002. Linking agricultural biodiversity and food security: the valuable role of agrobiodiversity for sustainable agriculture. *Int. Aff.* 76: 283–297. <https://doi.org/10.1111/1468-2346.00133>.
- Van Opstal N.V., O.P. Caviglia, y R.J.M. Melchiori. 2011. Water and solar radiation productivity of double-crops in a humid temperate area. *Australian Journal of Crop Science* 5: 1760-1766. ISSN:1835-2707
- Videla-Mensegue H., O.P. Caviglia, A. Degioanni, J. Marcos y E. Bonadeo. 2021. Modelling water productivity for ecological intensification of crop sequences in the inner Argentinean pampas. *Field Crop. Res.* 271: 108246. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108246>
- Videla-Mensegue H., O.P. Caviglia y V.O. Sadras. 2022. Functional crop types are more important than diversity for the productivity, profit and risk of crop sequences in the inner Argentinean Pampas. *Agricultural Systems*, 196: 103333. ISSN 0308-521X
- Von Bertalanffy L. 1950. An outline of general system theory. *British Journal for the Philosophy of Science* 1: 134–165.
- Whittaker R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279–338.
- Zhang L., W.R. Dawes y G.R. Walker. 2001. The response of mean annual evapotranspiration to vegetation changes at catchment scale. *Water Resour. Res.* 37: 701–708.



Capítulo 15

Calidad del grano

Alfredo Cirilo

Natalia Izquierdo



15. Calidad del grano

Alfredo Cirilo y Natalia Izquierdo

15.1. Estructura y composición del grano

Existe una amplia gama de tipos de granos de maíz. Las diferencias entre estos maíces radican en el tamaño, forma y color del grano, la dureza de su endosperma y la composición química. Tales diferencias condicionan la aptitud del grano para diferentes usos y destinos.

El componente más abundante del grano de maíz es el almidón, que representa entre 61 y 78% del peso seco del grano. Este carbohidrato está formado por dos tipos de cadenas: la amilosa (cadenas lineales unidas con enlaces α -1,4) y la amilopectina (cadenas ramificadas que presentan cadenas lineales unidas con enlaces α -1,4 con ramificaciones en enlaces α -1,6). El almidón se almacena en estructuras de reserva denominadas amiloplastos dentro de las células del endosperma y constituye la principal fuente de energía para la futura planta durante la germinación y primeras etapas de vida de la plántula.

Las proteínas representan entre el 6 y 12% del peso seco del grano. Al igual que en otros cereales, incluyen algunas proteínas metabólico-estructurales, fundamentales para la estructura y el metabolismo del grano, y otras proteínas que tienen función de reserva. De estas últimas, la fracción más importante es la de prolaminas denominadas zeínas. Hay cuatro tipos de zeínas según su composición y peso molecular y se organizan en estructuras esféricas denominadas cuerpos proteicos en el interior de las células del endosperma. La denominada fracción zeínas-2 (conformada por beta y gamma zeínas) se localiza en la periferia de los cuerpos proteicos, estableciendo uniones entre cuerpos proteicos vecinos mediante la formación de puentes disulfuro por su contenido en aminoácidos azufrados. La fracción denominada zeínas-1 (conformada por alfa y delta zeínas), en cambio, constituye el relleno de los cuerpos proteicos, aportando estabilidad mecánica a esa estructura (Lending y Larkins, 1989; Mazhar y Chandrashekar, 1995; Shewry y Halford, 2002). Las zeínas se caracterizan por poseer bajo contenido de lisina, lo que hace que el grano de maíz sea deficiente en este aminoácido esencial. Se han desarrollado maíces con mayores niveles de lisina que los tradicionales como consecuencia de la reducción por mejora genética del contenido de zeínas e incremento de otras proteínas más ricas en este aminoácido; sin embargo, como ocurre en numerosos casos de genotipos seleccionados específicamente, la mejora en calidad es castigada con menores rendimientos y la presencia de atributos agronómicamente poco deseables.

Los cuerpos proteicos unidos entre sí conforman una estructura en red dentro de la cual se forman y crecen los amiloplastos. El grado de compactación entre ambos tipos de estructuras endospermáticas, los amiloplastos y los cuerpos protei-

cos, define la dureza del endosperma (Gooding y Davies, 1997; Cirilo y Andrade, 1998). Cuando el grado de compactación es leve, el endosperma resultante en esa parte del grano es harinoso, mientras que si el grado de compactación es intenso, el endosperma de esa porción es vítreo. La dureza resultante del grano dependerá de la proporción de endosperma vítreo y harinoso. Así, hay algunos tipos de grano con textura totalmente harinosa, otros que son totalmente vítreos y hay granos intermedios con relaciones variables de ambos tipos de endosperma. La dureza de los granos está condicionada, en gran parte, por la composición química de ambos componentes mayoritarios del grano. La abundancia, composición zeínica y firmeza de la red proteica condicionan la compactación que se logrará en el endosperma y así, su dureza (Robutti et al., 2000b; Gerde et al., 2016). Por su parte, la composición química del almidón también influye sobre la determinación de la dureza del endosperma ya que cuanto mayor sea la proporción de amilosa en el almidón de los amiloplastos mayor será el grado de dureza que pueda alcanzar el endosperma debido a que las cadenas lineales de amilosa son más compresibles que las de amilopectina dentro de la red de cuerpos proteicos que los comprime. En efecto, los endospermas córneos poseen por lo general mayor concentración de amilosa que los harinosos (Dombrink-Kurtzman y Knutson, 1997).

El tercer componente mayoritario del grano de maíz es el aceite, que se concentra en el embrión, a diferencia del almidón y las proteínas que se encuentran en su mayor parte en el endosperma del grano. El grano entero de maíz, al igual que otros cereales, posee relativamente baja concentración de aceite (3-6%, Mason y Cruz-Mason 2002), pero el germen aislado posee una concentración de aceite comparable a la de los granos oleaginosos (>40%).

15.2. Usos y procesamiento industrial

La mayor proporción de la producción mundial de maíz se destina a la alimentación animal integrando raciones, mientras que el resto es procesado en diversas industrias. En efecto, los granos de maíz tienen una muy amplia gama de aplicaciones industriales. El procesamiento industrial diferirá según el producto a obtener. Los tres principales procesamientos son la molienda seca, la molienda húmeda y la fermentación. En la industria de la molienda seca, se realiza una separación de los componentes anatómicos del grano (pericarpio, germen y endosperma) y se fracciona el endosperma en trozos de diverso tamaño durante el proceso de molienda. Los trozos de mayor tamaño, denominados flaking grits, son destinados a la elaboración de cereales para desayuno, snacks, cerveza y otros. Estos trozos de endosperma, de constitución mayoritariamente vítrea, son los de mayor valor comercial. También se obtienen de la molienda otras fracciones de endosperma de menor tamaño de partícula, como sémolas y harina de maíz. Si bien hay diversos factores que influyen en el rendimiento de flaking grits durante la molienda (forma del grano, tamaño, ajustes del proceso mecánico), los granos de mayor dureza endospermática son los que mayor rendimiento de flaking grits producen, mientras que los granos de menor

dureza producen en la molienda una mayor cantidad de fracciones de bajo valor. El secado postcosecha es fundamental en los granos destinados a la molienda seca ya que, si se realiza en forma incorrecta, con apuro y temperatura excesiva, puede afectar el proceso de fraccionamiento de la industria debido a que genera fisuras internas en el endosperma córneo que reducen el rendimiento de flaking grits durante la molienda, aumentando la proporción de fracciones de menor valor.

En la industria de la molienda húmeda el objetivo es extraer el almidón nativo o puro del endosperma del grano. Ese almidón posee numerosos usos y aplicaciones en la industria vinculados a su capacidad endulzante y espesante, entre otros atributos. El proceso de extracción implica la maceración del grano con agua y agregado de dióxido de azufre que, junto con enzimas proteasas propias del grano, ablandan las estructuras que contienen el almidón. Mediante diversos procesos físicos se separan el pericarpio y el germen del resto del grano y luego se separan las proteínas y el almidón del endosperma. La industria de molienda húmeda demanda granos con alto contenido de almidón y sin excesiva dureza de endosperma ya que la misma retarda el proceso de maceración. Un mal secado del grano con elevada temperatura en la postcosecha también puede afectar su rendimiento de almidón en la molienda húmeda ya que dificulta el proceso de maceración y la obtención del almidón puro al incrementar su ligamiento con las proteínas.

El germen separado del resto de las estructuras del grano durante la molienda se destina a la industria aceitera para extraer su aceite crudo. Este aceite, una vez refinado, posee muy buenas características organolépticas y culinarias que lo hacen apto para el consumo humano. Es un aceite suave, bastante estable y con alta cantidad de tocoferoles. Los ácidos grasos que componen el aceite y su concentración son: palmítico (8,6-16,5%), esteárico (0-3,3%), oleico (20,0-42,2%), linoleico (34,0-65,6%), linolénico (0-1,1%), araquídico (0-1,1%) y cantidades menores de otros ácidos grasos (Codex Alimentarius Commission, 2019). El germen desgrasado es un producto rico en proteínas y se lo utiliza para la alimentación animal conformando, junto con el pericarpio del grano, el hominy feed. Dado su uso en alimentación animal directa, un aspecto importante a evaluar en los granos destinados a esta industria es su contenido de micotoxinas nocivas para la salud de los animales ya que las mismas se pueden concentrar durante el procesamiento industrial.

Por su lado, la industria de la fermentación tiene como objetivo la obtención de bioetanol a partir de los carbohidratos del grano. El procesamiento del grano con este destino involucra las etapas de preparación del sustrato, la fermentación y la destilación del fermentado. En la preparación del sustrato, el grano es molido en harina y tratado con enzimas para obtener los azúcares fermentables. Para ello, se recurre a la acción de enzimas alfa-amilasas que producen la licuefacción del almidón y luego se le agrega una enzima secundaria (glucoamilasa) para convertir las moléculas del almidón licuado en azúcares fermentables (dextrosa). La fermentación es el proceso por el cual esos azúcares son transformados en etanol y gas carbónico por la acción de levaduras. Finalmente, en la destilación el etanol resultante del proceso anterior es separado del caldo de fermentación y purificado.

Del proceso de destilación se obtienen además dos subproductos importantes: el anhídrido carbónico y los granos destilados. El anhídrido carbónico se obtiene en grandes cantidades durante la fermentación y se puede recoger, limpiar de residuos de alcohol, comprimir y ser usado como gasificante de bebidas o para congelar carne. Los granos destilados, ya sea húmedos o secos, componen la burlanda o DGS que se destina a la alimentación animal.

Cada una de las tres industrias descritas demanda una calidad específica de grano tal que les permite maximizar el rendimiento industrial por hacer más eficientes los respectivos procesos industriales. Dicha calidad depende de la composición del grano de maíz. Por lo tanto, es conveniente conocer los factores que modifican esa composición.

15.3. Efectos ambientales sobre la calidad del grano de maíz

Durante el crecimiento del cultivo en el campo se van sintetizando y acumulando a lo largo del período de llenado de los granos los componentes que conformarán el grano cosechado, definiendo así su calidad final. Las dinámicas de síntesis y acumulación de los distintos componentes del grano, gobernadas por regulaciones enzimáticas y la disponibilidad de sustrato para las reacciones, pueden ser influenciadas por el ambiente de producción, por lo que la composición final del grano es el resultado del balance de las distintas rutas metabólicas. Así es como existe una importante variabilidad en la calidad de los granos a obtener, incluso dentro de un mismo genotipo, que puede ser explorada según la oferta de recursos y condiciones ambientales de la localidad y el año de producción, así como también por las decisiones de manejo del cultivo que pueden modificar su aprovechamiento o mitigación. Un aspecto relevante en la producción de maíz es que la calidad del grano y el rendimiento del cultivo no necesariamente van de la mano. La calidad se determinará principalmente por las condiciones ambientales y de cultivo durante el periodo de llenado de los granos mientras que el rendimiento dependerá mayormente de las condiciones de crecimiento durante el período de floración (Andrade et al., 1999; Capítulo 4).

Reducciones en la disponibilidad de fotoasimilados por grano (relación fuente/destino) que reducen el tamaño del grano también afectan el contenido y concentración de sus componentes principales (almidón, proteínas y aceite). En términos relativos, las proteínas son las más sensibles a tales cambios (Uhart y Andrade, 1995; Borrás et al., 2002). Esto se debe a que una limitación en la disponibilidad de fotoasimilados para los granos durante su etapa de llenado también reduce el suministro de los mismos a las raíces, afectando la absorción de nitrógeno del suelo para complementar la removilización hacia los granos del nutriente localizado en las estructuras vegetativas, limitando la síntesis de proteínas en el grano en situaciones de elevada demanda para el llenado de granos (Pan et al., 1995). De esta manera, el contenido de proteínas del grano resulta muy sensible a las condiciones a las que

se expone el cultivo. Analizando datos de experimentos realizados durante varios años en diversas localidades de la zona productora de maíz en Argentina con híbridos de maíz de diferente dureza endospermática, Cerrudo et al. (2017) observaron que en todos ellos la concentración de proteínas aumentó a medida que mejoró la calidad del ambiente evidenciada por el mayor rendimiento en grano logrado. En cambio, a diferencia de lo que ocurre con las proteínas, la acumulación de almidón en el grano es más estable frente a variaciones en la calidad del ambiente de cultivo ya que la removilización de las reservas de fotoasimilados de la planta (carbohidratos solubles acumulados principalmente en tallo) permite amortiguar las variaciones en la fotosíntesis actual y proveer los recursos necesarios para sostener la síntesis del almidón del grano durante su llenado. Sólo en condiciones muy extremas, con severas restricciones para el crecimiento del cultivo en la etapa de postfloración, se pueden observar reducciones en la concentración de almidón en el grano de maíz.

La concentración de aceite del grano es también un carácter bastante estable en maíz y poco influenciado por el ambiente (Tanaka y Maddonni, 2008). Recientemente Abdala et al. (2018) caracterizaron la composición del grano de 32 híbridos de maíz difundidos actualmente en Argentina y observaron que la concentración de aceite varió sólo entre 4,5 y 5,5%. La estabilidad en la concentración de aceite del grano ante cambios en el ambiente también fue observada en híbridos seleccionados por alta concentración de aceite. En efecto, tanto en híbridos convencionales como en los de alto aceite la concentración de aceite sólo se redujo en condiciones extremas de crecimiento del cultivo como, por ejemplo, con altos niveles de defoliación (Mangen et al., 2005; Thomison y Nafziger, 2003).

Atendiendo a estas generalidades referidas a variaciones de los tres componentes principales del grano de maíz (almidón, proteína y aceite), se presentan a continuación y con mayor detalle los efectos del ambiente de producción, la elección del genotipo y las decisiones de manejo agronómico del cultivo sobre la determinación de dos de las principales cualidades del grano que refieren a sendas calidades para destinos específicos de uso: la dureza del endosperma y la composición del aceite.

15.3.1. Dureza del endosperma

La dureza del endosperma es una característica intrínseca del genotipo (Robutti et al., 2000a, Duarte et al., 2005, Gerde et al., 2016, Abdala et al., 2018). Sin embargo, las condiciones ambientales, principalmente durante el llenado de los granos, repercuten sobre el tamaño (Cirilo y Andrade, 1996; Borrás y Otegui, 2001; Cerrudo et al., 2013) y composición del grano (Borrás et al., 2002) y sobre su dureza (Eyherabide et al., 2004; Cirilo et al., 2011; Mayer et al., 2019; Tamagno et al., 2016). Las variaciones ambientales son particularmente importantes en Argentina dada la amplitud de su área maicera que involucra una extensa franja latitudinal (Hall et al., 1992; Capítulo 1) que genera, junto a la combinación de diversas prácticas de manejo (fechas de siembra, fertilización, densidad de plantas, etc.), una varia-

da gama de condiciones de crecimiento del maíz en las cuales se producen sus granos. Atendiendo a esto, Cerrudo et al. (2017) analizaron una red de ensayos que incluyó varias localidades del área maicera de Argentina distribuidas sobre una extensa transecta latitudinal (desde Corrientes a Viedma, entre 27 y 40° LS) donde evaluaron varias fechas de siembra (desde comienzos de primavera hasta inicios del verano), distintos niveles de fertilización (nitrogenada y azufrada) e híbridos de diversa expresión de dureza de endosperma (flint, semidentado y dentado) de similar largo de ciclo de crecimiento usados en la región. Como resultado reportaron que la condición de crecimiento (definida por la combinación de fecha de siembra, manejo de la fertilización y localidad) explicó el 64 % de la variación en la dureza del grano mientras que el genotipo sólo explicó el 22% de dicha variación.

Cirilo et al. (2011) indagaron los procesos afectados por las variaciones del ambiente y del manejo del cultivo y que están involucrados en la determinación de la dureza del grano de maíces 'flint' en experimentos a campo realizados en esa área maicera de Argentina. Estos autores encontraron granos más pesados y más duros a medida que las condiciones para el crecimiento del cultivo durante la etapa postfloración incrementaron la relación fuente/destino para el llenado de los granos. En efecto, Cerrudo et al. (2017), evaluando la transecta latitudinal mencionada anteriormente, hallaron una firme asociación entre la dureza del grano (estimada por la relación de molienda de fracciones gruesas y finas resultantes del molino) y la fuente de fotoasimilados disponible durante el llenado de los granos (Figura 15.1). Por consiguiente, junto con la elección del híbrido a sembrar, resultan estratégicas las decisiones de manejo agronómico que aseguren una buena provisión de fotoasimilados a los granos para su llenado durante la etapa de postfloración, tales como las siembras tempranas, el empleo de densidades moderadas de plantas y la provisión de una buena disponibilidad de nutrientes, todas ellas adecuadamente ajustadas a la oferta edafoclimática de cada localidad, ya que permitirán la obtención de granos con la dureza buscada.

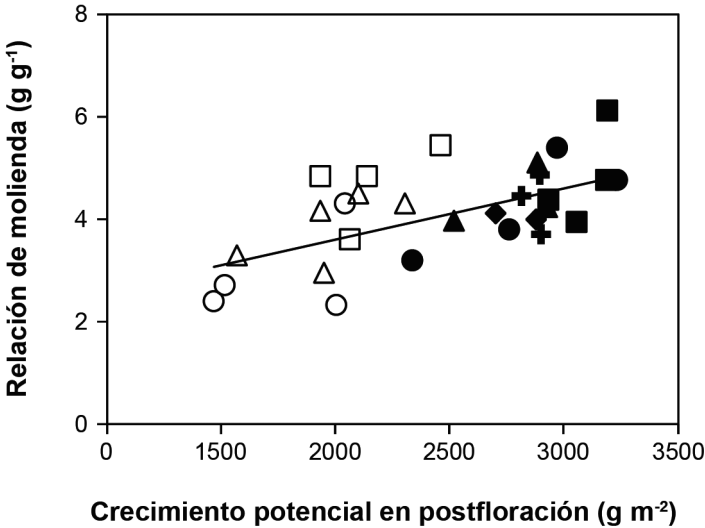


Figura 15.1: Dureza del grano de maíz en función de la fuente de fotoasimilados disponible (estimada por el crecimiento potencial del cultivo en postfloración) para fechas de siembra temprana (símbolos llenos) y tardía (símbolos vacíos) en diferentes localidades en transecta latitudinal del área maicera de Argentina: Corrientes-27°LS (diamantes), Paraná-31°LS (cruces), Pergamino-33°LS (cuadrados), Balcarce-37°LS (círculos), and Viedma-40°LS (triángulos). Cada punto es el promedio de tres híbridos de distinta aptitud para la molienda seca creciendo sin limitantes hídricas ni nutricionales en distintas localidades de la región maicera argentina ($y = 1,02 \cdot 10^{-3}x + 1,6$; $R^2 = 0,37$, $P < 0,001$). (Adaptado de Cerrudo et al., 2017).

Las proteínas del grano

El efecto de las variaciones ambientales sobre la dureza del endosperma resultan de su influencia sobre la síntesis y deposición de las proteínas de reserva (tipos de zeínas) y del almidón (amilosa y amilopectina) del grano. Wegary et al. (2011) y Gerde et al. (2016) reportaron aumentos en la deposición de proteínas en los granos de maíz frente a adiciones crecientes de fertilización nitrogenada. Dada su reconocida incidencia en la síntesis de proteínas, la disponibilidad de nitrógeno para el cultivo es, entonces, uno de los factores que influyen sobre la dureza del endosperma. En los experimentos anteriormente mencionados sobre la transecta latitudinal con diversos tipos de maíces, se han encontrado aumentos en la dureza del grano junto con incrementos en las proteínas del grano y el rendimiento del cultivo, en respuesta al agregado de fertilizante nitrogenado en momentos cercanos a la floración, incluso en los mejores ambientes de producción (Cirilo y Cerrudo, 2014; Cerrudo et al., 2017). La Figura 15.2 muestra la directa relación entre las respuestas relativas de la dureza del grano (relación de molienda) y del rendimiento a la mejora en la nutrición nitrogenada en floración (Cirilo y Cerrudo, 2014).

