

**AUMENTO Y ESTABILIDAD DEL RENDIMIENTO EN HÍBRIDOS DE MAÍZ (ZEA  
MAYS L.) LIBERADOS DURANTE LOS ÚLTIMOS 45 AÑOS EN ARGENTINA.**

Ing. Agr. **Javier Antonio Di Matteo**

Trabajo de tesis para ser presentado como requisito parcial para optar por el título de  
DOCTOR en CIENCIAS AGRARIAS

Área Ciencias de las Plantas y RRNN  
PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS AGRARIAS

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA**

Balcarce, Argentina

Diciembre de 2019

**AUMENTO Y ESTABILIDAD DEL RENDIMIENTO EN HÍBRIDOS DE MAÍZ (ZEA  
MAYS L.) LIBERADOS DURANTE LOS ÚLTIMOS 45 AÑOS EN ARGENTINA.**

Ing. Agr. **Javier Antonio Di Matteo**

.....  
Director: Ing. Agr., M.Sc., (PhD) Fernando H. ANDRADE

.....  
Co-director: Ing. Agr. (Dra.) Laura ECHARTE

**AUMENTO Y ESTABILIDAD DEL RENDIMIENTO EN HÍBRIDOS DE MAÍZ (ZEA  
MAYS L.) LIBERADOS DURANTE LOS ÚLTIMOS 45 AÑOS EN ARGENTINA.**

Ing. Agr. **Javier Antonio Di Matteo**

**Aprobada por:**

.....  
Ing. Agr., M.Sc., (Dr.) Gustavo A. MADDONNI

.....  
Ing. Agr., M.Sc., (Dr.) Pedro RIMIERI

.....  
Ing. Agr., M.Sc., (Dr.) Guillermo R. PRATTA

## Dedicatoria

Dedico esta Tesis a cuatro personas. En primer lugar, a mi esposa Cintia B. Kemkes a quien amo profundamente y q me acompañó en este camino desde el principio y nunca me dejó bajar los brazos. En segundo lugar, a mis padres Delia B. Balmaceda y Roberto J. Di Matteo, ellos me inculcaron dos valores que llevo como estandartes de mi vida que son, “siempre termina lo que hayas empezado” y “podés lograr todo lo que te propongas”. Cuando era chico me prohibieron decir las palabras “no puedo”. Y en cuarto lugar, a mi abuelo Antonio Di Matteo quien me enseñó que la vida es mucho mejor si disfrutas todo lo que haces.

## Agradecimientos

Agradezco a Fernando H. Andrade quien fue mi director de tesis, por guiarme por este solitario camino, por darme libertad para pensar y construir ideas originales, por confiar en que podía lograr esta empresa. A Laura Echarte quien siempre me motivó a seguir adelante y me ordenó mis ideas. A los revisores, quienes tuvieron un arduo trabajo al corregir las diferentes versiones de esta tesis y que de los cuales aprendí a valorar cada comentario que se me hizo. A mi familia por todos los momentos que les robé, los fines de semana o las noches en las que me apoyaron para que pueda recibirme de Doctor en Ciencias Agrarias. A mis compañeros de trabajo, Aníbal, Juan, Lucas, Roberto, Mariana, Lujan, Diego y Emi. En especial a Aníbal y a Mariana con quienes compartí los logros y los fracasos de este camino. A mis compañeros del posgrado que me hicieron más placentera la cursada de las materias. A Matías Ferreyra quien me apoyo constantemente para que termine el Doctorado incluso cuando debía estar realizando otras tareas. A Hugh Earl, que me aceptó como postdoc en la Universidad de Guelph sin haber tenido el doctorado finalizado y a Adalberto Di Benedetto quien de alguna manera fue el primer profesor que me introdujo en el mundo de la ciencia.

A todos ellos quiero decirles gracias por confiar en mí y por su apoyo.

## ÍNDICE GENERAL

<b>1. Introducción general .....</b>	<b>1</b>
<b>2. capítulo I.....</b>	<b>10</b>
<b>2.1 INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>10</b>
2.1.1 <i>Rendimiento potencial .....</i>	<i>10</i>
<b>2.2 MATERIALES Y METODOS.....</b>	<b>12</b>
2.2.1 <i>Sitio experimental y manejo agronómico .....</i>	<i>12</i>
2.2.2 <i>Híbridos y Diseño experimental.....</i>	<i>13</i>
2.2.3 <i>Mediciones.....</i>	<i>14</i>
2.2.4 <i>Estimaciones y Análisis de datos .....</i>	<i>16</i>
2.2.4.1 <i>Cálculo de la densidad óptima para cada genotipo.....</i>	<i>16</i>
2.2.4.2 <i>Combinación de los datos de ensayos realizados en diferentes años .</i>	<i>18</i>
2.2.4.3 <i>Estimación del aumento del rendimiento y sus componentes numéricos en función del año de liberación. ....</i>	<i>18</i>
<b>2.3 RESULTADOS .....</b>	<b>19</b>
2.3.1 <i>Densidad óptima.....</i>	<i>19</i>
2.3.2 <i>Rendimiento potencial .....</i>	<i>22</i>
2.3.4.1 <i>Determinantes ecofisiológicos del rendimiento potencial.....</i>	<i>22</i>
2.3.4.2 <i>Componentes numéricos del rendimiento potencial.....</i>	<i>23</i>
<b>2.4 DISCUSIÓN .....</b>	<b>24</b>
2.5 <i>CONCLUSIONES.....</i>	<i>26</i>
<b>3 capítulo II.....</b>	<b>28</b>
<b>3.1 INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>28</b>
3.1.1 <i>Estabilidad en el rendimiento .....</i>	<i>28</i>
<b>3.2 MATERIALES Y METODOS .....</b>	<b>30</b>
3.2.1 <i>Estabilidad del rendimiento.....</i>	<i>30</i>
3.2.1.1 <i>Estabilidad del rendimiento ante cambios del ambiente (red experimental).....</i>	<i>30</i>
3.2.1.1.1 <i>Sitios y manejo agronómico .....</i>	<i>30</i>
3.2.1.1.2 <i>Híbridos y diseño experimental.....</i>	<i>33</i>
3.2.1.1.3 <i>Análisis de la estabilidad del rendimiento a través de ambientes.....</i>	<i>34</i>
3.2.1.2 <i>Tolerancia del rendimiento a variaciones en la densidad de plantas....</i>	<i>36</i>
3.2.1.2.1 <i>Pérdida de rendimiento por incrementar y disminuir la densidad al doble y a la mitad de la densidad óptima respectivamente.....</i>	<i>36</i>
3.2.1.2.2 <i>Coefficiente cuadrático B2 de la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas a partir de la densidad óptima y hasta el doble y la mitad de la misma. ....</i>	<i>37</i>
3.2.1.3 <i>Comparación entre estabilidad del rendimiento ante cambios del ambiente y tolerancia a altas densidades. ....</i>	<i>38</i>
3.2.1.4 <i>Estabilidad de los componentes numéricos del rendimiento.....</i>	<i>38</i>
<b>3.3 Resultados.....</b>	<b>39</b>
3.3.1 <i>Estabilidad del Rendimiento.....</i>	<i>39</i>
3.3.1.1 <i>Estabilidad ambiental.....</i>	<i>39</i>
3.3.1.2 <i>Tolerancia a altas densidades de siembra y plasticidad en bajas densidades.....</i>	<i>42</i>
.....	<i>43</i>
3.3.1.3 <i>Relación entre la estabilidad ambiental y la tolerancia altas densidades de siembra.....</i>	<i>45</i>

3.3.2	<i>Estabilidad de los componentes numéricos del rendimiento</i> .....	45
<b>3.4</b>	<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>49</b>
3.4.1	<i>Estabilidad del Rendimiento</i> .....	49
3.4.2	<i>Tolerancia a cambios en la densidad de siembra</i> .....	50
3.4.3	<i>Tolerancia a altas densidades de plantas como sucedáneo de estabilidad del rendimiento</i> .....	52
3.4.4	<i>Componentes numéricos del rendimiento a través de ambientes</i> ..	52
3.5	<b>CONCLUSIONES</b> .....	53
<b>4</b>	<b>CAPÍTULO III</b> .....	<b>54</b>
<b>4.1</b>	<b>Introducción</b> .....	<b>54</b>
4.1.1	<i>Mecanismos de determinación del número de granos</i> .....	54
4.1.2	<i>Estabilidad en el número de granos</i> .....	55
<b>4.2</b>	<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>57</b>
4.2.1	<i>Mediciones y análisis de datos</i> .....	57
4.2.1.1	Número de granos fijados en función de la Tasa de crecimiento de la planta en el período crítico (NGP-TCP).....	57
4.2.1.2	Variabilidad fenotípica en TCP.....	59
4.2.1.3	Tasa de crecimiento de las espiga (TCE) y número de granos por unidad de TCE (NGP/TCE).....	60
4.2.2	<i>Estabilidad en el número de granos</i> .....	61
4.2.2.1	Parámetros de las funciones NGP-TCP .....	61
4.2.2.2	Estabilidad ante sombreos en floración .....	61
4.2.2.3	Tratamientos estadísticos.....	62
<b>4.3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>62</b>
4.3.1	<i>Determinantes del NGP (TCP, NGP/TCP, TCE, NGP/TCE)</i> .....	62
4.3.2	<i>Estabilidad del número de granos</i> .....	67
4.3.2.1	Atributos de las relaciones NGP-TCP .....	67
4.3.2.2	Respuesta del NG ante sombreos en floración (Experimento 5).....	71
<b>4.4</b>	<b>DISCUSION</b> .....	<b>73</b>
4.5	<b>CONCLUSIONES</b> .....	76
<b>5</b>	<b>capitulo IV</b> .....	<b>77</b>
<b>5.1</b>	<b>Introducción</b> .....	<b>77</b>
5.1.1	<i>Estabilidad en el peso de los granos</i> .....	77
	<b>Hipótesis</b> .....	<b>79</b>
<b>5.2</b>	<b>Materiales y Métodos</b> .....	<b>79</b>
5.2.1	<i>Sitio experimental y manejo agronómico</i> .....	79
5.2.2	<i>Híbridos y Diseño experimental</i> .....	80
5.2.3	<i>Mediciones</i> .....	80
5.2.4	<i>Estimaciones</i> .....	81
5.2.5	<i>Análisis de datos</i> .....	82
<b>5.3</b>	<b>Resultados</b> .....	<b>83</b>
<b>5.4</b>	<b>Discusión</b> .....	<b>91</b>
5.5	<b>CONCLUSIONES</b> .....	94
<b>6</b>	<b>capitulo V</b> .....	<b>96</b>
<b>6.1</b>	<b>Resumen de resultados y Perspectivas Futuras</b> .....	<b>96</b>
<b>7</b>	<b>CAPÍTULO VI</b> .....	<b>104</b>
7	<b>Calculo del error de estimación de la TCE por considerar una función lineal de crecimiento de espiga y muestreos a fecha fija para todos los tratamientos</b> .....	<b>104</b>
<b>8</b>	<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>108</b>
<b>9</b>	<b>ANEXO</b> .....	<b>114</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

<p>Tabla 2.1: Híbridos utilizados en cada experimento. Se indica nombre del híbrido, año de liberación, tipo de cruzamiento, tipo de endosperma y madurez relativa de cada híbrido. Los híbridos correspondientes a cada experimento fueron indicados con una x debajo de cada experimento. Los Experimentos 1 y 2 corresponden a ensayos de una tesis doctoral previa (Echarte, L., 2003), los experimentos 3, 4, y 5 corresponden a los realizados durante esta tesis. ....</p> <p>Tabla 2.2. Fechas de siembra, emergencia, y muestreos de biomasa en los experimentos 3, 4 y 5. ....</p> <p>Tabla 2.3: Fechas de Floración femenina (R1) y Madurez fisiológica (R6) de los experimentos 3, 4 y 5, para los diferentes híbridos evaluados y las diferentes densidades sembradas. ....</p> <p>Tabla 2.4. Valores de Densidad óptima, Rendimiento, producción de Biomasa, índice de Cosecha, peso de los granos para los 9 híbridos de los 5 experimentos evaluados. Todos los datos corresponden a la densidad óptima para rendimiento. Se indica la media de cada variable para el híbrido DK664 (la media está compuesta por los valores de los 5 experimentos, estos incluyen a los valores de los híbridos DK664 y DK664 MG). ....</p> <p>Tabla 3.1. Información general de las localidades, fenología y clima de los ambientes incluidos en el experimento 6. Localidad: Nombre de la localidad, provincia (Prov), Latitud (Lat), Longitud (Long), tipo de suelo y textura. Fenología del cultivo: Fechas de siembra, floración (F) y madurez fisiológica (MF). Clima: precipitación (PP) desde siembra a madurez fisiológica (S-MF) y durante enero y febrero (Ene-Febr), que es considerado los meses más críticos para el rendimiento. ....</p> <p>Tabla 3.2. Híbridos utilizados en los experimentos multiambiente, (en 18 localidades de la región templada Argentina). Se indica nombre del híbrido, año de liberación, tipo de cruzamiento, tipo de endosperma y madurez relativa de cada híbrido. ....</p> <p>Tabla 3.3. Índice ambiental para cada localidad y rendimiento a 0% de humedad de cada genotipo en cada localidad. Los ambientes se ordenaron de menor a mayor índice ambiental. ....</p> <p>Tabla 3.4. Coeficientes de estabilidad de (Francis y Kannenberg, 1978) y de (Finlay y Wilkinson, 1963), para 6 genotipos liberados entre 1965 y 2012. ....</p> <p>Tabla 4.1. Modelos alométricos pre floración, que relacionaron la biomasa por planta (Bp) con las variables morfométricas medidas en pre-floración (altura de planta (H), Diámetro menor de la base tallo (Dm), Diámetro mayor de la base del tallo (DM)). Modelos Alométricos pos-floración que relacionaron la Bp con las variables morfométricas medidas en pos-floración (H, Dm, DM, Diámetro mayor de la espiga 1 (DE1) y Largo de espiga 1 (LE1)). Se realizó 1 modelo por híbrido y por experimento. ....</p> <p>Tabla 4.2. Modelos alométricos post-floración, que relacionaron la biomasa de las espigas (Br) con las variables morfométricas medidas en post-floración (altura de planta (H), Diámetro menor de la base tallo (Dm), Diámetro mayor de la base del tallo (DM), Diámetro mayor de la espiga 1 y 2 (DE1 y DE2) Largo de espiga 1 y 2 (LE1 y LE2)). Se realizó 1 modelo por híbrido y por experimento. ....</p> <p>Tabla 4.3. Tasa de crecimiento de la planta y de la espiga, número de granos por planta y número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de la espiga para genotipos liberados entre 1965 y 2010 en 3 campañas diferentes (2009-2010; 2010-2011; y 2011-2012) y densidades de siembra contrastantes. ....</p> <p>Tabla 4.4. Número de granos y tasa de crecimiento de las plantas en el período crítico (TCP), para 2 densidades de siembra, 3 genotipos y 2 tratamientos (sombreo en floración (SF) y Testigo (T)). Datos obtenidos del Experimento 5. ....</p>	<p><b>14</b></p> <p><b>14</b></p> <p><b>15</b></p> <p><b>21</b></p> <p><b>32</b></p> <p><b>34</b></p> <p><b>39</b></p> <p><b>41</b></p> <p><b>59</b></p> <p><b>60</b></p> <p><b>63</b></p> <p><b>71</b></p>
--	---

Tabla 5.1. Número de granos por planta, tasa de crecimiento de los granos (TCG), demanda, calculados como $NGP \cdot TCG$ , duración del llenado (D LL) efectivo, Peso por grano (PG) y producción de biomasa entre el período R3 y R6 (BM R3-R6. Datos correspondientes a los híbridos DK692 MG, AW190 MG, DK682 MG y DK664 MG liberados en 2010, 2003, 2000 y 1993 respectivamente, sembrados con densidades de 9.5 y 14 pl $m^{-2}$ en el Experimento 4. ....	<b>84</b>
Tabla 5.2. Número de granos por planta, tasa de crecimiento de los granos (TCG), demanda, calculados como $NGP \cdot TCG$ , duración del llenado (D LL) efectivo, Peso por grano (PG) y producción de biomasa hasta R6 (BM R6) y entre el período R3-R6 (BM R3-R6). Datos correspondientes a los híbridos DK692 MG, DK664 MG y DK F880 liberados en 2010, 1993 y 1965 respectivamente con tratamientos de sombreado en el período R4 (SLL) y los testigos sin sombreado (T). Datos correspondientes al Experimento 5. ....	<b>84</b>
Tabla 5.3. Contenido de azúcares en los tallos de las plantas en 4 momentos diferentes, R1, R3, R4-5 y R6 y diferencia en el contenido de azúcares entre R4-5 y R3, para los híbridos DK692 MG, DK664 MG y DK F880 liberados en 2010, 1993 y 1965 respectivamente bajo tratamientos de sombreado en el período R4 y sin sombreado (testigos). Tabla adaptada de la tesis de grado en curso de Martínez Dalmas. Datos analizados del experimento 5.....	<b>87</b>
Tabla 5.4. Coeficientes de las Funciones Sigmoideas asimétricas (Ec. 5.1) para la biomasa expresada en $g\ m^{-2}$ de los granos y de la planta en función de los días después de la emergencia. Los datos corresponden a los híbridos DK692MG, DK664MG y DKF880 sembrados a 8 pl $m^{-2}$ en el Experimento 5. ....	<b>91</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Rendimiento promedio de Maíz en Argentina entre 1965 y 2014.....	1
Figura 1.2. Esquema de los factores asociados al mejoramiento genético que contribuyeron al incremento del rendimiento en Argentina en los últimos 45 años.....	2
Figura 1.3. Diagrama esquemático de la determinación del número de granos por planta (NGP). Donde TCE = tasa de crecimiento de la espiga y TCP = tasa de crecimiento por planta durante el período crítico de determinación del número de granos (PC).....	7
Figura 1.4. Diagrama esquemático de la determinación del peso de granos (PG) en híbridos de maíz. TCG = Tasa de crecimiento del grano; DLL = Duración del llenado efectivo del grano; LLG = llenado efectivo de granos.....	9
Figura 2.1. Ejemplo de la simulación del rendimiento en función de la densidad con las funciones que componen al modelo para híbrido DK664 año 1998-99. Datos promedio de Biomasa por planta en función del área por planta con el ajuste de la ecuación Ec 2.1 (a). Datos de planta individual de valores de rendimiento por planta en función de la biomasa por planta con el ajuste de la Ec. 2.3 (b). Función Ec.2.5 con los datos promedio por parcela de rendimiento en función de la densidad (c). Los datos para el resto de los híbridos se presentan en el anexo.....	20
Figura 2.2. Relación entre los valores de rendimiento estimados por la EC.2.4 (A) y los valores observados en las parcelas experimentales de los 9 híbridos y de los 5 experimentos. En línea continua negra se muestra la relación 1:1.....	21
Figura 2.3 Densidad óptima para 9 híbridos liberados entre 1965 y 2010 (A) y Rendimiento en densidad óptima (i.e. rendimiento potencial) relativos a DK664, para híbridos liberados entre 1965 y 2010; símbolos diferentes agrupan híbridos liberados entre 1965-1982 (círculos vacíos), 1982-1993 (triángulos negros) y 1993-2010 (círculos grises) (B). Los rendimientos se expresaron como porcentaje del rendimiento del híbrido DK664. Se indican los coeficientes y los ajustes de las funciones lineales. En línea llena se muestra el ajuste lineal entre 1965 y 2010.....	22
Figura 2.4. Producción de biomasa entre emergencia y madurez fisiológica (a) e índice de cosecha (b) para 9 genotipos liberados entre 1965 y 2010 comparados en la densidad óptima de cada genotipo. Todas las figuras fueron expresadas en valores relativos al híbrido DK 664.....	23
Figura 2.5. Número de granos (A) y peso por grano (B) para 9 genotipos liberados entre 1965 y 2010 comparados en la densidad óptima de cada genotipo. Todas las figuras fueron expresadas en valores relativos al genotipo DK 664. ....	24
Figura 3.1. Distribución de los experimentos de maíz conducidos en la campaña 2012/13. En líneas de distintas tonalidades de azul se muestran las isohietas. ....	31
Figura 3.2. Ubicación de uno de los ensayos de la red experimental en una zona homogénea dentro del lote previamente ambientado utilizando imágenes satelitales de los cultivos anteriores (NDVI). Zonas azules son consideradas de muy bajo rendimiento, zonas rojas de alto rendimiento y zonas verdes de rendimiento intermedio. Ejemplo de ubicación de un lote. ....	33

Figura 3.3. Interpretación general de la adaptabilidad o estabilidad biológica de los híbridos en los diferentes ambientes. Gráfico que integra los valores de los estimadores de los $b_1$ en función de los rendimientos medios de cada híbrido. ....	35
Figura 3.4. Interpretación general de la adaptabilidad o estabilidad agronómica y máximos rendimientos de los híbridos en los diferentes ambientes a través del método de los coeficientes de variación de los genotipos. ....	36
Figura 3.5 Rendimiento de cada híbrido en la densidad que mayor rendimiento tuvo en función del índice ambiental (a) y rendimiento de cada híbrido expresado como % del índice ambiental en función del índice ambiental (b) para 6 híbridos liberados entre 1965 y 2012 y 18 ambientes. ....	40
Figura 3.6. Coeficiente CV de Francis y Kannenberg (1978) en función del año de liberación de cada híbrido. Para los 6 híbridos liberados entre 1965 y 2012. ....	40
Figura 3.7. Análisis de Finlay y Wilkinson (1963) (a), $B_1$ de la regresión en función del rendimiento medio de cada híbrido a través de todos los ambientes. Análisis de Francis y Kannenberg (b), en el que se graficó el rendimiento medio de cada híbrido a través de todos los ambientes en función del coeficiente de variación de cada genotipo. Estos análisis se obtuvieron mediante la evaluación de las 18 localidades de la región templada Argentina los puntos corresponden a híbridos liberados entre 1965 y 2012. ....	41
Figura 3.8 Respuesta del rendimiento al incrementar la densidad de plantas desde su densidad óptima hasta el doble de su densidad óptima, en valores absolutos (a) y en valores relativos al rendimiento a la densidad óptima (b). Datos para 9 híbridos de maíz liberados en diferentes décadas. Cada línea corresponde a un híbrido y uno de los 5 experimentos evaluados en Balcarce. ....	42
Figura 3.9. Mermas de rendimiento al incrementar la densidad al doble de la densidad óptima estimadas con EC 2.5 en valores absolutos (a) y relativos al rendimiento en $D_{opt}$ (b). $B_2$ de la relación cuadrática entre el rendimiento y la densidad de plantas en valores absolutos (c) y en valores relativos (d) en función del año de liberación del híbrido. Datos para 9 híbridos liberados entre 1965 y 2010 y 5 experimentos. La relación cuadrática se ajustó a las estimaciones del modelo (EC 2.5) para densidades superiores a las densidades óptimas (Figura 3.9). ....	43
Figura 3.10. Rendimiento en función de la densidad de plantas, para valores de densidad entre la densidad óptima y la mitad de este valor para cada híbrido, en valores absolutos (A) y relativos (B). Para 9 híbridos liberados en diferentes décadas y 2 densidades de siembra: densidad óptima (1) y la mitad de la densidad óptima (0.5). ....	44
Figura 3.11. Disminución del rendimiento, en valores absolutos (a) y en valores relativos al máximo rendimiento de cada genotipo (b) al disminuir a la mitad la densidad de plantas a partir de la densidad óptima. $B_2$ de la relación cuadrática del rendimiento en función de la densidad de plantas en función del año de liberación del híbrido, en valores absolutos (c) y en valores relativos (d). Datos para 9 híbridos liberados entre 1965 y 2010 y 5 experimentos. La relación cuadrática se ajustó a las estimaciones del modelo (EC 2.5) para densidades inferiores a las densidades óptimas (Figura 3.11). ....	44
Figura 3.12 a: Rendimiento en altas densidades en función del rendimiento medio de cada híbrido en los 5 ambientes de índice ambiental menor a $7200 \text{ kg. ha}^{-1}$ . b: %	

- de rendimiento perdido por aumentar al doble la densidad óptima en función del CV y c: B2 del ajuste cuadrático entre el rendimiento relativo y la densidad de plantas relativa a partir de la densidad óptima en función del CV. Se indican las ecuaciones de los ajustes lineales y los R<sup>2</sup>..... 45
- Figura 3.13. Rendimiento en función del número de granos (a, b y c), rendimiento en función del peso de los granos (d, e y f) para 3 híbridos liberados entre 1965 y 1993. Se indican la función lineal y el ajuste R<sup>2</sup>. Los datos corresponden a las parcelas de los ensayos del experimento 6 para las localidades de Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Oliva, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco. .... 46
- Figura 3.14. Rendimiento en función del número de granos (a, b y c) y rendimiento en función del peso de los granos (d, e y f) para 3 híbridos liberados entre 2010 y 2012. Se indican la función lineal y los ajustes R<sup>2</sup>. Los datos corresponden a las parcelas de los ensayos del Experimento 6 para las localidades de Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Oliva, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco. Para el híbrido DK692RR2 se colectaron muestras de 6 de las 12 localidades. .... 47
- Figura 3.15. Número de granos por planta en función del promedio de número de granos para cada combinación de tratamientos (localidad\*densidad de plantas). Cada punto corresponde al promedio de número de granos de las 3 repeticiones de un híbrido en una particular densidad de siembra (5, 7, 9 y 11 pl m<sup>-2</sup>) en una localidad. El índice de número de granos se calculó como el promedio de la variable entre híbridos. Cada combinación localidad densidad de plantas tiene un valor de índice de número de granos. Las localidades representadas en la figura son Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco. .... 48
- Figura 3.16. Peso de mil granos (mg) en función del promedio de peso de granos en cada combinación de tratamientos (localidad\*densidad de plantas). Cada punto corresponde al promedio de peso de granos de las 3 repeticiones de un híbrido en una particular densidad de siembra (5, 7, 9 y 11 pl m<sup>-2</sup>) en una localidad. El índice de número de granos se calculó como el promedio del valor explicado anteriormente para cada híbrido. Cada combinación localidad densidad de plantas tiene un valor de índice de número de granos. Las localidades representadas en la figura son Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco. .... 49
- Figura 4.1. Curva teórica de Número de granos fijados por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico de fijación de granos (TCP). Se indica el umbral de TCP para comenzar a fijar granos. La línea punteada representa la reducción en TCP umbral y en el grado de curvatura, que resultarían en un incremento en NGP/TCP en condiciones de baja disponibilidad de recursos por planta. .... 55
- Figura 4.2. Tasa de crecimiento de la planta (TCP) durante el período crítico (a) y CV de la TCP (b) para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión. ns=no significativo. .... 64

- Figura 4.3. Fracción de plantas en función de la TCP (a, b y c) de plantas individuales de 8 pl m<sup>-2</sup> (círculos vacíos), 14 pl m<sup>-2</sup> (círculos llenos de color gris) y 20 pl m<sup>-2</sup> (círculos llenos de color negro). Para cada densidad se tomaron rangos de 0.6 g pl<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> de TCP. A la distribución de frecuencias en función de la TCP se le ajustaron curvas de Gauss. Se indica la media y el CV de las TCP para cada densidad de plantas. Datos correspondientes a los híbridos DK692 (liberado en 2010), DK664 (liberado en 1993) y DKF880 (liberado en 1965) y densidades evaluadas en el Exp 5. Los experimentos 3 y 4 dieron resultados similares. Se optó por mostrar el Experimento 5 porque el rango de años de liberación fue el más amplio..... 65
- Figura 4.4. Número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de la planta durante el período para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5, 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los Experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión..... 65
- Figura 4.5. Tasa de crecimiento de las espiga por planta durante el período crítico para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5, 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los Experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión. ns=no significativo. .... 67
- Figura 4.6. Número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de la espiga durante el período para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5, 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los Experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión..... 67
- Figura 4.7. Relación entre el número de granos fijados y la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico. Se consideraron 8 híbridos liberados entre 1965 y 2010. Se ajustaron funciones exponenciales negativas para las espigas 1 (línea sólida) y para las espigas 2 (línea cortada). Para ajustar las funciones de la espiga principal (espiga 1) se utilizaron datos de todas las plantas y para el ajuste de las funciones de la espiga secundaria (espiga 2) se utilizaron datos sólo de plantas con 2 espigas. El híbrido DK664 MG y el híbrido DK664 se mostraron en el mismo gráfico. Para cada híbrido se muestran las relaciones obtenidas en los Experimentos 1 (M400, DK4F36, DK752), 1 y 5 (DKF880), 3, 4 (DK682 y AW190), 1, 3, 4, y 5 (DK664) y 3, 4 y 5 (DK692)..... 69
- Figura 4.8. Grado de curvatura (Coeficiente K1) de las relaciones NGP-TCP en función del año de liberación de los híbridos. Datos tomados de las funciones de la espiga principal (espiga 1) de la Figura 4.7. .... 70
- Figura 4.9. Número de granos fijados por planta en valores de tasa de crecimiento entre 1 y 2 g planta<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup> (a) y número de plantas estériles o número de plantas con menos de 100 granos (b) para los híbridos DKF880 (1965), DK664 (1993) y DK692 (2010) en el Experimento 5. En la figura a se indica el promedio de número de granos (barras grises), la distribución de número de granos y el desvío estándar. .... 70
- Figura 4.10. Número de granos por planta en función de la tasa de crecimiento de la planta en el período crítico para parcelas sombreadas en floración (círculos

- grises) y para parcelas testigos (círculos blancos) para los genotipos DK F880 (a), DK 664 (b) y DK 692 (c), de las densidades de 8 y 14 pl m<sup>-2</sup>. En línea negra continua se muestra la relación NGP-TCP de las espigas 1 y 2 generadas con diferentes densidades (Figura 4.7) y en línea negra punteada se muestra la banda de predicción del 95% de confianza de la espiga 1. Datos obtenidos del Experimento 5..... 72
- Figura 4.11. Número de granos fijados por híbrido en cada índice de número de granos: i.e i) estreses generados con 18 localidades de la región pampeana (líneas tomadas de la Figura 3.15 construida con datos de ensayos multiambiente del Exp.6), ii) los estreses generados con los ensayos de sombreado en floración (símbolos medio llenos) (datos del Exp. 5) y iii) para los números de granos fijados entre valores de TCP de 1 y 2 g pl<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> generados con diferentes densidades de plantas (datos del Exp. 5). En cada caso el índice de número de granos se calculó como el promedio del número de granos de los híbridos evaluados..... 73
- Figura 5.1. Radiación fotosintéticamente activa inciden por encima (Testigo en gris claro) y por debajo de la media sombra (sombreado en gris oscuro) durante 1 día de aplicación del tratamiento..... 83
- Figura 5.2. Demanda conjunta por planta (a) en función del año de liberación de los híbridos para los experimentos 4 (9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup>) y 5 (testigo, 8 pl m<sup>-2</sup>) y los datos tomados de Echarte et al., (2006). Los valores de cada experimento se relativizaron al valor del híbrido DK664. Los datos corresponden a los Experimentos 4 y 5 y al trabajo de Echarte et al., (2006)..... 85
- Figura 5.3. Fuente (BM R3-R6) estimada como la producción de biomasa entre R3 y R6 en función del año de liberación de los híbridos para los experimentos 4 (9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup>) y 5 (8 m<sup>-2</sup>). Los valores de cada experimento se relativizaron al valor del híbrido DK664.  $y = 0.565x - 1020$  (R<sup>2</sup>: 0.15; p = 0.13). Los datos corresponden a los Experimentos 4 y 5 y al trabajo de Echarte et al., (2006)..... 86
- Figura 5.4 Relación fuente-destino en función del año de liberación de los híbridos para los experimentos 4 (9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup>) y 5 (testigo, 8 pl m<sup>-2</sup>). Los valores de cada experimento se relativizaron al valor del híbrido DK664. Los datos corresponden a los Experimentos 4 y 5 y al trabajo de Echarte et al., (2006). ..... 86
- Figura 5.5. Removilización de azúcares durante el período R3 a R4-5 para los híbridos para los híbridos DK F880 (barras negras), DK664 (barras grises oscuras) y DK 692 (barras grises claras) en las parcelas sombreadas (SLL) y en las parcelas testigo (T). Cada valor corresponde a la media de cada tratamiento en la densidad de 8 pl m<sup>-2</sup> del Exp. 5. Se indica el intervalo de confianza del 95% en líneas sólidas negras..... 88
- Figura 5.6. Biomasa del cultivo (Círculos llenos color gris oscuro), biomasa de granos (Círculos llenos color gris claro) por m<sup>-2</sup> para los híbridos DK692 MG (a), DK664 MG (b) y DK F880 (c). En línea llena se indican las funciones sigmoideas asimétricas (Richards 1969; Ec 5.1) para la biomasa del cultivo y de los granos en función de los días después de emergencia (DDE). Y en línea cortada negra y roja se indican los contenidos de hidratos de carbono solubles en tallo (HDCS) de las parcelas testigo (T) y sombreadas (SLL), respectivamente para los mismos híbridos. Tasa de crecimiento del cultivo (TCC) (línea color gris), tasa de crecimiento de los granos (TCG) (línea color negro), en función de los días

después de emergencia (DDE) y tasa de removilización de azúcares (en símbolos negros unidos por línea punteada) para los híbridos DK692 MG (d), DK664 MG (e) y DK F880 (f). El área sombreada de las figuras d, e y f indican el momento del sombreado. La flecha descendente indica el momento de floración para cada híbrido en el tratamiento testigo (Figuras d, e y f). Los datos corresponden a las parcelas testigo del experimento 5. .... 90

Figura 7.1 Esquema de la relación entre la biomasa de la espiga y los días desde antesis (A) en baja densidad de plantas (línea llena) y alta densidad de plantas con antesis retrasada 5 días (línea punteada) para un híbrido hipotético y para (B) el Híbrido 1 (línea llena) y el Híbrido 2 con antesis retrasada 5 días (línea punteada). La flecha llena indica el muestreo de biomasa 15 días desde la fecha de antesis en la baja densidad (A) o en el Híbrido 1 (B) pero a igual momento cronológico para las dos densidades o híbridos y las biomasa registradas en la baja densidad o en el Híbrido 1 (círculo negro) y en la alta densidad o en el Híbrido 2 (círculo gris). El círculo blanco representa la biomasa posible de registrar en la alta densidad o en el Híbrido 2 si se hubiera realizado el muestreo a los 15 días desde su antesis (flecha punteada)..... 105

Figura 7.2. Biomasa acumulada por las espigas por planta en función de los días desde Antesis, para 4 híbridos en 3 densidades de siembra (5 pl m<sup>-2</sup> (a); 9.5 pl m<sup>-2</sup> (b) y 14 pl m<sup>-2</sup> (c)). En la campaña 2010-2011, se realizaron muestreos diarios de espigas de plantas a partir de 10 días previos a la antesis predicha de las plantas y hasta los 25 días posteriores a esta. Cada valor posterior a la antesis fue referenciado a la antesis de cada planta y cada valor anterior a la antesis fue referenciado al promedio de antesis de la parcela. De esta manera se construyeron las curvas de crecimiento de las espigas en función de los días desde la antesis. Se ajustó una única función por cada densidad de siembra para los 4 híbridos..... 106

Figura 7.3. Subestimación de la TCE (%) con respecto al híbrido más precoz en función de los Días entre la antesis de cada híbrido y la fecha única de muestro post-floración. Los días entre la Antesis del DK664 MG y la fecha única de muestro postfloración fueron 23, 22 y 21 para la baja, media y alta densidad, respectivamente. Para estos casos se consideró subestimación igual cero. Subestimaciones calculadas a partir de las funciones de la Figura 4.9. Se indica el % de subestimación de la TCE de los híbridos en cada una de las densidades ubicando el nombre de cada híbrido sobre el punto correspondiente. Las subestimaciones se calcularon con las funciones generadas en la Figura 8.2. Con las curvas creadas en la sección anterior se estimó la sub-estimación (%) de la TCE por retrasos en antesis. Se ajustó una única función entre biomasa de las espigas y días después de R1 para cada densidad de siembra y para los 4 híbridos. A partir de la función correspondiente para cada densidad se estimaron las biomasa de las espigas para calcular las tasas lineales para los días desde 17 a 23 DDA (5 pl m<sup>-2</sup>) desde 17 a 22 DDA (9.5 pl m<sup>-2</sup>) y desde 17 a 21 DDA (14 pl m<sup>-2</sup>). Las tasas obtenidas se compararon con las tasas calculadas para el híbrido más precoz (DK664MG) en cada densidad; 23 DDA (5 pl m<sup>-2</sup>) 22 DDA (9.5 pl m<sup>-2</sup>) y 21 DDA (14 pl m<sup>-2</sup>). .... 107