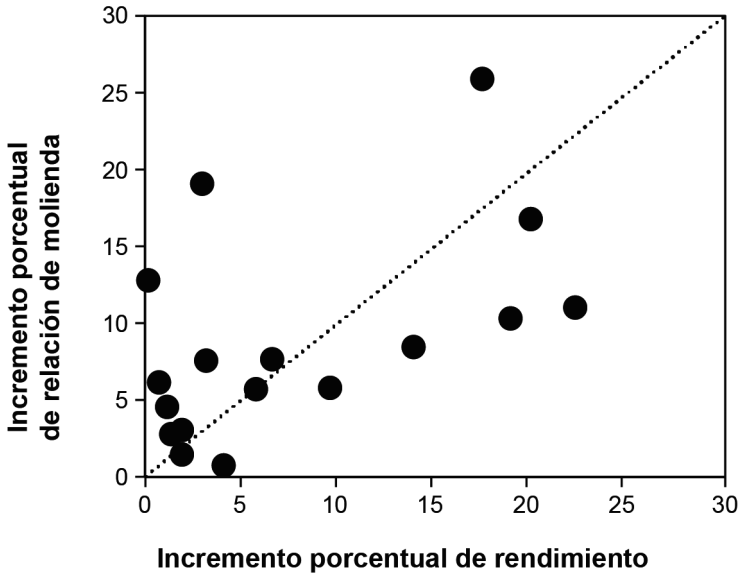


Figura 15.2: Relación entre los incrementos porcentuales resultantes de refertilización en prefloración respecto del testigo de la relación de molienda y del rendimiento en grano (promedios de tres híbridos de distinta aptitud para la molienda seca) en distintas localidades de la región maicera argentina. La línea punteada representa la relación 1:1 entre ambas variables. (Adaptado de Cirilo y Cerrudo, 2014).

Siendo que las zeínas, y particularmente las zeínas-1, alcanzan su mayor deposición durante las fases finales del llenado del grano (Ingle et al., 1965; Guo et al., 2013), es esperable que los incrementos en el contenido total de proteína del grano de maíz (por mayor disponibilidad de fotoasimilados para el crecimiento del grano en postfloración y por agregado de fertilizante nitrogenado en floración) se correspondan directamente con el contenido de zeínas, y que sea la fracción de zeínas-1 la que predomine en los granos más pesados, determinando una matriz proteica más fuerte en el endosperma (Singletary et al., 1990; Lee et al., 2006). En este sentido, se ha reportado que el contenido de zeínas-1 en granos de maíz es la fracción zeínica más influenciada por el ambiente del cultivo (Robutti et al., 2005; Gerde et al., 2016), mientras que el contenido de zeínas-2 resulta más dependiente del genotipo (Mestres y Matencio, 1996; Eyhéabide et al., 1996; Robutti et al., 2000a). Cerrudo et al. (2019), analizando el comportamiento de varios híbridos comerciales de maíz con variabilidad genética en dureza (desde granos dentados a 'flint') en la mencionada diversidad de ambientes y condiciones de producción de Argentina, también encontraron que las variaciones en la proteína de los granos están más explicadas por variaciones en el componente de zeínas-1 que de zeínas-2. La composición relativa de ambos tipos de zeínas en los cuerpos proteicos del endosperma afecta su dureza (Robutti et al., 1997). En este sentido, Cerrudo et al. (2017),

sobre la misma base de datos, reportaron que, si bien el ranking de dureza de los distintos tipos de híbridos analizados se mantuvo a través de todas las condiciones de cultivo evaluadas, las diferencias entre híbridos se incrementaron cuando dichas condiciones mejoraron favoreciendo la expresión de mayores valores de dureza y de rendimiento en grano. Por lo tanto, nuevamente, además de la correcta elección del genotipo es conveniente evitar la siembra con altas densidades y fechas tardías (particularmente en localidades de clima fresco de mayor latitud con período estival corto) y, a la vez, asegurar una buena nutrición mineral, especialmente nitrogenada, para obtener granos con la dureza requerida por la molienda seca.

El almidón del grano

El almidón del grano de maíz también es sensible a variaciones en las condiciones de producción del cultivo y se ha reportado variabilidad en la participación de la amilosa en dicha composición frente a distintos ambientes de producción. En este sentido, Martínez et al. (2017), analizando los granos de la red de ensayos realizados sobre la anteriormente mencionada transecta latitudinal (27-40° LS) en Argentina, observaron que la relación amilosa/almidón se incrementó hacia el norte de dicha transecta y que las fechas tardías presentaron menor porcentaje de amilosa en todas las localidades evaluadas. Estos autores observaron que la temperatura mínima durante el llenado efectivo de los granos fue la variable que mejor se asoció con las variaciones en el porcentaje de amilosa del grano y en la relación amilosa/almidón, siendo ambos valores mayores cuanto más elevada fue esa temperatura (Figura 15.3). Martínez et al. (2019) confirmaron esta relación con experimentos específicos a campo donde manipularon la temperatura de las espigas en distintos momentos del llenado de los granos, encontrando que la primera etapa del llenado efectivo fue la más sensible, mientras que variaciones severas en la relación fuente/destino o en la oferta nutricional no afectaron de manera notable la composición del almidón. Estos cambios se pueden explicar por el efecto directo que tiene la temperatura sobre la actividad de las enzimas involucradas en la síntesis de los constituyentes del almidón (Lenihan et al., 2005). Particularmente la actividad de la enzima ramificadora del almidón, la que genera las uniones α -1,6 conformando la amilopectina (James et al., 2003), sería la más afectada por el aumento de la temperatura. Así, incrementos térmicos en el ambiente de cultivo durante el período de llenado de los granos disminuirían la actividad de esta enzima y por ende la síntesis de amilopectina, incrementando en consecuencia la proporción de amilosa en el almidón. Considerando que la amilosa es más compresible que la amilopectina por la red proteica en que están insertos los amiloplastos en la matriz del endosperma, estos cambios impactan sobre la dureza del grano. Por lo tanto, la elección de localidades de ambientes más cálidos de menor amplitud térmica para la producción de maíz y la siembra en fechas tempranas permitirían obtener granos de mayor dureza que en otras localidades de mayor latitud o en siembras más demoradas.

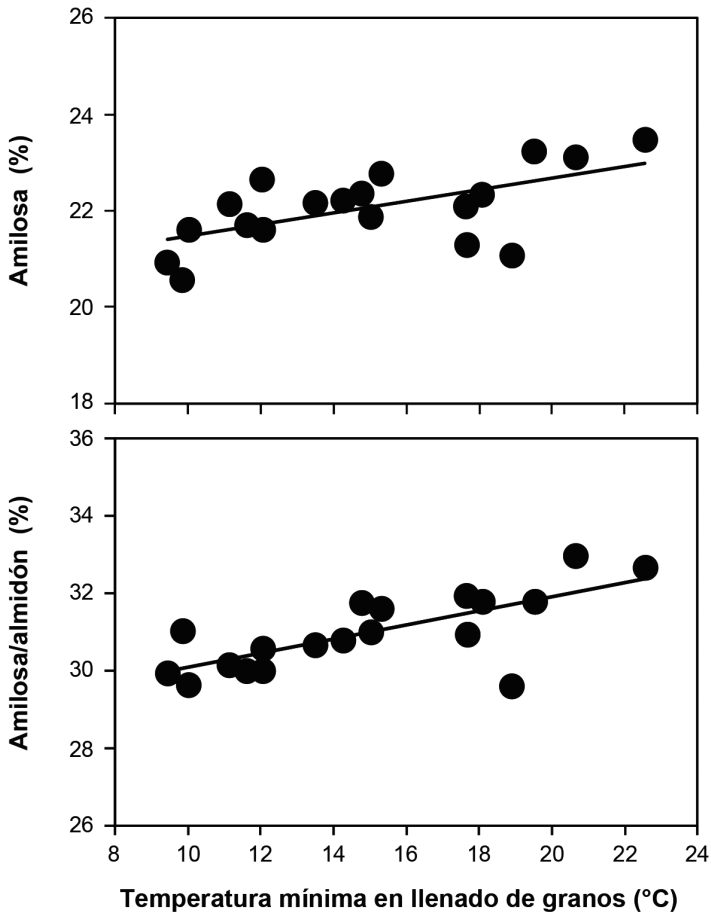


Figura 15.3: Porcentajes de amilosa (figura superior) y relación amilosa/almidón (figura inferior) en función de la temperatura mínima durante el período de llenado efectivo de los granos (promedios de tres híbridos de distinta aptitud para la molienda seca) en distintas localidades de la región maicera argentina. Para Amilosa (%) $y = 20,2 + 0,12x$, $R^2 = 0,36$, $p = 0,01$. Para amilosa/almidón (%) $y = 28,3 + 0,18x$, $R^2 = 0,53$, $p = 0,001$. (Adaptado de Martínez et al., 2017).

15.3.2. Composición del aceite

Las condiciones ambientales en las cuales se desarrolla el cultivo de maíz y transcurre el llenado de los granos también inciden sobre la composición de ácidos grasos y la calidad final del aceite resultante. Izquierdo et al. (2009) reportaron una clara relación entre la temperatura media diaria durante el período de llenado de los granos y la concentración de ácido oleico del aceite de maíz (Figura 15.4). Este efecto ha sido descrito en aceites de distintas especies y se explicaría por

el efecto de la temperatura sobre la actividad de las enzimas involucradas en la ruta de biosíntesis de los ácidos grasos, afectando el paso metabólico de oleico a linoleico y acumulándose, en consecuencia, mayor proporción del primero de ellos. Entonces, aceites provenientes de distintas localidades o de distintas fechas de siembra presentan diferencias en la calidad de su aceite. La relación fuente/destino durante el llenado de los granos también ha sido descrita como un factor que modifica la composición ácida del aceite de maíz. En este sentido, incrementos en relación fuente/destino promueven una mayor concentración de ácido oleico y la reducción de los ácidos grasos poliinsaturados (Izquierdo et al., 2009; Figura 15.4). Estos efectos también han sido descritos en genotipos de maíz con composición ácida del aceite modificada. En este sentido, Zuñil et al. (2012) reportaron que los híbridos alto oleico de maíz también incrementaron su concentración de oleico a expensas de los ácidos poliinsaturados al aumentar la temperatura o la radiación solar interceptada y que la magnitud de estos cambios fue superior a la observada en genotipos no mejorados por ese carácter. Además, al igual que en otras especies, la disponibilidad de nutrientes (NPK) en maíz puede alterar la composición ácida del aceite (Ray et al., 2019) pero siempre en menor magnitud que los efectos reportados para temperatura y radiación solar interceptada. La síntesis de otros componentes del aceite como son los tocoferoles también es afectada por el ambiente. En situaciones de alta disponibilidad de fuente de fotoasimilados para el llenado de los granos, la cantidad total de tocoferoles por grano se incrementó en comparación con situaciones de baja fuente disponible (Izquierdo et al., 2011). Esa mayor acumulación de tocoferoles se relacionó directamente con la acumulación de aceite en el grano (Izquierdo et al., 2011). Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en otras especies, la concentración final de tocoferoles en el aceite no resultó modificada por las variaciones en la fuente de fotoasimilados durante el llenado de los granos. Nuevamente resulta evidente que la elección adecuada de localidades y decisiones de manejo agronómico permiten obtener granos con calidades de aceite diferenciales.

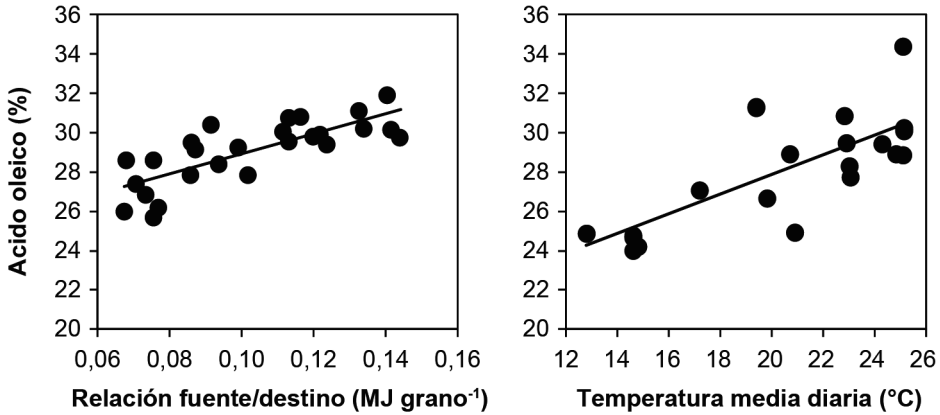


Figura 15.4: Relación entre la concentración de ácido oleico del aceite y la relación fuente/destino (radiación fotosintéticamente activa interceptada por planta por cada grano durante el período de llenado de granos; izquierda) o la temperatura media diaria durante el período de llenado de los granos (derecha). Para ácido oleico vs relación fuente/destino $y = 23,81 + 50,83x$, $R^2 = 0,61$, $p < 0,0001$; para ácido oleico vs temperatura media diaria $y = 17,72 + 0,50x$, $R^2 = 0,56$, $p < 0,0001$. (Adaptado de Izquierdo et al., 2009).

15.3.3. Otras calidades

Además de los maíces con usos y destinos derivados de la dureza del endosperma y de la composición del aceite existen otros tipos de granos de maíz con diversos atributos obtenidos de la manipulación y selección genéticas o del aprovechamiento de variedades botánicas que son destinados a usos específicos. Entre ellos, el maíz pisingallo y el maíz alto aceite son sembrados extensivamente como especialidades en los cuales las variaciones en el ambiente de producción y el ajuste del manejo agronómico pueden modificar la calidad del grano obtenido.

Maíz pisingallo

El maíz pisingallo es una variedad botánica de maíz (*Zea mays* L. var. *everta*) que es utilizada para la elaboración de pochoclos o palomitas de maíz. La principal característica diferencial del grano de maíz pisingallo es su capacidad de formar grandes copos cuando explota al ser calentado. Los granos de maíz pisingallo contienen una alta proporción de endosperma córneo, donde el almidón queda encapsulado en una fuerte malla proteica elástica y al ser calentado se expande generando presión hasta alcanzar la explosión del pericarpio, formando la palomita (Ziegler, 2001). El maíz pisingallo produce pochocho o palomitas de gran tamaño

debido a que tiene la correcta relación de tipos de endosperma córneo (mayoritario en este tipo de grano) y harinoso y con un pericarpio suficientemente fuerte (es el más grueso de todos los tipos de maíz conocidos; Singh et al., 2004) para contener la presión interna que se genera al calentarlo hasta el límite necesario para provocar la expansión del almidón. El volumen de expansión del grano, que se define como el volumen (en cm^3) ocupado por los pochoclos producidos por cada gramo de granos sometido a cocción, es el principal parámetro de calidad en maíz pisingallo (Ziegler, 2001). El mismo depende principalmente del tamaño de las palomitas formadas y también de la cantidad de granos explotados. Existen varias características del grano que influyen sobre el volumen de expansión, entre ellas su contenido de humedad (Park y Maga, 2002), el grosor y grado de integridad del pericarpio (Mohamed et al., 1993; Da Silva et al., 1993), el tamaño del grano (Song et al., 1991; Allred-Coyle et al., 2000) y, especialmente, el contenido de proteínas (Borrás et al., 2006; Soylyu y Tekkanat, 2007). Si bien la aptitud diferencial para este destino de los granos de maíz pisingallo es una propiedad intrínseca, la misma puede ser modificada por el manejo agronómico y el ambiente de cultivo por lo que es necesario el ajuste del manejo cultural que permita expresar, además de su potencial de producción, una calidad conforme a la demanda que asegure la colocación del producto en el mercado y evite reducciones en las bonificaciones de precio.

Como todo cultivo de maíz, el rendimiento de maíz pisingallo es el resultado de la producción de biomasa por vía fotosintética a partir del aprovechamiento de la radiación solar y la fracción de ese crecimiento que termina alojado en los granos a cosecha (Andrade et al., 1996; Capítulos 3 y 4). La planta de maíz pisingallo presenta menor follaje con respecto a la del maíz común; el área foliar por planta en pisingallo sólo alcanza en general al 70-75% de la que tiene un maíz convencional (Cirilo, 2012). Esto limita su capacidad de captura de radiación cuando se lo cultiva en densidades bajas, por lo que el empleo de prácticas agronómicas que mejoran la eficiencia de captura de la radiación incidente por el cultivo, como el aumento en la densidad de plantas y la implantación con menor distancia entre surcos de siembra, puede generar ventajas en su crecimiento (Severini et al., 2010; Capítulos 9 y 10). En el mismo sentido, es necesario asegurar la sanidad del follaje, previniendo la proliferación de plagas o enfermedades que puedan comprometer la integridad y funcionamiento del área foliar desplegada. Por otro lado, los aumentos en la densidad de plantas del cultivo reducen el crecimiento de cada individuo y, por consiguiente, declina la granazón de cada planta, aunque el número total de granos en el cultivo se incrementa por la mayor cantidad de plantas y, por consiguiente, su rendimiento (Severini et al., 2008a). En general, los maíces pisingallo poseen un menor peso potencial de grano comparado con los maíces comunes (ca., sólo 50-60%) y también son menos sensibles a reducir su peso final de grano en respuesta a reducciones en el crecimiento de la planta durante la etapa de llenado de los granos (Severini et al., 2011). Sin embargo, reducciones en la proporción del crecimiento de la planta por cada grano a llenar durante dicha etapa (relación fuente/destino) por aumentos excesivos de la densidad de plantas pueden afectar el contenido de proteínas del grano y su volumen de expansión (Severini et al., 2008b; Figura

15.5), especialmente en siembras tardías (Balbi et al., 2010); por lo tanto, el ajuste del manejo del cultivo debe evitar tales situaciones. Del mismo modo es necesario asegurar una adecuada nutrición mineral, particularmente nitrogenada, para garantizar la calidad del grano dada la estrecha relación entre el contenido de proteína y su volumen de expansión (Severini et al., 2008b). Entonces es conveniente atender estos aspectos del manejo agronómico del maíz pisingallo para prevenir mermas en la calidad comercial.

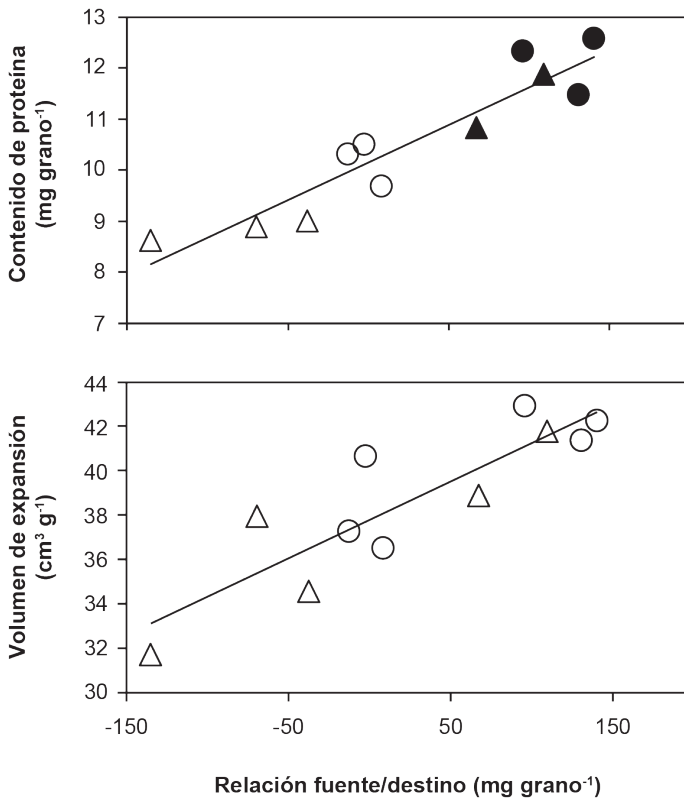


Figura 15.5: Contenido de proteína (figura superior) y volumen de expansión (figura inferior) de maíz pisingallo en respuesta a variaciones en la relación fuente/destino (estimada como el crecimiento del cultivo por cada grano durante el llenado de granos) provocadas por: densidad de 3 pl m⁻² sin (círculos llenos) y con (círculos vacíos) 75% de defoliación al inicio del período de llenado de granos, y densidad de 9 pl m⁻² sin (triángulos llenos) y con (triángulos vacíos) 75% de defoliación al inicio del mismo período. Para contenido de proteína vs crecimiento de grano $y = 10,2 + 0,0015x$, $R^2 = 0,88$, $P < 0,001$; para volumen de expansión vs crecimiento de grano $y = 37,8 + 0,035x$, $R^2 = 0,76$, $p < 0,005$. (Adaptado de Severini et al., 2008b).

Maíz alto aceite

Los híbridos de maíz alto aceite presentan concentraciones de aceite de 6-8% (versus 4-5% de los granos de maíces convencionales). Por consiguiente, este grano es preferido para integrar las raciones de bovinos y pollos debido a su alto valor energético como sustituto de grasas animales (Thomison et al., 2003). Los granos de maíz alto aceite aportan mayor valor calórico a las dietas, mejorando la tasa de engorde y la calidad de la carne o leche producidas (LaCount et al., 1995; Andrae et al., 2001). El mayor contenido de aceite también incide sobre la calidad de productos elaborados a partir de esos granos como por ejemplo las tortillas (Vazquez-Carrillo et al., 2014).

El incremento en la concentración de aceite se logra al aumentar la relación embrión/grano, ya que en el embrión es donde se concentra el aceite. Los maíces alto aceite poseen en general menor rendimiento que los convencionales (Laurie et al., 2004) debido al mayor costo energético requerido para la síntesis de aceite respecto de la del almidón e incluso, las proteínas. Una estrategia empleada para producir granos con estas características sin sacrificar demasiado rendimiento es la siembra de dos materiales a campo en mezcla de semillas, el mayoritario (90%) que no produce polen y el polinizador (10%) que porta el carácter alto aceite de modo de aprovechar el potencial de rendimiento del primero con el efecto de xenia en la polinización aportado por el segundo (Thomison et al., 2002). Existen también híbridos con niveles de aceite en grano mayor al 7% para su siembra convencional con una misma semilla, que son obtenidos por técnicas de mejoramiento tradicionales. Estos presentan mayor tamaño de embrión y mayor concentración de aceite en el embrión y, a la vez, un nivel de rendimiento en grano competitivo frente a los maíces comunes (Dudley y Lambert, 1992; Coutiño et al., 2008).

Restricciones en la disponibilidad de fotoasimilados por grano durante el llenado debidas a baja irradiancia o defoliación afectan el peso del grano (Borrás y Otegui, 2001) y su composición (Borrás et al., 2002). Mientras esa disminución reduce los contenidos de proteína y almidón (mg por grano) y promueve un descenso en la concentración de proteína y un aumento en la de almidón, la concentración de aceite en el grano no varía debido a una relación embrión/endosperma conservada (Paddick y Sprague, 1939) y una concentración de aceite en el embrión constante (Ingle et al., 1965) a través de un amplio rango de pesos de grano. Sin embargo, una drástica reducción de la fuente de fotoasimilados durante postfloración puede quebrar la estabilidad de la relación embrión/grano si la interrupción del llenado del grano ocurre durante su etapa temprana (Tanaka y Maddonni, 2008). No obstante, la estabilidad tanto de la relación embrión/grano como de la concentración de aceite del embrión frente a distintas relaciones fuente/destino durante el llenado en condiciones de campo confieren alta homeostasis a la concentración de aceite del grano de maíz (Thomison et al., 2003), por lo que las variaciones en el ambiente de producción o en el manejo del cultivo tienen escasa incidencia en ese atributo.

Otros maíces especiales

A través del mejoramiento genético se han desarrollado maíces con calidades especiales aprovechando mutaciones en el genoma que generan granos que difieren en su estructura y/o composición química respecto de los maíces comunes y les confieren cualidades especiales para cubrir demandas específicas de la industria de procesado o el consumo directo. Entre éstos, los granos de maíz waxy portan una mutación que hace que el almidón almacenado esté constituido casi en su totalidad por amilopectina con muy baja cantidad de amilosa comparado con los maíces comunes que tienen cerca de 25% de amilosa (Thomison, 2011). De esta forma, el almidón posee bajo nivel de retrogradación permitiendo producir geles más estables y de textura suave. Estos granos son procesados mediante molienda húmeda obteniendo como principal producto ese almidón modificado que tiene diversos usos industriales (Ferguson, 2001) y mayor rendimiento de etanol (Yangcheng et al., 2012). Por su parte, existen otros granos de maíz de alta amilosa que portan la mutación amilosa “extender” (ae) de carácter recesivo que determina una mayor síntesis de amilosa, alcanzando valores de hasta 36-65% (Ferguson, 2001). Estos granos también se procesan mediante molienda húmeda, pero suelen presentar mayores inconvenientes en el procesamiento debido a esos altos niveles de amilosa. Los almidones con esa composición producen geles duros y opacos y poseen potenciales aplicaciones en la industria de los alimentos, del papel, textiles y de adhesivos y packaging biodegradables, entre otros usos.

Otro tipo especial de maíz es el de alta calidad de proteína (QPM: quality protein maize) asociada al gen mutante opaco-2 que posee proteínas con doble contenido de lisina y triptófano respecto de los maíces comunes deficientes en esos aminoácidos esenciales. Por mejora genética en CIMMYT se corrigieron deficiencias originales de textura de grano, rendimiento y comportamiento agronómico (Vivek et al., 2008). Su inclusión en la dieta de poblaciones vulnerables en los que el maíz compone su alimento principal puede mejorar notablemente el crecimiento y estado de salud de los niños. Esta especialidad es también usada en la alimentación de monogástricos ya que permite acelerar su crecimiento sin necesidad del agregado de suplementos proteínicos sintéticos a la ración. Finalmente, el maíz dulce (*Zea mays* L. var. *Saccharata*) tiene contenidos de azúcares solubles en sus granos que varían entre 10% y 35% (Macua et al., 2007). Se cultiva para consumo humano directo y se cosecha anticipadamente evitando la compactación del endosperma y logrando un mayor contenido de agua y azúcares en el grano. El sabor de estos maíces se debe a mutaciones [e.g., “sugary 1” (su1), “shrunken 2” (sh2), “sugary enhancer” (se1)] que, solas o combinadas, incrementan el contenido de azúcares simples a expensas de la síntesis de almidón por retardar su conversión, confiriendo al grano dulzor y texturas entre cremosas y crujientes según la proporción de fitoglucógeno (Ordás et al., 2007; Jeon et al., 2010; Dinges et al., 2001; Schultz y Juvik, 2004).

En la expresión de la calidad específica de todos estos maíces mutantes predomina el determinismo genético con poca influencia del ambiente. Sin embargo, todas las recomendaciones de manejo y ambiente de producción que se discutieron

para los otros maíces especiales en esta sección en cuanto a asegurar buenas condiciones para el crecimiento del cultivo, especialmente durante la etapa de llenado de granos, son pertinentes y aplican para la producción de estos maíces para obtener granos con la calidad requerida según la industria o destino final.

15.4. Consideraciones finales

Las variaciones en el ambiente de producción generadas por las distintas localidades y por las variaciones en el manejo agronómico del cultivo modifican la composición de los granos de maíz, afectando su calidad y su desempeño en el procesamiento industrial o su preferencia en el consumo directo. Una parte importante de las diferencias esperadas están relacionadas con las condiciones de crecimiento y la biomasa producida por el cultivo durante la etapa postfloración, que condicionan el llenado de los granos y su composición. En consecuencia, el conocimiento de los procesos y mecanismos responsables de estos efectos permiten la elección correcta del híbrido a sembrar y de las condiciones del ambiente de producción, así como el ajuste del manejo del cultivo, estrategias que deben ser consideradas conjuntamente para obtener granos de maíz con la calidad requerida para la industria o el destino específico. El conocimiento de esas respuestas es también de interés para la industria de procesamiento de maíz al orientarla acerca de la calidad del grano a conseguir según la procedencia y la manera con que el grano fue producido.

15.5. Principales conceptos prácticos

- Para obtener granos que alcancen la dureza requerida por la industria de la molienda seca es necesario, además de la correcta elección del genotipo, asegurarles buena provisión de fotoasimilados para su llenado; por lo tanto, es conveniente evitar la siembra con altas densidades y fechas tardías (particularmente en localidades de clima fresco de mayor latitud con período estival corto) y, a la vez, asegurar una adecuada nutrición mineral, especialmente nitrogenada.
- En caso de ser necesario el secado artificial del grano en postcosecha, si su destino es la industria de la molienda seca, es fundamental que el mismo se realice en forma correcta, de manera lenta y sin elevada temperatura, para evitar deteriorar la calidad cosechada con fisuras internas en el endosperma que reducen el rendimiento de flaking grits y aumentan el de fracciones de menor valor en la molienda.
- Un mal secado del grano en la postcosecha también puede afectar el rendimiento en la molienda húmeda ya que dificulta el proceso de maceración y obtención del almidón puro al incrementar su ligamiento con las proteínas; además es conveniente prever que la excesiva dureza de endosperma tam-

bién retarda el proceso de maceración.

- Es importante evitar el desarrollo de micotoxinas en los granos ya que las mismas se pueden concentrar en el subproducto resultante del procesamiento de la molienda húmeda (hominy feed) que se destina a la alimentación animal.
- Para producir maíces con composición acídica diferencial es importante tener en cuenta que el aceite de granos obtenidos en localidades o fechas de siembra que aseguren ambientes cálidos y/o buena provisión de fotoasimilados durante su llenado presenta mayores porcentajes de ácido oleico a expensas de los ácidos grasos poliinsaturados.
- Las variaciones en el ambiente o en el manejo del cultivo tienen escasa incidencia en la calidad de maíces con alta concentración de aceite en el grano dada la estabilidad de la relación embrión/grano y de la concentración de aceite del embrión en condiciones de campo; sin embargo, una drástica reducción de la fuente de fotoasimilados durante postfloración puede quebrar esa estabilidad si ocurre durante la etapa temprana del llenado del grano.
- En la producción de maíz pisingallo es necesario asegurar una adecuada nutrición mineral, particularmente nitrogenada, para garantizar calidad del grano dada la estrecha relación entre el contenido de proteína y su volumen de expansión. Además, es conveniente ajustar la estructura del cultivo (manejando la densidad y distancia entre hileras) para compensar su menor foliosidad en la captura de radiación y asegurar la sanidad de las hojas desplegadas. Además, si bien el peso del grano es bastante estable, es necesario tener presente que un aumento excesivo de la densidad de plantas puede afectar la calidad comercial, especialmente en siembras tardías.
- Dado que el rendimiento en grano obtenido con maíces de calidades diferenciales es generalmente inferior al de los maíces comunes (por el mayor requerimiento energético para producir granos con más proteína o aceite o por limitaciones en su potencial genético), la decisión de producir estos granos requiere prever su colocación en el mercado con acuerdos o contratos de presiembra para asegurar los sobreprecios esperados.

15.6. Referencias

- Abdala L., N. Vitantonio-Mazzini, J. Gerde, F. Martí Ribes, G. Murtagh y L. Borrás. 2018. Cambios en el germoplasma Argentino en dureza de grano de maíz. En: Manejo de maíz Flint. Editor: Lucas Borrás. Pp 13-30.
- Andrae J.G.; S.K., Duckett, C.W. Hunt, G.T. Pritchard y F.N. Owens, 2001. Effects of feeding high-oil corn to beef steers on carcass characteristics and meat quality. *Journal of Animal Science*, 79: 582-588. <https://doi.org/10.2527/2001.793582x>
- Allred-Coyale T.A.; R.B. Toma, W. Reiboldt y M. Thakur. 2000. Effects of moisture content, hybrid variety, kernel size, and microwave wattage on the expansion volume of microwa-

- ve popcorn. *International Journal of Food Sciences and Nutrition* 51: 389-394. <https://doi.org/10.1080/096374800426984>
- Andrade F.H., S.A. Uhart y A.G. Cirilo. 1993. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crops Research* 32: 17–25. doi: 10.1016/0378-4290(93)90018-I
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero y O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*, 39: 453-459. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X0039000200026x>
- Andrade F.H. y M.A. Ferreiro. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research*, 48: 155-165. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01017-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01017-9)
- Balbi C., N. Neiff, A. Ferrero y A.G. Cirilo. 2010. Maíz pisingallo en el noreste argentino: Efecto de genotipo, densidad de plantas y fecha de siembra. *Actas IX Congreso Nacional de Maíz y I Simposio de Sorgo*. Rosario, 17-19 Noviembre 2010.
- Borrás L. y M. E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to post-flowering source-sink ratio. *Crop Science*, 49: 1816-1822. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1816>
- Borrás L., J. A. Curá y M.E. Otegui. 2002. Maize kernel composition and post-flowering source-sink ratio. *Crop Science*, 42: 781-790. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.7810>
- Borrás F., K. Seetharaman, N. Yao, J. L. Robutti, N.M. Percibaldi y G.H. Eyherávide. 2006. Relationship between popcorn composition and expansion volume and discrimination of corn types by using zein properties. *Cereal Chemistry*, 83: 86-92. <https://doi.org/10.1094/CC-83-0086>
- Cerrudo A. 2018. Incidencia del ambiente y el tipo de híbrido en la composición y la dureza del grano de maíz. Tesis Dr. Facultad de Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Mar del Plata).
- Cerrudo A., R.D. Martínez, N.G. Izquierdo, P. Laserna, A. Cirilo, L. Reinoso y O. Valentinuz, C. Balbi, F.H. Andrade. 2017. Environmental contribution to kernel hardness and yield of three contrasting maize hybrids. *Crop Science*, 57: 2788-2798. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.12.0997>
- Cerrudo A. y J. Di Matteo, E. Fernandez, M. Robles, L.O. Pico, F.H. Andrade. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science*, 64: 580-587. <https://doi.org/10.1071/CP13201>
- Cerrudo A., M.P. Laserna, N.G. Izquierdo y F.H. Andrade, A.G. Cirilo. 2019. Post-flowering environment affects zein composition and kernel hardness. *II Simposio Español de Fisiología y Mejora de Cereales*. Universidad de Córdoba, Córdoba, España. Resumen.
- Cirilo A.G. 2012. Fundamentos ecofisiológicos para el manejo del cultivo de maíz pisingallo. *Actas VII Jornada de Actualización Técnica de Maíz*. INTA-AIANBA-MAIZAR- Pergamino, 11 de julio de 2012. Versión CD, pág 1-4.
- Cirilo A.G., M. Actis, F.S. Borrás, J.L. Robutti, F.H. Andrade y O.R. Valentinuz. 2011. Crop management affects dry-milling quality of flint maize kernels. *Field Crops Research*, 122: 140-150. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.03.007>
- Cirilo A.G., F.H. Andrade. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Science*, 36:325-331. <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600020019x>
- Cirilo A.G. y A. Cerrudo. 2014. Calidad en maíz Flint: importancia de la nutrición nitrogenada del cultivo. En: *Manejo eficiente del nitrógeno en maíces Flint*. Borrás, L. (Ed.). pág. 49-59.
- Cirilo A.G. y F.H. Andrade. 1998. Maíz. En: Aguirrezábal L.; Andrade F. (coords.) *Calidad de Productos Agrícolas. Bases ecofisiológicas, genéticas y de manejo agronómico*. Imprenta Laukakolor: Buenos Aires. pp. 315-322.
- Codex Alimentarius Commission. 2019. *Codex alimentarius: Normas internacionales de los*

- alimentos. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura y Organización Mundial de la Salud. <https://www.fao.org/fao-who-codexalimentarius/es>
- Coutiño-Estrada B., A. Ortega-Corona, V. Vidal-Martínez, G. Sánchez-Grajales y S. García-Acuña. 2008. Selección recurrente para incrementar el contenido de aceite en maíz Comiteco. *Rev. Fitotec. Mex.* 31 (Núm. Especial 3): 5-8. https://doi.org/10.35196/rfm.2008.Especial_3.5
- Da Silva W.J., B.C. Vidal, M.E.Q. Martins, H. Vargas, C. PereiraM. Zerbetto y L.C.M. Miranda. 1993. What makes popcorn pop? *Nature* 362(6419), 417.
- Dinges J.R., C. Colleoni, A.M. Myers y M.G. James. 2001. Molecular structure of three mutations at the maize sugary1 locus and their allele-specific phenotypic effects. *Plant Physiology* 125: 1406-1418. <https://doi.org/10.1104/pp.125.3.1406>
- Dombrink- Kurtzman M.A. y C.A. Knutson. 1997. A study of maize endosperm hardness in relation to amylose content and susceptibility to damage. *Cereal Chemistry*, 74: 776-780. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.1997.74.6.776>
- Duarte A.P., S.C. Mason, D.S. Jackson y J.C. Kiehl. 2005. Grain quality of Brazilian maize genotypes as influenced by nitrogen level. *Crop Science*, 45: 1958-1964. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.0587>
- Dudley, J.W. y R.J. Lambert. 1992. Ninety generations of selection for oil and protein in maize. *Maydica* 37: 81-87. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=6123514>
- Eyhérbade G.H., J.L. Robutti, N.M. Percibaldi, D.A. Presello y M. del P. Alvarez. 2004. Association between grain yield and endosperm hardness in maize cultivars. *Maydica*, 49: 319-326. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=16851754>
- Eyherabide G.H., J.L. Robutti y F.S. Borrás. 1996. Effect of near-infrared transmission-based selection on maize hardness and the composition of zeins. *Cereal Chemistry*, 73: 775-778.
- Ferguson V. 2001. High amylose and waxy corn. In: Specialty Corns. Editor A.R. Hallauer. CRC Press, NY.
- Gerde J.A., S. Tamagno, J.C. Di Paola y L. Borrás. 2016. Genotype and nitrogen effects over maize kernel hardness and endosperm zein profiles. *Crop Science*, 56: 1225-1233. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.08.0526>
- Gooding M.J. y W.P. Davies. 1997. Wheat production and utilization. CAB Int., Wallingford, Uk. 3350.
- Hall A.J., C.M. Rebella, C.M. Ghersa, J.P. Culot. 1992. Field-crops systems of the Pampas. En: Pearson CJ (Ed.) *Field Crop Ecosystem*. Elsevier, Amsterdam, pp 413-450.
- Ingle J., D. Beitz y R.H. Hageman. 1965. Changes in composition during development and maturation of maize seeds. *Plant Physiology*, 40:835-839. <https://doi.org/10.1104%2Fpp.40.5.835>
- Izquierdo N.G., S. Nolasco, C. Mateo, D. Santos y L.A.N. Aguirrezábal. 2011. Relationship between oil tocopherol concentration and oil weight per grain in several crop species. *Crop and Pasture Science*, 62: 1088-1097. <https://doi.org/10.1071/CP11313>
- Izquierdo N.G., L.A.N. Aguirrezábal, F.H. Andrade, C. Geroudet, M. Pereyra Iraola y O. Valentínuz. 2009. Intercepted solar radiation affects oil fatty acid composition in crop species. *Field Crops Research*, 114: 66-74. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.07.007>
- James M.G., K. Denyer y A.M. Myers. 2003. Starch synthesis in the cereal endosperm. *Current Opinion in Plant Biology*, 6: 215-222. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00042-6](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00042-6)
- Jeon J.S., N. Ryoo, T.R. Hahn, H. Walia y Y. Nakamura. 2010. Starch biosynthesis in cereal endosperm. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 383-392. <https://doi.org/10.1016/j>

- plaphy.2010.03.006
- LaCount D.W., J.K. Drackley, T.M. Cicela y J.H. Clark. 1995. High Oil Corn as Silage or Grain for Dairy Cows During an Entire Lactation. *Journal of Dairy Science*, 78: 1745-1754. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(95\)76800-X](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(95)76800-X)
- Laurie C.C.; Chasalow, S.D.; LeDeaux, J.R.; McCarroll, R.; Bush, D.; Hauge, B.; Lai, C.; Clark, D.; Rocheford, T.R. y J.W. Dudley. 2004. The genetic architecture of response to long-term artificial selection for oil concentration in the maize kernel. *Genetics*, 168: 2141-2155. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.029686>.
- Lending C.R. y B.A. Larkins. 1989. Changes in the zein composition of protein bodies during maize endosperm development. *Plant Cell*, 1: 1011-1023. <https://doi.org/10.1105/tpc.1.10.1011>
- Lenihan E., L. Pollak y P. White. 2005. Thermal properties of starch from exotic-by-adapted corn (*Zea mays* L.) lines grown in four environments. *Cereal Chemistry*, 82: 683-689. <https://doi.org/10.1094/CC-82-0683>
- Macua J.I., I. Lahoz, S. Calvillo, J.J. Rodriguez y J.M. Bozal. 2007. Maíz dulce. Cultivo en Navarra. *Revista Navarra Agraria*, EneroFebrero 2007. ITG Agrícola. Navarra. España.
- Mangen T.F., P.R. Thomison y S.D. Strachan. 2005. Early-season defoliation effects on Top-Cross high-oil corn production. *Agronomy Journal*, 97: 823-831. <https://doi.org/10.2134/agronj2004.0237>
- Martínez R.D., A.G. Cirilo, A. Cerrudo, F.H. Andrade, L. Reinoso, O. Valentinuz, C. Balbi y N.G. Izquierdo. 2017. Changes of starch composition by postflowering environmental conditions in kernels of maize hybrids with different endosperm hardness. *European Journal of Agronomy*, 86: 71-77. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.04.001>
- Martínez R.D., A.G. Cirilo, A. Cerrudo, F.H. Andrade y N.G. Izquierdo. 2019. Discriminating post-silking environmental effects on starch composition in maize kernels. *Journal of Cereal Science*, 87: 150-156. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2019.03.011>
- Mason S. y N. Croz-Mason. 2002. Agronomic practices influence maize grain quality. *Journal of Crop Production*, 5: 75-91. doi:10.1300/J144v05n01_04
- Mayer L.I., A.G. Cirilo y G.A. Maddonni. 2019. Kernel hardness-related traits in response to heat stress during the grain-filling period of maize crops. *Crop Science*, 59: 318-332. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.04.0245>.
- Mazhar H. y A. Chandrashekar. 1995. Quantification and distribution of kafirins in the kernels of sorghum cultivars varying in endosperm hardness. *Journal of Cereal Science*, 21: 155-162. [https://doi.org/10.1016/0733-5210\(95\)90031-4](https://doi.org/10.1016/0733-5210(95)90031-4)
- Mestres C. y F. Matencio. 1996. Biochemical basis of kernel milling characteristics and endosperm vitreousness of maize. *Cereal Science*, 24: 283-290.
- Mohamed A.A., R.B. Ashman y A.W. Kirleis. 1993. Pericarp Thickness and Other Kernel Physical Characteristics Relate to Microwave Popping Quality of Popcorn. *Journal of Food Science*, 58: 342-346. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1993.tb04271.x>
- Ordás B., M.C. Romay y P. Revella. 2007. Maíz Dulce, ¿Por qué no? *Revista Horticultura* N° 202. Octubre de 2007. España.
- Paddick M.E. y H.B. Sprague. 1939. Maize seed characters in relation to hybrid vigor. *Journal of the American Society of Agronomy*, 31:743-750.
- Pan W.L., J.J. Camberato, R.H. Moll, E.J. Kamprath y W.A. Jackson. 1995. Altering source-sink relationships in prolific maize hybrids: consequences for nitrogen uptake and remobilization. *Crop Science*, 35: 836-845. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500030034x>
- Park D. y J.A. Maga. 2002. Effects of storage temperature and kernel physical condition on popping qualities of popcorn hybrids. *Cereal Chemistry*, 79: 572-575. <https://doi.org/10.1002/cche.10022>