- Figura 9.1. Biomasa por planta en Madurez fisiológica en función del área que ocupa cada planta. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se ajustó la función EC.2.1:  $B_p = a_1 + (B_{max} - a_1) * (1 - e^{(-b_1 * (1/D))})$  )..... 114
- Figura 9.2. Biomasa por planta en Madurez fisiológica (valor promedio por parcela) en función del área que ocupa cada planta. Para los 4 híbridos del experimento 3 y 4. Se ajustó la función EC.2.1:  $B_p = a_1 + (B_{max} - a_1) * (1 - e^{(-b_1 * (1/D))})$  )..... 115
- Figura 9.3. Biomasa por planta en Madurez fisiológica en función del área que ocupa cada planta. Para los 3 híbridos del experimento 5. Se ajustó la función EC.2.1:  $B_p = a_1 + (B_{max} - a_1) * (1 - e^{(-b_1 * (1/D))})$  )..... 116
- Figura 9.4. Rendimiento por planta en función de la biomasa de la planta en madurez fisiológica. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se ajustó la función EC.2.3:  $R_p = (a_2 (B_p - B_t)) / (1 + b_2 (B_p - B_t))$  )..... 117
- Figura 9.5. Rendimiento por planta en función de la biomasa de la planta en madurez fisiológica. Para los 4 híbridos de los experimentos 3 y 4. Se ajustó la función EC. 2.3:  $R_p = (a_2 (B_p - B_t)) / (1 + b_2 (B_p - B_t))$  ) ..... 118
- Figura 9.6. Rendimiento por planta en función de la biomasa de la planta en madurez fisiológica. Para los 3 híbridos del experimento 5. Se ajustó la función EC. 2.3:  $R_p = (a_2 (B_p - B_t)) / (1 + b_2 (B_p - B_t))$  ) ..... 119
- Figura 9.7: Rendimiento en función de la densidad de plantas para los híbridos sembrados en los experimentos 1 y 2. En línea continua gris se muestra la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas estimados por el modelo (EC.2.5) y en círculos negros rellenos de color gris se muestran los datos observados en las parcelas experimentales..... 120
- Figura 9.8 Rendimiento en función de la densidad de plantas para los híbridos sembrados en los experimentos 3 y 4. En línea continua gris se muestra la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas estimados por el modelo (EC.2.5) y en círculos negros rellenos de color gris se muestran los datos observados en las parcelas experimentales..... 121
- Figura 9.9. Rendimiento en función de la densidad de plantas para los híbridos sembrados en el experimento 5. En línea continua gris se muestra la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas estimados por el modelo (EC.2.5) y en círculos negros rellenos de color gris se muestran los datos observados en las parcelas experimentales..... 122
- Figura 9.10. Número de granos por metro cuadrado en función de la densidad de plantas. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se ajustaron funciones exponenciales negativas y cuadráticas. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del número de granos y se indicó esta función, sus coeficientes y el  $R^2$ . En línea continua gris se muestra la función que no se utilizó. .... 123
- Figura 9.11. Número de granos por metro cuadrado en función de la densidad de plantas. Para los 4 híbridos del experimento 3 y 4. Se ajustaron funciones exponenciales negativas y cuadráticas. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del número de granos y se indicó esta función, sus coeficientes y el  $R^2$ . En línea continua gris se muestra la función que no se utilizó. 124

- Figura 9.12. Número de granos por metro cuadrado en función de la densidad de plantas. Para los 3 híbridos del experimento 5. Se ajustaron funciones exponenciales negativas y cuadráticas. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del número de granos y se indicó esta función, sus coeficientes y el  $R^2$ . En línea continua gris se muestra la función que no se utilizó. 125
- Figura 9.13. Peso por grano en función de la densidad de plantas. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se ajustaron funciones lineales. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del peso por grano y se indicó la función, sus coeficientes y el  $R^2$ . ..... 126
- Figura 9.14. Peso por grano en función de la densidad de plantas. Para los 4 híbridos del experimento 3 y 4. Se ajustaron funciones lineales. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del peso por grano y se indicó la función, sus coeficientes y el  $R^2$ . ..... 127
- Figura 9.15. Peso por grano en función de la densidad de plantas. Para los 3 híbridos del experimento 5. Se ajustaron funciones lineales. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del peso por grano y se indicó la función, sus coeficientes y el  $R^2$ . ..... 128
- Figura 9.16. Tasa de incremento del rendimiento porcentual en función del rendimiento medio de cada ensayo (a). Datos tomados del ministerio de agricultura ganadería y pesca (MAGYP) y ganancia genética estimada de los ensayos multiambientes de la figura 3.5, Abdala et al., (2018) y Luque et al., (2006). Promedio de ganancia del rendimiento según fuentes de información de la figura a (b). ..... 129

## RESUMEN

El rendimiento de los híbridos de maíz se incrementó en las últimas décadas en Argentina. No obstante, poco se conoce sobre como el mejoramiento genético afectó la densidad óptima, la respuesta a variaciones en densidad de plantas, la estabilidad del rendimiento y los mecanismos responsables del incremento en el rendimiento a través de las décadas. Además, el estudio de los componentes ecofisiológicos para determinación del número de granos en el período crítico y de la dinámica del llenado de los granos en diferentes condiciones ambientales puede ayudar a entender las diferencias de rendimiento y estabilidad en híbridos liberados entre 1965 y 2010 en Argentina. Los objetivos de este trabajo son (i) determinar la densidad óptima y los incrementos en rendimiento potencial y sus componentes en híbridos liberados entre 1965 y 2010, (ii) evaluar en dichos cultivares la tolerancia a altas densidades de siembra, la estabilidad del rendimiento, analizando además la asociación entre estas variables y (iii) elucidar los mecanismos ecofisiológicos de determinación de número y el peso de los granos que permitieron los aumentos en rendimiento y su estabilidad. Uno grupo de Experimentos fueron conducidos en Balcarce Argentina durante 5 campañas (Exp. 1-5). Cada experimento evaluó una combinación de densidades de plantas (1.5 a 20 pl m<sup>-2</sup>) e híbridos liberados entre 1965 y 2010. El experimento 5 incluyó además tratamientos de sombreado en floración y durante el llenado de los granos. Datos de estos experimentos se utilizaron para estimar la densidad óptima, las ganancias genéticas en rendimiento y sus componentes, la tolerancia a altas densidades de plantas (estimada utilizando el coeficiente de curvatura, B2, de la relación cuadrática entre el rendimiento y las densidades mayores a las óptimas). Además, se utilizaron datos de estos experimentos para los estudios de los mecanismos ecofisiológicos responsables de variaciones en número y peso de los granos y la demanda de las espigas, estimada como la multiplicación de la tasa de crecimiento del grano por el número de granos. Otro experimento (Exp. 6) incluyó 18 ensayos sembrados en un amplio rango de ambientes de la región pampeana Argentina. En cada localidad se sembraron 5 híbridos liberados entre 1965 y 2012 en 4 densidades diferentes (5 a 11 pl m<sup>-2</sup>). Datos de este experimento se usaron para determinar la estabilidad del rendimiento. La densidad de plantas óptima para alcanzar el máximo rendimiento varió entre 9.7 y 16.4 pl m<sup>-2</sup> y no presentó una clara tendencia a través de los años de liberación de los híbridos. El rendimiento potencial se incrementó a razón de 0.83% o 107 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (p<0.001) asociado principalmente a aumentos en el número de granos y en la producción de biomasa durante todo el período evaluado. El índice de cosecha se incrementó entre los años de 1980 y 1993 y posteriormente se mantuvo estable en valores de 0.52 durante las últimas 2 décadas. La estabilidad de rendimiento se incrementó con el año de liberación de los híbridos debido a mejoras en los rendimientos medios y a reducciones en los coeficientes de variación (CV). La tolerancia a altas densidades de siembra se incrementó en los últimos 45 años (aumentos del coeficiente B2) y se asoció positivamente con la estabilidad del rendimiento. El incremento en el número de granos estuvo asociado con aumentos en el número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de planta y espiga. Adicionalmente, la curvatura de la relación entre el número de granos y la tasa de crecimiento de la planta (NGP-TCP) decreció a través de las décadas. La demanda de las espigas creció a razón de 1.21 % año<sup>-1</sup>. Este incremento no fue acompañado de un aumento de igual magnitud de la fuente de asimilados durante el llenado de granos (0.57 % año<sup>-1</sup>). Los híbridos modernos tuvieron mayor removilización de azúcares en tallo (7.9, 2.8 y 1.8 g CH<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> para híbridos liberados en 2010, 1993 y 1965, respectivamente) y mayores desbalances instantáneos de la relación fuente-destino que híbridos antiguos. En esta tesis, fue

relevante la asociación positiva entre la estabilidad del rendimiento a través de ambientes y la tolerancia a altas densidades de siembra, denotando que las densidades supra óptimas son sucedáneas de estrés y, por lo tanto, de utilidad como metodología para la selección de cultivares de buen comportamiento a través de ambientes.

## ABSTRACT

Maize (*Zea Mays* L.) grain yield have increased during the last decades in Argentina. However, there is a little understanding about how genetic improvement affected optimum plant density, the yield response to variations in plant density, the yield stability and the mechanisms responsible for this increase. In addition, the study of the ecophysiological components for determining the kernel number during the critical period and the grain filling dynamics in different environmental conditions can help to understand the differences in yield and stability in hybrids released between 1965 and 2010 in Argentina. The objectives of this study were (i) to determine the optimum plant density and the increments in yield potential and its components in hybrids released between 1965 and 2010 in Argentina, (ii) to evaluate the tolerance to high plant densities and yield stability and the association between them, (iii) to elucidate the physiological mechanism that were related to the kernel number and kernel weight determination that were related with grain yield increase and grain yield stability. One set of experiments was conducted at Balcarce, Argentina during five growing seasons (Exps. 1-5), each experiment included a combination of plant densities (1.5-20 plants m<sup>-2</sup>) and hybrids released in different years (1965-2010). Experiment 5 had shading treatments during the critical period and during the grain filling period. Data from these experiments were used to estimate optimum plant density, gains in yield potential and its components, tolerance to high plant density and the physiological study on kernel number and kernel weight determinations. Another experiment (Exp. 6) included 18 trials distributed in a wide range of environments. In each location, 5 hybrids were sown in 4 different plant densities (5 to 11 pl m<sup>-2</sup>). Data from these trials were used to estimate yield stability. The optimum density to attain the maximum yield ranged from 9.7 to 16.4 pl m<sup>-2</sup> and it did not present a clear trend with the year of hybrid release. Yield potential increased at a rate of 0.83% or 107 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> ( $p < 0.001$ ) and yield increments were associated mainly with kernel number per unit area and to biomass production during the 1965-2010 period. Harvest index contributions to yield increments were important for the period 1980-1993, but it remained stable during the last two decades. Yield stability increased with the year of hybrid release, in accordance with the higher mean yields and the lower CV (coefficient of variation) across environments of modern compared with older hybrids. Tolerance to high plant densities increased during the last 45 years (increments in B2 coefficient) and it was direct and significantly associated with yield stability. Kernel number increments were highly associated with higher kernel number fixation per unit biomass allocated in the ears. Additionally, the degree of curvature of the relationship between kernel number vs plant growth rate (KNP-PGR) decreased across the years. Ear demand increase at a rate of 1.21 % year<sup>-1</sup> but was not accompanied in the same level of increment by the source (0.57 % year<sup>-1</sup>). Newer hybrids had a higher depletion of stem sugars (7.9, 2.8 and 1.8 g CH<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> for hybrids released on 2010, 1993 y 1965, respectively) and a higher instantaneous unbalance of source-sink ratio than the older ones. This thesis highlights the positive association between yield stability and tolerance to high plant densities, denoting that high plant densities are surrogate of stress, and providing strong bases for the use of high plant densities as a method to attain gains in yield stability.

## 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

El rendimiento medio de maíz en Argentina aumentó a razón de  $112 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  desde la introducción de los primeros híbridos a mediados de la década de los 60' hasta el año 2014 (Figura 1.1; FAO, 2019).

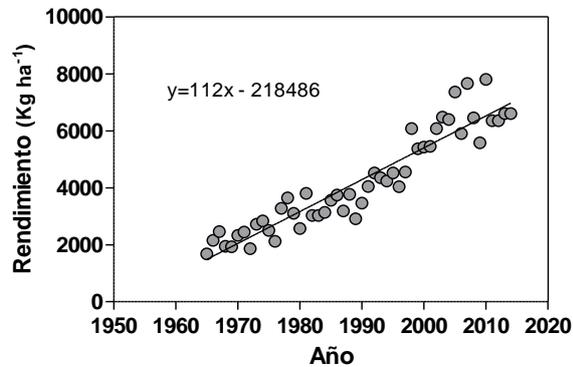


Figura 1.1. Rendimiento promedio de Maíz en Argentina entre 1965 y 2014.

Este aumento en el rendimiento puede explicarse por mejoras en las prácticas de manejo, por el efecto del mejoramiento genético y por la interacción entre ambos factores (Tollenaar et al., 1992; Ehyérabide, et al., 1994). A su vez, el mejoramiento genético pudo haber contribuido al incremento del rendimiento medio de maíz en Argentina aumentando el rendimiento potencial y/o la estabilidad del rendimiento (Figura 1.2). El rendimiento potencial puede definirse como el rendimiento de un cultivar cuando está creciendo en un ambiente en el que está adaptado (radiación solar, temperatura y fotoperíodo) sin limitaciones hídricas ni nutricionales y libre de malezas, plagas y enfermedades (Evans, y Fischer, 1999). El concepto de estabilidad del rendimiento puede definirse de muchas maneras diferentes y dependiendo del punto de vista en que el científico trata el problema (Adaptado de Becker y León, 1988). En esta tesis se tratará la estabilidad del rendimiento como la capacidad del genotipo de alcanzar un alto rendimiento en ambientes con alta disponibilidad de recursos y de mantenerlo a medida que el ambiente se deteriora.

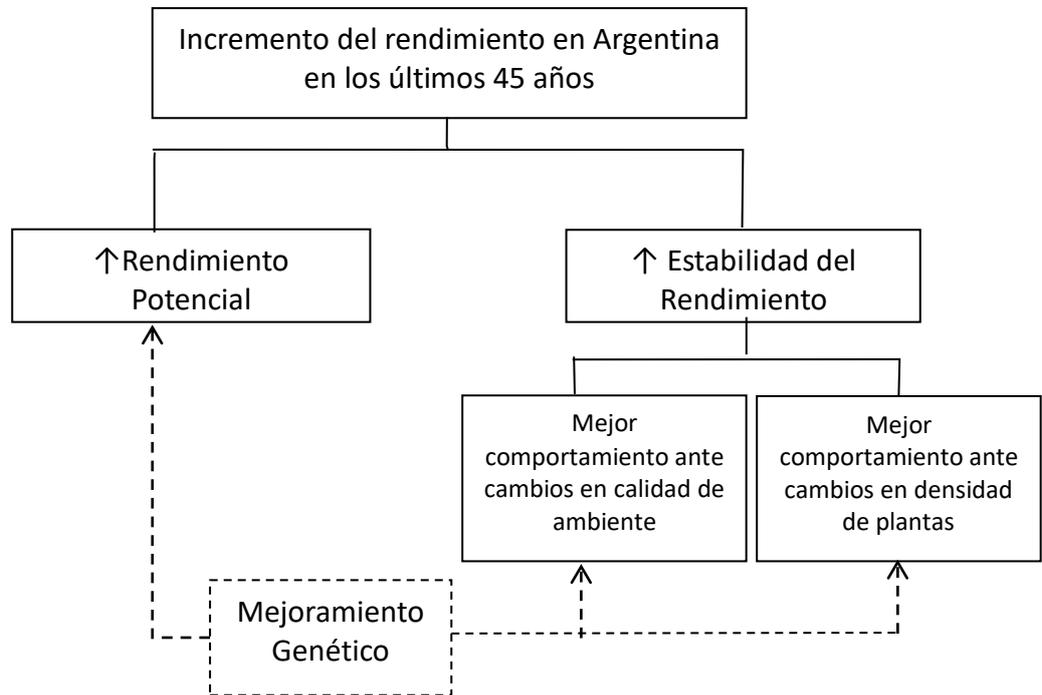


Figura 1.2. Esquema de los factores asociados al mejoramiento genético que contribuyeron al incremento del rendimiento en Argentina en los últimos 45 años.

En Argentina el incremento de rendimiento potencial fue de alrededor de  $150 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , analizando el período comprendido entre mediados de 1960 hasta mediados de 1990. Estas altas tasas de ganancia genética podrían explicarse<sup>1</sup> en parte, por la mayor utilización de híbridos simples y simples modificados y por mejoras en la eficiencia de los programas de mejoramiento (Ehyérbide y Damilano, 2001). Adicionalmente, en la década del setenta, los principales criterios del mejoramiento que utilizaba la empresa DEKALB (líder en mejoramiento genético de maíz) fueron seleccionar por rendimiento, porte erectófilo e inserción de espiga en condiciones de alta fertilización, bajo riego y en altas densidades de plantas (Raúl Mella, comunicación personal). Posteriormente, comenzaron a agregarse al programa de Dekalb criterios relacionados a resistencia a virus (mal de rio cuarto), a resistencia a sequía y a fortaleza de caña. Además, se comenzó a introducir germoplasma dentado con alto potencial de rendimiento del sur de EEUU (Raúl Mella, comunicación personal). Además, se constató que híbridos liberados en la década del '90 rendían

más que híbridos del 65-70 en un amplio rango de densidades evaluadas, en condiciones de adecuada nutrición y aporte de agua (Echarte et al., 2000; Luque et al., 2006). En Canadá y en el cinturón maicero de EEUU el rendimiento no se incrementó en bajas densidades de plantas (Duvick y Cassman, 1999; Tollenaar y Wu, 1999). Sin embargo, estos y otros estudios coincidieron en que la mayor ventaja de los híbridos del 90 respecto de los del 65-70 ocurría en altas densidades de plantas (DeBruin et al., 2017). En este sentido, se encontró que las densidades óptimas aumentaron a través de las décadas en EEUU, Canadá y también en Francia (Derieux et al., 1987; Tollenaar, 1989; Duvick y Cassman, 1999; Assefa et al. 2018). En Argentina existen algunos indicios de que la densidad óptima pudo haber aumentado a través de las décadas. En 1960, las densidades utilizadas para testeo de los materiales eran de 5.6 pl m<sup>-2</sup> (Ehyéabide, et al., 1994) mientras que en la actualidad se utilizan valores de densidades superiores a 8 pl m<sup>-2</sup> (Mélani, Comunicación personal). Recientemente, se reportaron valores de densidades óptimas de entre 10-14.8 pl m<sup>-2</sup> para materiales liberados en la actualidad en Argentina (Sarlangue et al., 2007; Hernández et al., 2014). Además, el aumento de la densidad óptima en los materiales comerciales podría estar asociado con un aumento en las densidades de siembra que se utilizan en los testeos de híbridos y líneas en los programas de mejoramiento y además en el número y la variabilidad de ambientes en los que se testean los híbridos y las líneas (Troyer, 1996), Testear híbridos en altas densidades de siembra permitiría que los híbridos seleccionados tengan mejor comportamiento en densidades altas y los testeos en ambientes estresantes favorecerían la selección de plantas que crezcan o particiones mejor cuando las plantas tienen bajo crecimiento. Aunque en la literatura abundan trabajos con híbridos liberados en distintas décadas donde se utilizan distintas densidades de siembra (e.g. Tollenaar, 1989; Duvick, 1997, 2005; Echarte et al., 2000; Tokatlidis y Koutroubas, 2004) ninguno analiza el aumento en la densidad óptima durante los últimos 45 años en Argentina. Entonces, un aspecto central que se abordará en el Capítulo 2 es el estudio de la densidad óptima y del rendimiento potencial y sus determinantes, en híbridos de maíz liberados en Argentina en los últimos 45 años. Se testeará la Hipótesis 1 que indica “La densidad óptima para determinación del rendimiento se incrementó en híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010”,

Incrementos en el rendimiento potencial a través de los años, así como la mejora en la respuesta del rendimiento de híbridos modernos respecto de híbridos antiguos, ya sea ante disminuciones en la calidad del ambiente en general o ante modificaciones

en la densidad de plantas, en particular; puede ser comprendido a partir del estudio de (i) los determinantes ecofisiológicos del rendimiento (i.e. producción de biomasa e índice de cosecha, IC), y/o de (ii) los componentes numéricos del rendimiento (i.e. número y peso de granos, NG y PG, respectivamente). El aumento en el rendimiento de híbridos de maíz liberados en Argentina hasta 1993 se asoció principalmente con un marcado incremento en el IC (Echarte y Andrade, 2003; Echarte et al., 2013). En cuanto a los componentes numéricos del rendimiento, se conoce que el NG es el componente que más se asocia con variaciones en el rendimiento (e.g. Otegui, 1995) y que fue el componente que más contribuyó a explicar los incrementos en el rendimiento en híbridos liberados en Argentina hasta 1993 (Echarte et al., 2000; 2004). No se conoce, sin embargo, la tendencia y contribución al rendimiento potencial de los determinantes ecofisiológicos y componentes numéricos en híbridos liberados en Argentina hasta la actualidad; esto será caracterizado en detalle en el Capítulo 2 donde se pondrá a prueba la Hipótesis 2, que indica que “En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010, (a) Los rendimientos potenciales aumentaron y esto principalmente se explica por un incremento en el número de granos; y (b) El índice de cosecha es el determinante ecofisiológico que más contribuyó al aumento en el rendimiento”.

Al aumento en el rendimiento medio de Argentina, pudo haber sido consecuencia de los aportes del mejoramiento genético en el incremento del rendimiento potencial y en el incremento de la estabilidad de rendimiento, entre otros factores (Figura 1.2). En este sentido, se conoce que una mayor estabilidad del rendimiento no se opondría a un mayor rendimiento (Tollenaar y Lee, 2002). En concordancia, un estudio realizado con híbridos liberados recientemente en Argentina mostró que existen genotipos que combinan altos rendimientos con alta estabilidad del rendimiento (de Santa Eduvigis, 2010; Castro, 2014). En Estados Unidos, la tasa de incremento de rendimiento estuvo más asociada con incrementos en la estabilidad del rendimiento que con el incremento del rendimiento potencial. De hecho el incremento del rendimiento en condiciones de secano fue mayor que en condiciones de riego (Duvick y Cassman, 1999). En Argentina, el incremento del rendimiento en condiciones de riego y secano fue similar en valores absolutos hasta 1993 (156 - 158 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> respectivamente), pero en valores relativos el incremento de rendimiento fue mayor en condiciones de secano que en condiciones potenciales (1.87 % - 1.25% año<sup>-1</sup> respectivamente; Echarte, 2003). Adicionalmente, Eyherabide y Damilano (2001) estimaron una tasa de ganancia genética de 107 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup> (2.9% año<sup>-1</sup>) en un alto número de localidades de

Argentina. Asimismo, los testeos de líneas e híbridos en un alto número de localidades que incluyen diferente calidad de ambientes (Bradley et al., 1988; Troyer, 1996) y en altas densidades de plantas (Troyer y Rosenbrook, 1983), pueden haber contribuido al incremento en la estabilidad del rendimiento a través de los años. Por esto, en el Capítulo 3 se prestará especial atención al estudio de la estabilidad del rendimiento ante variaciones en la calidad del ambiente y ante variaciones en la densidad de plantas; así como también se intentará dilucidar si el incremento en la estabilidad de los rendimientos es sucedáneo del incremento en la tolerancia a altas densidades de plantas. Las hipótesis que se pondrán a prueba en este Capítulo son: “La estabilidad del rendimiento aumentó a través de las décadas, en híbridos liberados en Argentina entre 1965 y 2010” (Hipótesis 3) y “La tolerancia de los híbridos a altas densidades de siembra se asocia con la estabilidad de los mismos ante cambios del ambiente” (Hipótesis 4).

Un detallado estudio de los mecanismos asociados con la determinación del NG en híbridos modernos y antiguos puede contribuir a entender aquellas características relacionadas con una alta capacidad de fijar granos en un amplio rango de ambientes o de disponibilidad de recursos por planta; y que en consecuencia pueden contribuir a una mayor estabilidad del rendimiento. En maíz, el número final de granos se determina durante 30 días alrededor de la floración (Fischer y Palmer, 1984; Kiniry y Ritchie, 1985; Uhart y Andrade, 1991), en la etapa conocida como período crítico para determinación del número de granos. Se ha descrito una relación curvilínea entre la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP) y el número de granos fijados por planta (NGP), con un umbral de TCP para fijar granos y otro umbral para comenzar a fijar granos en la segunda espiga (Andrade et al., 1999). Híbridos liberados en el '93 fijaron más granos que los híbridos más antiguos cuando se los comparó a igual TCP, tanto en bajas como en altas TCP (Echarte et al., 2004, 2000). Así, un mayor número de granos en una misma condición de disponibilidad de recursos puede estar asociado con un mayor crecimiento por planta (i.e. TCP) o con que cada planta fije mayor número de granos por unidad de TCP (i.e. NGP/TCP; Figura 1.3). A su vez, un mayor crecimiento de espigas en el período crítico de determinación del número de granos (i.e. TCE; **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) y/o una mayor capacidad de fijar granos por unidad de crecimiento de espiga (i.e. NG/TCE; **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) son procesos que contribuirían a explicar una mayor fijación de granos a la misma TCP (Vega et al., 2001). Adicionalmente, una menor variabilidad en el crecimiento entre

plantas también podría contribuir a explicar un aumento en el NGP/TCP promedio en híbridos actuales (Figura 1.3). En el cultivo de maíz se genera una jerarquía de tamaño de plantas desde temprano en el ciclo de crecimiento (i.e. dominantes vs. dominadas), donde el NGP de plantas dominantes no puede compensar la disminución en el NGP de las plantas dominadas; de esta manera el NGP promedio sería menor en cultivos con mayor variabilidad entre plantas en TCP (Maddonni y Otegui, 2004, 2006). Esto es de particular importancia en el cultivo de maíz dado que en condiciones de baja disponibilidad de recursos por planta (i.e. altas densidades, ambientes de baja calidad), pequeñas reducciones en la TCP resultan en bruscas disminuciones del NGP. Hasta el momento, se conoce que híbridos liberados en 1993 presentaron un mayor NGP/TCP asociado con un menor umbral de TCP para fijar granos y una mayor TCE a igual disponibilidad de recursos, que los híbridos antiguos (Echarte et al., 2004). Aún no se conoce, (i) si los atributos de la relación NGP-TCP y los mecanismos de determinación de NGP (i.e. TCE o NG/TCE) fueron modificados en híbridos de más reciente liberación; y (ii) el comportamiento de la fijación de NGP ante estreses puntuales que disminuyen la disponibilidad de recursos por planta durante el período crítico. Por esto, el Capítulo 4 de esta tesis, abordará en detalle el estudio de las características de la relación NGP-TCP que pueden contribuir a una mayor capacidad de fijar granos en híbridos de más reciente liberación, respecto de híbridos antiguos, en diferentes condiciones de disponibilidad de recursos por planta. En este Capítulo se pondrán a prueba, la Hipótesis 5 que indica que “La tasa de crecimiento de espiga durante el período crítico para determinación del número de granos aumentó en híbridos liberados entre 1965 y 2010”, y la Hipótesis 6 que expresa que “La reducción en el número de granos debida a un sombreado en el período crítico es mayor en híbridos antiguos que en híbridos modernos, debido a que los antiguos presentan respecto a los más modernos, un mayor grado de curvatura y mayor TCP umbral para fijar granos en las relaciones NGP-TCP”.

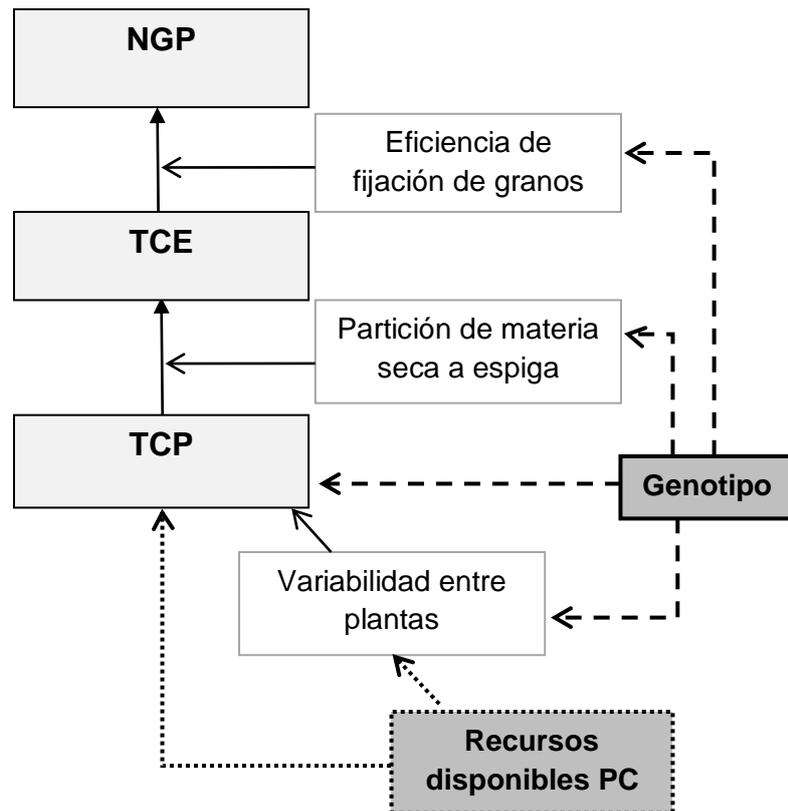


Figura 1.3. Diagrama esquemático de la determinación del número de granos por planta (NGP). Donde TCE = tasa de crecimiento de la espiga y TCP = tasa de crecimiento por planta durante el período crítico de determinación del número de granos (PC).

Si bien se destacó que el NG es el componente numérico más asociado con las diferencias en rendimiento entre ambientes y entre híbridos liberados en distintas décadas, el peso de los granos (PG) podría comenzar a tener mayor relevancia en la determinación del rendimiento de los híbridos actuales. La tasa de crecimiento del grano (TCG) y la duración del período efectivo del llenado de granos (DLL) determinan el peso final del grano (Figura 1.4). La TCG se encuentra estrechamente relacionada con el peso potencial del grano el cual es una característica propia de cada genotipo (Gambin et al., 2006). En maíz, se comprobó que la reducción en el peso del grano resulta de un acortamiento de la DLL y no de una caída en la tasa de crecimiento del grano (Andrade y Ferreiro, 1996). La DLL depende de la capacidad de la fuente (i.e. fotosíntesis de canopeo y reservas de carbohidratos) para abastecer a la demanda de los granos (Tollenaar, 1977; Borrás et al., 2004). La fuente se ha descrito como la tasa de crecimiento de la planta durante el llenado efectivo de los granos y la demanda de la espiga se ha descrito a partir del NGP (Cirilo y Andrade, 1996; Borrás y Otegui, 2001) o a partir de la demanda conjunta de los granos (i.e.  $TCG \times NGP$ ; Echarte et al.,

2006). Trabajos previos demostraron que el PG de los híbridos liberados en 1993 fue más susceptible ante disminuciones en la fuente durante el llenado de granos que el de los híbridos liberados previamente (Echarte et al., 2006). Adicionalmente, limitaciones en la disponibilidad de recursos promovieron reducciones en el PG en híbridos actuales de maíz (Cerrudo et al., 2013), reforzando evidencias de un probable incremento en la susceptibilidad del PG ante reducciones en la disponibilidad de recursos, en híbridos liberados en los últimos 45 años. La disminución en el PG se asoció principalmente a un acortamiento en la duración de la etapa de llenado de los granos y no con un cambio en la TCG (Andrade y Ferreiro, 1996). Otro trabajo demostró que cuando los carbohidratos solubles en tallo (CHST) llegan a valores muy bajos el llenado se corta (Olmedo Pico, 2014). Es esperable que híbridos que tengan alto potencial de rendimiento o alta capacidad de los destinos tengan mayores tasas de removilización de CHST. Por esto, en el Capítulo 5 se estudiará en detalle la respuesta del PG y sus determinantes ante reducciones en la disponibilidad de recursos en el llenado de granos, en híbridos de maíz liberados en los últimos 45 años. Las hipótesis que se pondrán a prueba en este capítulo indican que, en híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010 “La relación fuente-destino disminuyó a través de los años” (Hipótesis 7), “Una disminución en la radiación solar disponible durante un período corto en el llenado efectivo de los granos, reduce el PG en mayor medida en los híbridos actuales que en los antiguos” (Hipótesis 8) y “La removilización de azúcares del tallo es mayor en híbridos actuales que en híbridos antiguos ante disminuciones en la radiación solar disponible durante períodos cortos en el llenado efectivo de los granos” (Hipótesis 9).

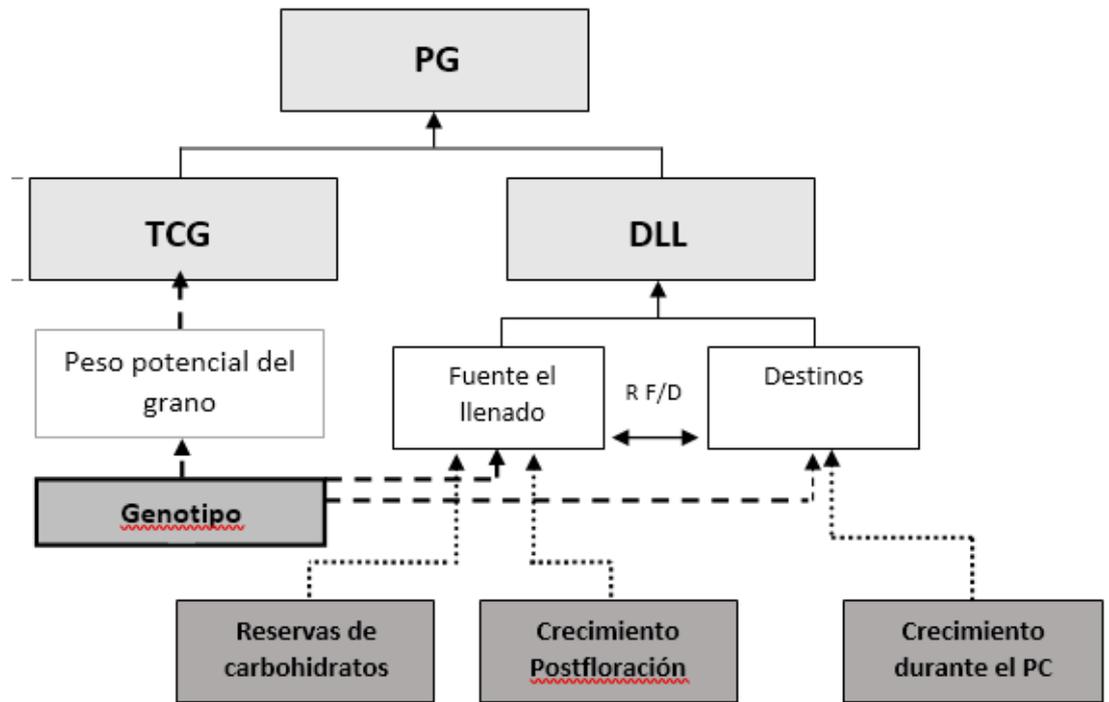


Figura 1.4: Diagrama esquemático de la determinación del peso de granos (PG) en híbridos de maíz. TCG = Tasa de crecimiento del grano; DLL = Duración del llenado efectivo del grano; LLG = llenado efectivo de granos.

En síntesis, esta tesis se dividió en 6 capítulos principales y 2 capítulos anexos. En el capítulo 1 se presenta la introducción general. En el capítulo 2 se muestran los efectos del mejoramiento a través de las décadas en el rendimiento potencial, componentes numéricos y determinantes ecofisiológicos (Figura 1.2). Posteriormente, en el capítulo 3 se evaluaron los híbridos liberados en las distintas décadas en cuanto a i) la estabilidad del rendimiento a través de un amplio rango de ambientes (18 localidades de la región pampeana argentina) y ii) sus respuestas a la densidad de siembra. En el capítulo 4 se estudiaron para dichos materiales los mecanismos de determinación del número de granos, más específicamente, relaciones entre el número de granos y la tasa de crecimiento de la planta y de la espiga en el período crítico (Figura 1.2 y Figura 1.3). Seguidamente, en el capítulo 5 se analizaron, para híbridos liberados en distintas décadas, las respuestas del peso de los granos y de la removilización de reservas ante reducciones en la radiación incidente durante el período de llenado, y la asociación con la relación fuente destino. Finalmente, en el capítulo 6 se desarrolló la integración final de resultados.

## 2. CAPITULO I

### *RENDIMIENTO POTENCIAL, SUS DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS Y SUS COMPONENTES NUMÉRICOS.*

#### 2.1 INTRODUCCIÓN

##### 2.1.1 Rendimiento potencial

Las primeras inscripciones de híbridos de maíz en Argentina ocurrieron a principios de la década de 1960. A partir de esta fecha los rendimientos aumentaron a razón de  $110 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  hasta el año 2014 (FAO, 2019). Este aumento en el rendimiento puede explicarse por mejoras en las prácticas de manejo, por el efecto del mejoramiento genético y por la interacción entre ambos factores (Tollenaar et al., 1992; Ehyérabide, et al., 1994). El rendimiento potencial puede definirse como el rendimiento de un cultivar cuando está creciendo en un ambiente en el que está adaptado (radiación solar, temperatura y fotoperíodo) sin limitaciones hídricas ni nutricionales y libre de malezas plagas y enfermedades (Evans y Fischer, 1999) y creciendo en la densidad de plantas que maximiza el rendimiento. Algunos estudios, realizados en condiciones potenciales en Argentina, mostraron que la contribución del mejoramiento genético fue de alrededor de  $150 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ , analizando el período comprendido entre mediados de 1960 hasta mediados de 1990. En Argentina se constató que híbridos liberados en la década del '90 rendían más que híbridos del 65-70 en un amplio rango de densidades evaluadas, en condiciones de adecuada nutrición y aporte de agua (Echarte et al., 2000; Luque et al., 2006). En Canadá y en el cinturón maicero de EEUU el rendimiento no se incrementó en bajas densidades de plantas (Duvick y Cassman, 1999; Tollenaar y Wu, 1999). Sin embargo, estos y otros estudios coincidieron en que la mayor ventaja de los híbridos del 90 respecto de los del 65-70 ocurría en altas densidades de plantas (DeBruin et al., 2017). En este sentido, se encontró que la densidad óptima de plantas (i.e. aquella densidad que permite el máximo rendimiento) aumentó a través de las décadas en EEUU, Canadá y también en Francia (Derieux et al., 1987; Tollenaar, 1989; Duvick y Cassman, 1999; Assefa et al., 2018). En Argentina existen algunos indicios de que la densidad óptima pudo haber aumentado a través de las décadas. En 1960 las densidades utilizadas para testeo de los materiales eran de  $4 \text{ pl m}^{-2}$  mientras que en la actualidad se utilizan valores de densidades superiores a  $8 \text{ pl m}^{-2}$  (Ehyérabide, et al., 1994). Recientemente se reportaron valores de densidades óptimas de entre  $10\text{-}14.8 \text{ pl m}^{-2}$  para materiales liberados en la actualidad en Argentina (Sarlangue et al., 2007; Hernández et al., 2014). Adicionalmente, el aumento de la densidad óptima en los materiales

comerciales podría estar asociado con que las empresas han aumentado las densidades de siembra en los testeos de los híbridos y líneas y con un aumento en el número de ambientes en los que se testean los híbridos y las líneas (Troyer, 1996). Aunque en la literatura abundan trabajos con híbridos liberados en distintas décadas donde se utilizan distintas densidades de siembra (e.g. Tollenaar, 1989; Duvick, 1997, 2005; Echarte et al., 2000; Tokatlidis y Koutroubas, 2004; Luque et al., 2006) ninguno comparó a los híbridos en su correspondiente densidad óptima durante los últimos 45 años en Argentina. Entonces, este trabajo extenderá el período de análisis que mostraban trabajos anteriores en Argentina (Echarte et al., 2000; Luque et al., 2006) hasta el año 2010 y adicionalmente, se comparará a todos los genotipos en su densidad óptima. El objetivo de este capítulo es, en híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010 **(i) identificar las densidades que permiten alcanzar los máximos rendimientos, y (ii) cuantificar los aumentos en el rendimiento por unidad de área comparando a todos los genotipos en su densidad óptima.**

En cuanto a los componentes numéricos del rendimiento (i.e. número y peso de granos); el número de granos es el componente que se asoció en mayor medida con las variaciones en el rendimiento (Otegui, 1995). Algunos autores mostraron que no se ha incrementado el número potencial pero sí el número final de granos que se fijan por espiga (Otegui, 1995); y que el número de granos por unidad de área aumentó a través de las décadas hasta 1993 (Echarte et al., 2000). Contrariamente, el peso de los granos no se ha relacionado directamente con el rendimiento. Estudios previos indicaron que el peso de los granos no presentó una tendencia clara con el año de liberación del híbrido hasta 1993. Por lo tanto, es de esperar que el número de granos fijados por unidad de área sea el componente numérico del rendimiento que contribuya a explicar en mayor medida los incrementos en el rendimiento potencial en los últimos 45 años.