- org/10.1094/CCHEM.2002.79.4.572
- Ray K., H. Banerjee, S. Dutta, A.K. Hazra y M. Kaushik. 2019. Macronutrients influence yield and oil quality of hybrid maize (*Zea mays* L.). *Plos one*, 14 (5): e0216939. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216939>
- Robutti J.L., F.S. Borrás, G.H. y Eyhéride. 1997. Zein composition of mechanically separated coarse and fine portions of maize kernels. *Cereal Chemistry*, 74: 75-78. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.1997.74.1.75>
- Robutti J.L., F.S. Borrás, F.E. Ferrer, N.M. Percibaldi y C.E. Knutson. 2000b. Evaluation of quality factors in Argentine maize races. *Cereal Chemistry*, 77: 24-26. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.2000.77.1.24>
- Robutti J.L., F.S. Borrás, M.E. Ferrer y J.A. Bietz. 2000a. Grouping and identification of Argentine maize races by chemometric analysis of zein RP-HPLC data. *Cereal Chemistry*, 77: 91-95. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.2000.77.2.91>
- Robutti J.L., F.S. Borrás, A.M. Di Martino y G.H. Eyhéride. 2005. Estudio de la composición de las zeínas y glutelinas en híbridos comerciales de maíz cultivados en diferentes ambientes. Su asociación con la dureza del grano. En: *Actas del 8° Congreso Nacional del Maíz*. Capítulo: Usos e Industrialización. AIANBA (Ed.), Rosario, Santa Fe, Argentina. pp. 393-395.
- Schultz J. A. y J.A. Juvik. 2004. Current models for starch synthesis and the sugary enhancer1 (se1) mutation in *Zea mays*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 42: 457-464. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2004.05.008>
- Severini A.D., A.G. Cirilo y L. Borrás. 2008a. Maíz pisingallo: El manejo del cultivo y la calidad comercial. En: *3ra. Jornada de Actualización Técnica de Maíz*. Jornada Actualización Técnica de Maíz, INTA Pergamino, 17 Julio 2008. Pág. 31-34.
- Severini A.D., L. Borrás y A.G. Cirilo. 2010. Determinación del rendimiento y la calidad de maíz pisingallo en función del crecimiento del cultivo durante el llenado de granos. *Actas IX Congreso Nacional de Maíz y I Simposio de Sorgo*. Rosario, 17-19 Noviembre 2010.
- Severini A.D., L. Borrás, M. Westgate y A.G. Cirilo. 2008b. Expansión del grano de maíces pisingallo y disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo. *Actas XIII Reunión Latinoamericana y XXVI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal*. Rosario, 21-24 Septiembre 2008. Pág. 52.
- Severini A.D., L. Borrás, M.E. Westgate y A.G. Cirilo. 2011. Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize. *Field Crops Research*, 120: 360-369. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.11.013>
- Shewry P.R. y N.G. Halford. 2002. Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. *Journal of Experimental Botany*, 53: 947-958. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.370.947>
- Singh S.K., S. Narpinder y K. Maninder. 2004. Characteristics of the different corn types and their grain fractions: physicochemical, thermal, morphological and rheological properties of starches. *Journal of Food Engineering*, 64:119-127. <https://doi.org/10.1016/j.jfoodeng.2003.09.023>
- Singletary G.W., D.C. Doehlert, C.M. Wilson, M.J. Muhitch y F.E. Below. 1990. Response of enzymes and storage proteins of maize endosperm to nitrogen supply. *Plant Physiology*, 94: 858-864. <https://doi.org/10.1104/pp.94.3.858>
- Song A., S.R. Eckhoff, M. Paulsen y J.B. Litchfield. 1991. Effects Of Kernel Size And Genotype On Popcorn Popping Volume And Number Of Unpopped Kernels. *Cereal Chemistry* 68: 464-467. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=5281038>
- Soylu S. y A. Tekkanat. 2007. Interactions amongst kernel properties and expansion volume

- in various popcorn genotypes. *Journal of Food Engineering* 80: 336-341. <https://doi.org/10.1016/j.jfoodeng.2006.06.001>
- Tamagno S., I.A. Greco, H. Almeida, J.C. Di Paola, F. Marti Ribes y L. Borrás. 2016. Crop management options for maximizing maize kernel hardness. *Agronomy Journal*, 108: 1561-1570. <https://doi.org/10.2134/agronj2015.0590>.
- Tanaka W. y G.A. Maddonni. 2008. Pollen source and post-flowering source/sink ratio effects on maize kernel weight and oil concentration. *Crop Science*, 48: 666-677. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.08.0450>.
- Thomison P.R. 2011. Specialty corns: waxy, high-amylose, high-oil, and high-lysine corn. Ohio State University Extension. <http://ohioline.osu.edu/agf-fact/0112.html>.
- Thomison P.R. y E.D. Nafziger. 2003. Defoliation affects grain yield, protein and oil of Top-Cross High-oil corn. *Plant Management Network*. <https://doi.org/10.1094/CM-2003-1027-01-RS>.
- Thomison P.R., A.B. Geyer, L.D. Lotz, H.J. Siegrist y T.L. Dobbels. 2002. TopCross high-oil corn production: agronomic performance. *Agronomy Journal*, 94: 290-299. <https://doi.org/10.2134/agronj2002.0290>
- Thomison P.R., A.B. Geyer, L.D Lotz, H.J Siegrist y T.L Dobbels. 2003. Top cross high oil corn production: Select grain quality attributes. *Agronomy Journal*, 95:147-154. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.1470>
- Uhart S.A. y F.H. Andrade. 1995. Nitrogen deficiency in maize: II. Carbon-nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. *Crop Science* 35: 1384-1389.
- Vázquez-Carrillo M.G., D. Santiago-Ramos, Y. Salinas-Moreno, J. López-Cruz, M.C. Ybarra-Moncada y A. Ortega-Corona. 2014. Oil content in maize (*Zea mays* L.) genotypes and its relationship with quality and texture of tortilla. *Agrociencia*, 48: 159-172.
- Vivek B.S., A.F. Krivanek, N. Palacios-Rojas, S. Twumasi-Afriyie y A.O. Diallo. 2008. Mejoramiento de maíz con calidad de proteína (QPM): Protocolos para generar variedades QPM. México, D.F.: CIMMYT.
- Wegary D., M. T. Labuschagne y B. S. Vivek. 2011. Protein quality and endosperm modification of quality protein maize (*Zea mays* L.) under two contrasting soil nitrogen environments. *Field Crops Research*, 121: 408-415. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.01.010>
- Yangcheng H., J. Hongxin, M. Blanco y J. Jane. 2012. Characterization of normal and waxy corn starch for bioethanol production. *Agricultural and Food Chemistry*, 61:379-386. <https://doi.org/10.1021/jf305100n>
- Ziegler K.E. 2001. Popcorn. En: "Corn: Chemistry and Technology", Chapter 22, 2nd Edition Edited by: Pamela J. White and Lawrence A. Johnson, American Association of Cereal Chemist.
- Zuil S.G., N. G. Izquierdo, J. Luján, M. Cantarero y L. A. N. Aguirrezábal. 2012. Oil quality of corn and soybean genotypes with increased oleic acid percentage as affected by intercepted solar radiation and temperature. *Field Crops Research*, 127: 203-214. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.11.019>



Capítulo 16

Efectos del mejoramiento genético sobre el rendimiento y sus determinantes

Karina D'Andrea

Ignacio Hisse

Luciana Galizia

María Elena Otegui

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

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

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

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

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

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

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

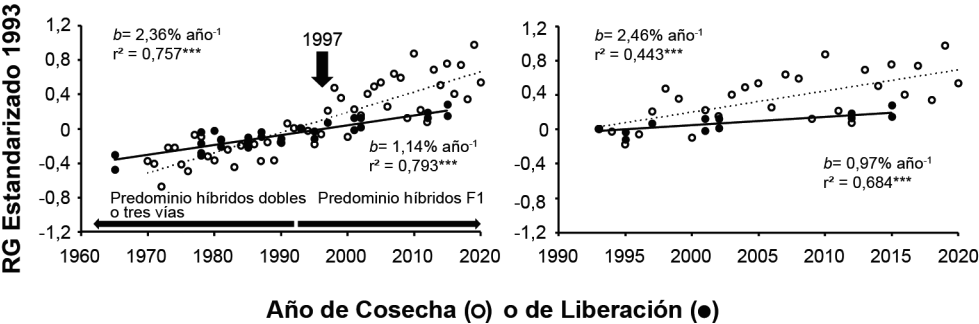


Figura 16.1: Rendimiento en grano (RG) estandarizado correspondiente a (i) el partido de Pergamino (círculos blancos), y (ii) los experimentos incluidos en Luque et al (2006), D’Andrea et al., (2008) y Curin et al., (2020) (círculos negros). Los datos para Pergamino corresponden a la serie histórica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

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

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

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

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

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

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

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

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

16.3. Mejoramiento para rendimiento en ambientes con estrés

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

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

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

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

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

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

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

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

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

16.4. Control genético del rendimiento y rasgos ecofisiológicos asociados

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

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

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

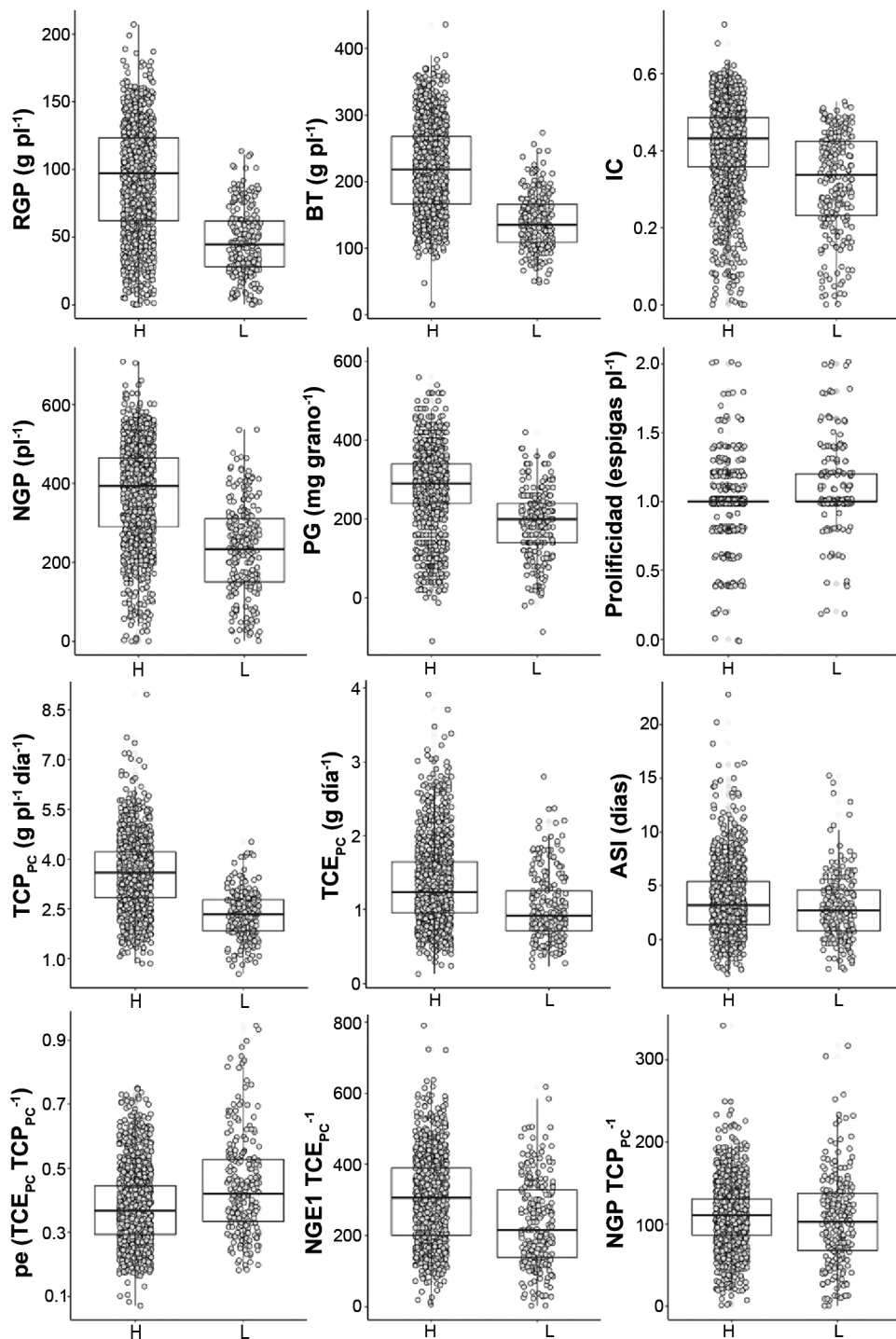
de fenotipado debido a la cantidad de horas de trabajo humano requeridas en las evaluaciones (Trachsel et al., 2016). Esto es tanto más crítico cuantos más rasgos se pretende evaluar y cuanto más compleja es la correcta caracterización de cada rasgo (Otegui et al., 2015).

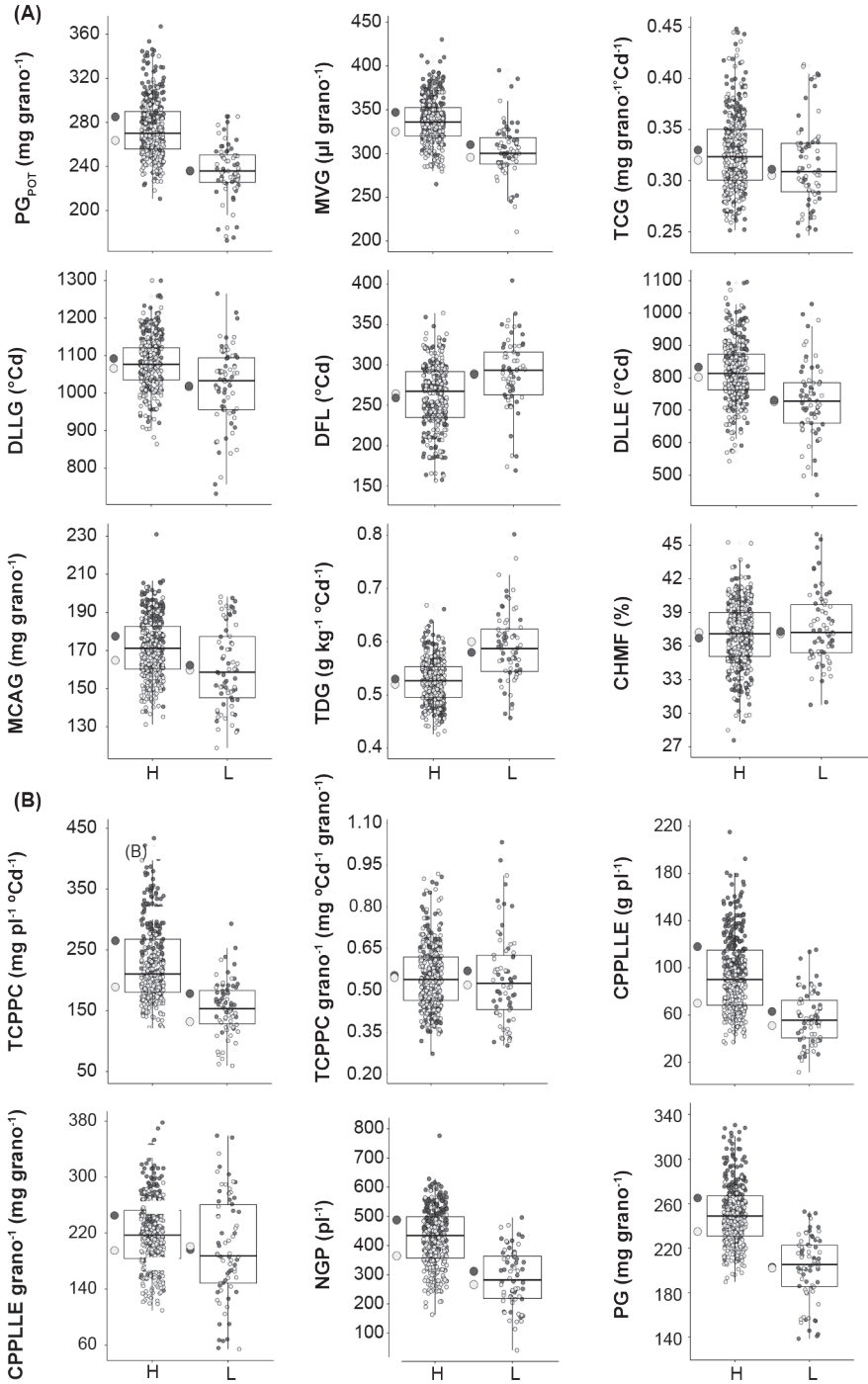
Diversos estudios han detectado variabilidad genotípica para rasgos ecofisiológicos relacionados con el RG tanto en líneas endocriadas como en sus híbridos derivados (Ahmadzadeh et al., 2004; Tollenaar et al., 2004; Echarte y Tollenaar, 2006; D'Andrea et al., 2009; Munaro et al., 2011a; Ruiz et al.,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

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

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

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





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

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

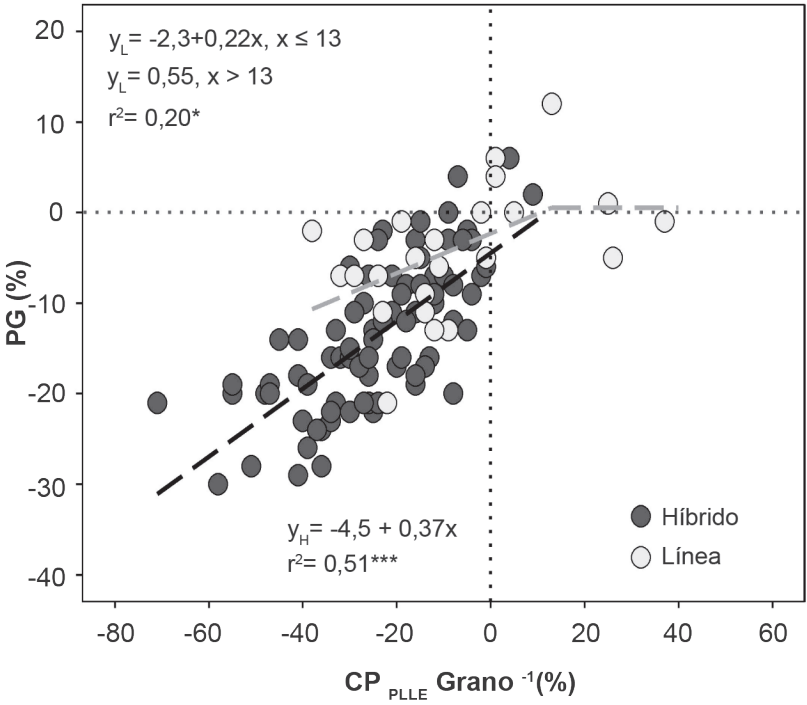


Figura 16.4: Relación entre el cambio relativo del peso individual del grano (PG) y el cambio relativo del crecimiento por planta por grano durante el período de llenado efectivo (CP_{P_{LLE}} grano⁻¹), ambos calculados como la diferencia relativa entre ambos niveles de nitrógeno. Un modelo lineal (línea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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

16.4.4. Heredabilidad de rendimiento y caracteres secundarios

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

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

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

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

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

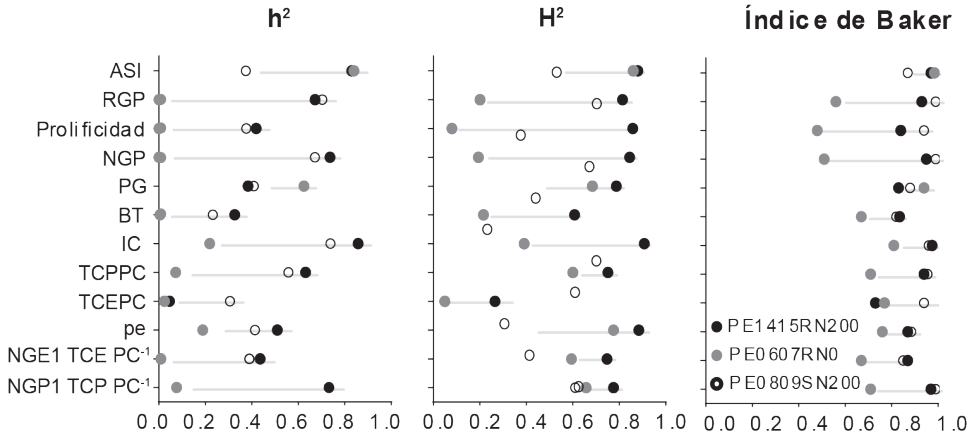


Figura 16.5: Cambios en la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y estricto (h^2) y en el índice de Baker al pasar del ambiente potencial (PE1415RN200) a un ambiente con limitación preponderante de N (PE0607RN0) o de agua (PE0809SN200) en los atributos bajo estudio. ASI, intervalo anthesis-silking; BT: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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

16.5. Conclusiones

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

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

16.6. Bibliografía

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

cj.2017.05.001.