Los trabajos que abordaron el estudio de la influencia de los determinantes ecofisiológicos (i.e. producción de biomasa e índice de cosecha, IC) en el aumento de los rendimientos a través de las décadas en Argentina coincidieron en que el aumento en el índice de cosecha fue el principal componente que contribuyó a los aumentos en rendimiento (Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006). El IC fue mayor en los híbridos modernos liberados hasta 1993 en un amplio rango de densidades de plantas (Echarte y Andrade, 2003). Por el contrario, en Canadá y en el cinturón maicero de USA el

aumento en rendimiento se debió principalmente a aumento en biomasa ya que el IC prácticamente no fue modificado a través de los años (Tollenaar, 1989; Duvick, 2005a; Gonzalez, 2011). En Argentina, las publicaciones más recientes hacen referencia a híbridos liberados hasta mediados de la década del 90 por los trabajos de Echarte et al. (2003) y Luque et al. (2006). Entonces, **es pertinente extender el período de estudio para dilucidar qué determinante ecofisiológico estuvo más involucrado en el aumento en el rendimiento de los híbridos de maíz liberados hasta el 2010.** Asimismo, dado que la densidad de plantas influencia a los determinantes ecofisiológicos (Andrade et al., 1996) es necesario comparar a los híbridos en condiciones de rendimiento potencial y en su densidad óptima.

**En función de lo expuesto se formularon los siguientes objetivos e hipótesis:**

**Objetivos:**

En híbridos liberados en Argentina hasta la actualidad es de interés:

1. identificar las densidades que permiten alcanzar los máximos rendimientos
2. cuantificar los aumentos en el rendimiento por unidad de área comparando a todos los genotipos en su densidad óptima,
3. dilucidar en la densidad óptima de cada genotipo, qué determinante ecofisiológico (producción de biomasa y/o IC) está más involucrado en el aumento en el rendimiento de los híbridos de maíz liberados hasta la actualidad.

**Hipótesis:**

En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010,

1. La densidad óptima para determinación del rendimiento se incrementó.
2. (a) Los rendimientos potenciales aumentaron y esto principalmente se explica por un incremento en el número de granos.
  - (b) El índice de cosecha es el determinante ecofisiológico que más contribuyó al aumento en el rendimiento.

## **2.2 MATERIALES Y METODOS**

### **2.2.1 Sitio experimental y manejo agronómico**

Para responder a las hipótesis formuladas en este capítulo se utilizaron datos de 5 experimentos que se realizaron en la EEA INTA Balcarce, Argentina (37° 45'S, 58° 18'O; elevación 130 m) durante las campañas 1996-1997 (Exp. 1), 1998-1999 (Exp.

2), 2009-2010 (Exp. 3), 2010-2011 (Exp. 4) y 2011-2012 (Exp. 5). El suelo fue un Argiudol típico con una profundidad efectiva de 1.5 m. con un 5.6 % de materia orgánica. Los híbridos fueron sembrados el 16 de octubre (Exp 1), el 10 de Octubre (Exp 2), el 14 de Octubre (Exp 3), el 20 de Octubre (Exp 4) y el 24 de Octubre (Exp 5). Los cultivos fueron fertilizados con 35 kg de P por ha<sup>-1</sup> a la siembra y con 150 kg de nitrógeno ha<sup>-1</sup> en el estadio de V6 (Ritchie y Hanway, 1993). Los experimentos fueron conducidos sin limitaciones nutricionales, libre de malezas y enfermedades y la humedad del suelo fue mantenido por encima del 50% del agua disponible mediante riego suplementario.

### **2.2.2 Híbridos y Diseño experimental**

Los híbridos seleccionados para este estudio fueron liberados entre 1965 y 2010 con el objetivo de tener representación de cada generación de mejoramiento (Tabla 2.1). Cada uno de estos materiales representó incrementos significativos en el rendimiento al momento de su liberación y fueron los híbridos más sembrados en la región pampeana Argentina por al menos 5 años después de su liberación.

Los Experimentos 1 y 2 abarcaron el período de mejoramiento entre 1965 y 1993 y se corresponden con los publicados en Echarte (2003; tesis doctoral). Los Experimentos 3 y 4 representaron el mejoramiento en los 17 años posteriores (i.e. desde 1993 hasta 2010) y el Experimento 5 abarcó alguno de los años del período de mejoramiento entre 1965 y 2010 (Tabla 2.1).

En los Experimentos 1 y 2 el diseño experimental fue en bloques completos aleatorizados con parcelas divididas y tres repeticiones. La parcela principal fue la densidad de siembra y la sub-parcela fueron los híbridos. Las parcelas contaron con 4 surcos de 7 m de largo distanciados a 0.7 m. En los Experimentos 3, 4 y 5 se utilizó un diseño en bloques completos aleatorizados con 3 repeticiones. Las parcelas contaron con 4 surcos distanciados a 0.7 m de 10 m de largo. En todos los ensayos, la parcelas fueron sembradas a mano con 2 semillas por golpe y luego raleadas en el estado V3 (Ritchie y Hanway, 1993) hasta lograr las densidades deseadas. Las densidades fueron de 5, 8, 11 y 14.5 pl m<sup>-2</sup> (Exp 1), 2, 4, 8 y 16 pl m<sup>-2</sup> (Exp. 2), 5, 9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup> (Exp. 3 y Exp. 4) y 8, 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> en el experimento 5.

Tabla 2.1: Híbridos utilizados en cada experimento. Se indica nombre del híbrido, año de liberación, tipo de cruzamiento, tipo de endosperma y madurez relativa de cada híbrido. Los híbridos correspondientes a cada experimento fueron indicados con una x debajo de cada experimento. Los Experimentos 1 y 2 corresponden a ensayos de una tesis doctoral previa (Echarte, L., 2003), los experimentos 3, 4, y 5 corresponden a los realizados durante esta tesis.

Híbrido	Empresa	Experimentos					Año de liberación	Tipo de Cruzamiento	Tipo de Endosperma	Madurez Relativa
		1	2	3	4	5				
DKF880	Dekalb	X			x		1965	Doble	Duro	120
M400	Morgan	X	x				1978	Doble	Duro	128
DK4F36	Dekalb	X	x				1982	Doble	Duro	127
DK752	Dekalb	X	x				1993	Simple	Semi-dentado	125
DK664	Dekalb	X	x				1993	Simple	Semi-dentado	116
DK664 MG	Dekalb			x	X	x	1993	Simple	Semi-dentado	116
DK682 MG	Dekalb			x	X		2000	Simple	Semi-dentado	118
AW190 MG	Dekalb			x	X		2003	Simple	Semi-dentado	119
DK692 MG	Dekalb			x	X	x	2010	Simple	Semi-dentado	119

### 2.2.3 Mediciones

**Fenología:** El número de hojas desarrolladas, la floración masculina y la floración femenina se tomaron semanalmente según Ritchie y Hanway (1993), (Tabla 2.3).

**Biomasa total aérea:** Para obtener la biomasa promedio por parcela, diez plantas de los dos surcos centrales de cada parcela se cosecharon cortando las plantas al ras del suelo, se secaron en estufa a 65 °C hasta peso constante y posteriormente se pesaron.

Tabla 0.1. Fechas de siembra, emergencia, y muestreos de biomasa en los experimentos 3, 4 y 5.

	Siembra	Emergencia	Muestreo Pre-floración	Muestreo Post-floración	Cosecha Final
Exp 3	14/10/09	24/10/09	29/12/09	25/1/10	20/3/10
Exp 4	20/10/10	29/10/10	27/12/10	2/2/11	10/3/11
Exp 5	24/10/11	1/11/11	27/12/11	31/1/12	12/3/12

Tabla 0.2: Fechas de Floración femenina (R1) y Madurez fisiológica (R6) de los experimentos 3, 4 y 5, para los diferentes híbridos evaluados y las diferentes densidades sembradas.

Híbrido	D	Exp 3		Exp 4		Exp 5	
		R1	R6	R1	R6	R1	R6
DK F880	8					8/1/12	24/2/12
	14					9/1/12	26/2/12
	20					12/1/12	3/3/12
DK 664 MG	5	4/1/10	26/2/10	12/1/11	14/3/11		
	9.5	5/1/10	3/3/10	12/1/11	13/3/11		
	14	7/1/10	1/3/10	12/1/11	13/3/11	11/1/12	6/3/12
	20					12/1/12	6/3/12
	8					9/1/12	3/3/12
DK 682 MG	5	5/1/10	6/3/10	15/1/11	12/3/11		
	9.5	7/1/10	9/3/10	13/1/11	15/3/11		
	14	9/1/10	24/2/10	17/1/11	17/3/11		
AW 190 MG	5	5/1/10	5/3/10	13/1/11	12/3/11		
	9.5	7/1/10	3/3/10	14/1/11	14/3/11		
	14	10/1/10	6/3/10	17/1/11	14/3/11		
DK 692 MG	5	5/1/10	27/2/10	13/1/11	15/3/11		
	9.5	7/1/10	8/3/10	15/1/11	15/3/11		
	14	10/1/10	4/3/10	16/1/11	15/3/11	12/1/12	8/3/12
	20					14/1/12	4/3/12
	8					10/1/12	27/2/12

**Rendimiento en grano:** la materia seca de granos se obtuvo en madurez fisiológica, a nivel de planta promedio de parcela y de planta individual, según:

Se cosecharon de manera individual, 10 plantas en cada parcela identificadas durante el ciclo del cultivo; se secaron en estufa a 65°C, se pesaron, se separaron las espigas que posteriormente se trillaron y sus granos fueron pesados. Los datos se expresaron al 0% de humedad. El número de granos de cada espiga se determinó multiplicando el número de filas por el número de granos de cada fila, sin incluir aquellos granos de la base y de la punta de la espiga; los que fueron contados individualmente y luego sumados. A partir del valor medio de cada rasgo de las 10 plantas muestreadas se estimaron los valores de planta promedio de los mismos.

### 2.2.4 Estimaciones y Análisis de datos

El peso por grano se calculó dividiendo el peso total de la espiga por el número de granos.

El índice de cosecha se estimó como el cociente entre la biomasa en grano y la biomasa total aérea en madurez fisiológica. El índice de cosecha estimado para los cultivos creciendo en su densidad óptima se calculó como el cociente entre el rendimiento simulado (Ecuación 2.4) y la producción de biomasa simulada (Ecuación 2.1) en la densidad óptima de cada genotipo.

#### 2.2.4.1 Cálculo de la densidad óptima para cada genotipo.

La densidad óptima se calculó mediante un modelo que utiliza como base la metodología utilizada por Sarlangue et al., (2007). La ventaja de esta metodología es que muestra el efecto simultáneo de la densidad de plantas sobre la producción de biomasa aérea por planta y el índice de cosecha y permite diferenciar híbridos que tengan distinta plasticidad reproductiva o vegetativa. De esta manera se enriquece el conocimiento del efecto de la densidad de plantas sobre el rendimiento (Sarlangue et al., 2007).

Primero se logró una ecuación (EC. 2.1) que relacionó la biomasa por planta en madurez fisiológica ( $B_p$ ) con el área que ocupa cada planta ( $1/D$ ). Para ajustar esta función se utilizaron valores de planta promedio por parcela.

#### EC. 2.1

$$B_p = a_1 + (B_{\max} - a_1) * \left[ 1 - e^{(-b_1 * \frac{1}{D})} \right]$$

Donde  $B_p$  representa a la biomasa de la planta,  $a_1$  y  $b_1$  son coeficientes que representan: la biomasa por planta cuando el área por planta es cero ( $a_1$ ) y el grado de curvatura de la relación entre la biomasa y el área por planta ( $b_1$ ).  $B_{\max}$  representa la biomasa máxima por planta, y  $D$  la densidad de plantas.

Por otro lado, se obtuvo la relación entre la biomasa por planta y el rendimiento por planta (Ec. 2.3). En este caso, se utilizaron valores de planta individual (i.e.  $R_p$  y  $B_p$ ).

#### EC. 2.2

$$R_p = 0$$

$$\text{Si } B_p \leq B_t$$

$$R_p = \frac{a_2 (B_p - B_t)}{1 + b_2 (B_p - B_t)}$$

$$\text{Si } B_p > B_t$$

Donde,  $R_p$  representa el rendimiento por planta,  $a_2$  y  $b_2$  son coeficientes que representan la pendiente inicial de la relación entre el rendimiento por planta y la biomasa por planta y el grado de curvatura de dicha función respectivamente.  $B_p$  representa la biomasa por planta y  $B_t$  el umbral de biomasa para comenzar a producir.

En la ecuación 2.2 se reemplaza el término  $B_p$  por la ecuación 2.1. De esta manera se obtiene la ecuación (EC.2.3) que relaciona el rendimiento por planta ( $R_p$ ) con la densidad de plantas.

### EC. 2.3

$$R_p = \frac{a_2 \left\{ \left[ a_1 + (B_{\max} - a_1) * \left( 1 - e^{(-b_1 * \frac{1}{D})} \right) \right] - B_t \right\}}{1 + b_2 \left\{ \left[ a_1 + (B_{\max} - a_1) * \left( 1 - e^{(-b_1 * \frac{1}{D})} \right) \right] - B_t \right\}}$$

Donde,  $R_p$  representa el rendimiento por planta.

Para obtener el rendimiento por unidad de superficie ( $R$ ) se multiplicó a la EC.2.4 por la densidad de plantas (EC.2.5). Para obtener la densidad óptima se igualó a 0 la derivada primera de la Ecuación EC. 2.5 y la incógnita ( $D$ ) despejada fue la densidad óptima ( $D_{opt}$ ).

### EC. 2.4

$$R = \frac{a_2 \left\{ \left[ a_1 + (B_{\max} - a_1) * \left( 1 - e^{(-b_1 * \frac{1}{D})} \right) \right] - B_t \right\}}{1 + b_2 \left\{ \left[ a_1 + (B_{\max} - a_1) * \left( 1 - e^{(-b_1 * \frac{1}{D})} \right) \right] - B_t \right\}} * D$$

El modelo propuesto tiene dos principales ventajas: En primer lugar, mejora el ajuste respecto del ajuste de una relación cuadrática, dado que la respuesta del rendimiento ante incrementos y reducciones en la densidad de plantas respecto de la  $D_{opt}$  es diferente. Las diferentes respuestas del rendimiento ante incrementos o disminuciones en la densidad respecto de la óptima son esperables, dado que actúan factores diferentes. En condiciones potenciales la  $D_{opt}$  se obtiene con valores de intercepción de la radiación superiores a 0.95%. Incrementos en la densidad de plantas, promoverían reducciones en el rendimiento mediados por el deterioro en la partición de biomasa a espiga. Disminuciones en la densidad a valores menores a la  $D_{opt}$ , resultarían en reducciones del rendimiento mediados por reducciones en la intercepción de radiación solar y por limitaciones morfogénicas. Por otro lado, esta aproximación posibilita modelar densidades de siembra que no hayan sido objetivo de

los ensayos, ya que las funciones que componen al modelo final tienen amplios rangos de biomasa por planta (Ec. 2.1) y de rendimiento por planta (Ec. 2.2).

#### *2.2.4.2 Combinación de los datos de ensayos realizados en diferentes años*

Un híbrido en común entre los 5 experimentos (DK664 o DK664MG, Tabla 2.1) se utilizó como referencia para permitir la combinación de todos los experimentos y establecer una relación única entre rendimiento, índice de cosecha, producción de biomasa, número de granos o peso de los granos, en función del año de liberación del híbrido desde 1965 hasta el año 2010. Las tendencias a través de los años se analizaron para las distintas densidades evaluadas y para la densidad óptima de cada híbrido. En esta tesis los híbridos DK664 y DK664 MG fueron considerados como el mismo híbrido debido a que: (i) es un transgénico que se comporta más como un gen cualitativo y por ende y adrede no cambia el fenotipo ni sus características, ni sus interacciones, salvo para el “efecto” agronómico que condiciona el transgén, (ii) los insectos fueron adecuadamente controlados en todos los experimentos, (iii) los dos híbridos presentaron valores similares de rendimiento y componentes ( $p=0.79$ ) y fenología cuando fueron sembrados en la misma campaña (datos no mostrados); otros estudios también encontraron similares rendimientos, número y peso de granos entre distintas versiones (transgénicos vs no transgénicos) de un híbrido de Dekalb-Monsanto (Laserna et al., 2012).; (iv) los parámetros de las ecuaciones Ec. 2.1 y Ec. 2.3 fueron similares entre ambos híbridos (datos obtenidos comparando los intervalos de confianza del 95% de los ajustes de las Figura 9.1 a Figura 9.6). Adicionalmente, se demostró que la incorporación de un solo evento no modificó la composición del grano en híbridos de maíz (Venkatesh et al., 2014). De todas maneras, existe riesgo de despreciar eventuales interacciones interloci entre el transgén y el background genético y/o efectos pleiotrópicos.

#### *2.2.4.3 Estimación del aumento del rendimiento y sus componentes numéricos en función del año de liberación.*

El aumento de rendimiento potencial a través de las décadas se obtuvo a partir de la pendiente de la recta de regresión entre el rendimiento por hectárea en función del año de liberación de los híbridos. La estimación del aumento porcentual (%) de rendimiento por hectárea por año se correspondió con la pendiente de la recta de regresión cuando se expresaron todos los valores de las variables (rendimiento y

componentes numéricos y determinantes ecofisiológicos) de cada híbrido en valores relativos al híbrido DK664, tomándose a este híbrido como el 100%. Para calcular la tasa de ganancia en valores absolutos se multiplicó la tasa de incremento porcentual por el valor medio de la variable para el híbrido DK664. El número y el peso de los granos a la  $D_{opt}$  se estimaron a partir de funciones cuadráticas o exponenciales para el NG en función de la D y lineales la relación entre el PG y la D.

El detalle de las ecuaciones ajustadas para cada combinación híbrido x año, se presenta en el Capítulo 7 (desde Figura 9.10 a Figura 9.15).

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Densidad óptima

El rendimiento se relacionó de manera curvi-linear con la densidad de plantas (Figura 9.7 a Figura 9.9). La EC. 2.4 ajustada a estas relaciones presentó adecuadas predicciones de los rendimientos obtenidos experimentalmente para todos los híbridos y densidades utilizadas para cada campaña evaluada (i.e. todas las ecuaciones fueron significativas y presentaron un  $R^2 > 0.9$ ). La Figura 2.1 presenta un ejemplo de las ecuaciones ajustadas. El modelo propuesto en esta tesis (EC.2.4) predijo el valor de biomasa en función del área que ocupa cada planta y los ajustes de las relaciones entre  $B_p$  y  $1/D$  y entre  $R_p$  y  $B_p$  presentaron  $R^2$  superiores a 0.8 (Figura 9.1 a Figura 9.6). Las predicciones del rendimiento obtenidas con el modelo tuvieron un RMSE de  $149 \text{ g m}^{-2}$  (Figura 2.2). La densidad óptima de plantas obtenida a partir del modelo presentó valores entre 9.7 y  $16.4 \text{ pl m}^{-2}$  (Tabla 2.4) y no mostró una tendencia clara con el año de liberación del híbrido (Figura 2.3a;  $p=0.0889$ ).

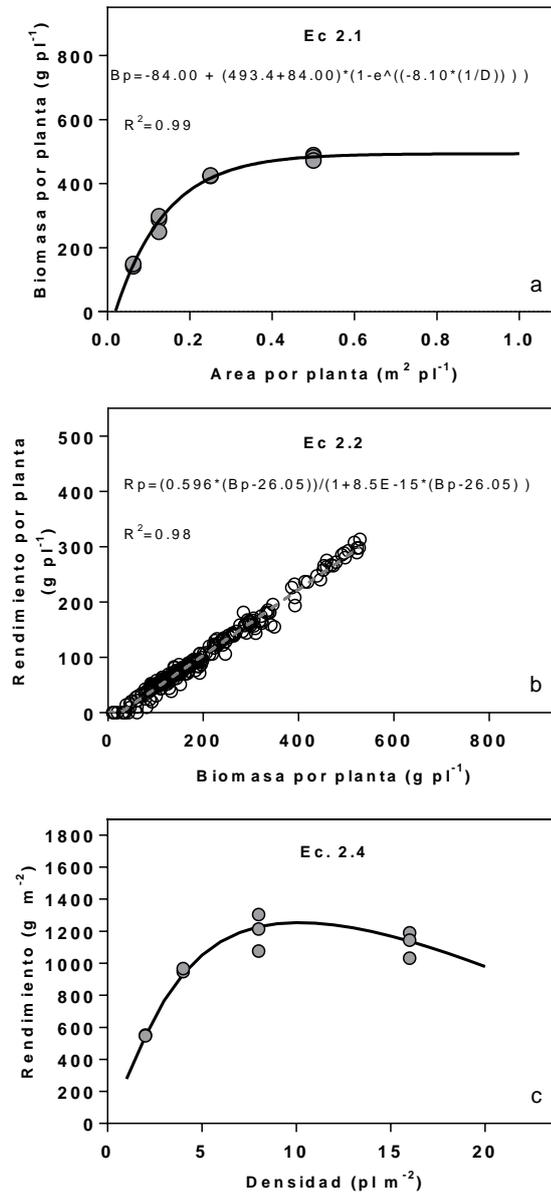


Figura 2.1. Ejemplo de la simulación del rendimiento en función de la densidad con las funciones que componen al modelo para híbrido DK664 año 1998-99. Datos promedio de Biomasa por planta en función del área por planta con el ajuste de la ecuación Ec 2.1 (a). Datos de planta individual de valores de rendimiento por planta en función de la biomasa por planta con el ajuste de la Ec. 2.3 (b). Función Ec.2.5 con los datos promedio por parcela de rendimiento en función de la densidad (c). Los datos para el resto de los híbridos se presentan en el anexo.

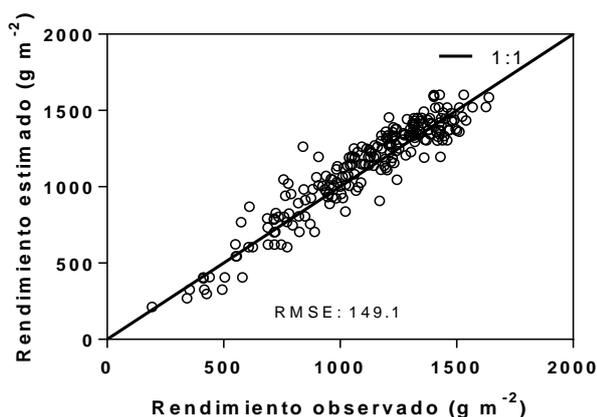


Figura 2.2. Relación entre los valores de rendimiento estimados por la EC.2.4 (A) y los valores observados en las parcelas experimentales de los 9 híbridos y de los 5 experimentos. En línea continua negra se muestra la relación 1:1.

Tabla 0.3. Valores de Densidad óptima, rendimiento, producción de biomasa, índice de cosecha, peso de los granos para los 9 híbridos de los 5 experimentos evaluados. Todos los datos corresponden a la densidad óptima para rendimiento. Se indica la media de cada variable para el híbrido DK664 (la media está compuesta por los valores de los 5 experimentos, estos incluyen a los valores de los híbridos DK664 y DK664 MG).

Experimento	Híbrido	Año	Densidad óptima <i>Pl m<sup>-2</sup></i>	Rendimiento <i>g. m<sup>-2</sup></i>	Biomasa <i>g. m<sup>-2</sup></i>	IC <i>g. m<sup>-2</sup>/g. m<sup>-2</sup></i>	Número de granos <i>Granos m<sup>-2</sup></i>	Peso de los granos <i>mg grano<sup>-1</sup></i>
Exp. 1	DK F880	1996-97	11.1	1083	2525	0.43	3194	296
	DK 4F36	1996-97	11.8	1175	3001	0.39	3870	255
	M400	1996-97	12.4	978	2395	0.36	4564	256
	DK 752	1996-97	10.2	1394	2715	0.51	5856	243
	DK 664	1996-97	9.9	1322	2621	0.50	4714	286
Exp. 2	DK 4F36	1998-99	9.7	971	2396	0.41	5048	241
	M400	1998-99	10.9	989	2203	0.45	4847	253
	DK 752	1998-99	10.8	1344	2605	0.52	7033	224
	DK 664	1998-99	10.1	1254	2368	0.53	5629	267
Exp. 3	DK 664 MG	2009-10	15.5	1251	2514	0.50	4866	241
	DK 682 MG	2009-10	13.3	1337	2653	0.50	5322	265
	AW 190 MG	2009-10	10.1	1381	2605	0.53	5344	259
	DK 692 MG	2009-10	13.8	1361	2663	0.51	5573	248
Exp. 4	DK 664 MG	2010-11	14.7	1345	2661	0.51	5439	261
	DK 682 MG	2010-11	14	1376	2522	0.55	5587	260
	AW 190 MG	2010-11	11.7	1456	2784	0.52	6662	242
	DK 692 MG	2010-11	14.9	1521	2961	0.51	6358	241
Exp. 5	DK F880	2011-12	12.1	1206	2735	0.44	4005	293
	DK 664 MG	2011-12	12.5	1453	2805	0.52	4776	284
	DK 692 MG	2011-12	16.4	1604	3141	0.51	5982	244
<b>Media de DK664</b>			<b>12.5</b>	<b>1325</b>	<b>2594</b>	<b>0.51</b>	<b>5085</b>	<b>268</b>

### 2.3.2 Rendimiento potencial

El rendimiento potencial se incrementó a una tasa media de  $0.83\%$  año<sup>-1</sup> en híbridos de maíz liberados entre 1965 y 2010 en Argentina (pendiente de la regresión lineal de rendimiento expresado en % del híbrido DK664. Figura 2.3b). Esta tasa porcentual de incremento del rendimiento representó  $107\text{ kg ha}^{-1}\text{ año}^{-1}$  considerando como 100% el rendimiento medio del híbrido DK664 en las 5 campañas ( $13250\text{ Kg ha}^{-1}$  Tabla 0.3). A pesar de que la regresión lineal fue la función que mejor ajustó la relación entre rendimiento potencial y año de liberación del híbrido, fue evidente una mayor tasa de aumento del rendimiento potencial entre 1982–1993 ( $1.69\%$  o  $225\text{ kg ha}^{-1}\text{ año}^{-1}$ ) que entre 1993-2010 ( $0.55\%$  o  $73\text{ kg ha}^{-1}\text{ año}^{-1}$ ), mientras que en el período entre 1965 y 1982 el rendimiento potencial no se incrementó (Figura 2.3b).

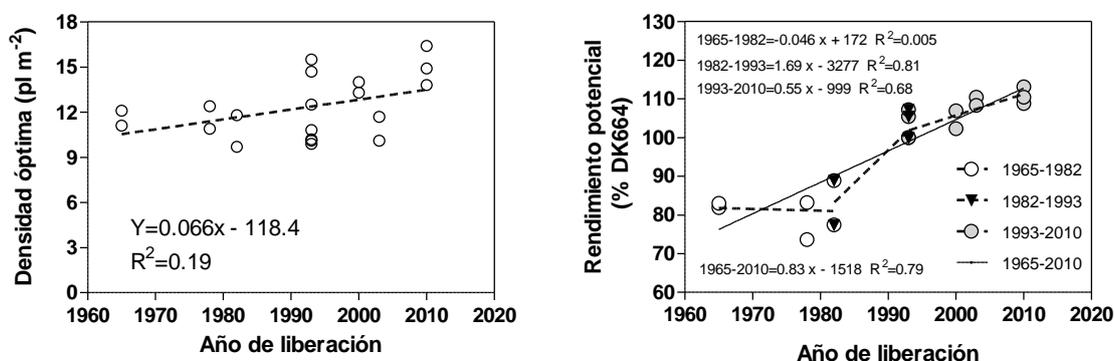


Figura 2.3 Densidad óptima para 9 híbridos liberados entre 1965 y 2010 (A) y Rendimiento en densidad óptima (i.e. rendimiento potencial) relativos a DK664, para híbridos liberados entre 1965 y 2010; símbolos diferentes agrupan híbridos liberados entre 1965-1982 (círculos vacíos), 1982-1993 (triángulos negros) y 1993-2010 (círculos grises) (B). Los rendimientos se expresaron como porcentaje del rendimiento del híbrido DK664. Se indican los coeficientes y los ajustes de las funciones lineales. En línea llena se muestra el ajuste lineal entre 1965 y 2010.

#### 2.3.3.1 Determinantes ecofisiológicos del rendimiento potencial

Los determinantes ecofisiológicos del rendimiento potencial (i.e. producción de biomasa e índice de cosecha a la densidad de plantas óptima) se incrementaron con el año de liberación del híbrido (Figura 2.4). El IC se incrementó a una tasa media de  $0.62\%$  año<sup>-1</sup> (pendiente de la regresión lineal de rendimiento expresado en % del híbrido DK664 Figura 2.4b) o  $0.0031\text{ año}^{-1}$  y la producción de biomasa se incrementó a una tasa media de  $0.37\%$  año<sup>-1</sup> (pendiente de la regresión lineal de rendimiento expresado en % del híbrido DK664 Figura 2.4a) o  $96\text{ kg ha}^{-1}\text{ año}^{-1}$ . El incremento del

IC ocurrió entre los años 1982 y 1993 a partir de esta fecha se estabilizó en valores cercanos a 0.52 (promedio de los valores de IC de los híbridos liberados a partir de 1993, Tabla 0.3). En cambio, la producción de biomasa incrementó sostenidamente entre 1965 y 2010 (Figura 2.4).

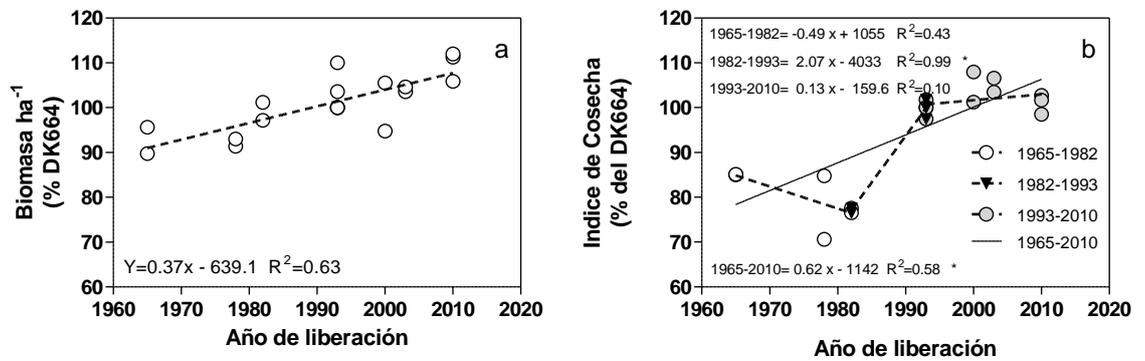


Figura 2.4. Producción de biomasa entre emergencia y madurez fisiológica (a) e índice de cosecha (b) para 9 genotipos liberados entre 1965 y 2010 comparados en la densidad óptima de cada genotipo. Todas las figuras fueron expresadas en valores relativos al híbrido DK 664.

### 2.3.3.2 Componentes numéricos del rendimiento potencial

El número de granos se incrementó a través de las décadas a una tasa de incremento media de 1.045% año<sup>-1</sup> (pendiente de la regresión lineal de rendimiento expresado en % del híbrido DK664, Figura 2.5a) o 53 granos m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>. En cambio, el peso de los granos no mostró una tendencia clara a través de las décadas (Figura 2.5b).

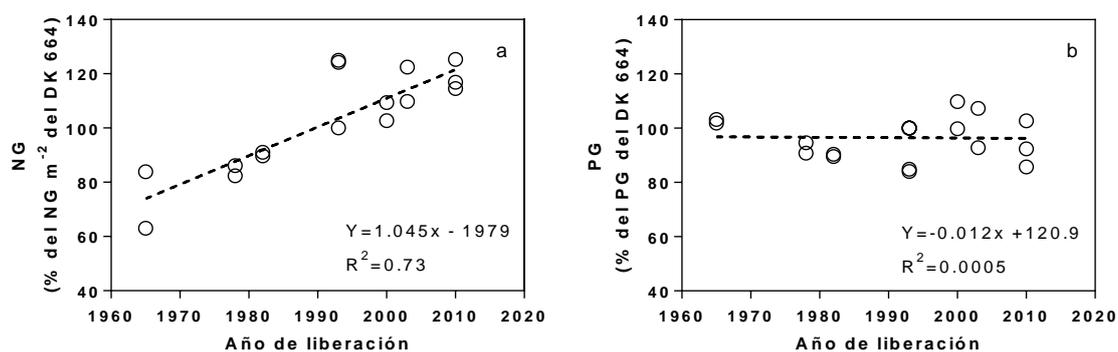


Figura 2.5. Número de granos (A) y peso por grano (B) para 9 genotipos liberados entre 1965 y 2010 comparados en la densidad óptima de cada genotipo. Todas las figuras fueron expresadas en valores relativos al genotipo DK 664.

## 2.4 DISCUSIÓN

En Argentina, la densidad óptima para obtener el rendimiento potencial promedió  $12.3 \text{ pl m}^{-2}$  entre híbridos liberados entre 1960 y 2010 (Tabla 2.4). Este resultado concuerda con las densidades óptimas reportadas para híbridos liberados en Argentina en la última década (Sarlangue et al., 2007; Hernández et al., 2014). Sin embargo, la densidad óptima no presentó una tendencia clara con el año de liberación del híbrido entre 1965 y 2010 (Figura 2.3). En contraposición, estudios realizados en otros países reportaron incrementos de la densidad óptima a través de las décadas (Derieux et al., 1987; Tollenaar, 1989; Duvick, 2005; Assefa et al., 2018). Las respuestas contrastantes podrían deberse a diferencias en los conjuntos de genotipos evaluados, al ambiente y a la interacción genotipo x ambiente.

En esta tesis, el rendimiento potencial en maíz se incrementó a través de las décadas (Figura 2.3b). Si bien la mayoría de los híbridos analizados en esta tesis fueron desarrollados por una sola compañía (Dekalb-Monsanto), este estudio retrospectivo contribuiría a reflejar el incremento de rendimiento potencial del cultivo de maíz durante los últimos 45 años en Argentina. Esta afirmación se basa en: i) que estos híbridos fueron de los más cultivados en los 5 años posteriores a su lanzamiento, ii) el alto grado de participación de Dekalb-Monsanto en la superficie de maíz sembrada en Argentina y iii) la similar tendencia de incremento de los rendimientos de los híbridos liberados al mercado por Dekalb-Monsanto y la producción de maíz de Argentina en el período de 1965-2016 (Mastronardi, 2012; Abdala et al., 2018).

La tasa de incremento de rendimiento potencial fue de  $107 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  para el período 1965-2010 ( $0.83\% \text{ año}^{-1}$  como tasa promedio Figura 2.3b). Esta tasa fue menor que las reportadas por trabajos anteriores (Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006; Abdala et al 2018). Esto puede deberse a que (i) a diferencia de los trabajos anteriores la comparación se realizó en densidad óptima de cada genotipo; y o (ii) se extendió el período evaluado respecto de los trabajos previos. En este sentido, se demostró que en el período 1965-1982 no se registró un aumento en el rendimiento mientras que en el período 1982-1993 se registró la mayor tasa de incremento del rendimiento a través de los años, período que coincidió con el cambio de utilización de híbridos dobles a híbridos simples. Los híbridos simples pueden tener un rendimiento 10% mayor que los híbridos dobles (Weatherspoon, 1970). Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Echarte (2003). En este trabajo se adiciona además un tercer período (1993-2010) no considerado en los trabajos anteriores, que muestra un menor aumento del rendimiento a través de los años ( $0.55\%$  o  $73 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ). En la literatura también se han reportado valores decrecientes de tasas de incrementos de los rendimientos a partir de 1990 en maíz, trigo y arroz en diferentes países (Grassini et al., 2013).

El número de granos fue el componente numérico del rendimiento que contribuyó en mayor medida a explicar el aumento en el rendimiento potencial en el período 1965-2010 (Figura 2.5). Esto concuerda con trabajos previos que evaluaron la evolución de este componente en el período 1965-1993 (Echarte et al., 2000).