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



Capítulo 17

Interacción genotipo × ambiente

Abelardo de la Vega
Lucas Borrás

17. Interacción Genotipo × Ambiente

Abelardo de la Vega y Lucas Borrás

17.1. Introducción

Los ensayos comparativos de rendimiento (ECR) conducidos por instituciones públicas o asociaciones de productores constituyen una de las herramientas de consulta más utilizadas en el proceso de elección de los cultivares a sembrar en cada campaña. Dichos ensayos se siembran en un conjunto de localidades a lo largo de una serie de años, de modo de muestrear diferentes condiciones ambientales presentes en el sistema de producción, y sus resultados se publican típicamente en tablas donde los genotipos se ordenan de forma decreciente por rendimiento y se incluyen parámetros estadísticos para la correcta interpretación de los datos. Si se comparan entre sí los resultados obtenidos en ensayos individuales (combinación año-localidad), se observa que al tope de las tablas de rendimientos se pueden encontrar genotipos diferentes, dependiendo del ambiente de evaluación. Esto naturalmente genera incertidumbre en la medida de la superioridad general de un genotipo y lleva a preguntarse cómo interpretar estos datos de modo que la elección del cultivar a sembrar sea lo más acertada posible. ¿Decidimos en base al promedio general, sin tener en cuenta cada ambiente individual? ¿Utilizamos sólo los datos del último año? ¿Sólo tenemos en cuenta el ECR geográficamente más cercano al ambiente para el que estamos seleccionando un genotipo? Para contestar estas y otras preguntas es necesario comprender un fenómeno central en el proceso de optimización de sistemas de producción agrícola: la interacción genotipo × ambiente ($G \times A$).

Un sistema de producción de un cultivo agrícola puede interpretarse como la combinación de una población de genotipos (todos los cultivares disponibles) y una población de ambientes (todas las combinaciones de condiciones ambientales posibles en la región). Una red de ECR constituye una muestra (que se espera representativa) de dicho sistema, o sea, una combinación de muestras representativas de ambas poblaciones (Chapman et al., 2000; Comstock y Moll, 1963). La expresión de atributos fenotípicos de interés, como el rendimiento, está determinada, en diferentes proporciones según el atributo y la red de ECR analizada, por efectos atribuibles al ambiente (A), el genotipo (G) y la interacción entre ambos ($G \times A$). El genotipo (uniforme o similar entre individuos) refiere al conjunto de genes que determina la expresión de un carácter, el ambiente está definido como todas las variables no genéticas que modulan dicha expresión, y la interacción $G \times A$ se detecta como diferencias significativas en el comportamiento relativo de los genotipos cuando se evalúan en ambientes diferentes (Allard y Bradshaw, 1964; Basford y Cooper, 1998).

Desde una mirada biológica, se observará interacción $G \times A$ cuando las contribuciones individuales o niveles de expresión de los genes involucrados en la determi-

nación de un carácter difieran entre ambientes (Falconer, 1980; Basford y Cooper, 1998). Un ejemplo puede ayudar a entender este concepto: dos cultivares de fondo genético común que difieren en el estado alélico de un gen de resistencia a una enfermedad se evalúan en ambientes contrastantes. En los ambientes libres de la enfermedad, no se observará diferencia significativa en el rendimiento de ambos genotipos. En los ambientes donde la enfermedad está presente, el genotipo resistente presentará un rendimiento significativamente superior al susceptible. En este caso, la contribución individual de los genes de resistencia a la expresión del rendimiento habrá sido nula en los ambientes en los que la enfermedad estaba ausente y relevante en los que estaba presente, generando así una interacción G×A significativa. De esto se desprende que las interacciones G×A podrían interpretarse como la manifestación de diferencias en las respuestas adaptativas de los genotipos a cambios en variables ambientales identificables. Sin embargo, este no es siempre el caso y una porción de la variación debida a la interacción G×A de cualquier sistema no puede explicarse.

En sistemas genotipo-ambiente que presentan una fuerte heterogeneidad ambiental, la interacción G×A suele explicar una proporción de variación superior a aquella explicada por el efecto G (ej., Chapman et al., 1997; de la Vega y Chapman 2006). Este es el caso en muchas regiones de cultivo de maíz de secano que presentan variaciones en condiciones edáficas, climáticas, fitosanitarias y de manejo (Gambin et al., 2016), que podrían incrementarse en el futuro debido a una menor disponibilidad de insumos, nuevas rotaciones y la expansión de las fronteras agrícolas. En estos casos, estrategias de selección de cultivares que contemplen la utilización combinada de variabilidad genética para adaptación amplia y específica (Eisemann et al., 1990; Basford et al., 1996) permitirían incrementar y estabilizar los rendimientos del sistema. Para esto es necesario cuantificar la magnitud de la interacción G×A y sus componentes, describirla adecuadamente e identificar los principales atributos genotípicos y factores ambientales (incluyendo manejo agronómico) que la determinan.

El análisis de la varianza de una red de ECR permite determinar qué porción de la variabilidad total observada para un carácter se debe al efecto de interacción G×A y, a su vez, particionar la misma entre componentes repetibles y no repetibles, predecibles e impredecibles. La porción repetible de la interacción G×A es el resultado de las respuestas de diferentes combinaciones de genes a combinaciones de factores ambientales identificables (Bäzinger y Cooper, 2001) y puede utilizarse en selección por adaptación amplia y/o específica (Eisemann et al., 1990; Basford et al., 1996). El componente no repetible se debe al error experimental en la conducción de los ECR, y sus efectos sólo pueden tratarse a través de la mejora del diseño experimental y del incremento de la replicación. Una parte de las interacciones G×A repetibles puede considerarse como predecible, y corresponde a aquellas interacciones determinadas por factores ambientales que pueden predecirse antes de la siembra (ej., fotoperíodo, densidad y fecha de siembra, agua disponible o presencia de napa, etc.) (Bustos-Korts et al., 2022). En general está normalmente ligada a la localidad o el sistema de manejo a través de los años, y puede utilizarse en selec-

ción por adaptación específica (Gauch y Zobel, 1997). El componente no predecible de las interacciones $G \times A$ repetibles (o sea, interacciones $G \times A$ explicables, pero determinadas por factores ambientales cuyo nivel no puede predecirse antes de la siembra, ej., déficit hídrico, golpe de calor, etc.) puede utilizarse en selección por adaptación amplia.

17.2. Análisis e interpretación de las interacciones genotipo \times ambiente

Los análisis de redes de ECR contribuyen a arrojar luz sobre la magnitud y naturaleza de las interacciones $G \times A$ presentes en un sistema, al producir la información base para su comprensión y utilización en la toma de decisiones estratégicas. El análisis de la varianza (o de modelos lineales mixtos en el caso de bases de datos desbalanceadas debido a que no todos los genotipos están evaluados en todos los ambientes), permite particionar la variación observada para rendimiento u otro carácter en efectos debidos al genotipo (G), al ambiente (A), a la interacción $G \times A$ y al error experimental, aunque no provee detalles acerca de la naturaleza de las interacciones $G \times A$ presentes (Baker, 1988). A su vez, el efecto A se puede particionar de diferentes maneras, aunque típicamente se fracciona en efectos debidos a la localidad (L), el año (Y) y la interacción $L \times Y$. De igual manera, la interacción $G \times A$ puede particionarse entre interacciones $G \times L$, $G \times Y$ y $G \times L \times Y$. El sistema de manejo (M), ej., riego, fecha de siembra, etc., puede también considerarse en la partición del efecto A. Estos componentes de la interacción $G \times A$ son altamente relevantes para decidir cómo tratar con las interacciones observadas.

Si el efecto de interacción $G \times A$ no es significativo y/o su magnitud es relativamente pequeña en relación con el efecto G, se la podrá considerar como error experimental y asegurarse que el número de localidades de ECR a combinar en un análisis sea suficiente para garantizar una alta repetibilidad de los resultados. Este número puede estimarse (de la Vega y Chapman, 2006), pero su cálculo excede los objetivos de este capítulo. Si la varianza de interacción $G \times A$ es significativa y su magnitud es comparable o mayor a la del efecto G, es necesario describirla adecuadamente para tomar decisiones certeras en cuanto a selección por adaptación amplia y/o específica. Esta descripción estadística, que no surge del análisis de la varianza, es también la base para diseñar los modelos experimentales que contribuyan a elucidar los factores ambientales y atributos genotípicos, defensivos o morfo-fisiológicos, subyacentes a los cambios en las respuestas relativas observados.

El primer método propuesto para describir las interacciones $G \times A$ presentes en un sistema de producción fue el de regresión sobre las medias ambientales (Yates y Cochran, 1938; Mandel, 1961; Finlay y Wilkinson, 1963), que permite separar los cultivares considerados estables (pendiente < 1) de los inestables (pendiente > 1). La adopción de este método ha sido masiva (y lo sigue siendo) debido a la simplicidad de su interpretación. Así, en la Figura 17.1A, se pudo establecer para el conjunto de híbridos evaluados que existieron entre ellos diferencias significativas en

estabilidad y también cambios de ordenamiento (*ranking*) a través de los ambientes. Sin embargo, este método presenta serias limitaciones que no se pueden ignorar, ya que sólo es efectivo cuando: (1) una o pocas variables ambientales determinan la interacción G×A observada, (2) las respuestas genotípicas a dichas variables en el rango analizado son lineales, (3) los factores determinantes del efecto A y de las interacciones G×A son los mismos y (4) las desviaciones de las funciones de regresión no son significativas. Estas condiciones difícilmente se cumplen (Knight, 1970; van Eeuwijk, 1992; Chapman et al., 1997), por lo que se han desarrollado métodos que permiten describir de una manera mucho más precisa un sistema genotipo-ambiente complejo.

Los métodos de reducción de la dimensionalidad de los datos, tales como análisis de clasificación o conglomerados, análisis de ordenamiento o componentes principales (ACP) y redes neuronales o mapas autoorganizados (Williams, 1976; Cooper y DeLacy, 1994; DeLacy et al., 1996; Gauch y Zobel, 1997; Bustos-Korts et al., 2022) pueden utilizarse para separar el “ruido” del sistema (interacciones G×A no repetibles) de la variación rica en patrones (interacciones G×A repetibles) y describir esta última, permitiendo: (1) agrupar genotipos de similares patrones de respuesta frente a variaciones del ambiente, (2) agrupar ambientes similares en el modo en que influyen sobre el comportamiento relativo de los genotipos, (3) describir las interrelaciones entre genotipos y ambientes, e (4) identificar oportunidades de explotar respuestas indirectas a la selección (Cooper et al., 1993; Cooper y Fox, 1996; Cooper et al., 1996b, Chapman et al., 1997).

La Figura 17.1B sintetiza un ejemplo de uso de ACP aplicado a interpretar las diferencias provocadas por la disponibilidad de agua y nitrógeno durante cuatro ciclos agrícolas en la determinación del rendimiento en grano de un conjunto de híbridos simples de maíz producidos con 5 líneas endocriadas públicas del programa de mejoramiento de INTA Pergamino y una pública de origen estadounidense. Brevemente, se puede observar que entre ambos componentes explican el 71,7% de la variabilidad total de los datos, con un 52,2% explicado sólo mediante el primer componente (CP1). Este componente distingue claramente a la mejor condición de crecimiento (con riego y fertilización) hacia la derecha del eje x y a las demás condiciones (i.e. con una o más restricciones al crecimiento) hacia la izquierda del eje. El segundo componente (CP2) contribuye a separar la condición exclusivamente limitada por N (hacia valores positivos del eje y) de las condiciones limitadas por agua y por agua+N (hacia valores negativos del eje y). Casi la totalidad de la variación en el rendimiento en grano por planta (Y_p), sus componentes numéricos (NGP y PG) y el ASI es explicada por el CP1, como también buena parte de la variación en biomasa total a madurez fisiológica (BiomMF), índice de cosecha (IC) y prolificidad. Todos estos caracteres guardan una fuerte relación entre sí, positiva para la mayoría (vectores en ángulo agudo) y negativa con el ASI (vectores a casi 180°). En cambio, la mayor parte de la variabilidad en tasa de crecimiento de planta (TCP) y espiga apical (TCE1) en el período crítico, como las eficiencias reproductivas para fijar grano a partir de dicho crecimiento (NGP/TCP y NGE1/TCE1), fue explicada por el CP2. Las eficiencias reproductivas no explican las variaciones en Y_p (vectores en ángulo

recto). En este análisis, la partición de biomasa hacia estructuras reproductivas en el período crítico (TCE/TCP) no contribuye sustancialmente a explicar la variabilidad de los datos (vector muy corto). Esta variación media entre las cuatro nubes de puntos que representan condiciones ambientales contrastantes es efecto ambiental (A). A partir del análisis también se pudo establecer que los híbridos identificados con los números 2 y 5 se ubicaron siempre en el tercil superior del rango correspondiente del CP1 para cada condición de crecimiento, mientras que lo contrario ocurrió para los híbridos identificados como 7, 10 y 13 (se ubicaron siempre en el tercil inferior del rango de CP1 de cada ambiente); consecuentemente los primeros identifican a híbridos con alto Y_p debido a valores elevados de NGP y PG, y los últimos a híbridos de pobre desempeño en estos caracteres. Estas diferencias observables entre híbridos a través de todas las condiciones ambientales exploradas es efecto genotípico (G). Del mismo modo, se pudo identificar a la línea B100 (dentada estadounidense) como parental que produjo híbridos siempre ubicados entre los de mayor rendimiento a través de ambientes (entre ellos los híbridos 2 y 5), excepto en el caso del híbrido 3. Este último derivó del cruzamiento de B100 con la línea LP 611, identificada a su vez como un parental que tendió a producir híbridos de pobre desempeño (entre ellos 7, 10 y 13). Por lo tanto, se puede afirmar que la línea B100 presentó una alta aptitud combinatoria general (ACG), contribuyendo positivamente al efecto G de los híbridos que la contienen en su *pedigree*. Finalmente, los híbridos 3, 9 y 15, por ejemplo, mostraron cambios en sus respuestas relativas para los atributos analizados en función del tipo de ambiente explorado, lo que se observa en cambios en sus posiciones relativas dentro de cada nube de puntos (combinación agua-nitrógeno), siendo esto un ejemplo de la interacción $G \times A$ presente en este conjunto de datos.

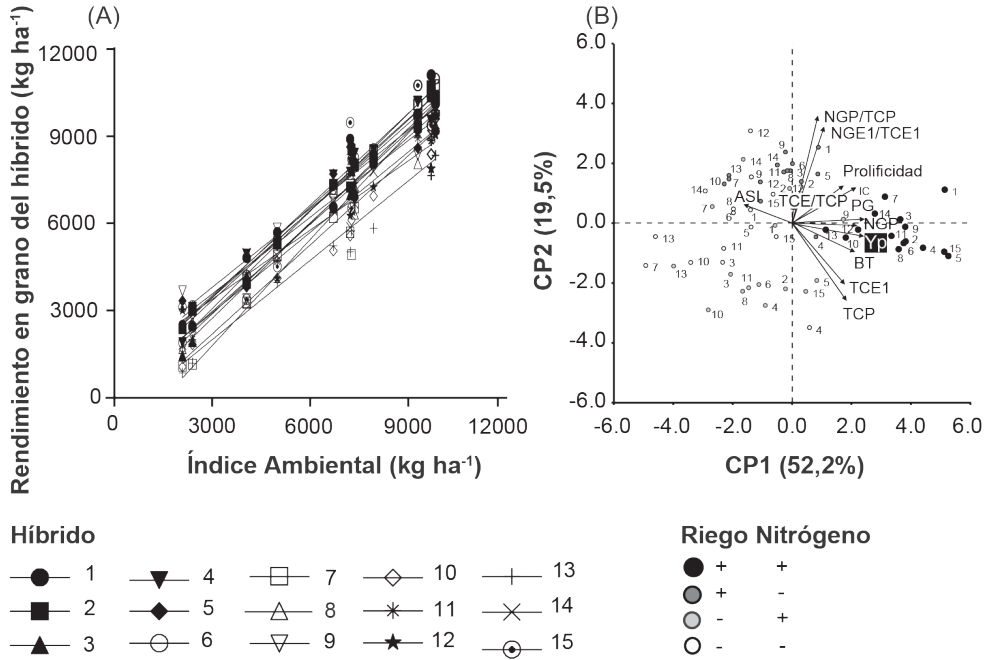


Figura 17.1: (A) Respuesta del rendimiento en grano (RG) de 15 híbridos (cada uno combinación de directo y recíproco) al índice ambiental (promedio de todos los híbridos en cada ambiente evaluado), con R^2 0,63-0,98 ($P < 0,01$). Los híbridos fueron producidos a partir de 6 líneas endocriadas y los 14 ambientes representan la combinación no factorial de 4 años, 2 niveles de provisión hídrica (con y sin riego complementario) y 2 niveles de fertilización (con y sin agregado de N) en la localidad de Pergamino. Se utilizó una única densidad de plantas (7 pl m⁻²). (B) Biplot correspondiente al RG por planta (Y_p) y diferentes rasgos secundarios (vectores) para los híbridos evaluados en (A). ASI, intervalo antesis-*silking*; BiomMF, biomasa a madurez fisiológica; IC, índice de cosecha; NGP, número de granos por planta; NGE1, número de granos de la espiga apical; PG, peso individual del grano; TCE1, tasa de crecimiento de la espiga apical durante el período crítico; TCP, tasa de crecimiento de planta durante el período crítico. Datos elaborados a partir de Munaro (2013), Hisse (2020) y Galizia (2022).

17.3. Adaptación amplia y específica

Se observan interacciones G×A predecibles cuando los factores ambientales que las determinan presentan valores consistentemente diferentes entre localidades o sistemas de manejo a lo largo de todos o la mayoría de los años. Las interacciones G×L y G×M son, en consecuencia, predecibles y pueden utilizarse para dividir una región de cultivo en subregiones o sistemas de manejo cultural más homogéneos, denominados zonas de adaptación o mega ambientes (MA) (CIMMYT, 1989; Bus-

tos-Kortz et al., 2022), y elegir o seleccionar genotipos específicamente adaptados a las mismas. Tanto la teoría evolutiva como la experiencia sugieren que se pueden alcanzar incrementos de rendimiento en un determinado ambiente en particular a expensas de mayor adaptabilidad a un amplio rango de ambientes (Austin, 1993). Por ejemplo, siembras tempranas y tardías suelen considerarse mega ambientes diferentes, en los cuales se conducen redes de ECR separadas, que se utilizan para decidir los híbridos a sembrar en cada condición en forma independiente.

Existen diferentes formas de identificar MAs, por ej., evaluar un conjunto de genotipos de referencia (Fox y Rosielle, 1982) a través de una red de ECR y agrupar localidades o sistemas de manejo que presenten un efecto de discriminación genotípica (*ranking*) similar a través de los años (ej., de la Vega y Chapman, 2006). Sin embargo, el hecho de que puedan identificarse MAs en una región bajo análisis no significa que necesariamente sea conveniente dividir la región en estas áreas de adaptación. Eso dependerá del tamaño de las subregiones identificadas y de factores que afectan la respuesta a la selección (Falconer, 1980) cuando ésta se practica en la región subdividida versus sin subdividir (Atlin et al., 2001). Continuando con el ejemplo de siembras de maíz tempranas y tardías, que algunos híbridos presenten un alto rendimiento relativo bajo ambas condiciones no invalida que éstas sean efectivamente MAs diferentes.

Desde el punto de vista biológico, subdividir una región y seleccionar genotipos específicamente adaptados a cada MA será conveniente o necesario sólo cuando los atributos genotípicos determinantes del buen comportamiento relativo para rendimiento (u otro carácter de interés) en un MA particular sean deletéreos o conlleven un costo para la expresión del rendimiento potencial en otros. La duración del ciclo ontogénico (Chapman et al., 1997a) y atributos morfo-fisiológicos que confieren tolerancia a sequía terminal severa (Ludlow y Muchow, 1990) son ejemplos de caracteres que confieren adaptación específica.