El principal determinante ecofisiológico que explicó el aumento en el rendimiento en el período 1982-1993 fue el incremento en el IC, que aumentó desde 0.4 hasta valores de 0.52 (Figura 2.4b; Tabla 0.3); en concordancia con lo mostrado por (Echarte y Andrade, 2003). El IC de los híbridos liberados a partir de 1993 se mantuvo estable en valores de 0.52 (Tabla 0.3). Índices de cosecha estables en valores cercanos a 0.52 también fueron informados en EEUU durante 1930-2001 (Duvick, 2005a) y en Canadá durante 1959-1988 (Tollenaar, 1989). Sólo se han encontrado incrementos de IC en condiciones de recursos limitantes (altas densidades de siembra; Duvick et al., 2004) o en poblaciones de maíz en condiciones de estrés (Edmeades et al., 1999) aunque estos trabajos tuvieron valores máximos de IC menores a los que encontramos en esta tesis. Estos datos indican que el IC podría haber alcanzado un límite cercano a 0.52 para maíz creciendo en condiciones óptimas. En concordancia con lo encontrado para maíz, también se ha reportado que otros cultivos habrían alcanzado sus límites en IC en las últimas décadas; por ejemplo, para trigo, cebada y arroz (Hay, 1995). No se han

reportado previamente trabajos relacionados con los límites teóricos del IC para maíz. De esta manera, es probable que los futuros incrementos en el rendimiento deberían estar asociados a incrementos en la producción de biomasa total. La producción de biomasa, en cambio, aumentó sostenidamente durante todo el período estudiado y fue el determinante ecofisiológico que más contribuyó al incremento en el rendimiento en el período 1993-2010. (Figura 2.4a), El incremento en la producción de biomasa puede deberse a mayor intercepción de la radiación o mayor eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Esta última puede incrementar debido a un menor coeficiente de extinción (K) o a mayor eficiencia de conversión. Algunas de las vías propuestas para lograr estos incrementos incluyen, aumento en el área foliar verde (i.e. stay Green funcional) (Antonietta et al., 2014), mantenimiento de la tasa fotosintética alta y similar a la del período crítico durante más tiempo, mayor eficiencia al transferir asimilados desde la fuente hacia los granos (Chen et al., 2016), aumentar la capacidad fotosintética potencial, aunque ha sido descripta como una vía poco probable para lograr incrementos de los rendimientos (Tollenaar y Lee, 2011).

## 2.5 CONCLUSIONES

En este capítulo se aportó información que no se conocía hasta el momento, acerca de la tendencia de la densidad óptima y del rendimiento potencial y sus componentes en híbridos de maíz a través de los años. Se determinó que la densidad óptima fue similar entre híbridos liberados en distintas décadas; por lo tanto, se rechaza la hipótesis 1 que indica que *“En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010, la densidad óptima para determinación del rendimiento se incrementó”*. Asimismo, fue evidente que el rendimiento potencial se incrementó y que el número de granos fue el principal componente numérico que explicó el aumento en el rendimiento. Por lo tanto no se rechaza la hipótesis 2, *“El rendimiento potencial aumentó y esto principalmente se explica por un incremento en el número de granos”*. Ambos determinantes ecofisiológicos del rendimiento (i.e. producción de biomasa e índice de cosecha) se incrementaron entre 1945 y 2010. Se constató que el índice de cosecha fue el componente ecofisiológico que más aportó al incremento del rendimiento en el período 1982-1993, pero la producción de biomasa habría promovido los incrementos en el rendimiento en los últimos 15 años del período evaluado. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis 2b *“El índice de cosecha es el determinante ecofisiológico que más contribuyó al aumento en el rendimiento”*.

En el próximo capítulo se analiza la estabilidad del rendimiento y la tolerancia a variaciones en la densidad de plantas en híbridos de maíz liberados en distintas décadas.

### 3 CAPITULO II

#### ESTABILIDAD DEL RENDIMIENTO Y TOLERANCIA A VARIACIONES EN LA DENSIDAD DE PLANTAS

##### 3.1 INTRODUCCIÓN

###### 3.1.1 Estabilidad en el rendimiento

Durante las últimas décadas, los programas de mejoramiento han incrementado las densidades de plantas para el testeo de los híbridos (Tokatlidis y Koutroubas, 2004; Troyer, 1996). En particular, la densidad de plantas utilizada en los programas de mejoramiento de Argentina era de 4 plantas  $m^{-2}$  en la década del 60 y luego se incrementó a 8.5 plantas  $m^{-2}$  (Eyherabide et al., 1994). Adicionalmente, el testeo de los híbridos y líneas en un alto número de localidades (Bradley et al., 1988; Troyer, 1996; Tollenaar y Lee, 2002) y en condiciones de alta densidad de plantas (Troyer y Rosenbrook, 1983) pudo haber incrementado la tolerancia a altas densidades en las últimas décadas. Por otro lado, en estudios previos se encontró que en bajas densidades de plantas (3 pl  $m^{-2}$ , i.e. un *proxy* de la condición de planta aislada) los rendimientos aumentaron entre 1965 y 1997 (Echarte et al., 2000; Luque et al., 2006). Una mayor capacidad de rendir en baja densidad de plantas sugiere una alta capacidad de las plantas en aprovechar la oferta de recursos.

Es de interés conocer si los híbridos liberados en las últimas décadas, que no presentaron grandes cambios en la Dop respecto a los más viejos (Tabla 2.4), difieren en la estabilidad del rendimiento ante variaciones en la densidad de plantas. Incrementos conjuntos en la tolerancia a la alta densidad de plantas (i.e. rindes superiores en densidades  $>$  a Dop) y en la capacidad de sostener el rendimiento en menores densidades, determinarían una mayor estabilidad del rendimiento ante variaciones en la densidad de plantas. La capacidad de mantener el rendimiento potencial cuando las densidades varían con respecto a la densidad óptima se define como **plasticidad reproductiva**.

Trabajos previos han reportado mayores rendimientos de los híbridos modernos con respecto a híbridos más antiguos, en condiciones con limitaciones en la disponibilidad de recursos; por ejemplo, en alta densidad de plantas que reducen los recursos por individuo (Duvick et al., 2004; Echarte et al., 2000; Tollenaar and Lee,

2002), baja disponibilidad de N (Echarte et al., 2008; Rajcan y Tollenaar, 1999), y baja disponibilidad de agua en el suelo (Duvick y Cassman, 1999; Nagore et al., 2014). En EEUU el incremento del rendimiento a través de los años en condiciones de secano fue mayor que en condiciones de riego (Duvick y Cassman, 1999). De la misma manera, en Argentina, el incremento del rendimiento hasta 1993 fue mayor en condiciones de secano (1.87%) que en condiciones de riego (1.25%) (Echarte, 2003). Tollenaar y Lee (2002) destacaron que altos rendimientos y alta estabilidad del rendimiento no son mutuamente excluyentes. En concordancia, un estudio realizado con híbridos liberados recientemente en Argentina mostró el mismo resultado (de Santa Eduvigis, 2010). Todos estos trabajos, en conjunto, indican que la estabilidad del rendimiento ante ambientes de distinta calidad pudo haberse incrementado a través de las décadas en híbridos de maíz en Argentina. En consecuencia, sería de esperar establecer una relación estrecha relación entre tolerancia a altas densidades y la estabilidad del rendimiento, a través de los híbridos liberados en distintas décadas.

En este trabajo se propone evaluar i) la estabilidad del rendimiento ante cambios del ambiente, ii) la tolerancia a altas densidades y a bajas densidades y iii) la relación entre i) y la tolerancia a altas densidades en híbridos de diferente década de liberación en el mercado argentino.

En función de lo expuesto se formularon los siguientes objetivos e hipótesis:

Objetivos:

En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010:

- 1- Evaluar la estabilidad de los rendimientos y sus componentes numéricos a través de un amplio rango de ambientes.
- 2- Cuantificar la tolerancia a altas densidades de siembra y la capacidad de rendir en bajas densidades de plantas (i.e. plasticidad reproductiva).
- 3- Relacionar la tolerancia a altas densidades de siembra con la estabilidad de los rendimientos en un amplio rango de ambientes.

Hipótesis:

- 4 La estabilidad del rendimiento aumentó a través de las décadas, en híbridos liberados en Argentina entre 1965 y 2010.
- 5 La tolerancia de los híbridos a altas densidades de siembra se asocia con la estabilidad del rendimiento a los cambios del ambiente.

## **3.2 MATERIALES Y METODOS**

### **3.2.1 Estabilidad del rendimiento**

Para responder a las hipótesis propuestas se utilizaron datos de los experimentos 1, 2, 3, 4 y 5 descriptos en el capítulo anterior y de ensayos multi-ambiente (red experimental).

#### *3.2.1.1 Estabilidad del rendimiento ante cambios del ambiente (red experimental)*

##### *3.2.1.1.1 Sitios y manejo agronómico*

Durante la campaña 2012/2013 se realizaron 18 experimentos en distintas localidades de Argentina ubicadas entre los meridianos 65° 0' 00" y 57° 35' 00' Longitud Oeste y los paralelos 30° 0' 00" y 38° 30' 00" Latitud Sur (Tabla 3.1). Estas localidades se ubican en una área (Figura 3.1) considerada como templada (temperatura media anual < 18°C) con precipitaciones promedio anuales >800mm y muy bajas probabilidades (<20%) de que ocurran eventos de estrés térmico durante la estación de crecimiento del cultivo de maíz (Rattalino Edreira et al., 2011). La figura 3.1 se muestran las isohietas de la región en la que se sembraron los experimentos.

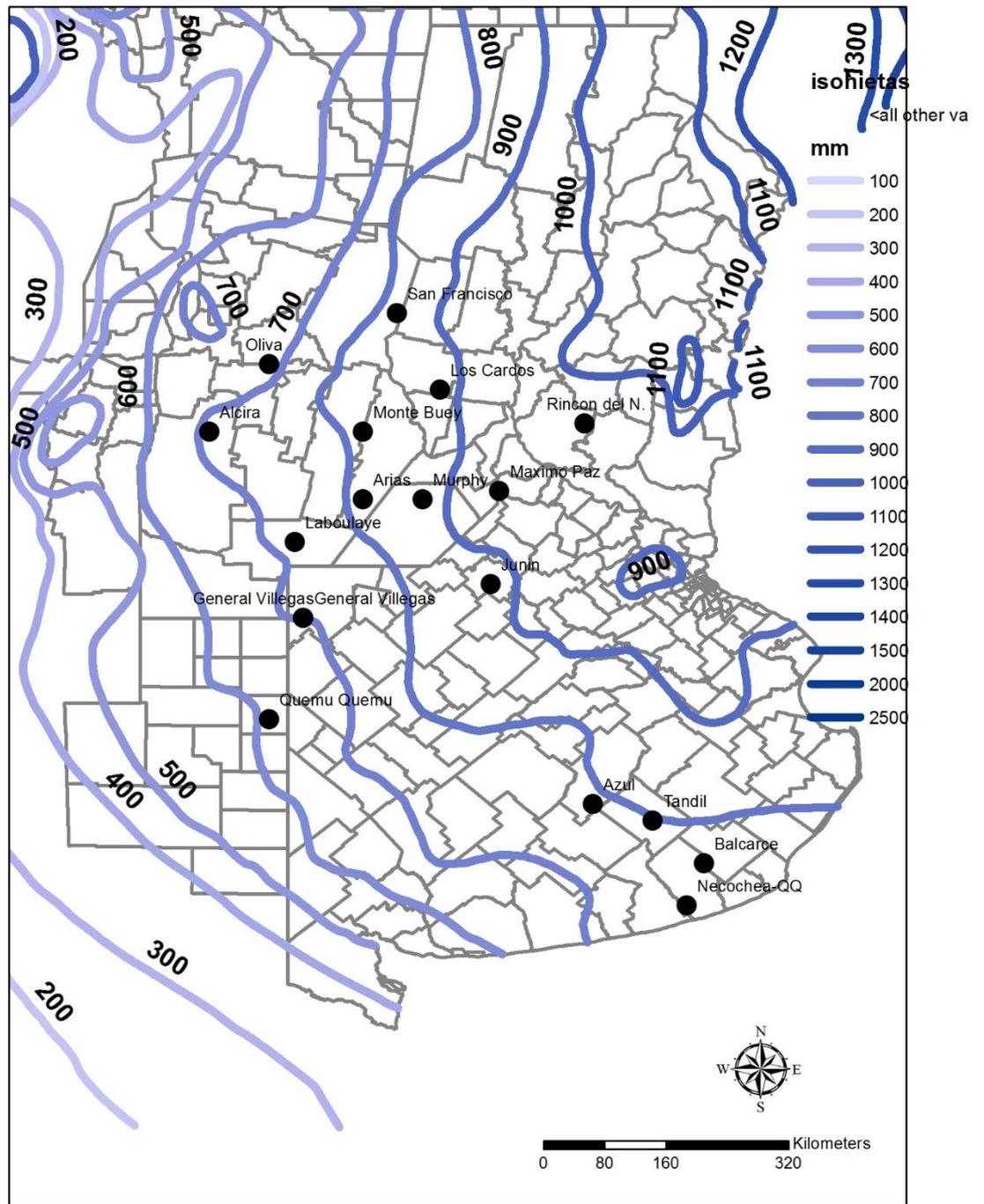


Figura 3.1. Distribución de los experimentos de maíz conducidos en la campaña 2012/13. En líneas de distintas tonalidades de azul se muestran las isohietas.

Tabla 3.1. Información general de las localidades, fenología y clima de los ambientes incluidos en red experimental. Localidad: Nombre de la localidad, provincia (Prov), Latitud (Lat), Longitud (Long), tipo de suelo y textura. Fenología del cultivo: Fechas de siembra, floración (F) y madurez fisiológica (MF). Clima: precipitación (PP) desde siembra a madurez fisiológica (S-MF) y durante enero y febrero (Ene-Febr), que es considerado los meses más críticos para el rendimiento.

Localidad	Prov <sup>1</sup>	Lat	Long	Tipo de Suelo <sup>2</sup> / Textura <sup>3</sup>	Fecha de siembra (S)	Floración (F)	Madurez fisiológica (MF)	PP (mm)	
								S-MF	Ene-Febr
Quemu Quemu	LP	-36.2	-63.6	Hpd Tp / Fr	01/11/2012	06/01/2013	06/03/2013	339	54
Necochea-QQ	BA	-38.4	-58.7	Hpd Ent / Fr Lm	18/11/2012	02/02/2013	30/04/2013	437	85
Máximo Paz	SF	-33.5	-60.9	Arg Tp / Fr As Lm	07/11/2012	21/01/2013	10/03/2013	479	169
Azul	BA	-37.2	-59.8	Hpd Tp / Fr	20/11/2012	08/02/2013	20/04/2013	596	100.8
Alcira	CBA	-32.8	-64.3	Hpt Udt / Fr Ar	17/10/2012	07/01/2013	18/03/2013	553	138.9
Oliva	CBA	-32.0	-63.6	Hpt Udt / Fr Ar	18/10/2012	25/12/2012	20/02/2013	327	187
General Villegas	BA	-35.0	-63.2	Hpd Ent / Fr Ar	01/11/2012	16/01/2013	10/03/2013	294	27
Rincon del N.	ER	-32.7	-59.9	Arg Vrt / Fr Lm	26/09/2012	07/12/2012	30/01/2013	817	165
Tandil	BA	-37.4	-59.1	Hpt Udt / Fr Ar	17/11/2012	01/02/2013	01/05/2013	513	73.8
Junin	BA	-34.6	-61.0	Arg Tp / Fr Lm	13/10/2012	04/01/2013	16/02/2013	468.9	63
General Villegas	BA	-35.0	-63.2	Arg Tp / Fr	11/12/2012	24/02/2013	04/05/2013	320	27
Balcarce	BA	-37.9	-58.5	Arg Tp / Fr Lm	20/11/2012	07/02/2013	10/05/2013	652	185
Monte Buey	CBA	-32.8	-62.5	Arg Tp / Fr Lm	26/10/2012	09/01/2013	24/02/2013	293	106
Los Cardos	SF	-32.3	-61.6	Hpt Ent / Fr Lm	27/10/2012	08/01/2013	22/02/2013	427	140
Murphy	SF	-33.6	-61.8	Hpt Ent / Fr Ar	04/10/2012	01/01/2013	14/02/2013	679.3	81.8
San Francisco	CBA	-31.4	-62.1	Arg Aqc / Fr Ar Lm	24/10/2012	24/12/2012	16/02/2013	450	124
Arias	CBA	-33.6	-62.5	Arg Tp / Fr	12/10/2012	02/01/2013	23/03/2013	773	111.6
Laboulaye	CBA	-34.1	-63.3	Arg Tp / Fr As Lm	24/10/2012	11/01/2013	02/03/2013	342.9	47.3

<sup>1</sup> BA: Buenos Aires, LP: La Pampa, SF: Santa Fe, CBA: Córdoba and ER: Entre Ríos

<sup>2</sup> Udt: Udortentico, Hpt: Haplustol, Hpd: Hapludol: Tp: Tipico, Arg:Argiudol, Ent: Entico, Vrt: Vertico, Aqc: Acuico.

<sup>3</sup> Ar: Arenoso, Fr: franco, St: Limoso, As: Arcilloso

Cada ensayo fue sembrado en lotes homogéneos, según la caracterización previa con NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) utilizando imágenes satelitales de los cultivos anteriores (Figura 3.2). La siembra fue realizada con máquinas Wintersteiger de 4 surcos. Los experimentos fueron conducidos en secano, sin malezas ni enfermedades. Al momento de la siembra se fertilizó con 120 Kg ha<sup>-1</sup> de superfosfato triple (granulado, Fosfato P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 46,0% y agua 2%, Superfosfato Triple) y 140 Kg N ha<sup>-1</sup>. Se aplicó clorpirifós (granulado, 15 gramos 100 g.<sup>-1</sup>, Lorsban 15G) para control de insectos y fipronil (suspensión concentrada al 20% Clap) para el control de hormigas.

Los 4 surcos de las parcelas fueron cosechados con máquina, el rendimiento en grano se expresó al 0% de humedad.

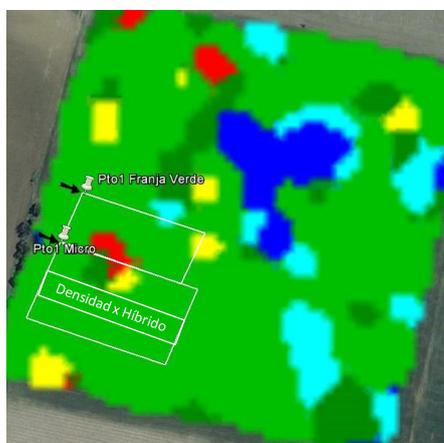


Figura 3.2. Ubicación de uno de los ensayos de la red experimental en una zona homogénea dentro del lote previamente ambientado utilizando imágenes satelitales de los cultivos anteriores (NDVI). Zonas azules son consideradas de muy bajo rendimiento, zonas rojas de alto rendimiento y zonas verdes de rendimiento intermedio. Ejemplo de ubicación de un lote.

### 3.2.1.1.2 Híbridos y diseño experimental

Los híbridos que se utilizaron en la red provinieron del programa de mejoramiento Dekalb/Monsanto. Los híbridos seleccionados para este estudio fueron representativos del programa de mejoramiento que se está evaluando y tuvieron una alta participación en el mercado luego de su liberación. Los tratamientos fueron una combinación factorial de 6 híbridos (5 de 6 utilizados en los experimentos del capítulo 4), introducidos comercialmente entre 1965 y 2012 (Tabla 3.2) y 4 densidades de siembra (5, 7, 9 y 11 plantas m<sup>-2</sup>). La unidad experimental estuvo conformada por 4 surcos de 10.2 metros de largo distanciados a 0.52 metros. El diseño experimental fue en bloques completos aleatorizados con tres repeticiones y arreglo espacial en parcelas

divididas, siendo la parcela principal la densidad de siembra y la sub-parcela los híbridos.

Tabla 3.2. Híbridos utilizados en los experimentos multiambiente, (18 localidades). Se indica nombre del híbrido, año de liberación, tipo de cruzamiento, tipo de endosperma y madurez relativa de cada híbrido.

Híbridos	Compañía	Año de Liberación	Tipo de Cruzamiento	Tipo de Endosperma	Madurez Relativa
DKF880	Dekalb	1965	Doble	Duro	120
DK752	Dekalb	1993	Simple	Semi-dentado	125
DK664	Dekalb	1993	Simple	Semi-dentado	116
DK 692 RR2	Dekalb	2010	Simple	Semi-dentado	119
DK 692 VT3P	Dekalb	2010	Simple	Semi-dentado	119
DK 7210 VT3P	Dekalb	2012	Simple	Semi-dentado	122

#### 3.2.1.1.3 *Análisis de la estabilidad del rendimiento a través de ambientes*

El rendimiento utilizado para cada híbrido y en cada localidad correspondió al rendimiento del híbrido en la densidad que mayor rendimiento alcanzó (simulando la densidad óptima de cada híbrido en cada ambiente). Como primera aproximación al estudio de la interacción Genotipo por Ambiente se utilizó la metodología propuesta por Finlay y Wilkinson (1963). Dicha metodología utiliza la regresión lineal del rendimiento de cada híbrido en cada uno de los ambientes respecto al rendimiento promedio del total de los híbridos para cada ambiente (índice ambiental). Este método considera la estabilidad desde el concepto biológico, y al graficar los valores de los estimadores de  $\beta_1$  (pendiente de la relación entre el rendimiento de un material y el IA) en función del rendimiento medio de cada uno de los híbridos (Figura 3.3) permite detectar cultivares estables e inestables adaptados a ambientes buenos, a ambientes pobres o a todos los ambientes (Finlay y Wilkinson, 1963). Como metodología adicional se expresaron los rendimientos de cada híbrido como porcentaje del índice ambiental en cada localidad en concordancia con Tester y Langridge, (2010).

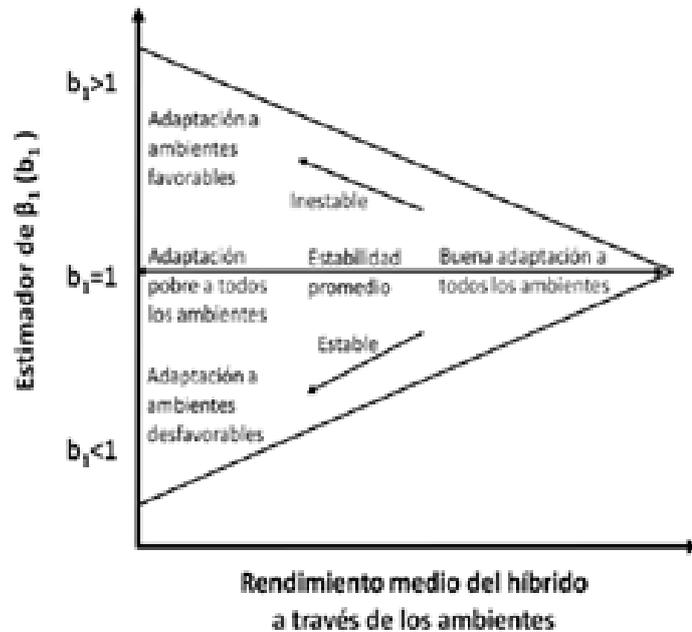


Figura 3.3. Interpretación general de la adaptabilidad o estabilidad biológica de los híbridos en los diferentes ambientes. Gráfico que integra los valores de los estimadores de los  $b_1$  en función de los rendimientos medios de cada híbrido.

Como segunda aproximación se utilizó un método paramétrico univariado de coeficientes de variación de los genotipos. Este considera la estabilidad desde el concepto agronómico pero es sesgado al seleccionar materiales por alto rendimiento a través de los ambientes (Francis y Kannenberg, 1978). Según este método los rendimientos de los híbridos se grafican en función de los coeficientes de variación ( $CV$ ; EC.3.1) y se separan los genotipos de acuerdo al grupo al que pertenecen (Figura 3.4). El grupo I contiene a los híbridos de alto rendimiento y baja variación, el grupo II a los híbridos de alto rendimiento y alta variación, el grupo III a los de bajo rendimiento y baja variación y los del grupo IV a los de bajo rendimiento y alta variación. Los mejores híbridos serían aquellos que se ubiquen en el grupo I.

$$CV_i = \frac{\sqrt{\frac{1}{E-1} \sum_{j=1}^E (y_{ij} - y_{i.})^2}}{y_{i.}} \cdot 100\% \quad \text{EC.3.1}$$

Donde  $CV_i$  es el coeficiente de variación del  $i$ -ésimo híbrido,  $y_{ij}$  es el rendimiento medio del  $i$ -ésimo híbrido en la densidad que mayor rendimiento obtuvo en el  $j$ -ésimo ambiente,  $y_{i.}$  es el rendimiento medio del  $i$ -ésimo híbrido a través de los  $E$  ambientes.

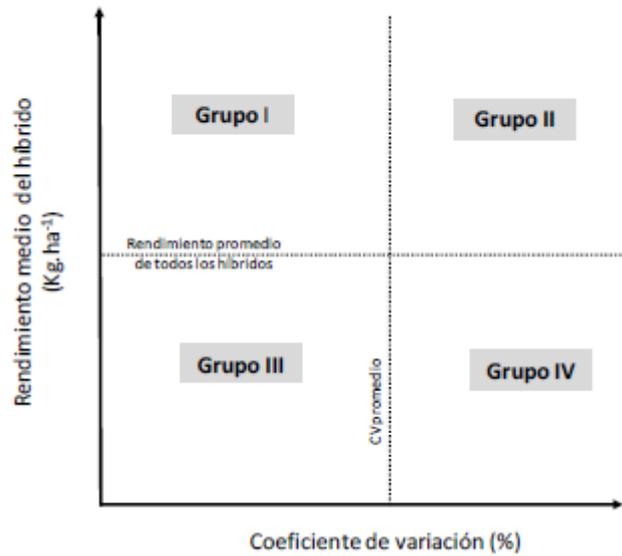


Figura 3.4. Interpretación general de la adaptabilidad o estabilidad agronómica y máximos rendimientos de los híbridos en los diferentes ambientes a través del método de los coeficientes de variación de los genotipos.

### 3.2.1.2 Tolerancia del rendimiento a variaciones en la densidad de plantas

#### 3.2.1.2.1 Pérdida de rendimiento por incrementar y disminuir la densidad al doble y a la mitad de la densidad óptima respectivamente.

Las curvas de rendimiento en función de la densidad se graficaron a partir de la aproximación propuesta en la sección 2.2.5.1 del Capítulo 2. A partir del modelo se estimó el rendimiento a la Densidad óptima, al doble y a la mitad de dicha densidad. De esta manera, la caída absoluta y relativa del rendimiento causado por duplicar la densidad a 2Dop o por disminuir la densidad a la mitad de Dop (0.5Dop) se utilizaron como indicadores de la tolerancia a altas y bajas densidades, respectivamente.

La evolución a través de los años, de la tolerancia del rendimiento ante aumentos o disminuciones en la densidad respecto de la densidad óptima se evaluó mediante ajustes de regresión entre las mermas de rendimiento absoluto y relativo por aumentar o disminuir la densidad de plantas y el año de liberación de cada híbrido.

Índice de Inestabilidad a la Densidad (ID):

$$ID_2 = RD_{opt} - R2D_{opt} \quad \text{EC.3.2}$$

$$ID_2\% = 100 - \left( \frac{R2D_{opt}}{RD_{opt}} * 100 \right) \quad \text{EC.3.3}$$

$$ID_{0.5} = RD_{opt} - R0.5D_{opt} \quad \text{EC.3.4}$$

$$ID_{0.5}\% = 100 - \left( \frac{R_{0.5Dopt}}{RDopt} * 100 \right) \quad \text{EC.3.5}$$

De esta manera el  $ID_2$  y el  $ID_{0.5}$  se calcularon como la diferencia absoluta entre el rendimiento en la densidad óptima ( $RDopt$ ) y el rendimiento en el doble de la densidad óptima ( $R2Dopt$ ) (EC 3.2) y el rendimiento a la mitad de la densidad óptima ( $R0.5Dopt$ ) (EC 3.4) de cada genotipo. Así las unidades del índice son  $kg\ ha^{-1}$  perdidos por aumentar al doble o disminuir a la mitad la densidad de plantas a partir de la Densidad óptima.

El  $ID_2\%$  y el  $ID_{0.5}\%$  se calcularon como el  $R2Dop$  y  $R0.5Dop$  relativo al rendimiento de cada genotipo en  $Dop$ . Este índice expresa las pérdidas relativas (%) de rendimiento al incrementar al doble o disminuir a la mitad la densidad óptima (EC 3.3; EC3.5).

Entonces, mayores valores de  $ID_2$ ,  $ID_{0.5}$ ,  $ID_2\%$  y  $ID_{0.5}\%$  indican menor estabilidad.

#### 3.2.1.2.2 *Coefficiente cuadrático B2 de la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas a partir de la densidad óptima y hasta el doble y la mitad de la misma.*

Se realizaron ajustes cuadráticos para los valores de rendimiento estimados con la EC. 2.5, desde la densidad óptima hasta el doble y desde la densidad óptima hasta la mitad de la misma, por separado y para cada combinación híbrido por experimento. De la misma manera, se realizaron ajustes para los valores relativos de rendimiento ( $100=RDopt$ ) y valores relativos de densidad ( $1=Dopt$ ) para cada combinación híbrido por experimento. Los coeficientes obtenidos en las densidades sub-óptimas fueron independientes de los coeficientes obtenidos en las densidades supraóptimas.

El coeficiente cuadrático  $B2$  de la ecuación EC.3.6 fue tomado como indicador de la curvilinearidad de la función y como estimador de la tolerancia a altas densidades. Cuanto más negativo es el valor de  $B2$ , más curvilínea es la función y como resultado se obtienen mayores pérdidas de rendimiento al incrementar la densidad y los genotipos son menos tolerantes a altas densidades. El ajuste se realizó para valores relativos y para valores absolutos de rendimiento y densidad de plantas.

$$R = B0 + B1 * D + B2 * D^2 \quad \text{EC.3.6}$$

Donde  $R$  representa al rendimiento por unidad de área,  $D$  la densidad de plantas,  $B0$ ,  $B1$  y  $B2$  son coeficientes de la ecuación que representan, la ordenada al origen, la

pendiente de la relación cuando D es igual a 0 y la mitad de tasa de cambio de la pendiente por cada unidad de incremento en D, respectivamente.

### 3.2.1.3 *Comparación entre estabilidad del rendimiento ante cambios del ambiente y tolerancia a altas densidades.*

Se evaluó si los parámetros de tolerancia a altas densidades de siembra se relacionaron con parámetros de estabilidad ambiental. Los coeficientes de tolerancia a altas densidades (B2 de rendimiento y densidad relativos y ID<sub>2</sub>%) se relacionaron con el coeficiente de estabilidad ambiental (CV).

### 3.2.1.4 *Estabilidad de los componentes numéricos del rendimiento*

En 12 de los 18 ensayos descritos en la sección 3.2.1.1.1 (i.e. Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Oliva, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco) se tomaron muestras de grano de peso conocido. Los ensayos se desarrollaron como se explicó en la sección 3.2.1.1.1. Se tomaron muestras de 250 gramos de grano por parcela, las muestras se llevaron a estufa a 65°C hasta peso constante, se pesaron y contaron los granos para calcular el peso por grano. El número de granos por metro cuadrado se estimó como el cociente entre el rendimiento por m<sup>2</sup> y el peso por grano. De esta manera se obtuvieron el número y el peso de los granos en 12 localidades. La ubicación y la fecha de siembra de cada localidad se encuentran en la Tabla 3.1. El número de granos se calculó como el promedio del número de granos por unidad de área del tratamiento de densidad que maximizó el rendimiento para cada híbrido en cada localidad. Para los mismos tratamientos se obtuvo el peso de los granos de cada genotipo en cada localidad. El índice de número y de peso de los granos se calculó como el promedio del número y el peso de los granos de todos los híbridos para cada localidad.

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Estabilidad del Rendimiento

##### 3.3.1.1 Estabilidad ambiental

Se obtuvo un amplio rango de calidad de ambientes al considerar las 18 localidades evaluadas. Así, los valores de rendimiento en grano promedio de híbridos en cada localidad (i.e. índice ambiental) variaron entre 5647 y 12079kg ha<sup>-1</sup>(Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Índice ambiental para cada localidad y rendimiento a 0% de humedad de cada genotipo en la densidad q tuvo el mayor rendimiento para cada localidad. Los ambientes se ordenaron de menor a mayor índice ambiental.

Localidad	Índice Ambiental Kg ha <sup>-1</sup>	DK F880 Kg ha <sup>-1</sup>	DK 752 Kg ha <sup>-1</sup>	DK 664 Kg ha <sup>-1</sup>	DK 692 RR2 Kg ha <sup>-1</sup>	DK 692 VT3P Kg ha <sup>-1</sup>	DK 72-10 VT3P Kg ha <sup>-1</sup>
QUEMU QUEMU	5647	3574	5812	6367	5342	6448	6339
NECOCHEA – QUEQUEN	5660	3160	6012	4668	4398	7243	8480
MAXIMO PAZ	5960	2641	4764	5005	6957	8063	8327
AZUL	6595	4353	5437	6230	7162	8560	7827
ALCIRA	6599	3256	6126	4848	7895	8076	9392
OLIVA	7130	3114	5418	7726	7619	9013	9888
GENERAL VILLEGAS (TEMPRANA)	7200	4530	6536	5284	8183	9640	9024
RINCON DEL NOGOYA	7472	3992	7362	6985	9128	8585	8780
TANDIL	7749	4432	6294	5866	9439	10464	10000
JUNIN	7929	2144	6848	7173	9582	11335	10490
GENERAL VILLEGAS (TARDIA)	8287	4534	7343	8180	9869	9237	10561
BALCARCE	8574	4869	8757	8388	8987	9181	11261
MONTE BUEY	9020	4354	7877	8113	10626	11259	11893
LOS CARDOS	9413	5350	7950	8791	10717	11741	11929
MURPHY	9966	5387	9433	8870	11638	12430	12041
SAN FRANCISCO	11152	6855	9742	10903	11800	13531	14083
ARIAS	11573	7609	10665	12169	12326	13433	13235
LABOULAYE	12079	7164	11465	11298	12182	15084	15281

La estabilidad del rendimiento estimada con la metodología de Finlay y Wilkinson (1963) mostró que el genotipo liberado en 1965 tuvo adaptación a ambientes desfavorables, los genotipos liberados en 1993 tuvieron una estabilidad promedio y los genotipos liberados en 2010 mostraron buena adaptación a todos los ambientes (Figura 3.5a). La estabilidad ambiental también fue caracterizada graficando el rendimiento de cada híbrido como porcentaje del índice ambiental en cada localidad siguiendo la metodología de Tester y Langridge (2010; Figura 3.5b). Las pendientes de las regresiones lineales no fueron diferentes a cero en ningún híbrido; entonces el

rendimiento como porcentaje del índice ambiental no cambió a través de los ambientes. Los rendimientos de los híbridos como porcentaje de los índices ambientales promediaron 55%, 91%, 91%, 111%, 124% y 128% para los híbridos DK F880, DK752, DK664, DK692 RR2, DK692 VT3P y DK72-10 VT3P respectivamente (mínima diferencia significativa = 6.82%).

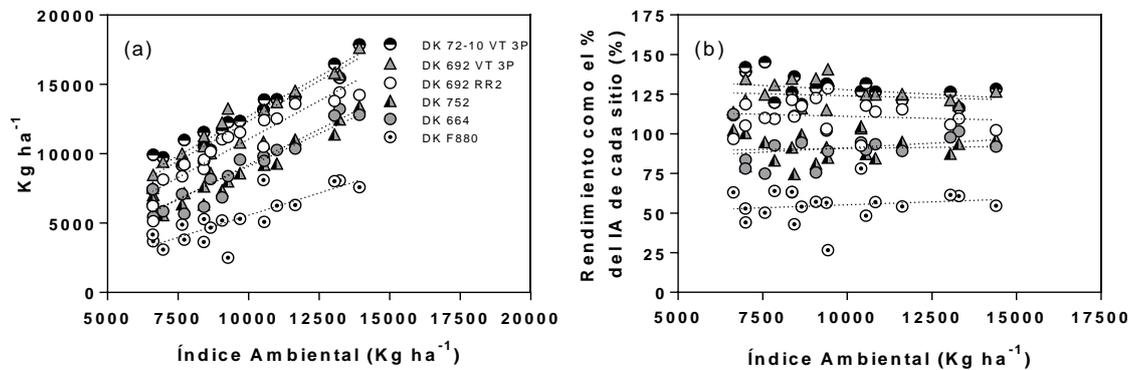


Figura 3.5 Rendimiento de cada híbrido en la densidad que mayor rendimiento tuvo en función del índice ambiental (a) y rendimiento de cada híbrido expresado como % del índice ambiental en función del índice ambiental (b) para 6 híbridos liberados entre 1965 y 2012 y 18 ambientes.

La metodología propuesta por (Francis y Kannenberg, 1978) mostró que los CV disminuyeron a través de las décadas (Figura 3.6).

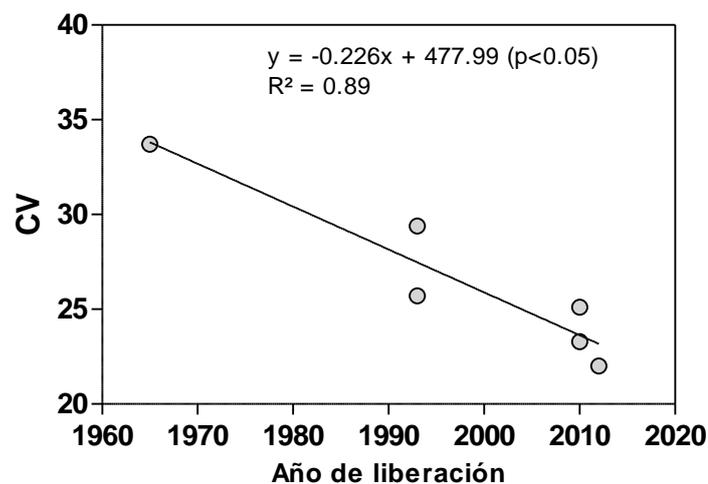


Figura 3.6. Coeficiente CV de Francis y Kannenberg (1978) en función del año de liberación de cada híbrido. Para los 6 híbridos liberados entre 1965 y 2012.

La disminución del CV a través de las décadas se asoció principalmente con un incremento en el rendimiento medio de los híbridos nuevos (Tabla 3.4). Los genotipos modernos presentaron valores de coeficiente B1 similares o superiores a 1 y altos rendimientos medios, indicando buena adaptación a todos los ambientes y estabilidad

promedio y en cambio los genotipos más antiguos presentaron valores bajos de coeficientes B1 y bajo rendimiento medio, siendo caracterizados según Finlay y wilkinson como híbridos de alta estabilidad y adaptados a ambientes de bajo rendimiento (Figura 3.7a). Los genotipos modernos se posicionan en el cuadrante de alto rendimiento y bajo CV y los genotipos antiguos en el cuadrante de bajo rendimiento y alto CV (Figura 3.7 b).