Los caracteres que determinan una mejora en el rendimiento relativo bajo ciertas condiciones ambientales y son neutros cuando dichas condiciones no están presentes confieren adaptación amplia. Los atributos defensivos, como resistencia a enfermedades, que no conllevan un costo para el rendimiento potencial, pertenecen a este grupo. Subdividir una población de ambientes sobre la base de condiciones ambientales que pueden controlarse a través de atributos determinantes de adaptación amplia no es siempre conveniente, al menos en el mediano o largo plazo. Chapman et al. (1997), por ej., encontraron que la disponibilidad hídrica es el principal determinante de las interacciones $G \times A$ observadas en maíz tropical, identificando variedades de buen comportamiento en ambientes de buena disponibilidad hídrica, variedades tolerantes al estrés hídrico y variedades de buen comportamiento relativo en ambos tipos de ambiente. En un sistema de producción de granos en seco, las precipitaciones generan interacciones $G \times Y$ y $G \times Y \times L$. Estas interacciones son repetibles, producto de que las respuestas genotípicas repetibles están asociadas a un factor ambiental que se presenta con cierta frecuencia en un sistema de producción. Pero, como la variación de dicho factor ambiental está asociada principalmen-

te al efecto año, son impredecibles, ya que las características del año (salvo en el caso de pronósticos precisos para fases del ENSO) no están bajo el control del productor (Allard y Bradshaw, 1964). En este caso, habiendo genotipos de buen comportamiento relativo tanto bajo condiciones de buena disponibilidad hídrica como de sequía, o sea, cultivares estables, el aprovechamiento de la adaptación amplia es la estrategia más adecuada para estabilizar los rendimientos.

17.4. Atributos de valor adaptativo

Si se conocieran los factores ambientales responsables de las respuestas genotípicas diferenciales observadas en una población de ambientes y las bases fisiológicas de dichas respuestas, los criterios de elección de genotipos se podrían definir en términos de caracteres o procesos (Lawn e Imrie, 1991). Las combinaciones de caracteres que constituyen en cada caso el modelo de cultivar ideal se conocen con el término de “ideotipo” (Donald, 1968). La utilización de estos modelos contribuye a mejorar la eficacia en la elección de cultivares que manifiesten reacciones adaptativas deseables a los tipos de ambiente que se presentan en un sistema de producción (Lawn e Imrie, 1991; Shorter et al. 1991; Kang, 1998).

Es posible utilizar el entendimiento fisiológico para ayudar a interpretar los efectos genotípico y de interacción $G \times A$ y formular ideotipos dinámicos, que implícitamente reconocen que las soluciones óptimas pueden diferir entre ambientes (Lawn e Imrie, 1991). En la actualidad se reconoce que los híbridos comerciales de uso actual en Argentina difieren en su respuesta a la densidad de siembra (Sarlangue *et al.*, 2007; Hernández *et al.*, 2014), a la disponibilidad de N (Gambin *et al.*, 2016), a la aplicación de fungicidas foliares (Abdala *et al.*, 2018), y a la fecha de siembra (Rotili *et al.*, 2020), entre otras variables de manejo. Una porción de estas interacciones $G \times A$ proviene de diferencias en (1) partición de biomasa durante la etapa de floración, (2) tamaño del canopeo que afecta el balance hídrico del cultivo y (3) otros atributos morfo-fisiológicos que confieren tolerancia a estrés hídrico.

El rendimiento del cultivo depende de la cantidad de granos cosechados por unidad de superficie y el peso promedio de estos granos. Ambos componentes varían a través de G , A y M , aunque el número de granos cosechados es en general el principal determinante del rendimiento (Capítulo 4), por lo que comprender y predecir el número de granos a cosecharse es crítico para describir interacciones $G \times A$ observadas para rendimiento.

Como fue descrito en el Capítulo 4, el número de granos depende de la acumulación de biomasa en la espiga alrededor de floración, y esta acumulación depende de la tasa de crecimiento de las plantas durante esta etapa y de la proporción de la biomasa generada que es particionada a las espigas. Estos dos atributos difieren entre genotipos comerciales (Hernandez *et al.*, 2014), generando interacciones $G \times A$ que son repetibles una vez que se reconoce el comportamiento del genotipo. Así,

dos atributos de gran valor son el mantenimiento en el crecimiento del cultivo frente a condiciones de estrés (sea por agua o N), y el mantenimiento de la proporción de biomasa que es particionada a la espiga. En términos prácticos, producto de que la aparición de estigmas es un proceso dependiente de la acumulación de biomasa en la espiga (Borras et al., 2007), el retraso de la floración femenina con respecto a la masculina ha sido utilizado como un marcador fenotípico para estimar la susceptibilidad del genotipo a condiciones de estrés que reducen el crecimiento del cultivo o la proporción de la biomasa que se destina a la espiga durante esta etapa (Campos et al., 2004).

Se pueden alcanzar valores similares de número de granos a través de diferentes combinaciones de características morfo-fisiológicas asociadas con el rendimiento (Figura 17.2). En condiciones de limitación hídrica, uno de los principales mecanismos asociados con rendimiento ha sido la resiliencia reproductiva (o la mínima biomasa de espiga requerida para emitir un estigma; Borras et al., 2007). Por el contrario, en ambientes con pocas limitaciones hídricas, el tamaño del canopeo, la concentración de N en hojas y la eficiencia en el uso de la radiación son los principales determinantes de las variaciones observadas entre genotipos para rendimiento, a través de captura de radiación y eficiencia de transformación (Capítulo 16). En ambientes intermedios, donde se ubican la gran mayoría de los sistemas productivos, el rendimiento no está asociado a un atributo específico, sino a la interacción de estas variables, incluyendo la capacidad del canopeo de limitar el uso del agua por menor transpiración (Capítulo 8). En este sentido, los atributos que confieren alto rendimiento relativo en ambientes con estrés suelen ser diferentes a los que lo confieren en los ambientes de alto potencial, por lo que comprender posibles interrelaciones negativas entre los diferentes atributos morfo-fisiológicos es crítico para lograr aumentar los rendimientos en ambientes con limitantes sin comprometer la productividad del cultivo en los mejores ambientes, ya sea utilizando adaptación amplia o específica. Un ejemplo de esta condición en maíz la constituyen la prolificidad y el ASI, rasgos de fácil selección cuya expresión positiva para la prolificidad y negativa para el ASI es de valor en ambientes bajo estrés (Figura 17.1B) y no penaliza el rendimiento en los ambientes de alta potencialidad (Edmeades et al., 1993; Bolaños y Edmeades, 1993; Capítulo 16).

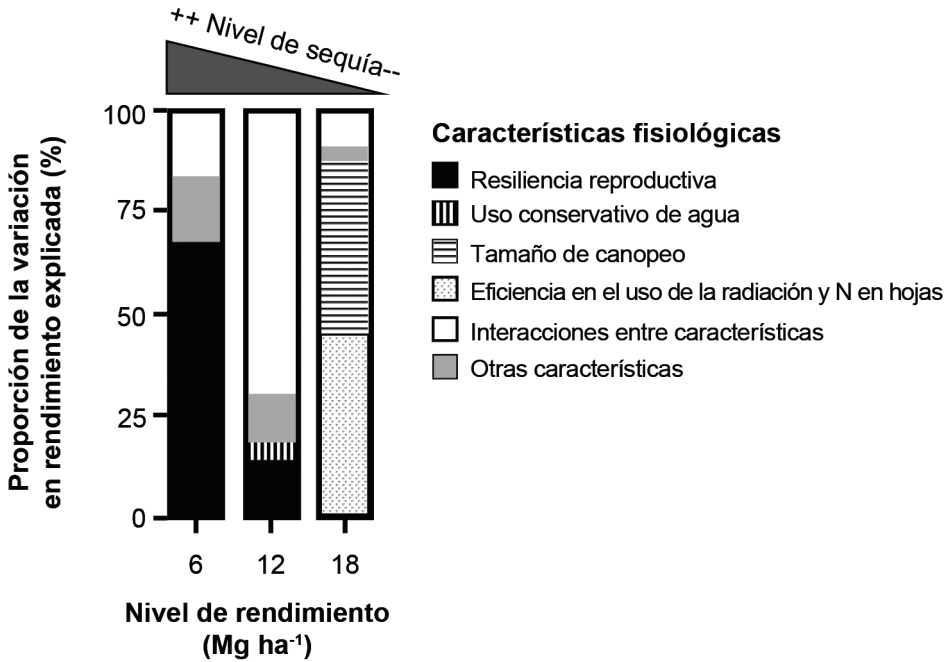


Figura 17.2: Proporción de la variación de rendimiento explicada por diferentes atributos fisiológicos en ambientes con diferente grado de stress hídrico y nivel de rendimiento esperado. Adaptado de Nurmberg et al. (2022).

17.5. Uso de modelos de simulación para evaluar estrategias de mejoramiento o elección de cultivares en ambientes heterogéneos

Los mejoradores utilizan en forma rutinaria la clasificación de ambientes basados en la discriminación de genotipos por su respuesta en ECR. Inicialmente, los ambientes se comenzaron a clasificar por características del suelo y clima (Runge et al., 1968; Pollak y Corbett, 1993). Más recientemente se utilizan modelos de simulación de cultivos para integrar en forma dinámica suelo, clima y manejo, permitiendo describir los ambientes en términos de disponibilidad de recursos y niveles de estrés que impactan en la productividad de los cultivos en una determinada región (Chapman et al., 2000; Loffler et al., 2005; Carcedo y Gambin, 2019). Estos modelos permiten determinar la certeza con la cual los ECR conducidos en una región representan efectivamente la población de ambientes objetivo.

Los modelos de simulación son hoy también una herramienta de uso cotidiano para estudiar *in silico* qué atributos morfo-fisiológicos podría ser de interés incorporar en un programa de mejoramiento (Sinclair et al., 2010), permitiendo cuantificar

el efecto diferencial de estos atributos dependiendo de la proporción de ambientes explorados.

En los cultivos que exploran en forma asidua situaciones de estrés hídrico terminal, como podrían ser los maíces sembrados en fecha temprana en zona núcleo en Argentina (o en forma más evidente los cultivos de maíz en la zona de Mato Grosso en Brasil), las limitantes de agua pueden afectar el rendimiento a través de su impacto sobre el peso de grano individual (Otegui et al., 2021; Capítulo 12). En estos ambientes, la elección del genotipo y el manejo deberían ser optimizados para maximizar el balance hídrico del cultivo hasta el final del ciclo. Características como tamaño del canopeo y limitaciones a la transpiración durante las fenofases vegetativas (Choudhary et al., 2013) pueden ser objetivos de mejora (Messina et al., 2015). Sin embargo, como la mayoría de estos caracteres son dependientes de la temperatura (Rotundo et al., 2019) regulando uso de agua y crecimiento, pueden llevar a interacciones G×A que no son evidentes de predecir en forma simple. En estos casos el uso de modelos de simulación y su capacidad de integrar el conocimiento son útiles para la toma de decisiones en forma precisa (Messina et al., 2011; Cooper et al., 2021).

17.6. Referencias

- Abdala L.J., J. Gerde, B. Gambin y L. Borrás. 2018. Fungicide applications and grain dry milling quality in late-sown maize. *Crop Sci.* 58: 892-899.
- Atlin G.N., M. Cooper y A. Bjornstad. 2001. A comparison of formal and participatory breeding approaches using selection theory. *Euphytica* 122: 463-475.
- Austin R.B. 1993. Augmenting yield-based selection. En: M.D. Hayward, N.O. Bosemark, I. Romagosa (eds.). *Plant Breeding: Principles and prospects*. Chapman and Hall, London. pp. 391-405.
- Allard R.W. y A. Bradshaw. 1964. Implications on genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Sci* 4: 503-508.
- Baker R.J. 1988. Differential response to environmental stress. En: B.S. Weir, M.M. Goodman, G. Namkoong (eds.). *Proceedings of the Second International Conference on Quantitative Genetics*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA, pp. 492-504.
- Basford K.E. y M. Cooper. 1998. Genotype × environment interactions and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 49: 153-174.
- Basford K.E., P. Kroonenberg y M. Cooper. 1996. Three-mode analytical methods for crop improvement programs. En: M. Cooper, G.L. Hammer (eds.). *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB INTERNATIONAL 1996, pp. 291-305.
- Bäzinger M. y M. Cooper. 2001. Breeding for low input conditions and consequences for participatory plant breeding: Examples from tropical maize and wheat. *Euphytica* 122: 503-519.
- Bolaños J. y G. Edmeades. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Res.* 31: 253-268.
- Borrás L., M. Westgate, J. Astini y L. Echarte. 2007. Coupling time to silking with plant growth

- rate in maize. *Field Crops Res.* 102: 73-85.
- Bustos-Korts D., M. Boer, J. Layton, A. Gehringer, T. Tang, R. Wehrens, C. Messina, A. de la Vega y F. van Eeuwijk. 2022. Identification of environment types and adaptation zones with self-organizing maps; applications to sunflower multi environment data in Europe. *Theor. Appl. Genet.* 135: 2059–2082.
- Campos H., M. Cooper, J. Habben, G. Edmeades y J. Schussler. 2004. Improving drought tolerance in maize: A view from industry. *Field Crops Res.* 90: 19-34.
- Carcedo A.J.P. y B. Gambin. 2019. Sorghum drought and heat stress patterns across the Argentinean temperate central region. *Field Crops Res.* 241: 107552.
- Chapman S.C., J. Crossa y G. Edmeades. 1997. Genotype by environment effects and selection for drought tolerance in tropical maize. I. Two mode pattern analysis of yield. *Euphytica* 95: 1-9.
- Chapman S.C., M. Cooper, D. Butler y R. Henzell. 2000. Genotype by environment interactions affecting grain sorghum. I. Characteristics that confound interpretation of hybrid yield. *Aust. J. Agric. Res.* 51: 197-207.
- Choudhary S., T. Sinclair, C. Messina y M. Cooper. 2013. Hydraulic conductance in maize hybrids differing in breakpoint of transpiration response to increasing vapor pressure deficit. *Crop Sci.* 54: 1147-1152.
- CIMMYT. 1989. An account of how priorities are set among mega-environments from a breeding perspective. Internal Document Number 17. Mexico DF.
- Comstock R.E. y R. Moll. 1963. Genotype-environment interaction. En: Hanson, W.D., Robinson, H.F. (eds.), *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Publ. 982. National Academy of Sciences - National Research Council, Washington, DC, pp. 164-194.
- Cooper M. y I. Delacy. 1994. Relationships among analytical methods used to study genotypic variation and genotype-by-environment interaction in plant breeding multi-environment experiments. *Theor. Appl. Genet.* 88 : 561-572.
- Cooper M. y P. Fox. 1996. Environmental characterisation based on probe and reference genotypes. En: M. Cooper, G.L. Hammer (eds.). *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB INTERNATIONAL 1996, pp. 529-547.
- Cooper M., D. Byth, I. DeLacy y D. Woodruff. 1993. Predicting grain yield in Australian environments using data from CIMMYT international wheat performance trials. 1. Potential for exploiting correlated response to selection. *Field Crops Res.* 32: 305-322.
- Cooper M., I. DeLacy y K. Basford. 1996. Relationships among analytical methods used to analyse genotypic adaptation in multi-environment trials. En: M. Cooper, G.L. Hammer (eds.). *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB INTERNATIONAL 1996, pp. 193-224.
- Cooper M., O. Powell, K. Voss-Fels, C. Messina, C. Gho, D. Podlich, F. Technow, S. Chapman, C. Beveridge, D. Ortiz-Barrientos y G. Hammer. 2021. Modelling selection response in plant breeding programs using crop models as mechanistic gene-to-phenotype (CGM-G2P) multi-trait link functions. *in silico Pl.* 3: diaa016.
- DeLacy I.H., K. Basford, M. Cooper, J. Bull y C. McLaren. 1996. Analysis of multi-environment trials - An historical perspective. En: M. Cooper, G.L. Hammer (eds.). *Plant Adaptation and Crop Improvement*. CAB INTERNATIONAL 1996, pp. 39-124.
- de la Vega A.J. y S. Chapman. 2006. Defining sunflower selection strategies for a highly heterogeneous target population of environments. *Crop Science* 46: 136-144.
- Donald, C.M. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17: 385-402.
- Edmeades G.O., J. Bolaños, M. Hernández y S. Bello. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Sci.* 33: 1029-1035.
- Eisemann R.L., M. Cooper y D. Woodruff. 1990. Beyond the analytical methodology - better interpretation and exploitation of genotype-by-environment interaction in breeding. En:

- M.S. Kang (ed.). *Genotype-by-Environment Interaction and Plant Breeding*. Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, pp. 108-117.
- Falconer D.S. 1980. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. Cía. Ed. Continental, México. 430 pp.
- Finlay K.W. y G. Wilkinson. 1963 The analysis of adaptation in plant-breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14: 742-754.
- Fox P.N. y A. Rosielle. 1982. Reference sets of genotypes and selection for yield in unpredictable environments. *Crop Sci.* 22: 1171-1175.
- Galizia L.A. 2022. *Plasticidad fenotípica y bases genéticas de la producción y partición de biomasa en el cultivo de maíz*. Tesis de Doctorado, Escuela para Graduados, Facultad de Agronomía UBA. 135 pp.
- Gambín B.L., T. Coyos, G. Di Mauro, L. Borrás y L. Garibaldi. 2016. Exploring genotype, management, and environmental variables influencing grain yield of late-sown maize in central Argentina. *Agr. Syst.* 146: 11-19.
- Gauch H.G. y R. Zobel. 1997. Identifying mega-environments and targeting genotypes. *Crop Sci.* 37: 311-326.
- Hernandez F., A. Amelong y L. Borrás. 2014. Genotypic differences among argentinean maize hybrids in yield response to stand density. *Agron. J.* 106: 2316-2324.
- Hisse J.I. 2020. *Mecanismos fisiológicos y genéticos asociados a la determinación del peso de grano y relación fuente-destino en maíz en ambientes contrastantes en nitrógeno*. Tesis de Doctorado, Escuela para Graduados, Facultad de Agronomía UBA. 117 pp.
- Kang M.S. 1998. Using genotype-by-environment interaction for crop cultivar development. *Advances in Agronomy* 62: 199-252.
- Knight R. 1970. The measurement and interpretation of genotype-environment interactions. *Euphytica* 19: 225-235.
- Lawn R.J. y B. Imrie. 1991. Crop improvement for tropical and subtropical Australia: Designing plants for difficult climates. *Field Crops Res.* 26: 113-139.
- Loffler C.M., J. Wei, J., Gogerty, S. Langton, M. Bergman, B. Merrill y M. Cooper. 2005. Classification of maize environments using crop simulation and geographic information systems. *Crop Sci.* 45: 1708-1716.
- Ludlow M.M. y R. Muchow., 1990. A Critical Evaluation of Traits for Improving Crop Yields in Water-Limited Environments. *Adv. Agron.* 43: 107-153.
- Mandel J. 1961. Non-additivity in two-way analysis of variance. *J. Am. Stat. Ass.* 56: 878-888.
- Messina C.D., D. Podlich, Z. Dong, M. Samples y M. Cooper. 2011. Yield-trait performance landscapes: from theory to application in breeding maize for drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 62: 855-868.
- Messina C.D., T. Sinclair, G. Hammer, D. Curan, J. Thompson, Z. Oler, C. Gho y M. Cooper. 2015. Limited transpiration trait may increase maize drought tolerance in the US corn belt. *Agronomy J.* 107: 1978-1986.
- Munaro E.M. 2013. *Análisis genético de la respuesta de los caracteres ecofisiológicos determinantes del rendimiento en grano a la disponibilidad de nitrógeno en maíz (Zea mays L.)*. Tesis de Doctorado, Escuela para Graduados, Facultad de Agronomía UBA. 200 pp.
- Nurmburg P.L., Brito, A., Zimmer, C.M., Schwantes, D.O., Mantovani, E.E., Bosetti, F., Rotundo J.L., Truong, S.K. Borrás, L., de la Vega, A., Messina, C.D., McCormick, R. 2022. A commercial breeding perspective of maize improvement for drought stress tolerance. *Rev. Bras. Milho e Sorgo* 21: e1277.
- Pollak, L.M. y Corbett J.D. 1993. Using GIS datasets to classify maize growing regions in Mexico and Central America. *Agron. J.* 85: 1133-1139.
- Otegui M.E., M. Riglos. y J. Mercau. 2021. Genetically modified maize hybrids and delayed

- sowing reduced drought effects across a rainfall gradient in temperate Argentina. *J. of Experimental Botany* 72 (14): 5180-5188.
- Rotili D.H., P. de Voil, J. Eyre, L. Serafin, D. Aisthorpe, G. Maddonni y D. Rodriguez. 2020. Untangling genotype × management interactions in multi-environment on-farm experimentation. *Field Crops Res.* 255: 107900. 0
- Rotundo J.L., T. Tang, y C. Messina. 2019. Response of maize photosynthesis to high temperature: Implications for modeling the impact of global warming. *Pl. Phys. Bioch.* 141: 202-205.
- Runge E.C.A. 1968. Effects of rainfall and temperature interactios during the growing season on corn yield, *Agon. J.* 60: 503-507.
- Sarlangue T., F. Andrade, P. Calviño y L. Purcell. 2007. Why do maize hybrids respond differently to variations in plant density? *Agron. J.* 99: 984-991.
- Shorter R., R. Lawn y G. Hammer. 1991. Improving genotypic adaptation in crops – A role for breeders, physiologists and modellers. *Expl. Agric.* 27: 155-175.
- Sinclair T.R., C. Messina, A., Beatty y M. Samples, 2010. Assessment across the United States of the benefits of altered soybean drought traits. *Agron. J.* 102: 475-482.
- van Eeuwijk F.A. 1992. Multiplicative models for genotype-environment interaction in plant breeding. *Statistica Applicata* 4: 393-406.
- Williams W.T. 1976. *Pattern Analysis in Agricultural Science*. Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam.
- Yates F. y W. Cochran, 1938. The analysis of groups of experiments. *J. Agric. Sci.* 28: 556-580.