Tabla 3.4. Coeficientes de estabilidad de (Francis y Kannenberg, 1978) y de (Finlay y Wilkinson, 1963), para 6 genotipos liberados entre 1965 y 2012.

Año de liberación	Híbrido	Francis y Kannenberg			Finlay y Wilkinson				
		Rto $\bar{X}$	SD	Cv	$\beta 1$	CI 95%	Ordenada	R <sup>2</sup>	P valor
1965	DK F880	4518	1522	33.7	0.68	0.48 - 0.87	-1041	0.77	< 0.0001
1993	DK 752	7436	1913	25.7	0.92	0.76 - 1.08	-114	0.9	< 0.0001
1993	DK 664	7604	2236	29.4	1.06	0.85 - 1.27	-1098	0.88	< 0.0001
2010	DK 692 VT3P	10185	2378	23.3	1.15	0.96 - 1.34	756	0.91	< 0.0001
2010	DK 692 RR2	9103	2283	25.1	1.08	0.87 - 1.29	204	0.88	< 0.0001
2012	DK 72-10 VT3P	10491	2306	22	1.12	0.95 - 1.29	1291	0.92	< 0.0001

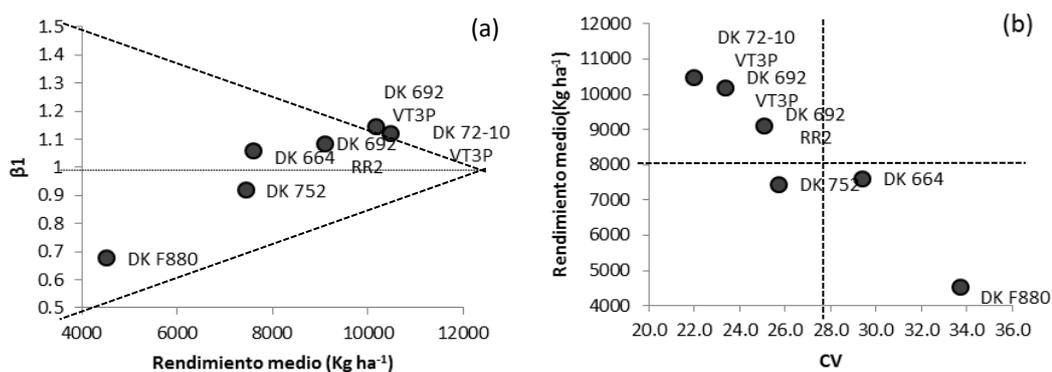


Figura 3.7. Análisis de Finlay y Wilkinson (1963) (a), B1 de la regresión en función del rendimiento medio de cada híbrido a través de todos los ambientes. Análisis de Francis y Kannenberg (b), en el que se graficó el rendimiento medio de cada híbrido a través de todos los ambientes en función del coeficiente de variación de cada genotipo. Estos análisis se obtuvieron mediante la evaluación de las 18 localidades de la región templada Argentina los puntos corresponden a híbridos liberados entre 1965 y 2012.

### 3.3.1.2 Tolerancia a altas densidades de siembra y plasticidad en bajas densidades.

En la

Figura 3.8 se muestra la respuesta del rendimiento de cada genotipo al incrementar la densidad de plantas desde su densidad óptima hasta 2Dopt; en valores absolutos y en valores relativos. En todos los casos, aumentos de la densidad hasta 2Dopt redujeron el rendimiento en grano (

Figura 3.8); las reducciones fueron menores en los genotipos modernos que en los antiguos (Figura 3.9a y b;  $p < 0.05$ ). Así, el ID y el ID% fueron 830 g m<sup>-2</sup> y 73% para el híbrido más antiguo y 120 g m<sup>-2</sup> y 8% para el híbrido moderno. En concordancia, los coeficientes B2 de la ecuación cuadrática ajustada entre rendimiento y densidad de plantas fueron menos negativos en los híbridos modernos que en los híbridos antiguos (Figura 3.9c y d).

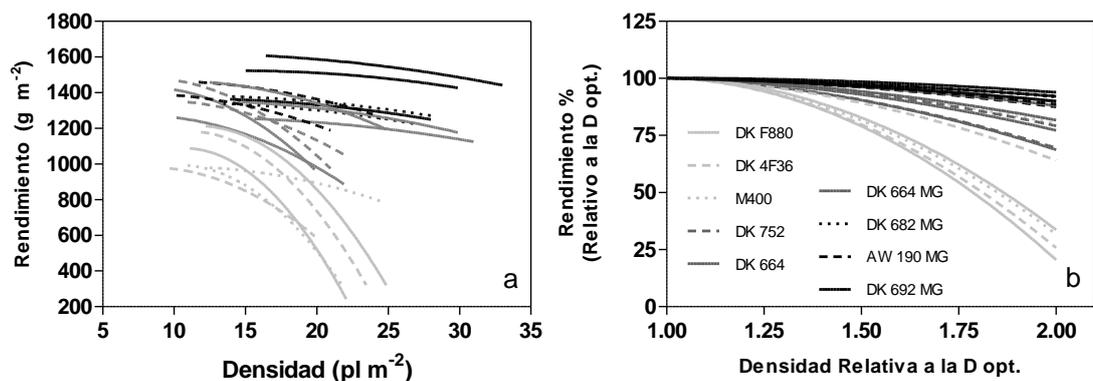


Figura 3.8 Respuesta del rendimiento al incrementar la densidad de plantas desde su densidad óptima hasta el doble de su densidad óptima, en valores absolutos (a) y en valores relativos al rendimiento a la densidad óptima (b). Datos para 9 híbridos de maíz liberados en diferentes décadas. Cada línea corresponde a un híbrido y uno de los 5 experimentos evaluados en Balcarce.

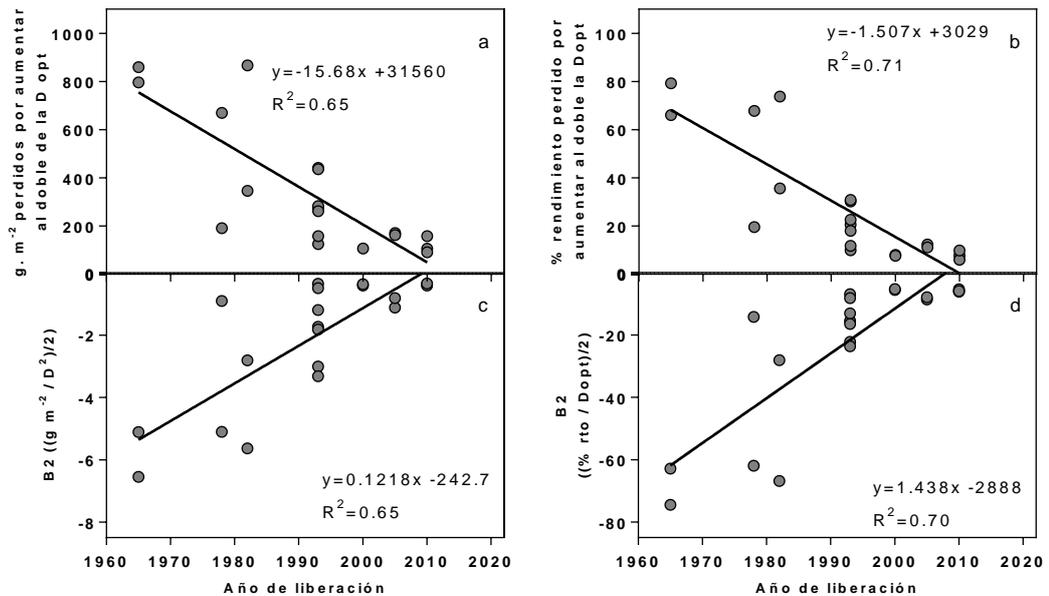


Figura 3.9. Merms de rendimiento al incrementar la densidad al doble de la densidad óptima estimadas con EC 2.5 en valores absolutos (a) y relativos al rendimiento en  $D_{opt}$  (b). B2 de la relación cuadrática entre el rendimiento y la densidad de plantas en valores absolutos (c) y en valores relativos (d) en función del año de liberación del híbrido. Datos para 9 híbridos liberados entre 1965 y 2010 y 5 experimentos. La relación cuadrática se ajustó a las estimaciones del modelo (EC 2.5) para densidades superiores a las densidades óptimas (Figura 3.9).

Reducciones en la densidad de plantas a la mitad de la densidad óptima promovieron reducciones del rendimiento en todos los híbridos (Figura 3.10). Las disminuciones del rendimiento fueron menores en los híbridos modernos que en los híbridos antiguos cuando se disminuyó la  $D_{opt}$  a la mitad. El rendimiento del híbrido más antiguo disminuyó  $295 \text{ g m}^{-2}$  (i.e. 25%) y el híbrido moderno disminuyó  $110 \text{ g m}^{-2}$  (i.e. 8%, Figura 3.11a y b). En concordancia, el indicador B2 de la relación cuadrática entre el rendimiento y la densidad de plantas se incrementó (menos negativo) a través de las décadas tanto para los valores absolutos (Figura 3.11c) como para los valores relativos del rendimiento (Figura 3.11d).

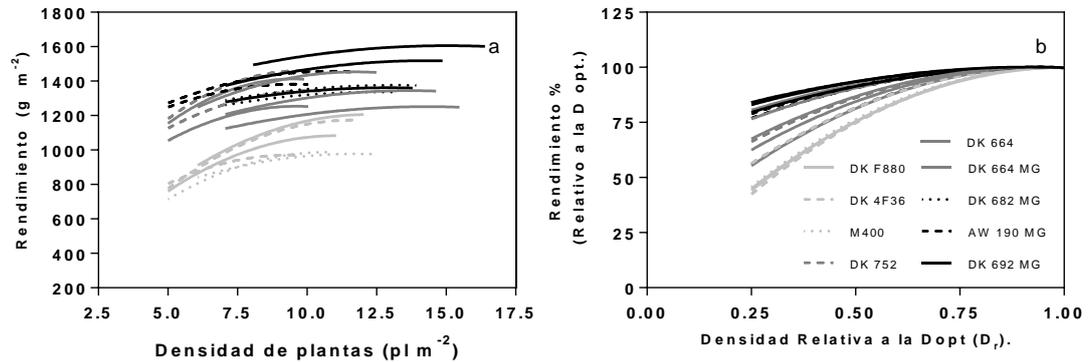


Figura 3.10. Rendimiento en función de la densidad de plantas, para valores de densidad entre la densidad óptima y la mitad de este valor para cada híbrido, en valores absolutos (A) y relativos (B). Para 9 híbridos liberados en diferentes décadas y 2 densidades de siembra: densidad óptima (1) y la mitad de la densidad óptima (0.5).

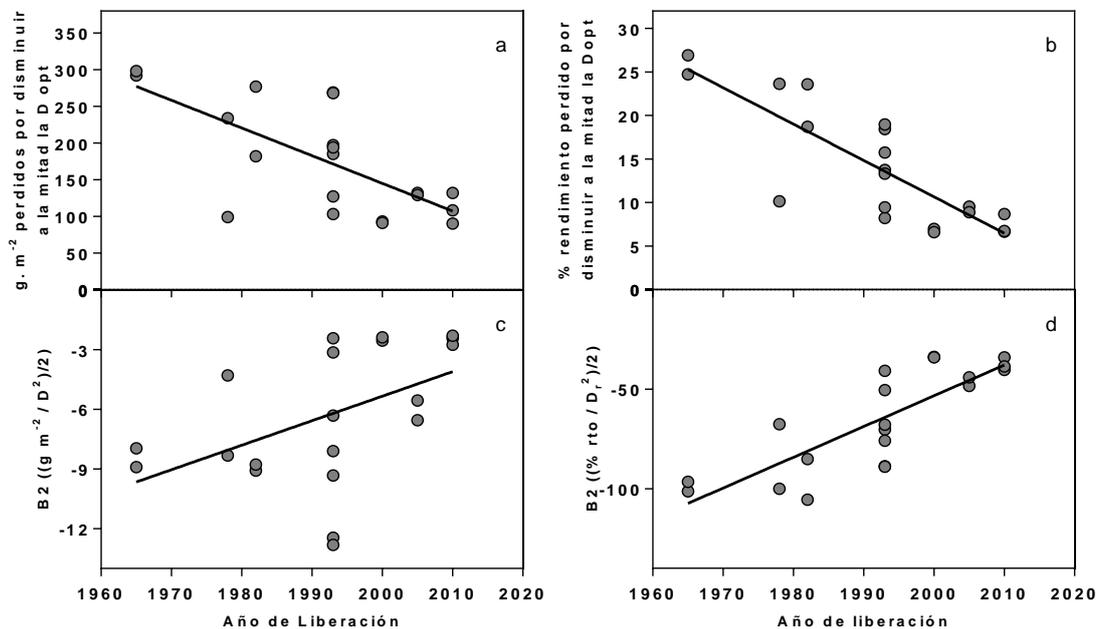


Figura 3.11. Disminución del rendimiento, en valores absolutos (a) y en valores relativos al máximo rendimiento de cada genotipo (b) al disminuir a la mitad la densidad de plantas a partir de la densidad óptima. B2 de la relación cuadrática del rendimiento en función de la densidad de plantas en función del año de liberación del híbrido, en valores absolutos (c) y en valores relativos (d). Datos para 9 híbridos liberados entre 1965 y 2010 y 5 experimentos. La relación cuadrática se ajustó a las estimaciones del modelo (EC 2.5) para densidades inferiores a las densidades óptimas (Figura 3.11).

### 3.3.1.3 Relación entre la estabilidad ambiental y la tolerancia altas densidades de siembra

El rendimiento de los híbridos en altas densidades de siembra (i.e. 2Dopt) se relacionó de manera directa y positiva con el rendimiento de los mismos híbridos en los 5 ambientes con menor IA para los 4 híbridos que estuvieron presentes en el experimento 6 y en algunos de los experimentos 1, 2, 3, 4 y 5 (DKF880, DK664, DK752 y DK692; Figura 3.12a). La reducción del rendimiento entre Dopt y 2Dopt se relacionó con el coeficiente CV de estabilidad ambiental ( $p < 0.05$ ; Figura 3.12 b). En concordancia, el B2 y el CV se relacionaron directa y negativamente ( $p < 0.05$ ; Figura 3.12 c).

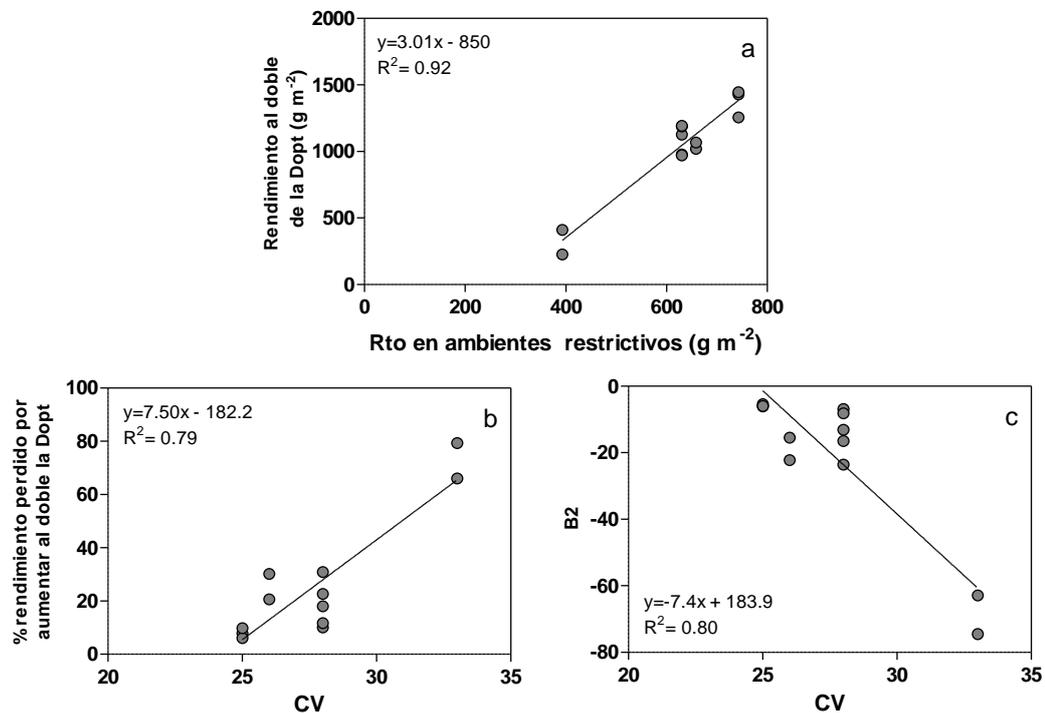


Figura 3.12 a: Rendimiento en altas densidades en función del rendimiento medio de cada híbrido en los 5 ambientes de índice ambiental menor a 7200 kg. ha<sup>-1</sup>. b: % de rendimiento perdido por aumentar al doble la densidad óptima en función del CV y c: B2 del ajuste cuadrático entre el rendimiento relativo y la densidad de plantas relativa a partir de la densidad óptima en función del CV. Se indican las ecuaciones de los ajustes lineales y los R<sup>2</sup>.

### 3.3.2 Estabilidad de los componentes numéricos del rendimiento

El rendimiento en grano se asoció significativamente con el número de granos por metro cuadrado en los 6 híbridos evaluados. Aunque se observó que los tres híbridos más modernos tuvieron valores de ajustes R<sup>2</sup> más bajos ( $R^2 = 0.70$ ; Figura 3.14a, b y c) que el híbrido más antiguo, ( $R^2 = 0.93$ ; Figura 3.14 a). Por otro lado, el peso de los granos también se asoció con el rendimiento en los 6 híbridos evaluados ( $p < 0.05$ ). Los ajustes R<sup>2</sup> fueron menores que los obtenidos entre el NG m<sup>-2</sup> y el rendimiento y

variaron entre 0.03 a 0.38. Contrariamente que con el número de granos, los ajustes de las relaciones entre el rendimiento y el peso de los granos resultaron superiores en los híbridos más modernos ( $R^2 > 0.36$ ) que en los más antiguos ( $R^2 < 0.08$ ) (Figura 3.13-14 d, e y f).

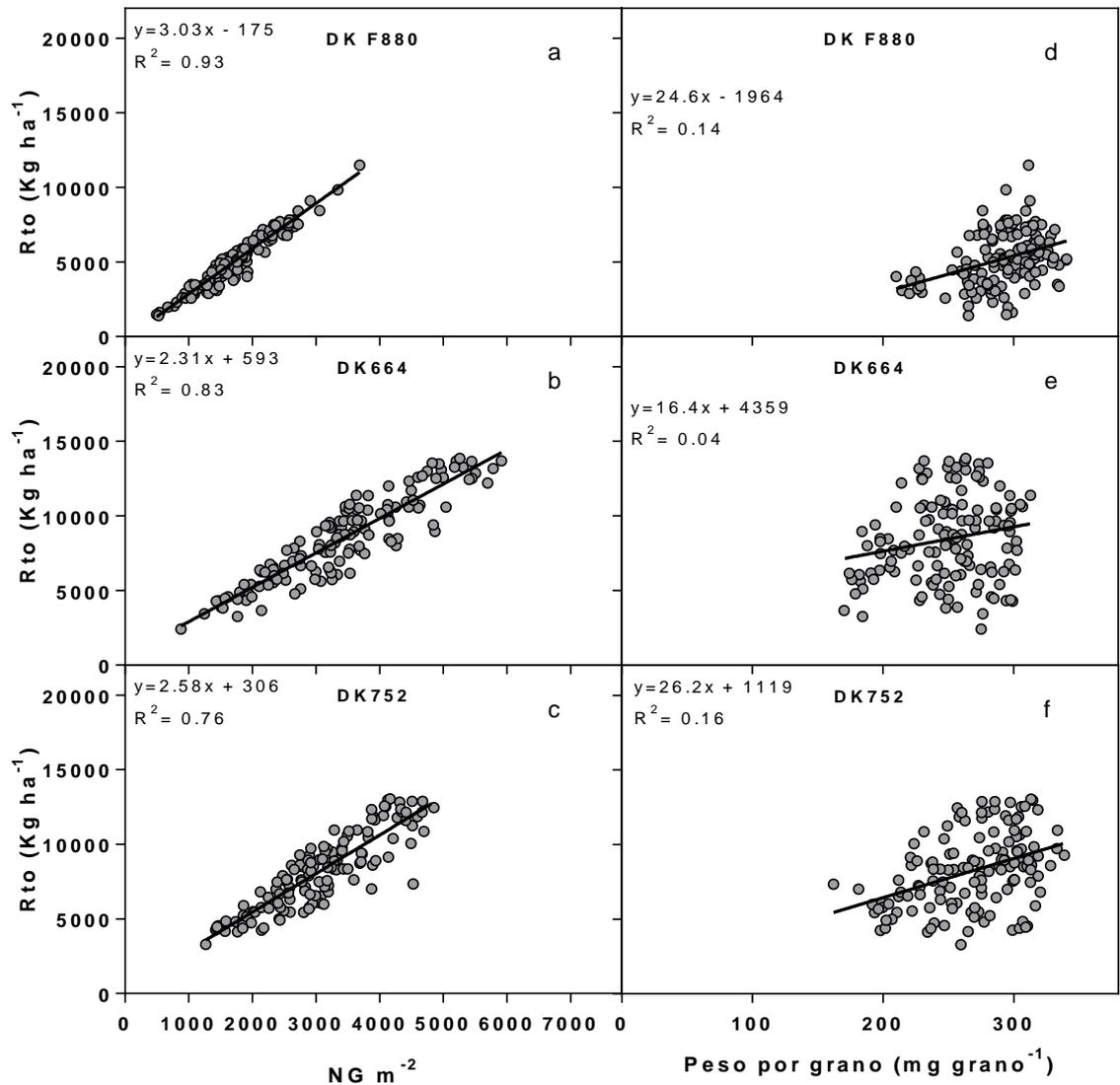


Figura 3.13. Rendimiento en función del número de granos (a, b y c), rendimiento en función del peso de los granos (d, e y f) para 3 híbridos liberados entre 1965 y 1993. Se indican la función lineal y el ajuste  $R^2$ . Los datos corresponden a las parcelas de los ensayos del experimento 6 para las localidades de Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Oliva, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco.

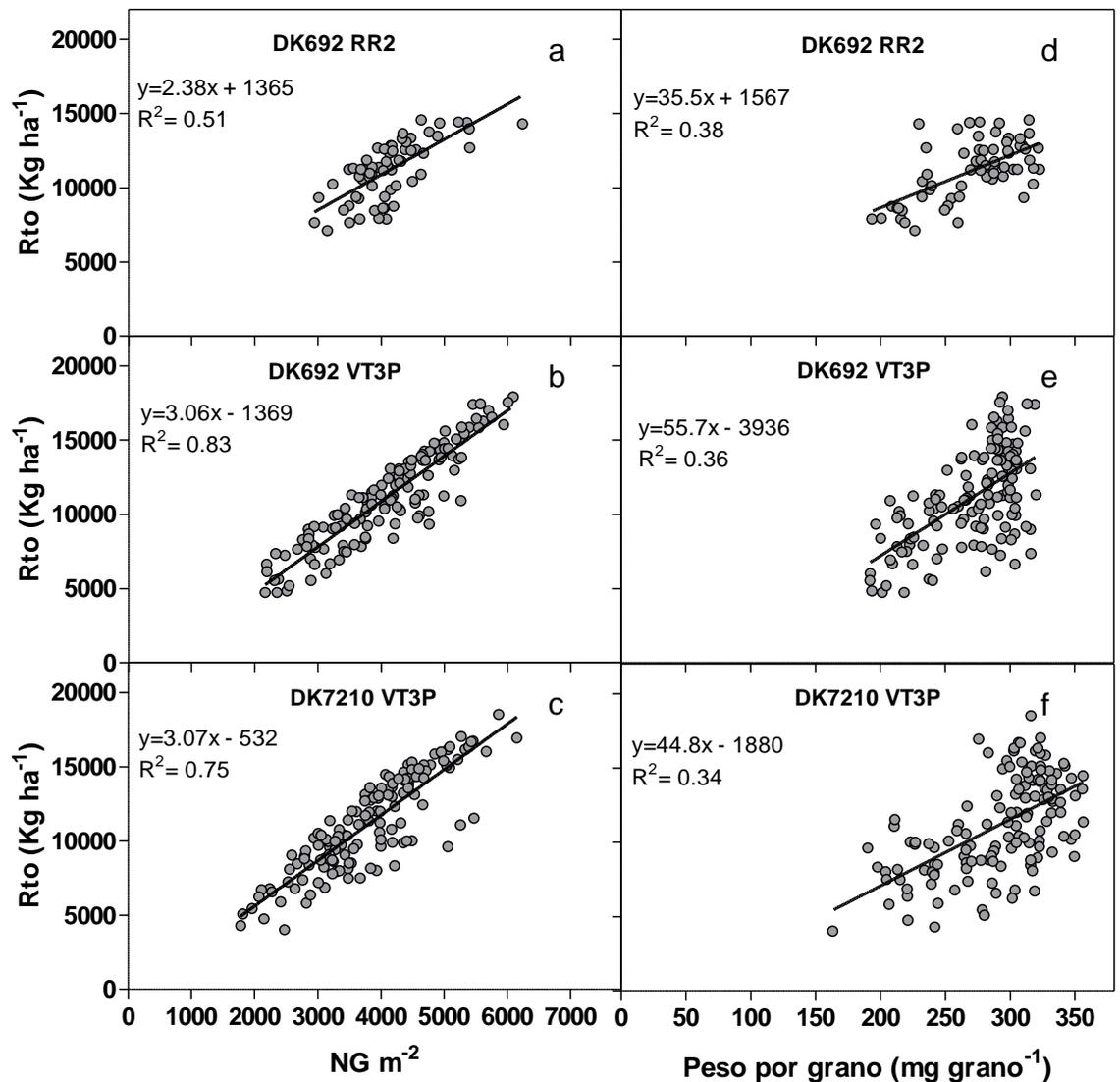


Figura 3.14. Rendimiento en función del número de granos (a, b y c) y rendimiento en función del peso de los granos (d, e y f) para 3 híbridos liberados entre 2010 y 2012. Se indican la función lineal y los ajustes R<sup>2</sup>. Los datos corresponden a las parcelas de los ensayos del Experimento 6 para las localidades de Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Oliva, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco. Para el híbrido DK692RR2 se colectaron muestras de 6 de las 12 localidades.

El número de granos fijados fue mayor en los híbridos intermedios y modernos que en el más antiguo en todo el rango de ambientes caracterizados en función del índice de número de granos (i.e. número de granos m<sup>-2</sup> promedio a través de híbridos en cada localidad; Figura 3.15)

El incremento en el número de granos fue de un 2.5% por año en las condiciones más estresantes y un 1% por año en las mejores condiciones (porcentajes calculados de las regresiones lineales entre número de granos vs año de liberación de los híbridos para cada localidad, a partir de los datos de la Figura 3.15a).

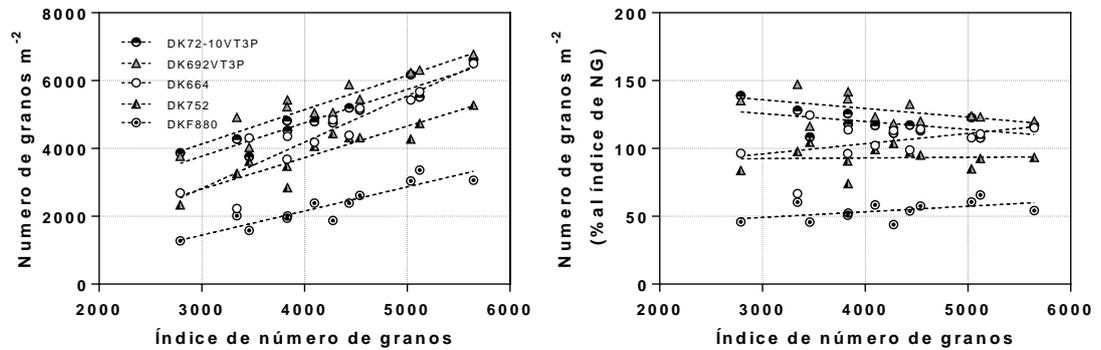


Figura 3.15. Número de granos por planta en función del promedio de número de granos para cada combinación de tratamientos (localidad\*densidad de plantas). Cada punto corresponde al promedio de número de granos de las 3 repeticiones de un híbrido en una particular densidad de siembra (5, 7, 9 y 11 pl m<sup>-2</sup>) en una localidad. El índice de número de granos se calculó como el promedio de la variable entre híbridos. Cada combinación localidad densidad de plantas tiene un valor de índice de número de granos. Las localidades representadas en la figura son Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco.

La respuesta del peso de los granos ante cambios en el ambiente, caracterizado como el promedio del peso de granos a través de híbridos en la localidad, fue diferente entre híbridos (Figura 3.16a y b). El híbrido DKF880 presentó la menor respuesta del PG ante cambios en el índice ambiental, mientras que el híbrido más moderno mostró las mayores variaciones de PG en función del índice ambiental. Los híbridos intermedios (DK664, DK752 y Dk692VT3P) tuvieron respuestas intermedias.

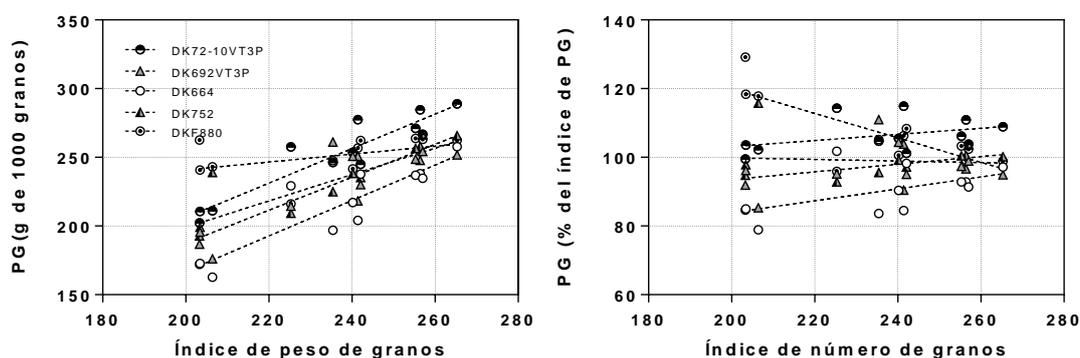


Figura 3.16. Peso de mil granos (mg) en función del promedio de peso de granos en cada combinación de tratamientos (localidad\*densidad de plantas). Cada punto corresponde al promedio de peso de granos de las 3 repeticiones de un híbrido en una particular densidad de siembra (5, 7, 9 y 11 pl m<sup>-2</sup>) en una localidad. El índice de número de granos se calculó como el promedio del valor explicado anteriormente para cada híbrido. Cada combinación localidad densidad de plantas tiene un valor de índice de número de granos. Las localidades representadas en la figura son Alcira, Arias, Junin, Laboulaye, Los Cardos, Maximo Paz, Monte Buey, Murphy, Quemú Quemú, Rincón del Nogoya y San Francisco.

### 3.4 DISCUSIÓN

#### 3.4.1 Estabilidad del Rendimiento.

La estabilidad a través de diferentes ambientes se analizó por medio de dos métodos (i.e. Finlay y Wilkinson (1963) y Francis y Kannenberg (1978)). Según el método propuesto por Finlay y Wilkinson (1963) los híbridos modernos tienen buena adaptación a ambientes de alto rendimiento y baja estabilidad ya que el coeficiente “b” es mayor a 1 (Figura 3.7a). Sin embargo, el coeficiente b no contempla el rendimiento medio de los híbridos, que es mucho mayor en los híbridos modernos que en los antiguos. Por el contrario, la metodología de Francis y Kannenberg (1978) considera el rendimiento medio y la variación debida al ambiente en un solo coeficiente (CV). El CV decreció linealmente desde 1965 a 2012 (Figura 3.6) lo que demostró que la estabilidad de rendimiento aumentó a través de las décadas. Los factores que podrían estar involucrados en el aumento de la estabilidad del rendimiento son, la utilización de híbridos simples en lugar de híbridos dobles, ya que estos últimos presentan mayor variabilidad fenotípica y mayor proporción de plantas dominadas y dominantes lo que tiene un efecto negativo para el rendimiento y la selección de genotipos en ambientes de alto estrés hídrico. Por otra parte, el rendimiento de los híbridos expresados como el porcentaje del índice ambiental demostró la superioridad de los híbridos modernos a

través de todos los ambientes (Figura 3.5b). Adicionalmente, las ganancias relativas del rendimiento fueron mayores en ambientes de bajo rendimiento (i.e.  $\approx 2\%$  año<sup>-1</sup>, en ambientes de IA  $< 6$  tn ha<sup>-1</sup>) que en ambientes de alto rendimiento (i.e.  $\approx 1\%$  año<sup>-1</sup>, en ambientes de IA  $> 11$  tn ha<sup>-1</sup>; no mostrado), tal como fue documentado por Otegui et al. (2015) comparando las ganancias relativas de los rindes de maíz de países con diferente rendimiento medio durante el período 1990-2012. Cuando se compararon las ganancias genéticas de las localidades (Ensayos multiambientes) que tenían información en el ministerio de agricultura ganadería y pesca (8 de las 18 localidades) con las ganancias de rendimiento de las mismas localidades en períodos similares se observó que las ganancias genéticas representaron un alto porcentaje de las ganancias del rendimiento (Figura 7.16). Aunque debería hacerse un estudio con un diseño más adecuado para identificar el grado de aporte de la ganancia genética en el incremento del rendimiento.

La mayor estabilidad de rendimiento a través de ambientes de los híbridos modernos respecto de los antiguos se puede atribuir tanto a mejoras en el germoplasma utilizado en los programas de mejoramiento como a los métodos de testeo de materiales. En este sentido, la introducción de germoplasma norteamericano (híbridos dentados) al principio de la década del 80 en Argentina podría haber contribuido al incremento en la estabilidad del rendimiento (Mella, R. et al 1984b). Actualmente, los programas de mejoramiento testean híbridos avanzados en más de 150 localidades, estas localidades comprenden un amplio rango de índices ambientales (Eyherabide y Damilano, 2001; de Santa Eduvigis, 2010). Asimismo, los híbridos avanzados de los programas de mejoramiento de EEUU empezaron a testearse en un amplio rango de ambientes (15-40) en la década de los 60 y el número de localidades se incrementó a cerca de 100 en la década de los 90 (Troyer, 1996).

#### **3.4.2 Tolerancia a cambios en la densidad de siembra**

Incrementos de la densidad de siembra por encima de la densidad óptima promovieron mayores reducciones en el rendimiento en los híbridos antiguos que en los modernos (Figura 3.9). Adicionalmente, el incremento en el rendimiento fue mayor en alta densidad ( $2.13\%$  año<sup>-1</sup> en 2Dop, calculado de Figura 3.8a) que en densidad óptima ( $0.83\%$  año<sup>-1</sup> **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**b). De esta manera, fue evidente el aumento a la tolerancia a altas densidades de siembra con el

incremento del año de liberación de los híbridos. Estos resultados concuerdan con los mayores aumentos del rendimiento a través de las décadas en altas que en bajas densidades de plantas, para híbridos liberados en EEUU (Duvick et al., 2004; Tollenaar y Lee, 2011; DeBruin et al., 2017).

Parte de la mayor tolerancia del rendimiento al aumento en la densidad de plantas puede estar relacionada con un mayor número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de planta durante el período crítico (TCP). Esto se puede deber a i) menores umbrales de TCP para fijar granos (Echarte et al., 2004); (ii) menor variación en TCP dentro de la misma parcela (Maddonni y Otegui, 2006) y/o (iii) menor disminución de la TCP cuando las condiciones ambientales se deterioran. Echarte et al., (2004) indicaron una estrecha asociación entre el umbral de TCP para fijar granos y el umbral de biomasa en madurez fisiológica para producir rendimiento en grano (Bt, Ec 2.3). Así, el menor umbral de biomasa para producir rendimiento de los híbridos modernos con respecto a los antiguos (Bt, Ec. 2.3; Figura 9.4 a Figura 9.6) indicaría una reducción del umbral de TCP en híbridos liberados en las últimas décadas. Estos aspectos se abordan en el próximo capítulo, para determinar aquellos mecanismos que contribuyen a la mayor tolerancia a altas densidades en los híbridos modernos.

Por otra parte, la capacidad de mantener el rendimiento a medida que disminuye la densidad de plantas por debajo de la densidad óptima puede estar relacionada con la mayor producción de biomasa por planta de los híbridos modernos en condiciones aisladas (término  $B_{max}$  de la Ec. 2.1; Figura 9.1 a Figura 9.3).

Esta respuesta podría estar relacionada con una mayor plasticidad vegetativa (i.e. diferente arquitectura de planta, Lee y Tollenaar, 2007) y/o un mayor índice de cosecha a medida que aumenta el tamaño de las plantas (Echarte y Andrade, 2003); relacionado con la plasticidad reproductiva (i.e. fijación de granos en espigas sub-apicales) (término  $K$  de la Ec. 2.2; Figura 9.4 a Figura 9.6), indicativo de una alta partición de biomasa a estas espigas secundarias durante el período crítico (Ciancio et al., 2016).