Capítulo 18

Mejoramiento genético - mirada de la industria

Guillermo Van Becelaere
Federico Vartorelli

18. Mejoramiento genético - Mirada de la industria

Guillermo Van Becelaere y Federico Vartorelli

18.1. Introducción

“Para terminar, hago votos para que los profesionales del campo puedan implementar con éxito las enseñanzas que encierra este libro, las que sin duda les permitirán hacer los ajustes necesarios para obtener rendimientos más altos y estables.” Esta cita es el último párrafo del prólogo escrito por Fabio Nider (1936-2005) en la primera edición de este libro en el año 1996. Su deseo se ha cumplido con creces.

La producción de maíz en Argentina alcanzó 58,4 M Tn en 2020 (FAO: <https://www.fao.org>), un valor 5,5 veces mayor al de 1996; este aumento fue el producto de la expansión del área cultivada y del aumento del rendimiento (Capítulo 1). Tras un despegue a partir de 2010, el área cosechada de maíz superó las 7,7 M ha en 2020; por su parte, el rendimiento medio alcanzó un máximo de 7860 kg ha⁻¹ en 2019. En la primera edición de este libro, se reportaba una tasa de incremento en el rendimiento de 76 kg ha⁻¹ año⁻¹ entre 1971 y 1994; desde entonces, la tasa de incremento fue de 109 kg ha⁻¹ año⁻¹. El aumento del rendimiento puede atribuirse a tres factores fundamentales: la genética, la biotecnología, y las prácticas agronómicas. En esta sección, nos ocuparemos de la contribución aportada por el mejoramiento genético, desde la perspectiva de un programa a gran escala en el sector privado.

El mejoramiento genético de los cultivos tiene como objetivo modificar los atributos de las plantas para producir las características deseadas. Un programa de mejoramiento puede describirse a partir de cinco elementos principales:

- i. Los objetivos de mejoramiento, que determinan aquellos caracteres que se deben mejorar para alcanzar el concepto de producto deseado.
- ii. El germoplasma, el material genético a partir del cual se busca mejorar un cultivo. En el caso del cultivo de maíz, su centro de origen se encuentra en el valle de Tehuacán, en México, y a partir del descubrimiento de América, se diseminó por el mundo. La exposición del material genético a distintas condiciones ambientales, sumada a los procesos de selección natural y artificial, generaron una gran diversidad en el germoplasma.
- iii. Las tecnologías aplicadas a los métodos de mejoramiento, cuya evolución a través del tiempo ha contribuido a desarrollar el concepto moderno del mejoramiento genético como una ciencia.
- iv. El fenotipado, el sistema de generación de datos que permiten evaluar el material genético desarrollado por los programas, y seleccionar aquellos que tienen mayor mérito genético.
- v. El factor humano, cuyo rol es fundamental para definir las hipótesis, trazar los caminos, y utilizar la tecnología en favor de un mejor resultado.

A continuación, se analizarán los cambios más significativos ocurridos en estos elementos del mejoramiento genético durante los últimos 25 años, y cómo contribuyeron a aumentar la ganancia genética de los programas de maíz en Argentina.

18.2. Objetivos de mejoramiento y ganancia genética

El primer paso en un programa de mejoramiento es la definición de los objetivos, es decir, de los caracteres sobre los cuales se aplicará la selección. Los esfuerzos de la industria se enfocan en mejorar atributos que generan valor comercial; es por ello que los objetivos son priorizados según su impacto económico y las preferencias de los clientes. Se conoce como concepto de producto al conjunto de atributos que debe reunir un híbrido para ser comercializado exitosamente en un segmento de mercado específico.

Como el mejoramiento es un proceso de varios años, es necesario anticiparse a las necesidades del mercado. Los objetivos deben revisarse periódicamente, aunque no es conveniente que cambien con demasiada frecuencia. La revisión debe apuntar más a una estrategia de largo plazo que a una reacción a las condiciones ambientales de cada campaña agrícola.

En el mercado de semillas de maíz de Argentina, el objetivo de mayor importancia es el rendimiento en grano; sin embargo, existen otros atributos que protegen el rendimiento de las pérdidas producidas por estreses bióticos y abióticos. Los principales atributos defensivos son algunos aspectos agronómicos como la tolerancia al vuelco de raíz y al quebrado de tallo, y la resistencia a enfermedades como Mal de Río Cuarto (*Mal de Río Cuarto virus*), tizón de la hoja (*Exserohilum turcicum*) y roya común (*Puccinia sorghi*), entre las más importantes.

En general, los objetivos de mejoramiento y su importancia relativa no han sufrido grandes cambios en los últimos 25 años, con excepción de una mayor importancia asignada a la resistencia a Mal de Río Cuarto en toda la región pampeana. El trabajo realizado por algunos mejoradores sobre Mal de Río Cuarto representa un excelente ejemplo del valor que tiene desarrollar material genético adaptado específicamente a una región, así también como de la importancia de la visión de largo plazo, ya que los trabajos para conseguir la resistencia comenzaron casi dos décadas antes de que la enfermedad presentara la severidad y dispersión observadas en la epifitía de 1996/97.

Una definición clara de los objetivos de mejoramiento repercute favorablemente en la elección del germoplasma, de los ambientes de evaluación, y de las variables a medir. Además, una priorización apropiada de los caracteres permite establecer criterios objetivos para la selección de poblaciones, líneas, e híbridos. Los criterios de selección deben ser establecidos cuidadosamente, de manera que se pueda obtener una respuesta equilibrada para rendimiento y para los demás caracteres. La selección excesiva para caracteres de poca importancia limita innecesariamente la ganancia genética y, por otra parte, muchos híbridos con alto rendimiento no llegan

a ser productos comerciales exitosos por debilidades en algún carácter secundario.

El éxito de un programa de mejoramiento en alcanzar sus objetivos puede medirse a través de la ganancia genética, que es una medida del progreso alcanzado como respuesta a la selección. La ganancia genética realizada suele estimarse mediante experimentos que comparan cultivares desarrollados a través de distintas eras (Evans, 1993). En las campañas 2016/17, 2018/19, y 2021/22, 19 híbridos comerciales registrados entre 1993 y 2021, producidos en una misma plataforma de biotecnología, fueron evaluados en 20 ambientes. La ganancia genética, calculada como regresión del rendimiento sobre el año de lanzamiento comercial, fue 117,5 kg ha⁻¹ año⁻¹; este incremento del rendimiento fue conseguido sin aumentar significativamente la humedad del grano a cosecha, el vuelco de raíz, el quebrado de tallo, ni la altura de planta o espiga (Uribelarrea et al., 2022).

Es posible, por otra parte, estimar la ganancia genética esperada a partir de la “ecuación del mejorador”; esta ecuación permite predecir la respuesta a la selección para las características de interés (Lush, 1943; Eyhérbide, 2002), y puede expresarse como:

$$\Delta G = i \sigma_a h t^{-1}$$

donde ΔG es la ganancia genética anual, i es el diferencial de selección estandarizado o intensidad de selección, h es la raíz cuadrada de la heredabilidad en sentido estricto, σ_a es la raíz cuadrada de la variancia genética aditiva, y t es el número de años del ciclo de mejoramiento. La ecuación del mejorador es una forma práctica de entender los factores que deben ser considerados para alcanzar los objetivos de un programa de mejoramiento. Por otro lado, el análisis de cómo los cambios en los programas afectaron los componentes de esta fórmula puede ayudar a explicar cómo esos cambios contribuyeron al aumento de rendimiento del maíz en Argentina.

18.3. Germoplasma

Una vez definidos los objetivos, el siguiente paso en un programa de mejoramiento es la elección del germoplasma, es decir, de los recursos genéticos a partir de los cuales se desarrollarán líneas e híbridos. El acceso a germoplasma diverso es esencial para conseguir los objetivos de un programa de mejoramiento y mantener un progreso continuo. Uno de los factores fundamentales que contribuyeron al éxito del mejoramiento de maíz en Argentina fue el temprano establecimiento de patrones heteróticos. El alineamiento del germoplasma colorado *flint* local, obtenido a partir de variedades o *landraces*, con el patrón heterótico amarillo dentado prevalente en el cinturón maicero de los Estados Unidos, permitió combinar la alta productividad del germoplasma estadounidense y la adaptación del germoplasma

argentino a los ambientes de la región pampeana.

En la actualidad, los programas de mejoramiento de la industria disponen de germoplasma *elite*, constituido por las líneas parentales de los híbridos de su portafolio comercial y su *pipeline* de productos. En programas maduros, el reciclaje de líneas *elite* es la principal fuente de nuevo material genético, y para acelerar la ganancia genética, debe realizarse de forma rápida. Las líneas superiores deben ser incluidas en poblaciones tan rápido como sea posible; sin embargo, las líneas más nuevas cuentan con información limitada, y la mayoría de ellas irán perdiendo valor a medida que avanza el proceso de mejoramiento; por lo tanto, es necesario un balance entre el uso de líneas nuevas y líneas ya reconocidas. En los últimos años, la forma más efectiva de reducir el tiempo de reciclaje ha sido crear muchas más poblaciones de las que se necesitan y luego, a medida que se cuenta con más información, priorizar aquellas que siguen siendo promisorias.

Las compañías que cuentan con programas en otras regiones del mundo disponen, además, de la posibilidad de explotar recursos genéticos globales a través del intercambio de líneas *elite* entre programas. A lo largo de la historia del mejoramiento de maíz en Argentina, la introgresión de germoplasma exótico, es decir no desarrollado localmente, ha sido una estrategia valiosa para alcanzar mayor rendimiento e incorporar características específicas como la resistencia a enfermedades o la producibilidad de las líneas parentales. El cruzamiento de líneas exóticas con líneas locales para producir híbridos ha sido utilizado ampliamente; sin embargo, las líneas exóticas suelen tener menor adaptación al ambiente objetivo y esto limita el desempeño de los híbridos. La estrategia de introgresión más efectiva ha sido el desarrollo de poblaciones que combinan líneas exóticas y adaptadas, seguida por la selección en el ambiente objetivo.

Las poblaciones que contienen líneas exóticas suelen ser conducidas con métodos de mejoramiento y estrategias de selección específicas, que buscan introducir variabilidad genética evitando incluir características no deseadas en el germoplasma. En programas maduros, las chances de obtener líneas comerciales a partir de este tipo de poblaciones suelen ser bajas; sin embargo, existen numerosos casos de éxito en los que se obtuvieron líneas con características excepcionales y que provocaron saltos significativos en el desempeño de los híbridos. Los programas de maíz de Argentina se han beneficiado considerablemente con la introgresión de germoplasma de origen templado estadounidense, aunque también de origen tropical y subtropical proveniente de países como México y Brasil.

En ocasiones, los programas pueden también recurrir a fuentes externas de germoplasma; esto puede ser necesario cuando existe un déficit de competitividad o adaptación, cuando aparecen desafíos para la producción, como una nueva enfermedad, o para explotar nuevas oportunidades de mercado. El material genético externo puede provenir de bancos de germoplasma, o ser obtenido mediante convenios con instituciones públicas u otras empresas. Otra alternativa es la utilización de híbridos comerciales de competidores para desarrollar poblaciones, una práctica ampliamente utilizada en Argentina; sin embargo, esto puede alterar los patrones

heteróticos establecidos y suele reducir la ganancia genética.

En las últimas décadas, la industria de semillas atravesó un proceso de consolidación, y esto permitió a algunas compañías expandir su acceso a germoplasma. Por otro lado, la diferencia de competitividad entre programas de pequeña y gran escala, y la necesidad de acceso a biotecnología, contribuyeron a la consolidación de un modelo de licenciamiento que permite a las compañías acceder a líneas e híbridos mediante convenios comerciales.

La elección y el manejo del germoplasma no sólo son importantes para el desarrollo de productos en un ciclo de mejoramiento determinado, sino también para mantener la diversidad genética de un programa. La diversidad de los recursos genéticos disponibles determina la variabilidad sobre la cual puede aplicarse la selección y, por consiguiente, contribuye a la ganancia genética. Sin embargo, existe una tensión entre la diversidad genética y los objetivos de mejoramiento, ya que el proceso de selección sistemática para los caracteres de interés resulta en una pérdida de variabilidad. En los programas de la industria, si bien la diversidad no es un objetivo en sí mismo, deben implementarse estrategias para mantenerla en un nivel suficiente, que no limite la ganancia genética en el largo plazo.

Desde otro punto de vista, la diversidad genética del germoplasma puede ser determinante ante condiciones climáticas o eventos impredecibles en una región. Es común que una gran proporción del mercado sea dominada por unos pocos híbridos de gran aceptación, y si la base genética es muy estrecha, las compañías y los agricultores pueden quedar expuestos a situaciones que hagan evidente alguna debilidad de los productos. La diversidad genética efectiva de un portafolio comercial es una estrategia apropiada para mitigar estos riesgos.

18.4. Tecnología aplicada a los métodos de mejoramiento

Una vez que se han definido los objetivos de mejoramiento y se ha elegido el germoplasma alineado con esos objetivos, el siguiente paso está asociado con la elección y coordinación de los diferentes procesos y técnicas que constituyen los métodos de mejoramiento genético. Estos métodos son los que van a permitir transformar el material genético base en un material genético mejorado a través de la creación de poblaciones, la recombinación genética y la selección de material recombinante superior, el desarrollo de líneas endocriadas, y la constitución y selección de híbridos por combinación de líneas endocriadas. Durante los últimos 25 años, los métodos de mejoramiento de maíz en Argentina fueron profundamente transformados por la aplicación de distintas tecnologías; las que tuvieron el mayor impacto en los programas fueron el desarrollo de líneas doble haploides, la selección asistida por marcadores moleculares, y la utilización de modelos de analítica predictiva y prescriptiva.

18.4.1 Desarrollo de líneas doble haploides

El factor tiempo es sumamente importante en los procesos de mejoramiento, ya que es el término en el denominador de la ecuación del mejorador y, por lo tanto, su reducción aumenta la ganancia genética. En un esquema de mejoramiento tradicional, el proceso de endocría requiere ocho generaciones. Mediante la utilización de viveros de invierno o en contraestación, una práctica común en la industria, el desarrollo de líneas se puede llevar a cabo en cuatro años. El método de doble haploides (DH)(Prasanna et al., 2012) reduce la duración del proceso de endocría, ya que este esquema puede completarse en cuatro generaciones: el cruzamiento parental, el cruzamiento de la F_1 con un inductor de haploidía, la duplicación cromosómica de los individuos haploides, y el incremento de semilla de los haploides duplicados. Suponiendo la posibilidad de realizar dos generaciones por año en viveros multiestación, el desarrollo de líneas puede realizarse en dos años.

El potencial de la técnica de haploides duplicados en el mejoramiento de maíz ya era reconocido a mediados del siglo XX (Chase, 1949). Sin embargo, su implementación a escala recién fue viable en los programas de Argentina a comienzos del siglo XXI. Este método contribuyó a aumentar la ganancia genética, no sólo porque permitió acortar dos años el ciclo de mejoramiento, sino también porque aumentó la heredabilidad en las evaluaciones tempranas de líneas.

Las líneas DH son completamente homocigotas, y esto aumentó la precisión de la selección fenotípica en comparación con evaluaciones de líneas F_3 o F_4 , que aún tienen un alto porcentaje de heterocigosis. En la medida en que la metodología DH fue haciéndose más eficiente, su uso fue reemplazando al tradicional método genealógico o de pedigrí, y muchos programas limitaron este último al manejo de poblaciones con amplia distancia genética entre los parentales, puesto que implica más generaciones de recombinación genética y admite la oportunidad de selección visual entre y dentro de familias mediante la exposición del material genético al ambiente objetivo. El método de doble haploides eliminó la selección visual durante el proceso de endocría y, por esta razón, algunos programas optaron por realizar el desarrollo de líneas en forma centralizada fuera del ambiente objetivo. De todos modos, existe una instancia de evaluación de las líneas DH *per se*, que ocurre en el ambiente objetivo y permite descartar algunas de ellas por características relacionadas a producibilidad o que están correlacionadas con el comportamiento de los híbridos.

18.4.2 Selección con marcadores moleculares

Los marcadores moleculares (Bernardo, 2008) transformaron los programas de mejoramiento como ninguna otra tecnología y han contribuido a aumentar la ganancia genética de distintas formas. Aumentaron la heredabilidad, ya que no dependen del ambiente; aumentaron la intensidad de selección, ya que permitieron evaluar poblaciones con más individuos; y acortaron el ciclo de mejoramiento, al reemplazar

años de evaluaciones a campo. Los principales métodos que incorporaron el uso de marcadores han sido el retrocruzamiento asistido por marcadores (MABC, *marker assisted backcross*), la selección asistida por marcadores (MAS, *marker assisted selection*), y la selección genómica.

Un aspecto poco reconocido de la aplicación de marcadores moleculares es el control de calidad de las entidades genéticas. Un análisis con un conjunto relativamente pequeño de marcadores permite detectar errores en la identidad de los pedigríes o fallas en la pureza genética de las líneas. Los primeros análisis revelaron tasas de error que podían ser relativamente altas. Esta información fue clave para entender en qué parte de los procesos ocurrían las fallas e implementar mejoras para mitigarlas. En pocos años, se logró reducir la tasa de error a valores mínimos, y esto maximizó el tamaño efectivo de los programas.

Los marcadores moleculares han sido un gran aporte al método de retrocruzamiento. Este es el método utilizado para la incorporación sistemática de eventos transgénicos en líneas convencionales, proceso que se conoce como conversión. En general, los programas de la industria han optado por desarrollar líneas de maíz sin eventos transgénicos, y convertirlas para la producción comercial de híbridos con biotecnología. Una conversión tradicional requiere nueve generaciones y, mediante la utilización de viveros multi-estación, puede realizarse en tres años; de aquí que las conversiones de líneas deben comenzar tres o cuatro años antes de la primera producción comercial. Los marcadores permiten, no sólo seleccionar la presencia del evento transgénico del parental donante, sino también seleccionar los individuos de mayor similitud genética con el parental recurrente; de esta manera, en cada generación, se consigue un mayor grado de recuperación del genotipo deseado. El método de MABC acortó el proceso de conversión, reduciendo dos generaciones de retrocruzamiento; por otra parte, permitió realizar conversiones que apilan múltiples eventos en forma simultánea.

El método MABC también es utilizado para la introgresión de caracteres nativos, tales como la resistencia a enfermedades de tipo cualitativa. Se recurre a esta estrategia cuando los alelos de resistencia no están presentes en los recursos genéticos de un programa, o se encuentran en muy baja frecuencia. Las líneas convertidas con los caracteres nativos pueden ser utilizadas para producir híbridos; sin embargo, el principal valor de esta estrategia es usar las conversiones para desarrollar poblaciones y aumentar la frecuencia de los alelos favorables. Una vez que los alelos introducidos alcanzan una frecuencia suficiente, lo más apropiado es utilizar el método MAS para seleccionar individuos en poblaciones segregantes.

La utilización de MAS o MABC requieren la identificación y caracterización de *loci* de rasgos cuantitativos (QTL, *quantitative trait locus*), que son regiones de ADN asociadas con características de interés. Este es un proceso que lleva varios años y consta de una serie de fases, que incluyen la identificación de fuentes del fenotipo deseado, el descubrimiento y mapeo de QTL, la validación de la eficacia del QTL en distintos trasfondos genéticos y en distintos ambientes, y la identificación de marcadores que permitan diagnosticar la presencia o ausencia del alelo favorable.

El método MAS comenzó a utilizarse en los programas de maíz de Argentina a finales de los años 2000. En general, se ha limitado a la selección de uno o dos QTL por población, ya que el número de individuos y las necesidades de genotipado aumentan exponencialmente en la medida en que se quiera seleccionar más QTL. Por otro lado, el muestreo de tejido y la identificación de plantas individuales requieren de trabajo manual intenso. A comienzos de la década de 2010, la utilización de técnicas no destructivas para muestrear tejido en semillas permitió implementar el método MAS de manera rutinaria y a gran escala (Butruille et al., 2015). Como la selección puede realizarse antes de la siembra, solamente se siembran los individuos seleccionados, lo que permitió evaluar muchos más individuos sin incrementar las tareas de campo.