### **3.4.3 Tolerancia a altas densidades de plantas como sucedáneo de estabilidad del rendimiento.**

La estabilidad del rendimiento ante variaciones en la calidad del ambiente y la tolerancia a altas densidades de siembra se incrementaron con el año de liberación de los híbridos (Figura 3.5 y Figura 3.8). Se encontró una asociación significativa y directa entre la tolerancia a altas densidades de siembra y la estabilidad ambiental del rendimiento (Figura 3.12b). Este resultado indica que los híbridos que toleran altas densidades de siembra presentan rendimientos estables a través de ambientes de diferente calidad. Entonces, la tolerancia a altas densidades de siembra es sucedánea de estrés ambiental. Estos resultados demuestran la ventaja de usar la densidad de siembra como una técnica de mejoramiento (Dow et al., 1984) para obtener estabilidad del rendimiento. Esta técnica se ha utilizado por los programas de mejoramiento de Argentina a partir de la década de 1990, con un fuerte fundamento fisiológico documentado por Andrade et al., (2002) donde evidencian el similar comportamiento de la relación NGP vs TCP ante estrés por luz (i.e. alta densidad-sombreo), agua y nitrógeno. Trabajos previos especularon sobre la asociación entre tolerancia y estabilidad (e.g. Tollenaar y Lee, 2002) e incluso otros autores también encontraron mecanismos comunes para tolerar diferentes estreses (Lafitte y Edmeades, 1995; Bänziger et al., 1999, 2002, Dow et al., 1984). Los resultados de este trabajo sugieren que la reducción en la disponibilidad de recursos a la que se expone a las plantas al aumentar la densidad promueve similares efectos sobre la TCP y la partición a espiga, que distintos estreses (i.e. de disponibilidad de nutrientes, de agua) en condiciones de campo. La única excepción documentada a la fecha es el estrés térmico, bajo el aborto de flores fecundadas desacopla la relación NGP vs TCP (Cicchino et al., 2010). En el próximo capítulo se tratarán de dilucidar los mecanismos responsables del incremento en tolerancia a estrés ambiental y a estrés por alta densidad de plantas.

### **3.4.4 Componentes numéricos del rendimiento a través de ambientes**

Las variaciones del rendimiento a través de los ambientes se asociaron estrechamente con el número de granos en todos los híbridos evaluados (Figura 3.13 y Figura 3.14), en concordancia con reportes previos (e.g. Otegui, 1995). Sin embargo, el ajuste entre rendimiento y número de granos decreció a medida que aumentó el año de liberación del híbrido (Figuras 3.13 y 3.14), indicando una mayor contribución de las variaciones del peso de los granos al rendimiento del cultivo, resultando las variaciones en el peso mayores en híbridos modernos que en híbridos antiguos (Figura 3.16a y b). Esto sugiere que el peso de los granos es un componente que

podría ser menos estable en los híbridos modernos que en los antiguos. Posiblemente, estas situaciones ocurran en condiciones en que el número de granos fijados sea muy alto tal como fue documentado por Maddonni et al. (2006) al comparar grupos de híbridos de alto (>300 mg) vs bajo peso de grano (<300mg), donde la demanda de los granos es su conjunto por asimilados sea mayor que la posibilidad de la planta para suplir asimilados (i.e. baja relación fuente-destino; Maddonni et al., 2006). La estabilidad en el peso de los granos se estudiará en el Capítulo 5.

### **3.5 CONCLUSIONES**

En este Capítulo se demostró que la estabilidad del rendimiento a los cambios en la oferta de recursos se incrementó en híbridos liberados entre 1965 y 2010, ya sea considerando variaciones ambientales o considerando variaciones en la densidad de plantas. En consecuencia, se constató que la estabilidad del rendimiento a los cambios del ambiente se asoció con la tolerancia a altas densidades de siembra. Por lo tanto, no se rechazan las hipótesis planteadas en este capítulo, que indican que (i) “La estabilidad del rendimiento a los cambios del ambiente aumentó a través de las décadas, en híbridos liberados entre 1965 y 2010 en Argentina”, y (ii) “La estabilidad del rendimiento a los cambios del ambiente se asoció con la tolerancia a altas densidades de siembra”. Por último, el aumento en estabilidad del rendimiento a los cambios del ambiente a través de los años (este capítulo) en conjunto con el aumento en el rendimiento potencial a través de los años (Capítulo anterior), indican que ambos mecanismos contribuyeron a los incrementos en el rendimiento medio de maíz en Argentina.

## 4 CAPÍTULO III

### MECANISMOS DE DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS. ESTABILIDAD EN EL NUMERO DE GRANOS.

#### 4.1 INTRODUCCIÓN

*El número de granos fue el principal componente numérico del rendimiento que contribuyó a explicar incrementos en el rendimiento potencial a través de los años en Argentina (Capítulo 2). Asimismo, se destacó que este componente explicó en mayor medida las variaciones en el rendimiento de cada híbrido a través de ambientes y que la asociación con el rendimiento fue mayor en los híbridos antiguos que en los híbridos modernos (Capítulo 3). En este capítulo se profundizará el estudio de los procesos ecofisiológicos involucrados en el incremento del número de granos a través de las décadas; estudiando en detalle la estabilidad de este componente ante variaciones en los recursos disponibles por planta durante período crítico de definición del número de granos.*

##### 4.1.1. Mecanismos de determinación del número de granos

En maíz el número potencial de granos se fija previo a la floración, mientras que el número final de los granos se determina durante los 30 días alrededor de la floración (Fischer y Palmer, 1984; Kiniry y Ritchie, 1985; Uhart y Andrade, 1991), en la etapa conocida como período crítico para determinación del número de granos. Algunos autores mostraron que el número potencial de granos no varía ante diferentes condiciones ambientales (Otegui 1995, Otegui y Melón 1997, Cicchino et al., 2013) pero sí el número final de granos que se fijan por espiga (Otegui, 1995). Se ha descrito una relación curvilínea entre la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico (TCP) y el número de granos fijados, con un umbral de TCP para fijar granos y otro umbral para fijar granos en la segunda espiga (Figura 4.1; Andrade et al., 1999). Híbridos liberados en el '93 fijaron más granos que los híbridos más antiguos cuando se los comparó a igual TCP, tanto en bajas como en altas TCP (Echarte et al., 2004, 2000). Un mayor número de granos en una misma condición de disponibilidad de recursos puede estar asociado con un mayor crecimiento por planta (i.e. TCP) o a que cada planta fije mayor número de granos por unidad de TCP (i.e. NGP/TCP). En este sentido, Echarte et al. (2000) demostraron que el mayor NG de híbridos liberados en el 93 se asoció consistentemente con un aumento en el NGP/TCP mientras que no se encontró una tendencia clara en TCP a través de los años.

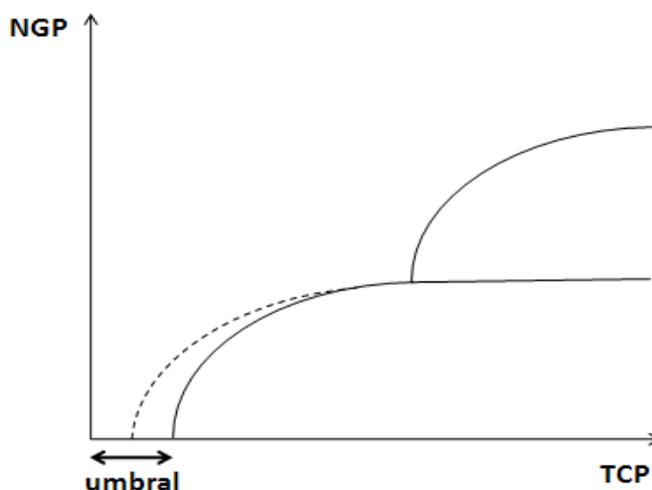


Figura 4.1. Curva teórica de Número de granos fijados por planta (NGP) en función de la tasa de crecimiento de la planta durante el período crítico de fijación de granos (TCP). Se indica el umbral de TCP para comenzar a fijar granos. La línea punteada representa la reducción en TCP umbral y en el grado de curvatura, que resultarían en un incremento en NGP/TCP en condiciones de baja disponibilidad de recursos por planta.

#### 4.1.2 Estabilidad en el número de granos.

La combinación de los atributos de la relación NGP-TCP (i.e. grado de curvatura, umbral de TCP para esterilidad, NG máximo) puede explicar diferencias entre híbridos en estabilidad del NG ante variaciones en la disponibilidad de recursos por planta (Echarte et al., 2004). En este sentido, el mayor NGP/TCP en híbridos liberados en el 93 respecto de un híbrido antiguo se asoció principalmente con una menor TCP umbral en condiciones de baja disponibilidad de recursos por planta (i.e. alta densidad de plantas) y con un mayor número de granos máximo por espiga posible de alcanzar en condiciones de alta disponibilidad de recursos por planta (i.e. en baja densidad de plantas).

A su vez, un mayor crecimiento de espigas en el período crítico de determinación del número de granos (i.e. TCE) y/o una mayor capacidad de fijar granos por unidad de crecimiento de espiga (i.e. NG/TCE) son procesos que contribuirían a explicar una mayor fijación de granos a la misma TCP (Vega et al., 2001). En este sentido, fue demostrado que híbridos liberados en el 93 asignaron más biomasa hacia destinos reproductivos que híbridos más antiguos (Echarte et al., 2004). Adicionalmente, una menor variabilidad en el crecimiento entre plantas también podría contribuir a explicar un aumento en el NG por unidad de TCP en híbridos actuales. En el cultivo de maíz se

genera una jerarquía de tamaño de plantas desde temprano en el ciclo de crecimiento (i.e. dominantes vs. dominadas), donde el NG fijado por las plantas más grandes no puede compensar la pérdida de granos fijados por las plantas más pequeñas; de esta manera el NGP promedio sería menor en cultivos con mayor variabilidad entre plantas (Maddonni y Otegui, 2004, 2006). Esto es de particular importancia en el cultivo de maíz dado que en condiciones de baja disponibilidad de recursos por planta, pequeñas reducciones en la TCP resultan en bruscas disminuciones del NGP.

En la primera sección de este Capítulo se caracterizará a las relaciones NGP-TCP cuando se modifica la TCP por variaciones en la densidad de plantas, en híbridos liberados en distintas décadas hasta la actualidad. Se prestará especial atención a diferencias entre híbridos en (i) la TCP en cada densidad de plantas y a la capacidad de fijar granos por unidad de TCP y (ii) en los procesos que pueden explicar estas diferencias (i.e. asignación de biomasa a espiga y NG por unidad de crecimiento de espiga). A su vez, se caracterizará a los atributos de la relación NGP-TCP (i.e. umbral de TCP, grado de curvatura y NG máximo) y se determinará la combinación de los mismos que permite una mayor estabilidad de NG ante disminuciones y aumentos en la disponibilidad de recursos por planta.

Las relaciones NGP-TCP que se utilizaron para comparar híbridos liberados en Argentina hasta el 93 fueron construidas utilizando a la densidad de plantas como fuente de variación de la TCP (Echarte et al., 2004). Esta relación es similar cuando la TCP varía por otros factores como agua (Andrade et al., 2002b; Echarte et al., 2008), disponibilidad de nitrógeno o sombreos (Andrade et al., 2002b). Un estrés por sombreo durante el período crítico en condiciones de alta densidad de plantas afectó en mayor medida el número de granos por unidad de tasa de crecimiento en los híbridos antiguos que en los liberados en 1993 (Echarte et al. 2000). Dado que se incrementó la tolerancia a altas densidades de plantas (Capítulo 3) y que el número de granos fue el componente del rendimiento más asociado con la variación de los rendimientos entre ambientes (Figura 3.13 y Figura 3.14 del Capítulo 3) es de esperar menores reducciones del NG en híbridos actuales **ante un estrés puntual durante el período crítico** que en híbridos antiguos. Esto podría estar asociado con mejoras en los parámetros de la relación NGP-TCP (i.e. menor grado de curvatura, menor umbral de TCP para fijar granos y/o mayor NG máximo; Figura 4.1, Línea punteada), y/o con la capacidad de mantener una mayor TCP ante el estrés puntual. **Por otro lado, la influencia de un sombreo de corta duración durante el período crítico sobre el número de granos podría ser diferente en función de la condición fisiológica de**

**las plantas (i.e. TCP), que varía con la densidad de plantas.** Entonces, la disminución en el número de granos debida a un sombreado de corta duración sería mayor en una alta densidad de plantas (i.e. bajas TCP y alta pendiente en la relación NGP-TCP, Figura 4.1) que en una baja densidad (i.e. altas TCP y baja pendiente en la relación NGP-TCP, Figura 4.1). **Así, se propone que la disminución en el número de granos por planta ante un estrés de corta duración durante el período crítico es función de la TCP que presenta el testigo sin sombreado y de las características de la relación NGP-TCP (i.e. umbral de TCP para fijar granos, grado de curvatura) propia del híbrido.**

Las hipótesis que se pondrán a prueba en este capítulo son:

- 5 La tasa de crecimiento de espiga durante el período crítico para determinación del número de granos aumentó en híbridos liberados entre 1965 y 2010.
- 6 La reducción en el número de granos debida a un sombreado en el período crítico es mayor en híbridos antiguos que en híbridos modernos, debido a que aquellos presentan mayor grado de curvatura en las relaciones NGP-TCP que los híbridos modernos.

## **4.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

Se utilizaron datos obtenidos en los Experimentos 1, 2, 3, 4 y 5. El sitio experimental, manejo agronómico, híbridos y diseño experimental fueron detallados en la sección 2.2.1 y 2.2.2.

### **4.2.1 Mediciones y análisis de datos.**

#### *4.2.1.1 Número de granos fijados en función de la Tasa de crecimiento de la planta en el período crítico (NGP-TCP).*

La fenología se registró de manera semanal según (Ritchie y Hanway, 1993). Para la determinación de la TCP, se realizaron muestreos de biomasa en el comienzo y en el final del período crítico para determinación de número de granos; aproximadamente 15 días previos y 15 días posteriores a la floración femenina R1 (Ritchie y Hanway, 1993). Las determinaciones de biomasa se realizaron a nivel de planta promedio de parcela y de planta individual. Para estimar el peso de planta promedio por parcela se cosecharon 10 plantas de los dos surcos centrales, cortando las plantas al ras del suelo, se secaron en estufa a 65 °C hasta peso constante y se pesaron. Para estimar

el peso de la planta individual se estimó la biomasa de plantas que permanecen en el campo hasta cosecha mediante una combinación de muestreos destructivos y no destructivos (Vega et al., 2001).

*El Muestreo Destructivo* se realizó en 10 plantas consecutivas por parcela y comprendió (i) la medición de variables morfométricas (diámetro mayor y menor de la base del tallo, altura de la planta, diámetro mayor de la espiga y largo de la espiga), (ii) la cosecha de las plantas medidas identificando cada planta individualmente, (iii) el secado de las plantas en estufa a 65 °C hasta peso constante, y (iv) el pesado de las plantas y sus partes (espigas y resto de la planta). A partir de la información generada, se establecieron relaciones alométricas entre las variables morfométricas de la planta o de la espiga y sus pesos secos. Por otro lado, el muestreo *no Destructivo se realizó* antes de la floración femenina se identificaron de 10 a 20 plantas consecutivas en cada una de las parcelas. En las densidades superiores a 14 pl m<sup>-2</sup> se identificaron 20 plantas, mientras que, en las densidades inferiores se identificaron 10 plantas. De manera simultánea a cada uno de los muestreos destructivos, sobre las plantas identificadas se midieron las mismas variables morfométricas que se citaron para el muestro destructivo. La biomasa de las plantas identificadas y de sus espigas se estimaron usando las relaciones alométricas generadas a partir del muestreo destructivo. Las relaciones alométricas se establecieron mediante modelos lineales múltiples con todas las variables morfométricas como variables regresoras y el peso seco de la planta y de la espiga (Tabla 4.1). Los criterios de selección de modelos fueron: la menor cantidad de variables que presenten el mayor R<sup>2</sup> ajustado, adicionalmente se avaluó que las variables de diagnóstico fueran congruentes y que los valores de planta promedio de parcela obtenida por el método destructivo no difieran de los valores de planta promedio de parcela estimadas con el modelo propuesto para cada híbrido.

La TCP se obtuvo como el cociente entre la diferencia de biomasa estimada en los momentos de post y pre floración y el tiempo transcurrido entre los muestreos.

El NGP se determinó en el momento de la cosecha final. En cada planta marcada se separó la espiga, y se determinó el número de granos contando el número de hileras y el número de granos por hilera hasta la zona de la punta donde se mantuvo el número de hileras. A partir de ahí se contaron los granos de la punta de manera individual. En el experimento 5 los granos se contaron con el programa IMAGE J mediante fotografías de los granos de cada espiga.

Tabla 4.1. Modelos alométricos pre floración, que relacionaron la biomasa por planta (Bp) con las variables morfométricas medidas en pre-floración (altura de planta (H), Diámetro menor de la base tallo (Dm), Diámetro mayor de la base del tallo (DM)). Modelos Alométricos pos-floración que relacionaron la Bp con las variables morfométricas medidas en pos-floración (H, Dm, DM, Diámetro mayor de la espiga 1 (DE1) y Largo de espiga 1 (LE1)). Se realizó 1 modelo por híbrido y por experimento.

Experimento	Híbrido	Modelo Alométrico pre floración	R <sup>2</sup> aj
Exp. 3	DK 664 MG	$Bp = -29.81 + (42.76 * Dm) + (-22.02 * DM) + (0.13 * H) + (6.90 * Dm * DM)$	0.93
	DK 682 MG	$Bp = -36.11 + (3.84 * D2) + (30.81 * D)$	0.95
	AW 190 MG	$Bp = -38.80 + (10.72 * D2) + (0.36 * H)$	0.92
	DK 692 MG	$Bp = -26.42 + (32.65 * Dm) + (-0.30 * H) + (0.22 * Dm * H)$	0.95
Modelo Alométrico Pre-Floración	DK 664 MG	$Bp = 6.88 + (-0.45 * H) + (21.25 * DM) + (-23.75 * Dm) + (0.41 * H * Dm)$	0.91
	DK 682 MG	$Bp = 7.47 + (0.43 * H) + (-1.12 * DM) + (-28.07 * Dm) + (11.32 * DM * Dm)$	0.86
	AW 190 MG	$Bp = 7.62 + (0.41 * H) + (-6.7 * DM) + (-19.04 * Dm) + (11.24 * DM * Dm)$	0.81
	DK 692 MG	$Bp = -56.53 + (-0.29 * H) + (15.36 * DM) + (17.32 * Dm)$	0.86
Exp. 5	DK F880	$Bp = -5.81 + (-0.07 * H) + (1.09 * Dm) + (0.02 * H * Dm)$	0.83
	DK 664 MG	$Bp = 59.11 + (-0.54 * H) + (-4.19 * Dm) + (0.07 * H * Dm)$	0.81
	DK 692 MG	$Bp = -19.95 + (0.41 * H) + (0.76 * Dm) + (-1.92 * DM) + (0.13 * Dm * DM)$	0.92
Exp. 3	DK 664 MG	$Bp = -87.43 + (70.97 * Dm) + (-0.64 * H) + (22.76 * DE1) + (8.19 * DE2) + (4.58 * LE1)$	0.94
	DK 682 MG	$Bp = -3.29 + (3.58 * Dm) + (12.94 * DM) + (8.72 * DE2) + (22.14 * Dm * DM)$ $Bp = -1046.39 + (3.98 * H) + (479.29 * Dm) + (-1.76 * H * Dm) + (31.55 * DE2) + (-3.65 * LE2) + (5.02 * LE1)$	0.96
	AW 190 MG		0.96
	DK 692 MG	$Bp = 52.71 + (-13.4 * Dm) + (-22.4 * DM) + (36.35 * Dm * DM)$	0.96
Modelo Alométrico Pos-Floración	DK 664 MG	$Bp = -678.43 + (2.43 * H) + (329.78 * Dm) + (31.58 * DE1) + (-1.18 * H * Dm)$	0.82
	DK 682 MG	$Bp = -311.59 + (0.67 * H) + (82.41 * DM) + (28.17 * DE1)$	0.87
	AW 190 MG	$Bp = -399.42 + (0.71 * H) + (49.02 * DM) + (14 * DE1) + (4.37 * LE1)$	0.88
	DK 692 MG	$Bp = -255.67 + (35.92 * DM) + (68.77 * Dm) + (3.30 * DE1) + (7.31 * LE1)$	0.90
Exp. 5	DK F880	$Bp = -110.46 + (0.66 * H) + (-1.77 * DE1) + (-2.50 * LE1) + (8.85 * DM) + (0.11 * DE1 * LE1)$	0.89
	DK 664 MG	$Bp = 515.58 + (-353.93 * H) + (-39.10 * Dm) + (6.25 * DM) + (3.57 * DE1) + (2.46 * LE1) + (20.07 * H * Dm)$	0.86
	DK 692 MG	$Bp = -103.38 + (15.28 * Dm)$	0.84

#### 4.2.1.2 Variabilidad fenotípica en TCP.

Para cada combinación de híbrido por densidad (i) se calculó el coeficiente de variación de las TCP de las plantas individuales, y (ii) se determinó la frecuencia de plantas que estuvieron dentro de cada rango de TCP considerando intervalos de 0.6 g pl<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> ajustando distribuciones de Gauss a la relación entre la frecuencia y los rangos de TCP.

#### 4.2.1.3 Tasa de crecimiento de las espiga (TCE) y número de granos por unidad de TCE (NGP/TCE)

La TCE se estimó como el cociente entre la biomasa de la espiga a los 15 días luego de la floración y la cantidad de días desde antesis masculina (VT) hasta el día del muestreo de biomasa, a nivel de planta promedio por parcela y a nivel de planta individual. En el primer caso, se estimó a partir de la biomasa de las espigas de las 10 plantas cosechadas por unidad experimental y la biomasa del conjunto de espigas se dividió por el número de plantas para obtener la biomasa promedio de las espigas por planta. La biomasa de las espigas de cada planta etiquetada (sección 4.2.1.1.) se determinó utilizando los modelos alométricos generados en el muestreo destructivo (Tabla 4.2). El número de granos por unidad de TCE se calculó como el cociente entre el número de granos fijados por a espiga y su TCE.

En este trabajo se consideró una función lineal de crecimiento de espiga y muestreos a fecha fija para todos los tratamientos. En el anexo 8 se muestran cálculos de la posible subestimación de la tasa de crecimiento de las espigas por el método utilizado.

Tabla 4.2. Modelos alométricos post-floración, que relacionaron la biomasa de las espigas (Br) con las variables morfométricas medidas en post-floración (altura de planta (H), Diámetro menor de la base tallo (Dm), Diámetro mayor de la base del tallo (DM), Diámetro mayor de la espiga 1 y 2 (DE1 y DE2) Largo de espiga 1 y 2 (LE1 y LE2)). Se realizó 1 modelo por híbrido y por experimento.

Experimento	Híbrido	Modelo alométrico reproductivo	R <sup>2</sup> aj
Exp. 3	DK 664 MG	$Br = -32.19 + (4.99 * DE1) + (7.02 * DE2) + (-3.95 * LE2) + (16.13 * Dm) + (0.84 * DE2 * LE2)$	0.83
	DK 682 MG	$Br = -32.24 + (4.34 * DE1) + (36.36 * DE2) + (18.06 * Dm) + (5.83 * LE2) + (-15.05 * DE2 * Dm) + (-2.57 * DE2 * LE2) + (-2.54 * Dm * LE2) + (1.16 * DE2 * Dm * LE2)$	0.90
	AW 190 MG	$Br = -32.36 + (7.45 * DE1) + (-78.04 * DE2) + (6.64 * LE2) + (8.66 * Dm) + (1.21 * DE2 * LE2) + (29.01 * DE2 * Dm) + (-2.96 * LE2 * Dm) + (-0.29 * DE2 * LE2 * Dm)$	0.92
	DK 692 MG	$Br = -34.22 + (9.38 * DE1) + (5.52 * DE2) + (-1.56 * LE2) + (5.92 * Dm) + (-0.08 * DE3) + (0.24 * DE2 * LE2)$	0.89
Exp. 4	DK 664 MG	$Br = -36.45 + (0.29 * DE1) + (0.07 * Dm) + (0.12 * H) + (4.14 * DE1 * Dm)$	0.70
	DK 682 MG	$Br = 351.71 + (-139.64 * DE1) + (-174.82 * Dm) + (-1.54 * H) + (71.45 * DE1 * Dm) + (0.64 * DE1 * H) + (0.69 * Dm * H) + (-0.3 * DE1 * Dm * H)$	0.89
	AW 190 MG	$Br = 18.60 + (5.94 * DE1) + (-22.47 * DM) + (-19.36 * Dm) + (13.92 * DM * Dm)$	0.83
	DK 692 MG	$Br = -42.63 + (28.25 * DM)$	0.73
Exp. 5	DK F880	$Br = -90.16 + (1.73 * DE1) + (-2.45 * Dm) + (0.75 * H) + (0.22 * DE1 * Dm) + (-0.03 * DE1 * H)$	0.78
	DK 664 MG	$Br = 23.16 + (0.68 * DE1) + (-3.73 * Dm) + (-1.01 * LE1) + (0.13 * LE1 * Dm)$	0.86
	DK 692 MG	$Br = -351.86 + (2.60 * H) + (-10.61 * DE1) + (-39.52 * Dm) + (25.36 * LE1) + (0.65 * Dm * LE1) + (-0.12 * H * LE1) + (0.14 * H * Dm)$	0.79

## 4.2.2 Estabilidad en el número de granos

### 4.2.2.1 Parámetros de las funciones NGP-TCP

Para caracterizar a las curvas de NGP-TCP se utilizaron datos de los experimentos 2, 3, 4 y 5. De esta manera se logró cubrir un amplio rango de valores de TCP para 9 híbridos liberados entre 1965 y 2010. Se ajustaron las siguientes ecuaciones EC. 4.1 y 4.2:

Espiga 1 EC.  
4.1

$$NGE1 = 0 \quad \text{SI}$$

$$X < X_0$$

$$NGE1 = 0 + A1 * [1 - e^{(-K1*(X-X0))}] \quad \text{SI}$$

$$X > X_0$$

Espiga 2 EC.  
4.2

$$NGE2 = NGE1 \quad \text{SI}$$

$$X < X_1$$

$$NGE2 = NGE1 + A2 * [1 - e^{(-K2*(X-X1))}] \quad \text{SI}$$

$$X > X_1$$

Donde NGE1 y NGE2 representan al número de granos de la espiga 1 y de la espiga 2 respectivamente. Los coeficientes A1 y A2 representan el máximo número de granos que puede tener la espiga 1 y la espiga 2 respectivamente. K1 y K2 son los coeficientes de curvatura de la espiga 1 y 2 respectivamente. X0 representa al umbral de tasa de crecimiento de planta para fijar granos en la espiga 1 y el coeficiente X1 representa la tasa de crecimiento mínima para fijar granos en la segunda espiga.

### 4.2.2.2 Estabilidad ante sombreos en floración

Para los tratamientos de sombreo se instalaron carpas que cubrieron las parcelas completas en las densidades de 8 y 14 plantas m<sup>-2</sup> en las tres repeticiones, en el experimento 5. Se cubrió el techo y los laterales de las carpas hasta aproximadamente 1 m desde el techo, con una malla media sombra que reduce la radiación incidente un 65%. El período de aplicación del tratamiento fue de 6 días a partir de 2 días posteriores a R1 de la densidad de 14 pl m<sup>-2</sup> del híbrido DK692MG que fue el que floreció más tarde.

#### 4.2.2.3 *Tratamientos estadísticos*

Los análisis de ANOVA y las pruebas de comparación de medias fueron realizados con el programa estadístico R. Los modelos exponenciales negativos, las regresiones lineales, los análisis de distribución de Gauss y los gráficos fueron realizados con el programa estadístico Graph pad Prism, version 5.03 (Motulsky and Christopoulos, 2004).

### 4.3 RESULTADOS

#### 4.3.1 **Determinantes del NGP (TCP, NGP/TCP, TCE, NGP/TCE)**

En general, el NGP fue mayor en híbridos actuales (i.e. liberados a partir del 2003) que en híbridos antiguos, en cada densidad de plantas. A su vez, el NGP disminuyó al aumentar la densidad de plantas y presentó interacción significativa híbrido x densidad de plantas en los tres experimentos evaluados (Tabla 4.3;  $p < 0.01$ ). En este sentido, el aumento en el NGP en los híbridos actuales respecto de los híbridos liberados hasta el 2000 fue mayor en densidades bajas (5 plantas  $m^{-2}$ , en Exps 3 y 4 y 8 plantas  $m^{-2}$  en Exp 5) que en densidades moderadas a altas (i.e. 8 a 14 plantas  $m^{-2}$  en Exps 3 y 4 y 14 a 20 plantas  $m^{-2}$  en Exp 5; Tabla 4.3;  $p < 0.01$ ).

La TCP disminuyó al aumentar la densidad de plantas (Tabla 4.3); y en general no presentó una tendencia clara con el año de liberación del híbrido, para cada densidad de plantas (Figura 4.2a).

La variabilidad fenotípica en TCP disminuyó con el año de liberación en todas las densidades de plantas (Figura 4.2b). Los híbridos actuales, en general, presentaron menor variabilidad fenotípica en TCP en cada densidad de plantas. Se encontraron disminuciones en el CV de TCP a través de los años de liberación para la densidad de 5, 8 y 9.5 pl  $m^{-2}$  (Figura 4.2b; Figura 4.3).

Tabla 4.3. Tasa de crecimiento de la planta y de la espiga, número de granos por planta y número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de la espiga para genotipos liberados entre 1965 y 2010 en 3 campañas diferentes (2009-2010; 2010-2011; y 2011-2012) y densidades de siembra contrastantes.

Año	Densidad	Híbrido	NGP	TCP g. pl. día	NGP/TCP	TCE g. esp. día <sup>-1</sup>	NGP/TCE
Exp 3	5 pl m <sup>-2</sup>	DK664 MG	653	5.4	124	2.0	334
		DK682 MG	743	6.1	122	2.3	337
		AW190 MG	872	6.1	143	2.1	443
		DK692 MG	861	5.9	148	2.3	403
	9.5 pl m <sup>-2</sup>	DK664 MG	486	3.4	147	1.4	359
		DK682 MG	536	3.3	167	1.4	407
		AW190 MG	547	3.4	165	1.1	532
		DK692 MG	527	4.0	136	1.1	490
	14 pl m <sup>-2</sup>	DK664 MG	343	2.0	190	0.8	414
		DK682 MG	354	2.3	154	0.9	385
		AW190 MG	371	2.0	189	0.6	615
		DK692 MG	358	2.6	144	0.6	592
ANOVA	Híbrido	***	*	NS	*(0.129)	***	
	Densidad	***	***	*(17.44)	*** (0.112)	***	
	H x D	***(45.23) δ	.(0.49)	NS¶	NS	.(60.92)	
Exp 4	5 pl m <sup>-2</sup>	DK664 MG	758	5.25	146	2.20	346
		DK682 MG	763	5.16	154	2.25	359
		AW190 MG	1012	5.68	179	2.42	431
		DK692 MG	950	5.48	174	2.28	425
	9.5 pl m <sup>-2</sup>	DK664 MG	554	4.14	137	1.93	294
		DK682 MG	622	4.16	151	1.64	388
		AW190 MG	710	4.71	151	1.60	453
		DK692 MG	639	4.39	147	1.77	370
	14 pl m <sup>-2</sup>	DK664 MG	385	2.73	144	1.19	360
		DK682 MG	394	2.87	147	1.08	379
		AW190 MG	443	2.92	161	0.92	534
		DK692 MG	453	3.08	152	1.01	491
ANOVA	Híbrido	***	*(0.21)	*(10.28)	NS	*** (46.71)	
	Densidad	***	*** (0.18)	*(8.91)	*** (0.13)	.(40.45)	
	H x D	*(80.83)	NS	NS	NS	NS	
Exp 5	8 pl m <sup>-2</sup>	DK F880	398	4.4	93	1.78	223
		DK664 MG	560	4.4	130	2.03	276
		DK692 MG	665	3.9	172	2.19	303
	14 pl m <sup>-2</sup>	DK F880	290	2.6	119	1.09	265
		DK664 MG	347	2.1	175	1.23	283
		DK692 MG	410	2.5	169	1.17	350
	20 pl m <sup>-2</sup>	DK F880	203	1.6	156	0.72	280
		DK664 MG	258	1.7	160	0.96	268
		DK692 MG	322	1.8	187	0.86	374
	ANOVA	Híbrido	***	NS	** (24.12)	.(0.16)	** (33.70)
		Densidad	***	*** (0.34)	.(24.12)	*** (0.16)	.(33.70)
		H x D	*(55.52)	NS	NS	NS	NS

. p≤0.05  
\* p≤0.01  
\*\* p≤0.001  
\*\*\* p≤0.0001

δSe indica el LSD para los p≤0.05  
¶NS no significativo

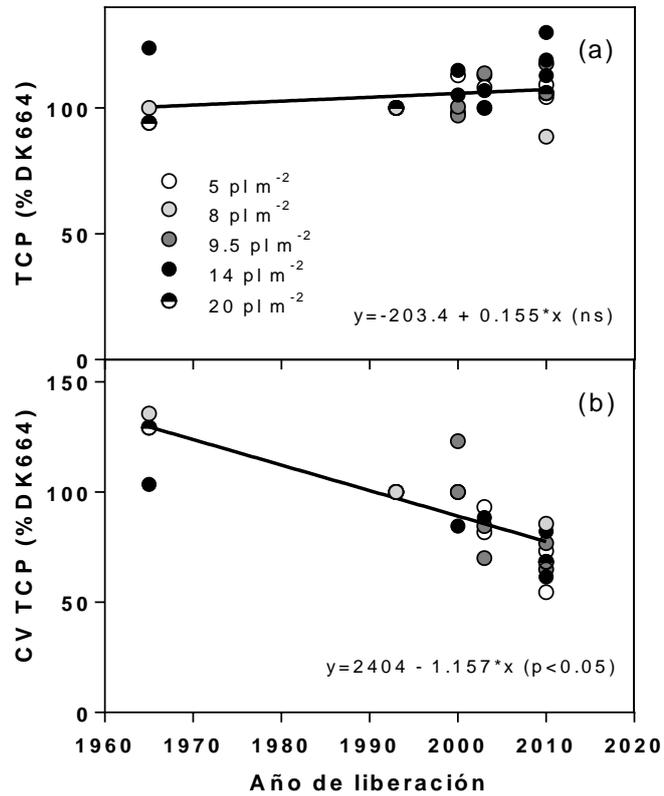


Figura 4.2. Tasa de crecimiento de la planta (TCP) durante el período crítico (a) y CV de la TCP (b) para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión. ns=no significativo.

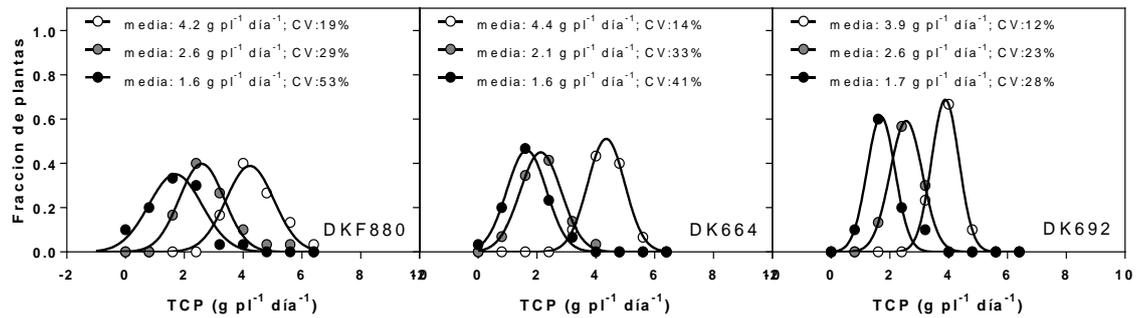


Figura 4.3. Fracción de plantas en función de la TCP (a, b y c) de plantas individuales de 8 pl m<sup>-2</sup> (círculos vacíos), 14 pl m<sup>-2</sup> (círculos llenos de color gris) y 20 pl m<sup>-2</sup> (círculos llenos de color negro). Para cada densidad se tomaron rangos de 0.6 g pl<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> de TCP. A la distribución de frecuencias en función de la TCP se le ajustaron curvas de Gauss. Se indica la media y el CV de las TCP para cada densidad de plantas. Datos correspondientes a los híbridos DK692 (liberado en 2010), DK664 (liberado en 1993) y DKF880 (liberado en 1965) y densidades evaluadas en el Exp 5. Los experimentos 3 y 4 dieron resultados similares. Se optó por mostrar el Experimento 5 porque el rango de años de liberación fue el más amplio.

La cantidad de granos fijados por unidad de TCP (i.e. NGP/TCP), se incrementó a través de las décadas (Figura 4.4).

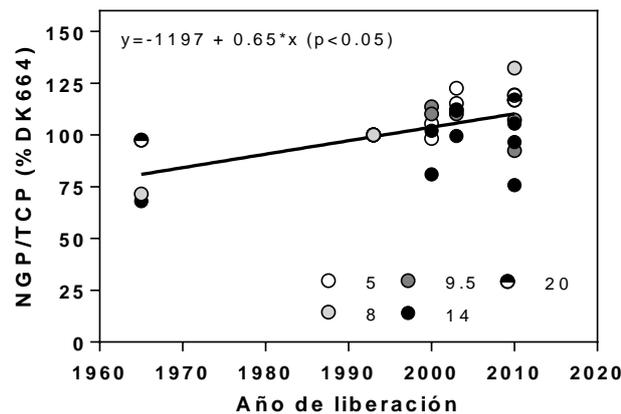


Figura 4.4. Número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de la planta durante el período para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5, 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los Experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión.

La TCE disminuyó al aumentar la densidad de plantas en los tres experimentos ( $p < 0.05$ ; Tabla 4.3), y fue menor en el híbrido DKF880 (1965) que en los híbridos liberados posteriormente en cualquier densidad de plantas en el Exp. 5 y menor en los híbridos DK692MG y AW190MG que en los híbridos más antiguos en el Exp 3 Tabla 4.3). La TCE fue similar o no presentó tendencias claras a través de los años para los híbridos liberados desde 1993 (Tabla 4.3). Por su parte, la capacidad de fijar granos por unidad de crecimiento de espiga (i.e. NGP/TCE) aumentó a través de los años ( $p < 0.05$ ; Figura 4.6) y al disminuir la densidad de plantas ( $p < 0.05$ ; Tabla 4.3).

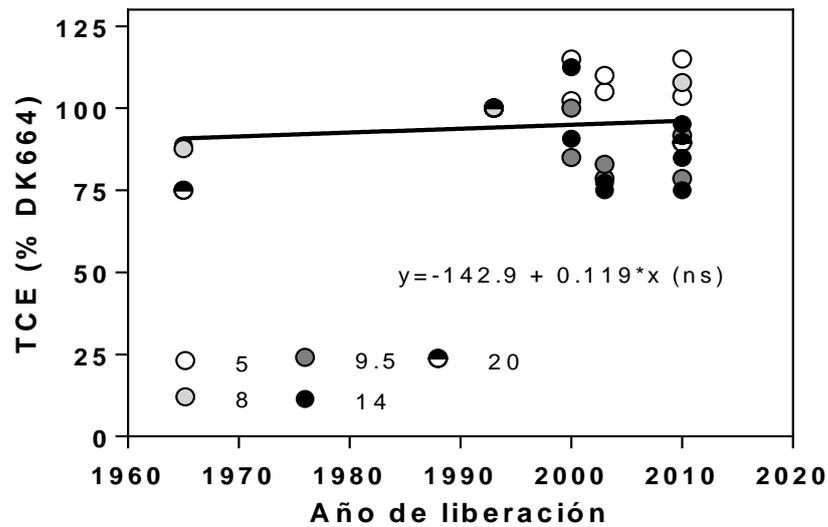


Figura 4.5. Tasa de crecimiento de las espiga por planta durante el período crítico para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5, 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los Experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión. ns=no significativo.

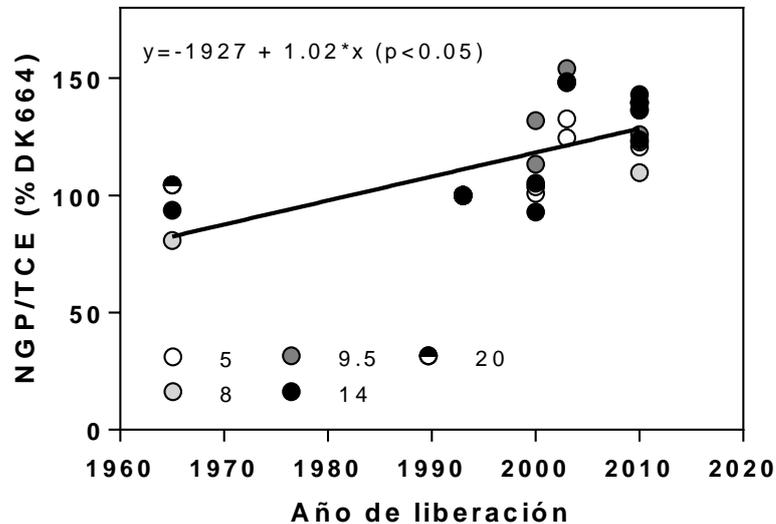


Figura 4.6. Número de granos fijados por unidad de tasa de crecimiento de la espiga durante el período para híbridos liberados entre 1965 y 2010 y para las densidades de 5, 8, 9.5, 14 y 20 pl m<sup>-2</sup> de los Experimentos 3, 4 y 5. Todos los valores fueron relativizados al valor promedio del híbrido DK664 MG de cada año y densidad. Se indica la función y la significancia de la regresión.

### 4.3.2 Estabilidad del número de granos

#### 4.3.2.1 Atributos de las relaciones NGP-TCP

Las densidades utilizadas permitieron explorar un amplio rango de TCP en todos los híbridos (Tabla 4.3; Figura 4.7). Las relaciones entre el NGP y la TCP fueron curvilineas con un umbral de TCP para fijar granos y una segunda curva que indica los granos fijados en la segunda espiga (Figura 4.12). La Figura 4.7 combina los datos de NGP-TCP publicados en Echarte et al., (2004) y los obtenidos en este trabajo, ajustadas con una única ecuación para cada híbrido (EC. 4.1). Los ajustes fueron significativos ( $p < 0.05$ ) y con  $R^2$  superiores a 0.65 en todos los casos. A partir de la EC. 4.1 ajustada a las relaciones NGP-TCP se obtuvieron los valores de los parámetros de umbral de TCP, el grado de curvatura de la función y el número máximo de granos que puede fijar la espiga 1 (Figura 4.8).

El grado de curvatura de la relación NGP-TCP se relacionó de manera lineal y negativa con el año de liberación del híbrido (Figura 4.8). El número máximo de granos

en la espiga principal varió entre 408 y 789 granos a través de los años (Figura 4.8); este parámetro aumentó hasta el año 1993 y no se evidenciaron posteriores incrementos, aunque se incrementó la proporción de plantas que presentaron segundas espigas en híbridos liberados a partir de 1993 (Figura 4.7). El umbral de TCP para comenzar a fijar granos se mantuvo entre 0 y  $0.65 \text{ g. pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$ , y no presentó una tendencia clara con el año de liberación del híbrido, pero los umbrales más bajos fueron evidentes en los dos genotipos liberados desde el 2003 (Figura 4.7). El NGP en condiciones de baja disponibilidad de recursos por planta (i.e. en valores de TCP entre 1 y 2) se incrementó a través de las décadas (Figura 4.9a). Adicionalmente, la cantidad de plantas estériles o con menos de 100 granos se redujo a través de los años de liberación del híbrido (Figura 4.9b).

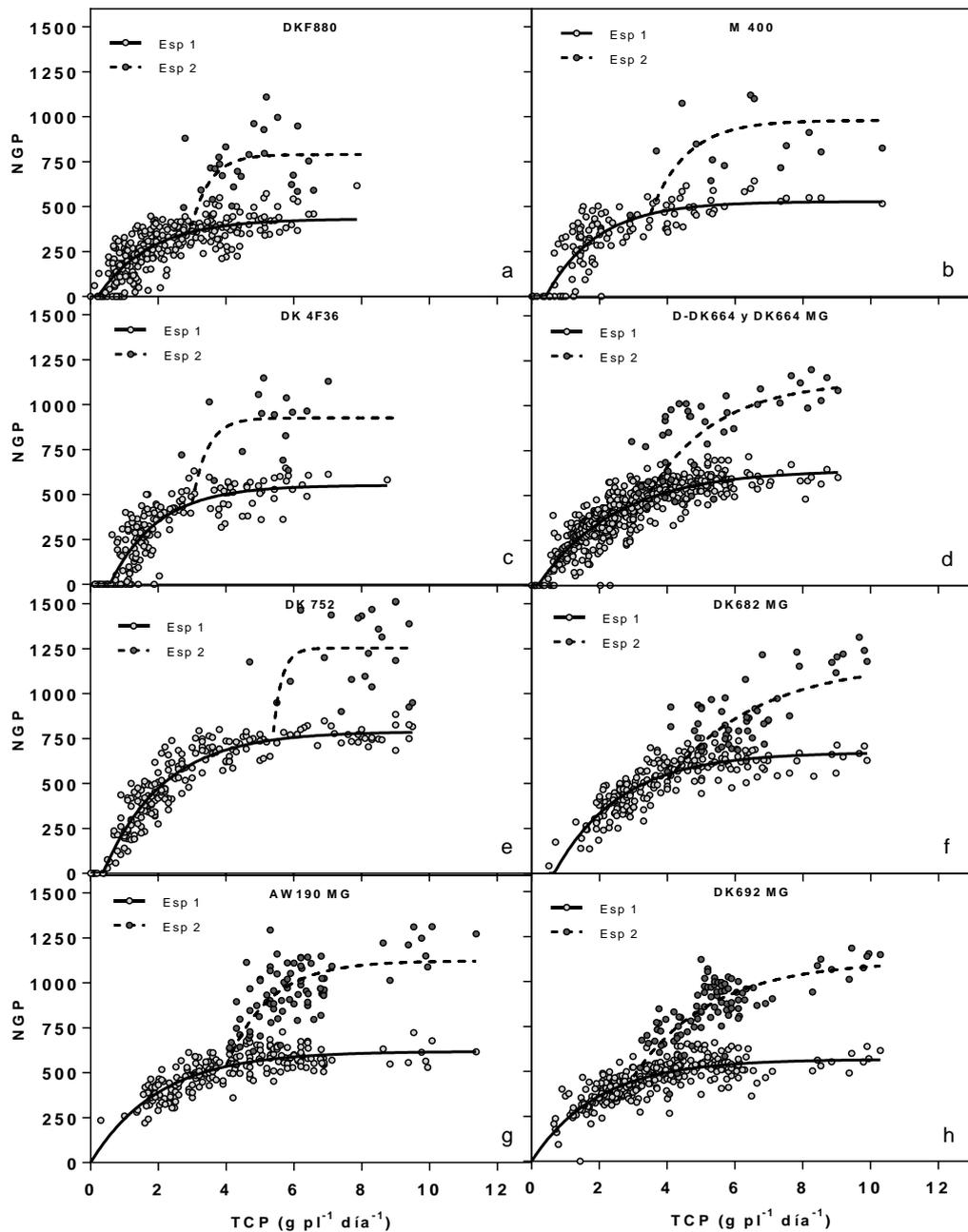


Figura 4.7. Relación entre el número de granos fijados y la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico. Se consideraron 8 híbridos liberados entre 1965 y 2010. Se ajustaron funciones exponenciales negativas para las espigas 1 (línea sólida) y para las espigas 2 (línea cortada). Para ajustar las funciones de la espiga principal (espiga 1) se utilizaron datos de todas las plantas y para el ajuste de las funciones de la espiga secundaria (espiga 2) se utilizaron datos sólo de plantas con 2 espigas. El híbrido DK664 MG y el híbrido DK664 se mostraron en el mismo gráfico. Para cada híbrido se muestran las relaciones obtenidas en los Experimentos 1 (M400, DK4F36, DK752), 1 y 5 (DKF880), 3, 4 (DK682 y AW190), 1, 3, 4, y 5 (DK664) y 3, 4 y 5 (DK692).

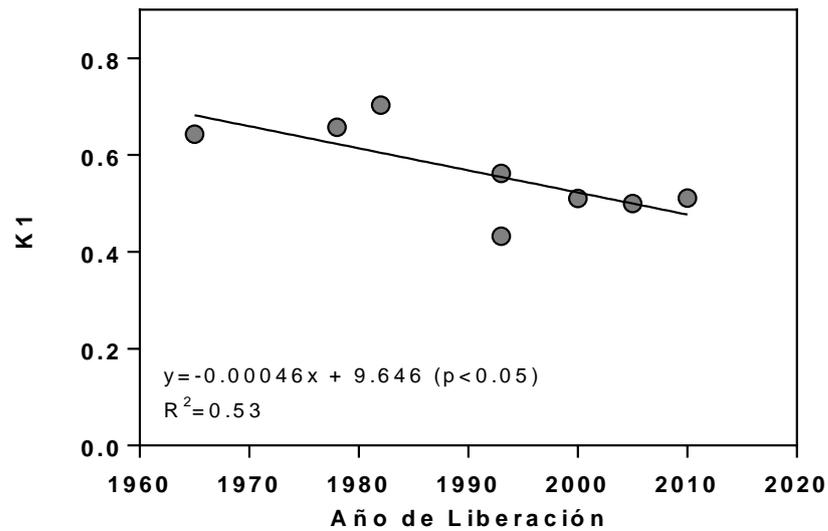


Figura 4.8. Grado de curvatura (Coeficiente K1) de las relaciones NGP-TCP en función del año de liberación de los híbridos. Datos tomados de las funciones de la espiga principal (espiga 1) de la Figura 4.7.

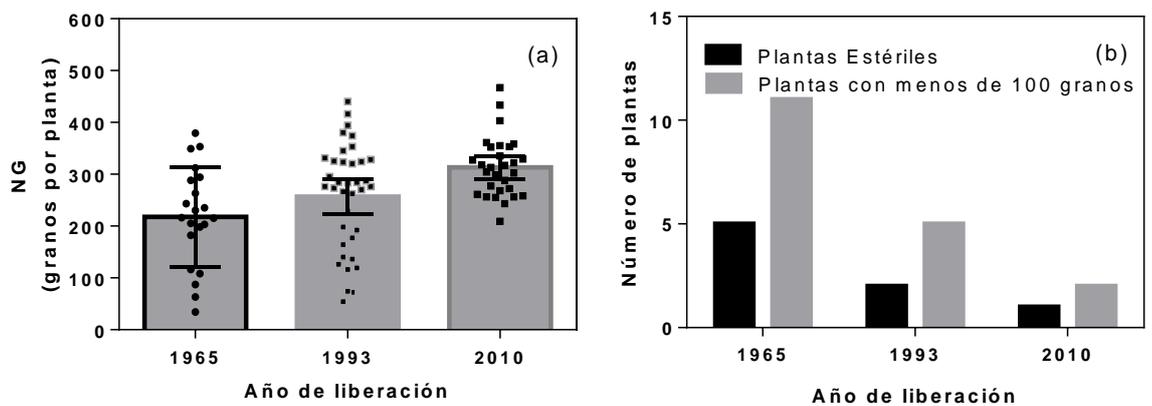


Figura 4.9. Número de granos fijados por planta en valores de tasa de crecimiento entre 1 y 2 g planta<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup> (a) y número de plantas estériles o número de plantas con menos de 100 granos (b) para los híbridos DKF880 (1965), DK664 (1993) y DK692 (2010) en el Experimento 5. En la figura a se indica el promedio de número de granos (barras grises), la distribución de número de granos y el desvío estándar.

#### 4.3.2.2 Respuesta del NG ante sombreos en floración (Experimento 5).

En cualquier condición (i.e. sombreo alrededor de floración o testigo) los híbridos modernos fijaron más granos que el antiguo (Tabla 4.4). A la vez, el sombreo en densidad de plantas moderada (8 plantas m<sup>-2</sup>) y cercana a la óptima (14 plantas m<sup>-2</sup>) redujo el NGP respecto de los testigos no sombreados; excepto en el híbrido DK664 (Tabla 4.4). La TCP se redujo significativamente por efecto del sombreo en todos los híbridos y densidades (p<0.05; Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Número de granos y tasa de crecimiento de las plantas en el período crítico (TCP), para 2 densidades de siembra, 3 genotipos y 2 tratamientos (sombreo en floración (SF) y Testigo (T)). Datos obtenidos del Experimento 5.

Densidad	Híbrido	Tratamiento	Granos pl <sup>-1</sup>	LSD	TCP	LSD
8 pl m <sup>-2</sup>	DK692 MG	SF	503	E	3.5	CD
	DK692 MG	T	665	F	5	E
	DK664 MG	SF	516	E	3.47	CD
	DK664 MG	T	560	E	4.23	DE
	DKF880	SF	347	BCD	3.2	CD
	DKF880	T	398	CD	4.3	E
14 pl m <sup>-2</sup>	DK692 MG	SF	363	CD	2.03	A
	DK692 MG	T	410	D	3.1	C
	DK664 MG	SF	342	BC	2.27	AB
	DK664 MG	T	347	BCD	3.07	C
	DKF880	SF	233	A	1.57	A
	DKF880	T	296	AB	2.87	BC
ANOVA	Híbrido		<0.0001		0.1046	
	Densidad		<0.0001		<0.0001	
	Tratamiento		0.0001		<0.0001	
	H*D		0.0123		0.4278	
	H*T		0.0512		0.3974	
	H*D*T		0.1382		0.7013	

Los valores de NGP ante reducciones en la TCP debidas al sombreado en floración se correspondieron con las relaciones NGP-TCP obtenidas ante variaciones en TCP debido a cambios en la densidad de plantas (i.e. el NGP estuvo dentro del rango de predicción del 95% de confianza de la espiga 1 en los 3 híbridos; Figura 4.10)

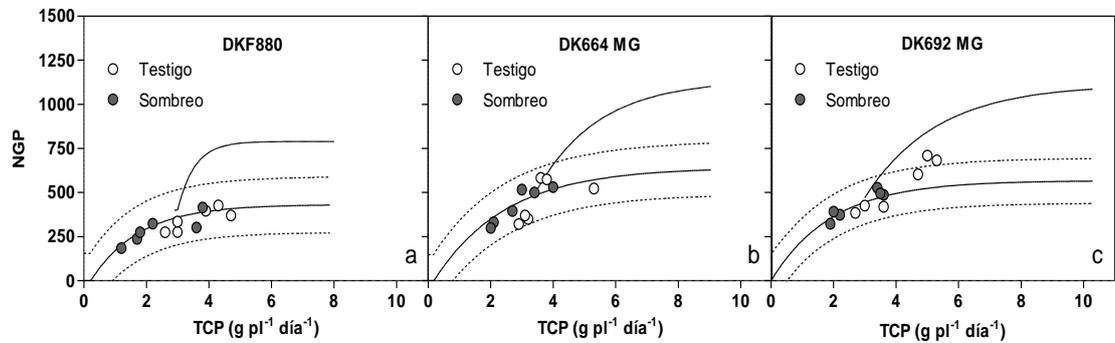


Figura 4.10. Número de granos por planta en función de la tasa de crecimiento de la planta en el período crítico para parcelas sombreadas en floración (círculos grises) y para parcelas testigos (círculos blancos) para los genotipos DK F880 (a), DK 664 (b) y DK 692 (c), de las densidades de 8 y 14 pl m<sup>-2</sup>. En línea negra continua se muestra la relación NGP-TCP de las espigas 1 y 2 generadas con diferentes densidades (Figura 4.7) y en línea negra punteada se muestra la banda de predicción del 95% de confianza de la espiga 1. Datos obtenidos del Experimento 5.

Los datos de NGP para TCP entre 1 y 2 g planta<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> y de NGP ante sombreados en floración de los híbridos modernos DK664 y DK692, se ubicaron en la banda de predicción del 95% de confianza de la relación entre el número de grano y el índice de número de granos generadas con el Exp. 6; Figura 4.11). El NGP del híbrido antiguo DKF880 en condiciones de muy baja TCP generadas por alta densidad de plantas o de sombreado fue superior a aquel generado con los ensayos multiambiente (Figura 4.11).

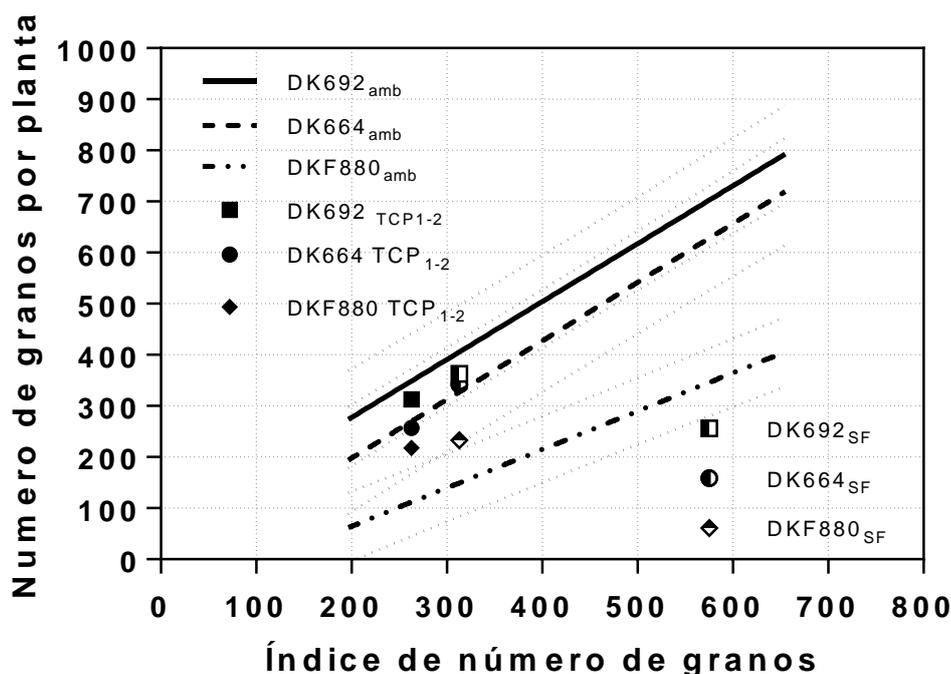


Figura 4.11. Número de granos fijados por híbrido en cada índice de número de granos: i.e i) estreses generados con 18 localidades de la región pampeana (líneas tomadas de la Figura 3.15 construida con datos de ensayos multiambiente del Exp.6), ii) los estreses generados con los ensayos de sombreado en floración (símbolos medio llenos) (datos del Exp. 5) y iii) para los números de granos fijados entre valores de TCP de 1 y 2 g pl<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> generados con diferentes densidades de plantas (datos del Exp. 5). En cada caso el índice de número de granos se calculó como el promedio del número de granos de los híbridos evaluados.

#### 4.4 DISCUSION

##### 4.4.1 Determinantes del número de granos.

En este capítulo se estudiaron, en particular, mecanismos ecofisiológicos (i.e. TCP y su variabilidad fenotípica, NGP/TCP, TCE y NGP/TCE) que contribuyen a los cambios del NG entre híbridos, en un amplio rango de disponibilidad de recursos por planta. El NGP resultó mayor en los híbridos actuales en todas las densidades de plantas evaluadas (Tabla 4.3). La TCP se diferenció entre híbridos, pero no presentó una tendencia clara a través de los años de liberación (Figura 4.2a). Fue evidente, sin embargo, una disminución en su variabilidad fenotípica en función del año de liberación de los híbridos (Tollenaar y Wu 1999) (CV TCP; Figura 4.2b). Esto indica que los híbridos actuales presentan una mayor proporción de plantas que pueden tener similar crecimiento y pocas plantas dominantes que limiten el crecimiento y fijación de granos de las plantas dominadas (Pagano et al., 2007). Esto tiene importantes implicancias en la estabilidad del NGP ante variaciones en la

disponibilidad de recursos por plantas, dada la jerarquía de tamaños que se genera entre híbridos, en particular en condiciones de baja disponibilidad de recursos por planta donde pequeñas reducciones en TCP resultan en drásticas caídas del NGP (Maddonni y Otegui, 2004, 2006). Así, esta disminución en la variabilidad fenotípica en TCP en los híbridos actuales pudo haber contribuido al mayor NGP promedio en cada densidad (Figura 4.3; Figura 4.4; Tabla 4.3). Es este trabajo no se estudió si la amplitud del período crítico fue diferente entre híbridos, pero es una posible explicación del mayor número de granos y la mayor estabilidad en el número de granos de los híbridos modernos.

Se observó una mayor TCE en el híbrido de más reciente liberación que en el más antiguo liberado en 1965 (Tabla 4.3), en concordancia con lo reportado por Echarte et al. (2004). No obstante, la TCE fue similar o no presentó tendencias claras entre híbridos liberados desde 1993 (Exp. 3 y 4; Tabla 4.3) en acuerdo con lo reportado por Ciancio et al. (2016). Cuando se hicieron correcciones de la metodología para estimar la TCE se concluyó que en bajas densidades el incremento en TCE a través de los años podría haber sido mayor, mientras que en densidades moderadas a altas las tendencias de crecimiento de las espigas seguirían siendo poco claras (Ver Anexo 8). Entonces, el incremento en NGP/TCP a través de los años, principalmente en altas densidades de plantas, se podría atribuir principalmente a un incremento en la capacidad de fijar granos por unidad de biomasa asignada a espiga, i.e. NGP/TCE (Figura 4.6), en contraposición con lo que se encontró en otro conjunto de híbridos liberados en diferentes décadas (González et al., 2018) pero en acuerdo con lo reportado por Ciancio et al., (2016).

#### 4.4.2 Estabilidad en el número de granos.

Las relaciones NGP-TCP obtenidas en este estudio se correspondieron con aquellas informadas por Echarte et al., (2004). La combinación de los datos de ambos trabajos permitió encontrar una única relación NGP-TCP para cada híbrido (Figura 4.10).

De los tres atributos que caracterizan a la relación entre NGP-TCP (i.e. umbral de TCP, número de granos máximo en espiga 1 y grado de curvatura), el grado de curvatura fue el que presentó una tendencia clara de disminución con el año de liberación del híbrido. Un menor grado de curvatura indica menores reducciones de NGP a medida que disminuye la disponibilidad de recursos por planta. En cuanto al

umbral de TCP para fijar granos, Echarte et al. (2004) demostraron que fue menor en híbridos liberados en 1993 que en híbridos más antiguos. Si bien en este estudio no se encontró una tendencia clara con el año de liberación del híbrido en el umbral de TCP para fijar granos, fue evidente un menor umbral en los híbridos liberados desde el 2003. Esta característica denota una menor proporción de plantas estériles en condiciones de muy baja disponibilidad de recursos por planta (Figura 4.10). El método de obtención de los umbrales en este estudio (i.e. coeficiente de ecuación de ajuste) difiere de aquel realizado en el trabajo de Echarte et al., (2004; i.e. TCP promedio de plantas que fijaban entre 1 y 100 granos); es de destacar que, en este estudio, híbridos actuales (liberados desde 2003) prácticamente no presentaron plantas con menos de 100 granos (Figura 4.10). En concordancia con los cambios en los atributos de la relación NGP-TCP a través de los años (i.e. menor grado de curvatura y menor umbral de TCP para fijar granos); en los híbridos más recientes, se identificaron (i) un mayor NGP en condiciones estresantes de baja disponibilidad de recursos por planta (i.e. TCP entre 1 y 2 g planta<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>; Figura 4.13), (ii) un menor número de plantas estériles y de plantas con menos de 100 granos (Figura 4.9b), y (iii) una menor variabilidad fenotípica en TCP (Figura 4.2b). Estas características promoverían la mayor estabilidad en el número de granos y la mayor tolerancia a estrés en los híbridos modernos respecto de los antiguos (Capítulo 3).

El sombreado alrededor de floración redujo la TCP y el NGP de todos los híbridos (Tabla 4.4). El NGP fue mayor en los híbridos modernos respecto del antiguo en el tratamiento testigo y en el sombreado (Tabla 4.4). Los valores de NGP obtenidos cuando se redujo la TCP por el sombreado en floración se correspondieron con las relaciones NGP-TCP obtenidas cuando se modificó la TCP mediante variaciones en la densidad de plantas (Figura 4.10). Entonces la mayor capacidad de híbridos actuales de fijar un alto NGP ante estreses puntuales, también se relaciona con las características de la relación NGP-TCP (i.e. el menor umbral de TCP y el menor grado de curvatura; Figura 4.10). Por otro lado, similares reducciones de NGP asociadas con reducciones en TCP por incrementos en densidad o por sombreado descartarían efectos directos del sombreado sobre la fijación de granos.

Finalmente, se evidenció que el NGP máximo de la primera espiga es un atributo que no fue modificado en híbridos liberados desde el 2003 en oposición a lo documentado por Ciancio et al., (2016). Pero en estos híbridos se incrementó el porcentaje de plantas que tuvieron dos espigas a medida que aumentaron los recursos por planta (Figura 4.10), tal como se observó en el trabajo citado y se encontró una

baja proporción de segundas espigas con bajo número de granos (Figura 4.10). Esto explicaría el incremento del rendimiento en bajas densidades de plantas, a través de los años de liberación de los híbridos (Figura 3.10b) y la respuesta del NGP casi lineal ante cambios en la TCP (Ciancio et al., 2016).

#### 4.5 CONCLUSIONES

Las variables que contribuyen a caracterizar la capacidad de cada híbrido de fijar granos (i.e. TCP, TCE, CV TCP, NGP/TCP, NGP/TCE) variaron con la densidad de plantas y entre híbridos. Se destacó que el mayor NGP de los híbridos recientes liberados desde el 2003 respecto de los antiguos en todas las densidades de plantas se relacionó con un aumento en el NGP/TCP (Figura 4.4); asociado a (i) una menor variabilidad fenotípica en TCP (Figura 4.2b; Figura 4.3) y (ii) a un mayor NGP/TCE (Figura 4.6). Aumentos en TCE a través de los años, habrían contribuido al incremento de NGP/TCP solamente hasta híbridos liberados en 1993. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis propuesta *“La tasa de crecimiento de espiga durante el período crítico para determinación del número de granos aumentó en híbridos liberados entre 1965 y 2010”*. Asimismo, en este capítulo se demostró que los atributos de la relación NGP-TCP que contribuyeron al mayor NGP/TCP en condiciones de baja disponibilidad de recursos, fueron una disminución en la curvatura de la relación NGP-TCP y un bajo umbral de TCP para fijar granos. Además, las reducciones en NGP debidas a sombreado se corresponden con aquellas reducciones en NGP debidas a incrementos en la densidad de plantas. En consecuencia, dadas las diferencias en la curvatura de la relación NGP-TCP (Coeficiente K1) entre híbridos, similares reducciones en TCP provocarían mayores reducciones en NGP en los híbridos antiguos que en los modernos en condiciones cercanas al umbral de TCP (i.e. altas densidades). Sin embargo, el rango de TCP obtenido en este estudio no permitió explorar reducciones en el NGP cerca del umbral de TCP en ninguno de los híbridos evaluados. Entonces, la hipótesis que indica *“La reducción en el número de granos debida a un sombreado en el período crítico es mayor en híbridos antiguos que en híbridos modernos, debido a que aquellos presentan mayor curvatura en las relaciones NGP-TCP que los híbridos modernos”* no se rechaza.

## 5 CAPITULO IV

### *MECANISMOS DE DETERMINACIÓN DEL PESO DE LOS GRANOS.*

El PG se mantuvo constante a través de las décadas para híbridos liberados entre 1965 y 2010 creciendo en condiciones potenciales (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Sin embargo, trabajos previos alertaron sobre una mayor susceptibilidad del PG ante reducciones en la fuente durante el llenado de granos, en híbridos liberados en 1993 respecto de híbridos más antiguos (Echarte et al., 2006). A su vez, trabajos recientes indicaron limitaciones por fuente durante el llenado de granos en híbridos actuales de maíz de Argentina (Cerrudo et al., 2013). Esto sugiere que la estabilidad en el PG ante variaciones en la disponibilidad de recursos del ambiente pudo haber disminuido en híbridos más recientes respecto de híbridos antiguos. En este capítulo se analizará el PG y su estabilidad ante variaciones en la disponibilidad de recursos, en híbridos de maíz liberados en distintas décadas hasta la actualidad.

### 5.1 INTRODUCCIÓN

#### 5.1.1 Estabilidad en el peso de los granos

El crecimiento del grano se describe usualmente en términos de la acumulación de materia seca y puede dividirse en tres fases luego de R1 (Egli, 1998). Durante la primera fase, denominada "fase lag", se dividen las células endospermáticas y la acumulación de materia seca es prácticamente despreciable en relación al PG final; pero es en esta etapa donde se determina el PG potencial y la tasa a la que los granos van a crecer (Jones et al., 1996; Borrás y Otegui, 2001). La siguiente fase, llamada de llenado efectivo de los granos, muestra una acumulación de materia seca a tasa constante. Finalmente, en la última fase la tasa de acumulación decrece y queda determinado el peso final del grano (Egli, 1998).

El PG final depende del PG potencial de cada cultivar (i.e. destino) y de la capacidad de la fuente (i.e. fotosíntesis de canopeo y reservas de carbohidratos) para abastecer a los granos (i.e. relación fuente-destino) durante el período del llenado efectivo del grano (Gambín et al., 2006). Así, la ocurrencia de un estrés durante este período que disminuya la fuente en relación a la capacidad de los destinos puede disminuir el PG final (Tollenaar, 1977; Borrás et al., 2004). Borrás et al. (2001) demostraron que la respuesta del PG ante variaciones en la relación fuente-destino es

del tipo lineal-plateau. En maíz, reducciones en la fuente durante el llenado de granos, promoverían un acortamiento de la duración del período de llenado efectivo y no afectarían la tasa de crecimiento del grano (Andrade y Ferreiro, 1996, Tanaka y Maddonni; 2009). La fuente se ha descrito como la tasa de crecimiento de la planta durante el llenado efectivo de los granos y los destinos como el número final de granos (Cirilo y Andrade, 1996; Borrás y Otegui, 2001). Los destinos, sin embargo, serían mejor caracterizados a partir del número de granos y de su tasa de crecimiento, es decir la demanda conjunta de los granos de la espiga (Echarte et al., 2006, Tanaka y Maddonni, 2009). Adicionalmente, la fuente de asimilados debería incluir la acumulación de reservas disponibles para el llenado del grano y considerando además la posibilidad de que puede haber retrocontrol de la fotosíntesis (Olmedo Pico, 2014).

En experimentos con fecha de siembra y densidad recomendadas, no se registraron incrementos en el PG final cuando se aumentó la relación fuente-destino respecto a la situación control (Andrade y Ferreiro, 1996; Borrás y Otegui, 2001; Echarte et al., 2006). Esto sugiere que la fuente no limitaba el PG y que los mismos podían alcanzar su PG potencial (i.e. limitación por destinos). En las mismas condiciones, cuando se disminuyeron los asimilados por grano el PG disminuyó por la mayor limitación por fuente (Borrás y Otegui, 2001; Borrás et al., 2003; Echarte et al., 2006). Es decir, que en el cultivo de maíz el PG final está co-limitado por fuente y destinos. Si bien algunos de estos trabajos utilizan híbridos más recientes, no es apropiado compararlos para especular acerca de las respuestas del PG entre híbridos de distintas décadas; ya que el tipo e intensidad de tratamientos de disminución de asimilados fueron diferentes. Recientemente, Cerrudo et al. (2013) mostraron que estreses de corta duración durante el llenado (i.e. sombreado de 75% de intensidad durante 5 días) disminuyeron en un 16% el PG de un híbrido liberado en 2008; mientras que Andrade y Ferreiro (1996), utilizando un híbrido más antiguo con un sombreado de 45% durante todo el llenado efectivo, lograron disminuir hasta un 14.3 % el PG. Echarte et al., (2006) analizando híbridos liberados desde 1965 hasta 1993 mostraron que estreses durante el llenado producen mayores efectos en los híbridos más recientes del período analizado. Similarmente, Cerrudo et al., (2013) mostraron que el efecto fue aún mayor en un híbrido liberado en 2008. Toda esta información sugiere que hasta la actualidad el aumento en la capacidad de la fuente no habría acompañado en igual proporción al aumento de la demanda de los destinos. Entonces, los híbridos actuales podrían estar aún más limitados por la capacidad de la fuente durante el llenado de los granos que los híbridos antiguos. Es de suponer que, si la

demanda de los destinos continuó en aumento sin un incremento proporcional en la capacidad de la fuente para abastecerlos (i.e. reducción en la fuente-destino), el PG de los híbridos actuales no alcanzaría su potencial y/o sería más susceptible ante estreses durante el período de llenado de granos. Esto puede resultar en híbridos actuales con una menor estabilidad del rendimiento cuando los estreses ocurren en el llenado de granos. Las disminuciones en el PG se asociaron principalmente a un acortamiento en la duración de la etapa de llenado de los granos y no con un cambio en la TCG (Andrade y Ferreiro, 1996). Otro trabajo demostró que cuando los carbohidratos solubles en tallo (CHST) llegan a valores muy bajos el llenado se corta (Olmedo Pico, 2014). Es esperable que híbridos que tengan alto potencial de rendimiento o alta capacidad de los destinos tengan mayores tasas de removilización de CHST y sean más inestables en el peso de los granos. Por ello, en este Capítulo se propone el estudio del PG y su estabilidad ante estreses durante el llenado de granos desde un enfoque más dinámico de removilización de carbohidratos, en híbridos de maíz liberados en Argentina en distintas décadas hasta la actualidad.

### **Hipótesis**

En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010:

- 6 La relación fuente-destino disminuyó a través de los años
- 7 Una disminución en la radiación solar disponible durante un período corto en el llenado efectivo de los granos reduce el PG en mayor medida en los híbridos actuales que en los antiguos.
- 8 La removilización de azúcares del tallo es mayor en híbridos actuales que en híbridos antiguos ante disminuciones en la radiación solar disponible durante períodos cortos en el llenado efectivo de los granos.

## **5.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **5.2.1 Sitio experimental y manejo agronómico**

Los tratamientos y las mediciones se realizaron sobre los experimentos Exp. 4 y Exp. 5 descritos en el Capítulo 2. Además, se utilizaron datos de la campaña 2000-2001 de tesis doctoral de Echarte et al., (2006).

### 5.2.2 Híbridos y Diseño experimental

Los híbridos seleccionados para este estudio fueron liberados entre 1965 y 2010 (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**- Exps. 4 y 5). Cada uno de estos materiales representó incrementos significativos en el rendimiento al momento de su liberación y fueron los híbridos más sembrados en la región pampeana Argentina por al menos 5 años después de su liberación.

El diseño fue en bloques completos aleatorizados con 3 repeticiones. Las parcelas contaron con 4 surcos de 10 m de largo distanciados entre sí a 0.7 m. Para cumplir el objetivo de este capítulo se seleccionaron las densidades de 9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup> en el Exp. 4 y de 8 pl m<sup>-2</sup> en el Exp. 5.

Se aplicaron tratamientos de sombreado para los cuales se instalaron carpas que cubrieron las parcelas completas solo en la densidad de 8 plantas m<sup>-2</sup> en el Experimento 5. La densidad de 8pl m<sup>-2</sup> se eligió por ser la densidad más cercana a la utilizada por el productor y consecuentemente el efecto de un estrés en el llenado podría simular las condiciones de campo reales. Esto se realizó en las tres repeticiones. Se cubrió el techo y los laterales de las carpas hasta aproximadamente 1 m desde el techo, con una malla media sombra que reduce la radiación incidente. El período de aplicación del tratamiento fue de 7 días y comenzó el día 27 a partir de R1.

### 5.2.3 Mediciones

Se registró la fenología de manera semanal según Ritchie y Hanway, (1993). Las determinaciones de biomasa se realizaron a nivel de planta promedio de parcela y se realizaron en 3 momentos, 15 días previos a la floración, 15 días posteriores ( $\approx$ R3) y en madurez fisiológica (Exps 4 y 5; ver Tabla 0.1 para datos fenológicos). En cada momento, 10 plantas consecutivas se cortaron al ras del suelo, se secaron en estufa a 65 °C hasta peso constante y se pesaron. **EI PG** se registró semanalmente. Se extrajeron 15 granos por espiga de una misma hilera, a partir del sexto grano desde la base y hasta el veinteavo inclusive, en las espigas principales de 2 plantas en cada parcela con una frecuencia semanal. Los granos se secaron a 95°C hasta peso constante y se pesaron. La **radiación fotosintéticamente activa** se midió por encima y por debajo de la media-sombra con un sensor puntual cuántico (CAVADEVICES), durante los días en que se aplicó el sombreado. **EI NGP y PG** se determinaron en madurez fisiológica según se describió en el capítulo 2. Finalmente, se determinaron **Hidratos de carbono solubles** en la totalidad del tallo mediante el método del ácido fenol-sulfúrico, (Dubois et al., 1956) en R1, R3, R4-5 y en R6, en el Experimento 5.