Los métodos de selección por marcadores moleculares han sido muy efectivos para aumentar los niveles de resistencia a las principales enfermedades de la región pampeana, especialmente Mal de Río Cuarto, tizón de la hoja y roya común. Para asegurar la durabilidad de la resistencia, se busca apilar más de un QTL y complementar esta estrategia con la selección para resistencia poligénica o cuantitativa.

La selección genómica (Lorenz et al., 2011) es una técnica que utiliza información de cientos o miles de marcadores en todo el genoma a fin de estimar el valor genético para caracteres cuantitativos en individuos nunca observados. Este enfoque ha sido posible a partir de la disponibilidad de una gran cantidad de polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs) y métodos de genotipado por secuenciación que permiten correr una gran cantidad de marcadores de manera precisa, económica y reproducible (Jones et al., 2009). Las predicciones genómicas son calculadas sobre la base de dos tipos de información acerca las líneas, los datos genotípicos de marcadores con alta densidad y los datos fenotípicos para los caracteres de interés. Con esta información se crean bases de entrenamiento, que pueden contener datos de miles de líneas acumulados a través de una serie de años.

La selección genómica comenzó a implementarse en Argentina a comienzos de la década de 2010, y revolucionó los programas de mejoramiento de maíz, contribuyendo a la ganancia genética de diferentes maneras. Dado que esta selección “en laboratorio” puede llevarse a cabo en pocas semanas y en cualquier momento del año, reemplazó los primeros ensayos a campo y acortó el ciclo de mejoramiento uno o dos años. Por otro lado, el costo de genotipar las líneas con marcadores es significativamente menor al de evaluarlas en parcelas de ensayos con repeticiones. Esto permitió aumentar varias veces la cantidad de líneas evaluadas y aplicar una mayor intensidad de selección. En otras palabras, la selección genómica permitió manejar programas más grandes y rápidos. El principal riesgo de la selección genómica es que acelera la pérdida de variabilidad; por esta razón debe ser complementada con estrategias que permitan mantener los niveles de diversidad genética.

18.4.3. Analítica predictiva y prescriptiva

La transformación digital de los programas de mejoramiento, con el incremento

exponencial de la cantidad de datos generados, y la posibilidad conectar, analizar, y modelar esos datos, han generado la oportunidad de aplicar técnicas de inteligencia artificial en los programas, especialmente la analítica predictiva y prescriptiva, que utilizan métodos estadísticos y algoritmos de aprendizaje automático para generar modelos que ayudan a tomar mejores decisiones (Butruille et al., 2015).

Los modelos predictivos analizan datos y decisiones del pasado, identifican patrones y realizan predicciones sobre los resultados futuros. Estos modelos permiten predecir las probabilidades de éxito de cada entidad genética, y aumentaron la precisión de la selección de poblaciones, líneas, e híbridos. Los modelos prescriptivos, por su parte, son algoritmos de decisión que utilizan las predicciones para generar opciones y encontrar soluciones óptimas de acuerdo con criterios predefinidos. De esta manera, el proceso de selección pasó de ser un conjunto de decisiones individuales para cada entidad genética, a convertirse en una prescripción de la mejor cohorte posible, que permita balancear los diferentes objetivos de mejoramiento y mantener la diversidad genética. La analítica predictiva y prescriptiva comenzó a aplicarse rutinariamente en los programas de mejoramiento a partir de la década de 2010, y permitió aumentar la ganancia genética, principalmente a través de la optimización de la intensidad de selección y de la variabilidad genética, y aumentando el tamaño efectivo de los programas.

18.5 Fenotipado

Durante la conducción de un programa de mejoramiento, la capacidad de ensayar el material genético en condiciones de campo para evaluar la expresión del genotipo y su interacción con el ambiente constituye un elemento fundamental, y es lo que denominamos fenotipado. Un sistema de fenotipado debe ser capaz de identificar las mejores líneas e híbridos, y es efectivo en la medida en que consigue separar el efecto del ambiente; de esa manera, aumenta la heredabilidad y, por lo tanto, la ganancia genética.

Cada año, un programa de maíz puede llegar a conducir cientos de miles de parcelas, en decenas de localidades, en las que se capturan varios millones de datos. Por esa razón, la magnitud y extensión de la red de ensayos suelen usarse como medida del tamaño de los programas. Sin embargo, en los últimos años, la adopción de tecnologías, entre ellas la selección de lotes sobre la base de imágenes satelitales, la siembra de precisión con cada parcela georreferenciada, y la captura de datos utilizando drones y equipos robóticos que portan sensores, ha permitido obtener más y mejor información de las redes de ensayos existentes, y la tendencia ha sido disminuir la cantidad de parcelas en función del aumento en la precisión.

Tradicionalmente, los estadios de un *pipeline* de productos están asociados con la estrategia de fenotipado de los híbridos. En los estadios iniciales, se evalúan miles de híbridos en unos pocos ambientes, mientras que, en los estadios finales, unos pocos híbridos son evaluados en decenas de ambientes (Figura 18.1A). A medida que los híbridos avanzan a través de los estadios del *pipeline* (Figura 18.1B), tam-

bién aumenta el número de variables medidas y la cantidad de datos recolectados. Generalmente, los híbridos que llegan a ser productos comerciales han sido evaluados en ensayos a campo entre 3 y 7 años, dependiendo de las líneas utilizadas.

Las estrategias de fenotipado, principalmente la selección de los ambientes y las prácticas agronómicas, son de gran importancia para el desarrollo de productos. El amplio muestreo de los ambientes de cultivo ha sido clave para la selección de híbridos con alta estabilidad. Asimismo, la expansión de las redes de ensayos hacia el oeste de la región pampeana, y la representación de fechas de siembra tardías, permitieron desarrollar híbridos con alta adaptación a estos ambientes y, consecuentemente, promovieron el crecimiento del área de cultivo. La evaluación a campo del material genético para la respuesta a patógenos, en los ambientes de mayor prevalencia o mediante la inoculación artificial, ha sido importante para alcanzar los niveles de resistencia a enfermedades de los híbridos actuales.

La estrategia de fenotipado, por otra parte, ha coevolucionado con las prácticas agronómicas de los productores agrícolas. En algunos casos, los programas de mejoramiento se anticiparon a las prácticas de los productores, como en el manejo de densidad y fertilización, y en otros, como la siembra directa y el menor distanciamiento entre surcos, los programas incorporaron las prácticas para reflejar el manejo de los productores.

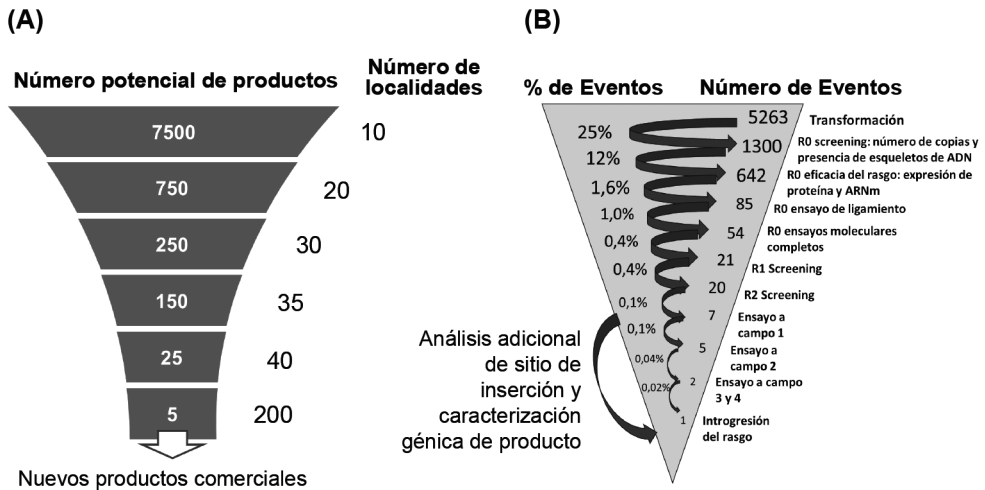


Figura 18.1: Representación esquemática de (A) el proceso general de mejoramiento convencional de maíz y (B) un ejemplo del proceso de selección de eventos para el desarrollo de una plataforma de biotecnología en maíz (adaptadas de Glenn et al., 2017).

En la actualidad, el fenotipado cumple una doble función, ya que a la función histórica de generar los datos para la selección y caracterización de líneas e hí-

bridos sumó la de generar datos para el entrenamiento de modelos predictivos. Estos modelos necesitan un continuo reentrenamiento, a partir de la incorporación de nuevos haplotipos y nueva información fenotípica. Una estrategia efectiva para este propósito consiste en reemplazar la tradicional evaluación de líneas mediante cruzamientos con probadores, por cruzamientos de las nuevas líneas entre sí (Capítulo 16), en diseños factoriales incompletos; complementariamente, los híbridos, en lugar de ser evaluados en unas pocas localidades, son distribuidos a través de una red más amplia de ambientes. De esta forma, se consigue muestrear una mayor diversidad genética y una mayor variancia fenotípica, sin aumentar la cantidad de parcelas. Esto resulta en un entrenamiento más robusto de los modelos que amplifica su capacidad predictiva.

18.6 El factor humano en el mejoramiento

En el pasado reciente, el papel del factor humano en el mejoramiento genético se concentraba en ciclos de decisiones basadas en experiencia, conocimiento y observación. Áreas de estudio como botánica, fisiología, ecología, genética de poblaciones y estadística eran críticas. El mejoramiento genético moderno, sin embargo, con la disrupción de la inteligencia artificial, de los modelos predictivos y prescriptivos, y de la capacidad de generar, conectar y analizar una cantidad de datos nunca antes generados, demanda del factor humano capacidades nuevas y un papel diferente. Muchos de los ciclos de generación de datos y de selección hoy se basan y administran por modelos matemáticos y de forma automática. Alimentar esos modelos y entender sus sesgos comienzan a ser parte importante del papel del factor humano. La ciencia de datos, el manejo de modelos matemáticos y de simulación son, entre otras, nuevas capacidades requeridas por un equipo de mejoramiento genético.

El trabajo se transformó en un ámbito multidisciplinario, altamente especializado, donde además del trabajo individual de cada área se requiere una coordinación de las interdependencias para llegar al objetivo buscado. Es esta sincronización la que se vuelve fundamental para el éxito de un programa de mejoramiento moderno. El nuevo paradigma es la necesidad de manejar un equipo que combina inteligencia humana con artificial, donde entrenar modelos es tan fundamental como lo es anticipar los sesgos que los modelos puedan tener, sobre todo en una agricultura mundial altamente dinámica y que, por lo tanto, continúa cambiando los objetivos del mejoramiento constantemente.

18.7 Conduciendo un *pipeline* de mejoramiento moderno

El *pipeline* consiste en una serie de estadios que cada producto debe atravesar, a través de los años, antes de ser liberado al mercado (Figura 18.1B). Un *pipeline* completo suele abarcar entre ocho y diez años, y puede dividirse en tres etapas: mejoramiento de poblaciones, desarrollo de líneas, y evaluaciones de híbridos. En

general, las entidades genéticas son asignadas a un estadio en función de la cantidad de años que restan hasta su eventual lanzamiento comercial. Cada año se inicia un nuevo ciclo de mejoramiento, y deben manejarse todos los estadios al mismo tiempo.

A partir de la década de 2000, muchas compañías dividieron sus programas de mejoramiento en dos áreas: el desarrollo de líneas y el mejoramiento comercial. La especialización permitió a los mejoradores de líneas enfocarse en la implementación de nuevas tecnologías, y el manejo simultáneo de múltiples esquemas de mejoramiento, a los que cada población es asignada según los objetivos y el tipo de germoplasma. Mientras tanto, los mejoradores comerciales se enfocaron en la identificación de cruzamientos con aptitud combinatoria específica, la evaluación de híbridos en versiones con eventos transgénicos, y en una caracterización más precisa de los productos.

Durante este periodo, la implementación de nuevos métodos de desarrollo y selección de líneas produjo un acortamiento de la primera etapa del *pipeline*, y la menor cantidad de años de evaluaciones a campo fue compensada con un aumento del número de localidades y de probadores, anticipando la selección para estabilidad y aptitud combinatoria general de las líneas. Por otro lado, la llegada de nuevas plataformas de biotecnología con más eventos, y la necesidad de evaluar los híbridos en las versiones en que serán comercializados, resultaron en una mayor rigidez de la última etapa del *pipeline*.

Recientemente, algunas compañías han comenzado a reorganizar sus programas de mejoramiento en dos componentes: por un lado, el mejoramiento de poblaciones, que maximiza la ganancia genética al incrementar la frecuencia de alelos favorables a través de un proceso de selección genómica recurrente acelerada, y por otro, el desarrollo de producto, enfocado en la extracción de líneas endocriadas y el avance de híbridos. El cambio de paradigma fue propuesto por Gaynor et al. (2017) y consiste en tratar por separado dos objetivos que típicamente eran concurrentes, la identificación de nuevas líneas para el desarrollo de productos y la identificación de parentales para los ciclos de mejoramiento subsiguientes.

18.8 Consideraciones finales

Un programa de mejoramiento es exitoso si consigue modificar favorablemente los parámetros de la ecuación del mejorador. Los cambios aquí descriptos, especialmente las innovaciones tecnológicas, transformaron profundamente los programas de maíz en Argentina y contribuyeron a incrementar la ganancia genética de manera significativa.

Los primeros productos comerciales desarrollados integrando estas tecnologías ya se encuentran en el mercado. Sin embargo, debido a la naturaleza y los tiempos del mejoramiento genético, el verdadero impacto de esta transformación, en el campo de los agricultores, es aún incipiente. En primer lugar, porque existe una demora

entre la implementación de un cambio en etapas tempranas del *pipeline* y su efecto en el portafolio comercial; pero, además, estas tecnologías atravesaron una etapa de transición hasta su adopción completa y su integración.

Los híbridos que dominarán el mercado en los próximos 10 años ya se encuentran en el *pipeline* de los programas. Sin embargo, los mejoradores enfrentan un gran desafío más allá de esta década, ya que se estima que la población mundial será de 9,7 mil millones de personas en 2050, y que las demandas de alimento crecerán un 50%. Para satisfacer esta demanda sin aumentar la superficie cultivada, es necesario continuar aumentando el rendimiento de los cultivos, no solo por unidad de superficie, sino también con relación a los recursos utilizados. Los productos del futuro deben contribuir a una mayor eficiencia y un menor impacto ambiental de la producción (Andrade et al., 2017; Andrade, 2020). Las tasas actuales de ganancia genética no parecen suficientes para conseguir los objetivos planteados (Capítulo 16), y el mejoramiento genético deberá continuar innovando.

No es fácil imaginar cómo serán los programas de mejoramiento dentro de 25 años, pero es seguro que serán muy diferentes y algunos cambios ya están empezando a ocurrir. Luego de atravesar etapas en las que los programas se volvieron más grandes y rápidos, potenciaron la calidad de las decisiones, e impulsaron la transformación digital, el mejoramiento genético está ingresando en la era de la precisión, donde: (1) los objetivos son integrados en índices de selección bio-económicos informados por datos y perspectivas de los clientes, que facilitan la automatización de la selección; (2) el germoplasma es elegido mediante modelos de evaluación genética, en los que el haplotipo es la unidad de selección; (3) las nuevas tecnologías permiten implementar métodos de mejoramiento acelerados, que reducen el ciclo de mejoramiento a una sola generación y permiten completar tres ciclos por año en ambientes controlados; (4) el fenotipado es planificado en forma prescriptiva y la recolección de datos se realiza a gran escala y con alta precisión para aumentar el poder de predicción de los modelos; y (5) el factor humano se ocupa, ya no de seleccionar los mejores individuos, sino de diseñar los mejores productos.

18.9 Referencias

- Andrade F.H. 2020. Los desafíos de la agricultura global. In: Andrade, F.H., editor, INTA Ediciones. INTA, Buenos Aires, Argentina. p. 249. <https://repositorio.inta.gob.ar/handle/20.500.12123/9137>.
- Andrade F., M. Taboada, D. Lema, N. Maceira, H. Echeverría, et al. 2017. Los desafíos de la agricultura argentina. Satisfacer las futuras demandas y reducir el impacto ambiental. En: Andrade, F.H., Taboada, M.A., Lema, D., Maceira, N., Echeverría, H., et al., editors, INTA. INTA, Buenos Aires, Argentina. p. 124
- Bernardo R. 2008. Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Sci.* 48(5): 1649–1664. doi: 10.2135/cropsci2008.03.0131.
- Butruille D.V., F.H. Birru, M.L. Boerboom, E.J. Cargill, D.A. Davis, et al. 2015. Maize Breeding in the United States: Views from Within Monsanto. *Plant Breeding Reviews*: Volume

39. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. p. 199–282
- Chase S.S. 1949. The reproductive success of monoplloid maize. *Am. J. Bot.* 36(10): 795–796.
- Evans L.T. 1993. *Crop Evolution, Adaptation and Yield* (E. Cambridge University Press, Cambridge, editor).
- Eyhérabide G.H. 2002. Mejoramiento genético de maíz. In: Eyhérabide, G.H., editor, *Bases para el manejo del cultivo de maíz*. INTA, Pergamino. p. 59–78
- Gaynor R.C., G. Gorjanc, A.R. Bentley, E.S. Ober, P. Howell, et al. 2017. A two-part strategy for using genomic selection to develop inbred lines. *Crop Sci.* 57(5): 2372–2386. doi: 10.2135/cropsci2016.09.0742.
- Glenn K.C., B. Alsop, E. Bell, M. Goley, J. Jenkinson, B. Liu, C. Martin, W. Parrott, C. Souder, O. Sparks, W. Urquhart, J. Ward y J. Vicini. (2017), *Bringing New Plant Varieties to Market: Plant Breeding and Selection Practices Advance Beneficial Characteristics while Minimizing Unintended Changes*. *Crop Science*, 57: 2906-2921.
- Jones E., W.C. Chu, M. Ayele, J. Ho, E. Bruggeman, et al. 2009. Development of single nucleotide polymorphism (SNP) markers for use in commercial maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Mol. Breed.* 24(2): 165–176. doi: 10.1007/s11032-009-9281-z.
- Lorenz A.J., S. Chao, F.G. Asoro, E.L. Heffner, T. Hayashi, et al. 2011. *Genomic Selection in Plant Breeding. Knowledge and Prospects*. 1st ed. Elsevier Inc.
- Lush J.L. 1943. *Animal breeding plans*. 2nd ed. The Iowa State College Press, Ames, IA.
- Prasanna B.M., V. Chaikam, y G. Mahuku. 2012. *Doubled Haploid Technology in Maize Breeding: Theory and Practice*. *Cimmyt*: 1–56.
- Uribelarrea M., F. Izzo, J. Roig, M. Melani y G. Van Becelaere. 2022. Análisis de los efectos del mejoramiento genético sobre el rendimiento y estabilidad en híbridos de maíz desarrollados entre 1993 y 2021. XII Congreso Nacional de Maíz. Pergamino, Argentina.



Capítulos del libro y autores

Ecofisiología y manejo del cultivo de maíz

Editores: Fernando Andrade, María Elena Otegui y Alfredo Cirilo y Sergio Uhart



0. Introducción

Fernando Andrade, María Elena Otegui y Alfredo Cirilo

1. El maíz en los sistemas productivos de Argentina: Un análisis global y regional de su desarrollo reciente

Emilio Satorre y José Andrade

2. Desarrollo del cultivo

María Elena Otegui

3. Crecimiento del cultivo

Fernando Andrade, Nicolás Neiff y José Andrade

4. Determinación del número de granos

Fernando Andrade, Claudia Vega, Alfredo Cirilo y María Elena Otegui

5. Determinación del peso del grano y su impacto sobre el rendimiento del cultivo

Lucas Borrás y Brenda Gambin

6. Relaciones fuente/destino durante el llenado de granos

Lucas Bonelli, Aníbal Cerrudo y Fernando Andrade

7. Nutrición del cultivo

Fernando García, Adrián Correndo, Nahuel Reussi Calvo, Juan Pablo Monzon, Ignacio Ciampitti y Fernando Salvagiotti

8. Consumo y eficiencia en el uso de agua

Laura Echarte y María Elena Otegui

9. Densidad de plantas

Claudia Vega, Gustavo Maddonni, Aníbal Cerrudo y Fernando Andrade

10. Espaciamiento entre hileras del cultivo

Alfredo Cirilo, Fernando Andrade y Oscar Valentinuz

11. Desuniformidad del stand de plantas del cultivo

Gustavo Maddonni

12. Fecha de siembra

María Elena Otegui, Fernando Andrade, Alfredo Cirilo y Jorge Mercu

13. Elección del cultivar

Alfredo Cirilo, Juan Manuel de Santa Eduvigis, Javier Di Matteo, Juan Matías Ferrera, Matías Marcantonio, Nahuel Peralta y Tomás Sarlangue

14. El maíz y la intensificación sostenible

Octavio Caviglia, Roberto Rizzalli y Fernando Andrade

15. Calidad del grano

Alfredo Cirilo y Natalia Izquierdo

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

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

17. Interacción Genotipo × Ambiente

Abelardo de la Vega y Lucas Borrás

18. Mejoramiento genético - Mirada de la industria

Guillermo Van Becelaere y Federico Vartorelli