### 5.2.4 Estimaciones

#### Tasa de crecimiento de los granos:

1-Tasa de crecimiento de granos durante el llenado efectivo: Se ajustaron funciones lineales-plateau entre el peso de los granos (obtenidos a partir de los muestreos sucesivos de granos a partir del estado reproductivo R3) y los días después de R1 de cada muestreo individual. La pendiente de la función en la fase lineal del crecimiento del grano representó la tasa de crecimiento de los granos durante el llenado efectivo de los granos.

$$PG = a + b \times DDF \quad \text{si } DDF < c \quad (\text{EC. 5.1a})$$

$$PG = a + b \times c \quad \text{si } DDF \geq c \quad (\text{EC. 5.1b})$$

Donde DDF es días desde floración (R1), b es la pendiente de la relación entre PG y DDF, i.e., la tasa de crecimiento del grano y c es la duración del llenado de granos.

2-Tasa de crecimiento de granos instantánea: Se realizaron ajustes sigmoideos al peso de los granos en función de los días desde emergencia, mediante la Ec. 5.1 (Richards 1959).

$$y = \frac{y_{max}}{\left\{1 + v \cdot \left[ \exp(-k \cdot (x - x_m)) \right] \right\}^{(1/v)}} \quad \text{Ec. 5.1}$$

5.1

Donde “y” e “y<sub>max</sub>” representan la biomasa de los granos y la biomasa máxima de los granos, respectivamente. El coeficiente “v” es el parámetro de asimetría, si v=1 la función es simétrica, si v<1 la función es asimétrica. El coeficiente x representa al tiempo desde emergencia (DDE) y x<sub>m</sub> representa el tiempo en el máximo crecimiento. K es la constante que determina la curvatura del patrón de crecimiento. La tasa de crecimiento de granos instantánea se obtuvo mediante la derivada primera de la función sigmoidea asimétrica. Los valores se expresaron por unidad de superficie a partir del NG m<sup>-2</sup> calculado a partir de Tabla 4.

#### Tasa de crecimiento de la planta:

La tasa de crecimiento de la planta instantánea (g planta<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) se obtuvo mediante la derivada de la EC. 5.1. cuando “y” e “y<sub>max</sub>” representaron a la biomasa de la planta y x al tiempo desde la emergencia. Los valores se expresaron por unidad de superficie a partir de la densidad de plantas lograda.

**La Demanda Conjunta de la espiga** se obtuvo como el producto entre la tasa de crecimiento de los granos media del período y el número de granos fijados por planta cuantificados en madurez fisiológica ( $\text{g planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ). La **Fuente de asimilados** se estimó como la tasa de crecimiento de la planta durante el período R3-R6, y se calculó como el cociente entre la diferencia de biomasa entre R6 y R3 y los días de ese período ( $\text{g planta}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ). Entonces, la **relación fuente-destino** se estimó como el cociente entre la Fuente y la demanda Conjunta de la espiga. La **Tasa de removilización de azúcares** se estimó como el cociente entre el cambio en el contenido de azúcares entre dos muestreos sucesivos y la cantidad de días entre muestreos.

### 5.2.5 Análisis de datos

Se realizó ANOVA a los datos para determinar diferencias significativas entre híbridos y tratamientos (Programa estadístico R). Las relaciones entre variables se ajustaron con el programa Graphpad Prism, version 5.03 (Motulsky and Christopoulos, 2004).

### 5.3 RESULTADOS

Con el tratamiento de sombreo aplicado durante 7 días en R4, se redujo 41% la radiación fotosintéticamente activa incidente al tope del cultivo. La Figura 5.5 describe la relación a lo largo del día entre la RFA incidente por encima de la media sombra y aquel incidente por debajo al tope del cultivo.

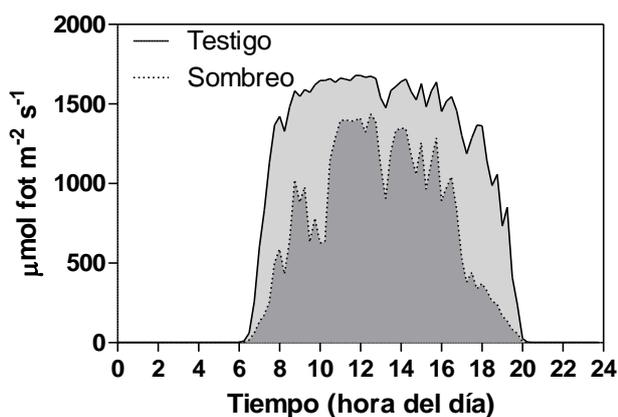


Figura 5.1. Radiación fotosintéticamente activa inciden por encima (Testigo en gris claro) y por debajo de la media sombra (sombreo en gris oscuro) durante 1 día de aplicación del tratamiento.

El PG fue menor en el híbrido AW190 MG respecto del híbrido de liberación intermedia (DK664MG) en cualquier densidad de plantas (Exp. 4; Tabla 5.1); y en el híbrido DK692 MG con respecto al DK664 MG y DKF880 en cualquier condición de radiación solar incidente (Exp. 5; Tabla 5.2). La TCG media del período y la DLL no difirieron entre híbridos liberados en distintas décadas, en cualquier densidad de plantas (Exp. 4; Tabla 5.1) o condición de radiación solar incidente (Exp. 5; Tabla 5.2). La TCG media del período efectivo de llenado varió entre 5.7 y 7.0 mg grano<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, a través de experimentos, tratamientos e híbridos (Tabla 5.1 y 5.2). La DLL varió entre 54 y 63 días en el Exp. 4 y entre 40 y 49 días en el Exp. 5, a través de híbridos y tratamientos de densidad o sombreo. El PG no se asoció con la DLL ( $R^2 = 0.46$ ,  $p = 0.06$  en Exp. 4 y  $R^2 = 0.53$ ,  $p = 0.1$  en Exp. 5) a través de híbridos y tratamientos, en cada experimento. Y tampoco se encontró relación entre la TCG media y el PG ( $p > 0.1$ ).

Tabla 5.1. Número de granos por planta, tasa de crecimiento de los granos (TCG), demanda, calculados como  $NGP \times TCG$ , duración del llenado (D LL) efectivo, Peso por grano (PG) y producción de biomasa entre el período R3 y R6 (BM R3-R6). Datos correspondientes a los híbridos DK692 MG, AW190 MG, DK682 MG y DK664 MG liberados en 2010, 2003, 2000 y 1993 respectivamente, sembrados con densidades de 9.5 y 14  $pl\ m^{-2}$  en el Experimento 4.

Densidad	Híbrido	NG $pl^{-1}$	TCG ( $mg\ gr^{-1}$ )	Demanda ( $g\ pl^{-1}\ d^{-1}$ )	D LL (Días)	PG ( $mg\ gr^{-1}$ )	BM ( $g\ m^{-2}$ )	R F/D
9.5	DK664 MG	554	6.1	3.4	60	284	629	0.66
	DK682 MG	622	5.6	3.45	63	276	871	0.77
	AW190 MG	710	6.5	4.6	59	256	694	0.58
	DK692 MG	639	5.9	3.76	58	273	933	0.76
14	DK664 MG	385	5.9	2.3	59	255	718	0.63
	DK682 MG	394	6	2.34	60	251	1053	0.63
	AW190 MG	443	5.7	2.52	57	220	914	0.52
	DK692 MG	453	5.7	2.57	54	234	946	0.54
promedio de densidad	DK664 MG	470	6	2.85	59	269	673	0.65
	DK682 MG	508	5.8	2.89	62	263	962	0.70
	AW190 MG	576	6.1	3.56	58	238	804	0.55
	DK692 MG	546	5.8	3.17	56	254	939	0.65
ANOVA	Híbrido	*(45)	NS	*(0.41)	NS	*(17)	.(194)	NS
	Densidad	*** (32)	NS	*** (0.29)	NS	*** (12)	NS	NS
	H*D	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

.  $p \leq 0.05$        $\delta$  Se indica el LSD para los  $p \leq 0.05$   
\*  $p \leq 0.01$        $\nabla$  NS no significativo  
\*\*  $p \leq 0.001$   
\*\*\*  $p \leq 0.0001$

Tabla 5.2. Número de granos por planta, tasa de crecimiento de los granos (TCG), demanda, calculados como  $NGP \times TCG$ , duración del llenado (D LL) efectivo, Peso por grano (PG) y producción de biomasa hasta R6 (BM R6) y entre el período R3-R6 (BM R3-R6). Datos correspondientes a los híbridos DK692 MG, DK664 MG y DK F880 liberados en 2010, 1993 y 1965 respectivamente con tratamientos de sombreado en el período R4 (SLL) y los testigos sin sombreado (T). Datos correspondientes al Experimento 5.

Híbrido	Tratamiento	NG $pl^{-1}$	TCG	Demanda	D LL	PG	BM R6	BM R3-R6	R F/D
DK F880	SLL	439	6.5	2.86	45	301	2586	866	1.58
DK F880	T	398	6.7	2.66	49	316	2498	778	1.53
DK664 MG	SLL	554	6.3	3.47	48	304	2827	1180	1.39
DK664 MG	T	560	6.5	3.62	47	315	2675	1028	1.11
DK692 MG	SLL	653	6.2	4.02	44	249	2750	1032	1.2
DK692 MG	T	665	7.0	4.62	40	272	2728	1010	1.03
ANOVA	Híbrido	*** (51)	NS	*** (0.45)	NS	*** (14)	*(116)	*(139)	.(0.28)
	Tratamiento	NS	NS	NS	NS	.(12)	NS	NS	NS
	H*T	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

.  $p \leq 0.05$        $\delta$  Se indica el LSD para los  $p \leq 0.05$   
\*  $p \leq 0.01$        $\nabla$  NS no significativo  
\*\*  $p \leq 0.001$   
\*\*\*  $p \leq 0.0001$

La demanda conjunta de la espiga (i.e.  $NG \times TCG$ ) difirió entre híbridos y densidades, en el Exp. 4 el híbrido DK190 MG tuvo mayor demanda conjunta que los híbridos

liberados previamente en cualquier densidad de plantas (Exp. 4; Tabla 5.1). En el experimento 5 el híbrido más moderno presentó mayor demanda conjunta que los híbridos más antiguos y el híbrido DK664 MG presentó mayor demanda conjunta que el híbrido DKF880 condición de radiación solar incidente (Exp. 5; Tabla 5.2). La demanda conjunta de la espiga se incrementó en el período 1965-2010 a razón de  $1.21\% \text{ año}^{-1}$  (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). La mayor demanda de asimilados por la espiga en el híbrido moderno respecto de los antiguos se correspondió principalmente con un incremento en el NGP y no con un incremento en TCG (Tabla 5.1 y

Tabla 5.2).

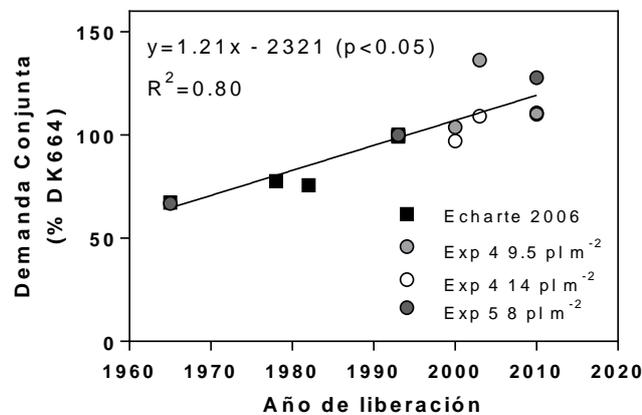


Figura 5.2. Demanda conjunta por planta (a) en función del año de liberación de los híbridos para los experimentos 4 (9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup>) y 5 (testigo, 8 pl m<sup>-2</sup>) y los datos tomados de Echarte et al., (2006). Los valores de cada experimento se relativizaron al valor del híbrido DK664. Los datos corresponden a los Experimentos 4 y 5 y al trabajo de Echarte et al., (2006).

La fuente, estimada como la diferencia de biomasa producida entre R3 y R6 difirió entre genotipos en los Exp 4 y 5. EL híbrido DK692 MG y DK682 MG presentaron mayor BMR3R6 que el híbrido DK664 MG en cualquier densidad de plantas (Exp. 4; Tabla 5.1). En cambio, en el Exp 5 los híbridos DK692 MG y DK664 MG presentaron mayor BMR3R6 que el híbrido DKF880 en cualquier condición de radiación solar incidente (Exp. 5; Tabla 5.2). La fuente no presentó un incremento significativo en el período 1965-2010, a través de los dos experimentos y el experimento presentado en Echarte et al., (2006; Figura 5.2).

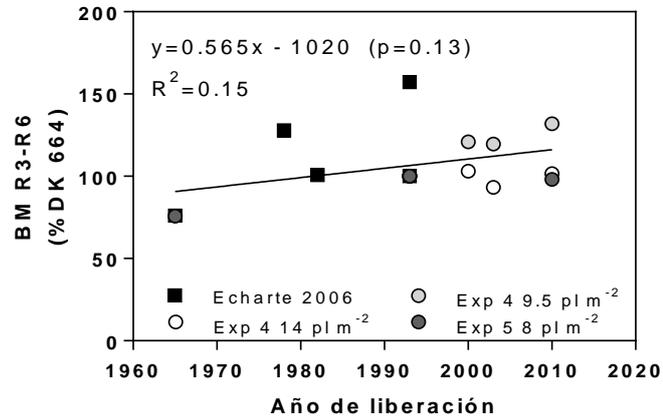


Figura 5.3. Fuente (BM R3-R6) estimada como la producción de biomasa entre R3 y R6 en función del año de liberación de los híbridos para los experimentos 4 (9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup>) y 5 (8 m<sup>-2</sup>). Los valores de cada experimento se relativizaron al valor del híbrido DK664.  $y = 0.565x - 1020$  ( $R^2 = 0.15$ ;  $p = 0.13$ ). Los datos corresponden a los Experimentos 4 y 5 y al trabajo de Echarte et al., (2006).

La relación fuente-destino no disminuyó significativamente en el período 1965-2010 (Figura 5.4,  $p = 0.07$ ). Se encontraron diferencias significativas entre híbridos sólo en el Exp. 5, que incluyó al híbrido liberado en 1965. Este híbrido presentó una relación F/D mayor que los liberados posteriormente, pero a partir de 1993 no se encontraron diferencias entre híbridos.

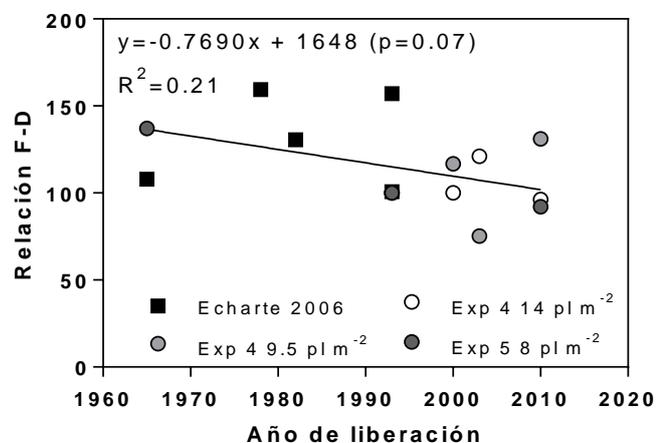


Figura 5.4 Relación fuente-destino en función del año de liberación de los híbridos para los experimentos 4 (9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup>) y 5 (testigo, 8 pl m<sup>-2</sup>). Los valores de cada experimento se relativizaron al valor del híbrido DK664. Los datos corresponden a los Experimentos 4 y 5 y al trabajo de Echarte et al., (2006).

El PG se redujo por el tratamiento de sombreado ( $p < 0.05$ ; Tabla 5.2) de la misma manera para todos los híbridos (interacción híbrido\*tratamiento de sombreado NS; Tabla 5.2). Sin embargo, dicha reducción tendió a ser mayor en el híbrido moderno (8.5%), que en el híbrido liberado en 1993 (3.5%) y que en el híbrido más antiguo (4.7%). El sombreado de corta duración durante el período de llenado de los granos no modificó la producción de biomasa medida en R6 ni la acumulación de biomasa en el período entre R3 y R6 (

Tabla 5.2).

El contenido de azúcares en tallo del híbrido de más reciente liberación (DK692) y del de liberación intermedia (DK664) fue mayor en R1 y en R3, pero menor en R6 respecto del híbrido antiguo (DKF880; testigos Tabla 2.3). El sombreado de corta duración durante el período de llenado de los granos redujo el contenido de azúcares en tallo respecto del testigo en los tres híbridos, sólo en el momento en el que fue aplicado el tratamiento de sombreado (i.e. R4-5; Tabla 5.3). La removilización de azúcares entre R3 y R4-5 fue mayor en el híbrido de más reciente liberación que en el más antiguo ( $P < 0.05$ ; Tabla 5.3).

Tabla 5.3. Contenido de azúcares en los tallos de las plantas en 4 momentos diferentes, R1, R3, R4-5 y R6 y diferencia en el contenido de azúcares entre R4-5 y R3, para los híbridos DK692 MG, DK664 MG y DK F880 liberados en 2010, 1993 y 1965 respectivamente bajo tratamientos de sombreado en el período R4 y sin sombreado (testigos). Tabla adaptada de la tesis de grado en curso de Martínez Dalmas. Datos analizados del experimento 5.

Híbrido	Tratamiento	Contenido de azúcares en tallo ( $\text{g m}^{-2}$ ) en				
		R1	R3	R4-5	R6	R4-5 - R3
DK F880	SLL	82.6	125.5	78.8	114.7	46.7
DK F880	T	115.8	208.5	179.6	173.1	29.0
DK664 MG	SLL	174.8	288	128.9	74.3	159.1
DK664 MG	T	184.3	275	235.7	72.4	38.2
DK692 MG	SLL	168.6	245.5	53.6	66.9	191.9
DK692 MG	T	161.4	247.6	120.8	64.1	126.9
Promedio	DK F880	99.2	167	129.2	143.9	37.9
De	DK664 MG	179.6	281.5	182.3	73.4	98.7
tratamiento	DK692 MG	165	246.6	87.2	65.5	159.4
<i>ANOVA</i>		<i>Híbrido</i>				
		** (48.2)	* (76.4)	** (35.4)	*(37.9)	.(91.6)
		<i>Tratamiento</i>				
		NS	NS	*** (28.9)	NS	NS

	H*T	NS	NS	NS	NS	NS
. $p \leq 0.05$	δSe indica el LSD para los $p \leq 0.05$					
* $p \leq 0.01$	¶NS no significativo					
** $p \leq 0.001$						
*** $p \leq 0.0001$						

La cantidad de azúcares del tallo que se removilizó entre R3 y R4-5 varió entre 1.8 g CH<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> y 12 g CH<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> a través de híbridos y tratamientos. Dicha variable se incrementó con el año de liberación del híbrido, tanto para en el testigo y como para el tratamiento sombreado (Figura 5.5).

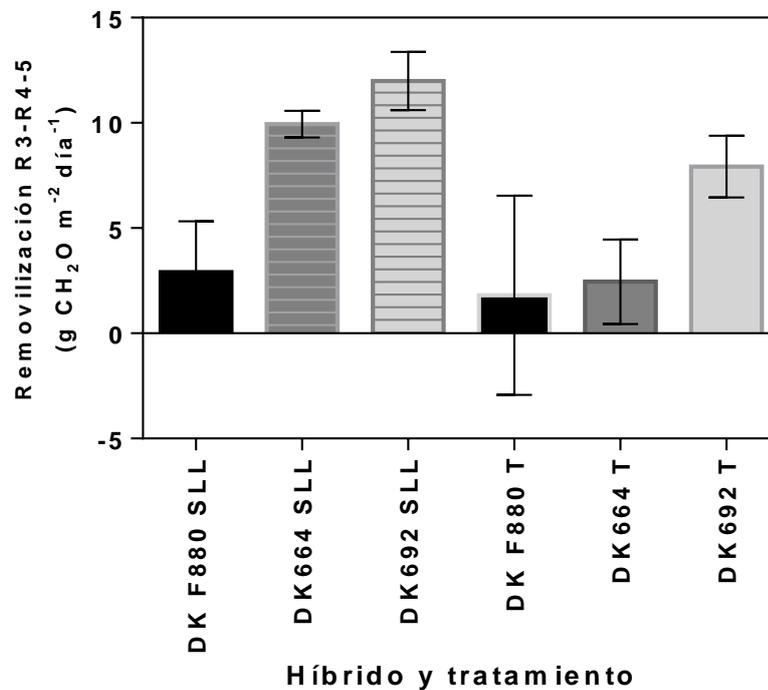


Figura 5.5. Removilización de azúcares durante el período R3 a R4-5 para los híbridos para los híbridos DK F880 (barras negras), DK664 (barras grises oscuras) y DK 692 (barras grises claras) en las parcelas sombreadas (SLL) y en las parcelas testigo (T). Cada valor corresponde a la media de cada tratamiento en la densidad de 8 pl m<sup>-2</sup> del Exp. 5. Se indica el intervalo de confianza del 95% en líneas sólidas negras.

### 5.3.3 Tasas instantáneas de crecimiento del grano y reducción de las reservas en el tallo

Un ajuste sigmoideo representó mejor la relación entre PG y días desde emergencia, respecto del ajuste lineal plateau (RMSE más bajos y valores R2 más altos, no mostrado; Figura 5.6). Las TCG instantáneas máximas, calculadas a partir de la ecuación sigmoidea ocurrieron a los 97, 95 y 94 días después de la emergencia (Coeficiente  $X_m$ ;

Tabla 5.4; en correspondencia con 27, 26 y 26 DDF) para los híbridos DK692MG, DK664MG y DKF880, respectivamente. Estas tasas fueron mayores para el híbrido de más reciente liberación ( $45.4 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  o  $5.7 \text{ g pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), intermedia para el híbrido DK664MG ( $37.0 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  o  $4.6 \text{ g pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) y menores para el híbrido más antiguo ( $25.7 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  o  $3.2 \text{ g pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ). El desbalance (i.e. mayor crecimiento de los granos que de la planta) entre la tasa de crecimiento instantánea de los granos y de la planta se inició a los 87, 87 y 102 DDE para los híbridos DK692, DK664 y DKF880, respectivamente (o 17, 18 y 34 DDF, respectivamente). En los dos híbridos modernos se evidenció la caída del contenido de azúcares en el tallo a partir de esta fecha (Figura 5.6). El desbalance acumulado de biomasa desde el período en que la tasa de crecimiento de los granos superó a la tasa de crecimiento de la planta fue de 422.5, 218.7 y 99.3  $\text{g m}^{-2}$  para los híbridos DK692MG, DK664MG y DKF880, respectivamente. El crecimiento de la planta se correspondió con un 68%, 78% y 79% de la demanda de las espigas durante ese período para los mismos híbridos. A pesar de esto, la interacción entre híbrido y tratamiento de sombreado en la removilización de azúcares durante el período R3-R6 no fue significativa.

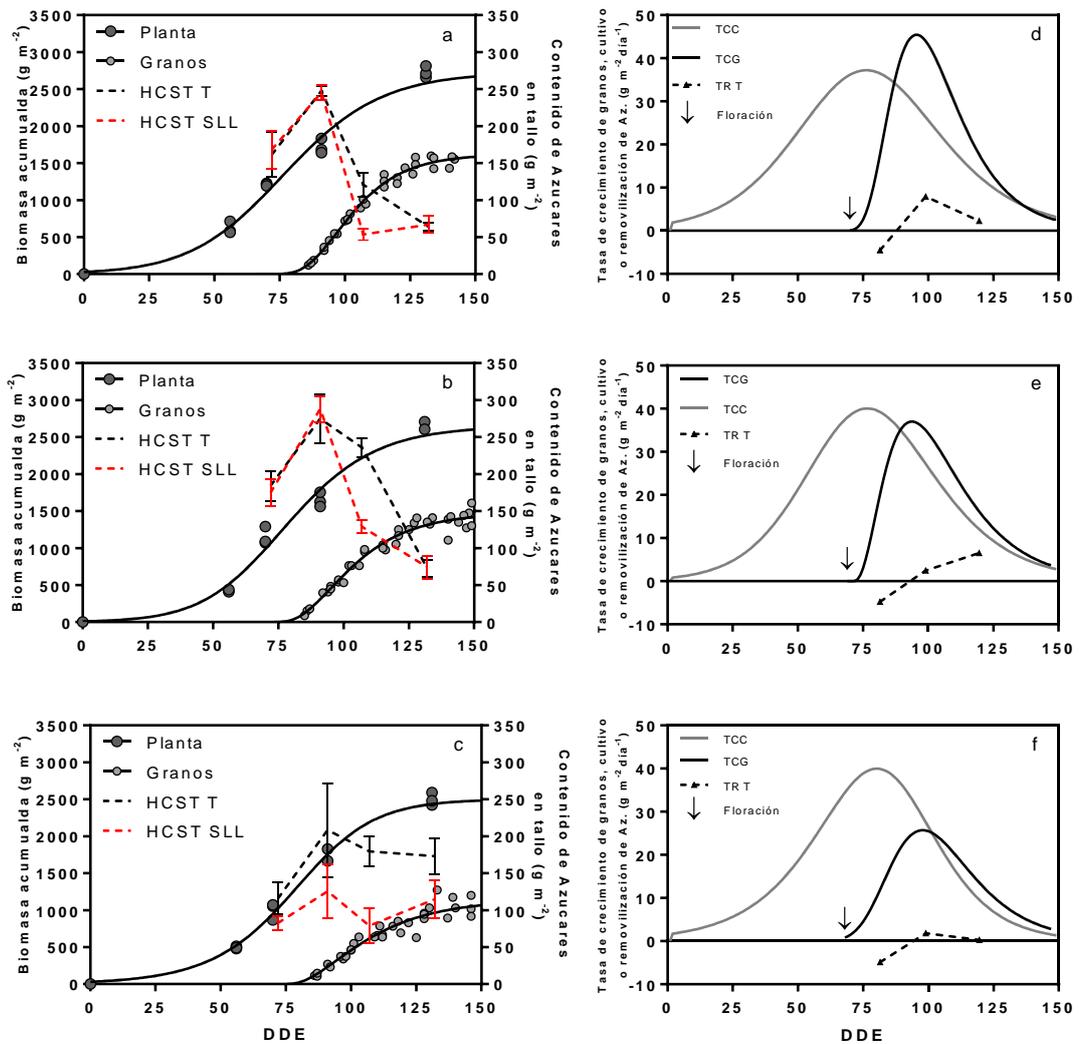


Figura 5.6. Biomasa del cultivo (Círculos llenos color gris oscuro), biomasa de granos (Círculos llenos color gris claro) por m<sup>-2</sup> para los híbridos DK692 MG (a), DK664 MG (b) y DK F880 (c). En línea llena se indican las funciones sigmoideas asimétricas (Richards 1969; Ec 5.1) para la biomasa del cultivo y de los granos en función de los días después de emergencia (DDE). Y en línea cortada negra y roja se indican los contenidos de hidratos de carbono solubles en tallo (HCST) de las parcelas testigo (T) y sombreadas (SLL), respectivamente para los mismos híbridos. Tasa de crecimiento del cultivo (TCC) (línea color gris), tasa de crecimiento de los granos (TCG) (línea color negro), en función de los días después de emergencia (DDE) y tasa de removilización de azúcares (en símbolos negros unidos por línea punteada) para los híbridos DK692 MG (d), DK664 MG (e) y DK F880 (f). El área sombreada de las figuras d, e y f indican el momento del sombreado. La flecha descendente indica el momento de floración para cada híbrido en el tratamiento testigo (Figuras d, e y f). Los datos corresponden a las parcelas testigo del experimento 5.

Tabla 5.4. Coeficientes de las Funciones Sigmoideas asimétricas (Ec. 5.1) para la biomasa expresada en  $\text{g m}^{-2}$  de los granos y de la planta en función de los días después de la emergencia. Los datos corresponden a los híbridos DK692MG, DK664MG y DKF880 sembrados a  $8 \text{ pl m}^{-2}$  en el Experimento 5.

Coeficiente	Granos			Planta		
	DK692	DK664	DKF880	DK692	DK664	DKF880
wmax	1622	1476	1145	2730	2650	2500
v	-0.1107	-0.2665	-0.4038	0.8103	0.6614	1.345
k	0.07192	0.05886	0.04765	0.05134	0.0541	0.07067
xm	97	95	94	76	76	80

#### 5.4 DISCUSIÓN

El PG fue menor en el híbrido AW190 MG en el Exp. 4 que el híbrido DK664 MG en cualquier densidad de plantas (Tabla 5.1) y el híbrido DK692 MG que los híbridos más antiguos sólo en el Exp. 5 en cualquier condición de radiación solar (Tabla 5.2). Asimismo, el PG no presentó tendencias claras a través de las décadas cuando se comparó el PG de los híbridos en su densidad óptima para rendimiento en grano (Capítulo 2; Figura 2.6). La similar TCG media del período del llenado efectivo en híbridos liberados en los últimos 45 años, al menos en las condiciones en que se realizaron estos experimentos concuerda con reportes previos donde no se encontraron tendencias claras en TCG media entre híbridos liberados en el período 1965-1993 (Echarte et al., 2006). Similares TCG medias entre híbridos de distinto año de liberación indican que el tamaño potencial de los granos no habría sido modificado. Se ha sugerido una estrecha asociación entre el tamaño potencial del grano y la tasa de crecimiento para distintos híbridos de maíz (Jones et al., 1996; Echarte et al., 2006; Gambín et al., 2006). Disminuciones en la disponibilidad de recursos durante el llenado de granos que no afectan la capacidad de los destinos, no modifican la tasa de llenado debido a la capacidad de removilizar reservas que presenta el cultivo de maíz (Andrade y Ferreiro, 1996; Andrade et al., 1996; Olmedo Pico, 2014). Así, variaciones en la DLL tampoco se asociaron con las variaciones en PG a través de híbridos y entre tratamientos, en cada experimento (Tablas 5.1 y 5.2). El hecho de haber encontrado diferencias en el PG pero no en sus componentes debido al efecto del sombreado podría justificarse por el método de estimación de la tasa y la duración del llenado (Coeficientes de la relación lineal-plateau) y al mayor error del muestreo de las diferentes plantas para construir la curva de peso del grano en función los días en

post-floración (Egli, 1998). En cambio, el valor del peso de los granos se obtiene de una única muestra de un mayor número de plantas en un solo momento del ciclo del cultivo.

La demanda de asimilados aumentó a través de las décadas a razón de 1.21% año<sup>-1</sup> (Figura 5.1), este incremento fue el resultado de un incremento significativo en el NGP (Tablas 5.1 y 5.2). La producción de biomasa durante el llenado efectivo (R3-R6) fue superior en los híbridos modernos que en los antiguos (Tabla 5.1 y 5.2), pero su incremento a través de los años no presentó una tendencia marcada como la demanda conjunta de asimilados ( $p=0.13$ ; Figura 5.2). La mayor biomasa producida durante el llenado efectivo de los granos en un híbrido moderno que en uno antiguo, se ha asociado con una mayor capacidad de mantener altas tasa de fotosíntesis por más tiempo (Echarte et al., 2008). Esto podría estar asociado con un menor retrocontrol de la fotosíntesis dada la mayor demanda conjunta de los destinos en los híbridos modernos respecto de los antiguos (Figura 5.2). Un resultado que apoya estas afirmaciones es el alto valor de reservas con la que el híbrido más antiguo alcanzó la madurez fisiológica (Tabla 5.3), que fue significativamente mayor que en híbridos más modernos. Esto indicaría que el híbrido antiguo tiene, durante el período de llenado de granos un exceso de fuente en relación a demanda de los destinos reproductivos. La relación fuente destino del híbrido más antiguo es mayor que la del híbrido más moderno (Tabla 5.2). Es decir que el híbrido actual tiene una menor cantidad de asimilados disponibles por grano que los híbridos más antiguos, en concordancia con similares conclusiones de Echarte et al., (2006).

Un sombreado de corta duración y de leve intensidad redujo 41% la radiación incidente durante 6 días en el llenado efectivo de los granos y promovió leves reducciones en el PG (Tablas 5.1 y 5.2). Las reducciones en el PG no difirieron entre híbridos (interacción híbrido x tratamiento de sombreado no significativa). Otros trabajos reportaron mayores disminuciones de PG ante reducciones de fuente más drásticas, que permitieron a su vez detectar diferencias significativas en la respuesta del PG entre híbridos del 93 y del 65 (Echarte et al., 2006). Además, estudios recientes mostraron que sombreados de corta duración pero de mayor intensidad (reducción del 74% de la RFA) que el utilizado en este trabajo (41%) disminuyeron en gran medida el PG en híbridos modernos (Cerrudo et al., 2013; Olmedo Pico, 2014). Esto indicaría un mayor deterioro de la relación fuente-destino en los híbridos actuales que resultaría en

una mayor susceptibilidad del PG ante disminuciones en los recursos disponibles. Pero no pudimos detectarlo en el peso de los granos en nuestro experimento.

En condiciones normales de crecimiento (i.e. parcelas testigos de Exp. 5) la removilización de azúcares desde el tallo en el período entre R3 y R4-5 fue superior en el híbrido moderno (i.e. removilizaron  $7.9 \text{ g CH}_2\text{O m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) respecto del de los híbridos de liberación intermedia ( $2.5 \text{ g CH}_2\text{O m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  de removilización) y del más antiguo ( $1.8 \text{ g CH}_2\text{O m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  de removilización;  $p < 0.05$ ). La reducción de la radiación disponible por un corto período de tiempo resultó en pequeñas reducciones en el PG, y la removilización de azúcares desde el tallo no se afectó por el tratamiento de sombreo, ya que las parcelas testigo también presentaron disminuciones en las reservas (Figura 5.5). La reducción en el peso de los granos fue similar en todos los híbridos, pero la removilización de azúcares del tallo fue mayor en híbridos modernos. Evitando así mayores reducciones en el PG en los híbridos modernos. Entonces, estos híbridos dependerían de este mecanismo para suplir de asimilados a los granos aún en condiciones normales de crecimiento.

El análisis de las TC instantáneas de los granos y de la planta es una metodología original (Figura 5.4) de estudio de la relación fuente-destino que permitió identificar los momentos en los que se produjeron los desbalances entre la capacidad de la fuente y la capacidad de la demanda. Para el híbrido de año de liberación intermedia y el híbrido moderno, el desbalance (mayor crecimiento del grano que crecimiento de la planta se produjo más temprano (17 y 18 DDF) que para el híbrido más antiguo (34 DDF). Esto indica que las reservas de asimilados comenzaron a consumirse más tempranamente en los híbridos modernos limitando la capacidad buffer de los híbridos para soportar estreses a mitad de llenado efectivo de los granos (Cerrudo et al., 2013). Esto cobra particular importancia en zonas donde las condiciones de radiación y temperatura se deterioran durante el llenado de los granos (i.e. Latitudes altas, siembras tardías). En estos escenarios, un alto número de granos fijados por planta promueven plantas menos estables durante el llenado de los granos.

Para que la estabilidad en el peso de los granos se sostenga en híbridos de mayor potencial NGP, es deseable que la producción de biomasa durante el llenado se incremente. Algunas de las vías propuestas para lograr estos incrementos incluyen, aumento en el área foliar verde (i.e. stay Green funcional) (Antonietta et al., 2014), mantenimiento de la tasa fotosintética alta y similar a la del período crítico durante más tiempo, mayor eficiencia al transferir asimilados desde la fuente hacia los granos

(Chen et al., 2016), aumentar la capacidad fotosintética potencial, aunque ha sido descrita como una vía poco probable para lograr incrementos de los rendimientos (Tollenaar y Lee, 2011).

Finalmente, los híbridos modernos alcanzan valores de rendimiento superiores a las 15 tn y además como se ha visto en el Capítulo 3 estos rendimientos a través de los ambientes sólo se lograron con altos pesos de los granos (Figura 3.14). Los resultados de este Capítulo indican que un estrés leve durante el llenado de los granos puede producir la reducción del peso de los granos (Tabla 5.3). Entonces, el peso de los granos es inestable particularmente cuando las condiciones durante el período crítico fueron buenas para la fijación de los granos y cuando la relación fuente destino es baja durante el llenado de los granos.

## **5.5 CONCLUSIONES**

En este capítulo se extendió el período analizado hasta el año 2010 de las variables que determinan el PG (tasa de crecimiento del grano, duración del llenado etc...), respecto de trabajos anteriores. Las variaciones en PG a través de híbridos y tratamientos de densidad de plantas o sombreos no se asociaron con variaciones en la duración del llenado efectivo de granos ni con la tasa de crecimiento de los granos media del período. La demanda conjunta de la espiga aumentó a través de los años debido principalmente a un incremento en el número de granos por plantas. Asimismo, la fuente de asimilados durante el llenado de granos fue mayor en híbridos modernos que en híbridos antiguos, pero sin una tendencia a incrementarse muy clara en los últimos 45 años. En cambio, la demanda conjunta de la espiga se incrementó a través de las décadas. En consecuencia, la relación fuente-destino de los híbridos modernos se deterioró respecto de los híbridos antiguos. Estos resultados permiten no rechazar la Hipótesis 7 que indica que “En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010 la relación fuente-destino disminuyó a través de los años”. Asimismo, reducciones en la radiación disponible por cortos períodos de tiempo promovieron leves reducciones en el PG de los híbridos liberados en distintas décadas; y aunque la reducción del PG en el híbrido moderno tendió a ser levemente mayor que aquella en los híbridos de liberación anterior no hay suficientes evidencias para no rechazar la Hipótesis 8 que indica que “Disminuciones en la radiación solar disponible durante períodos cortos en el llenado efectivo de los granos, reducen el peso de los granos en mayor medida en los híbridos actuales que en los antiguos”. Es probable que la intensidad y/o duración del tratamiento aplicado no haya permitido diferenciar

respuestas del PG ante reducciones en radiación solar, entre híbridos. Se destacó también, una mayor removilización de azúcares del tallo durante el llenado efectivo del grano en el híbrido moderno que en el híbrido antiguo, en cualquier condición de disponibilidad de recursos. Por lo tanto, no se rechaza la Hipótesis 9 que indica que “La removilización de azúcares del tallo es mayor en híbridos actuales que en híbridos antiguos ante disminuciones en la radiación solar disponible durante períodos cortos en el llenado efectivo de los granos”. Es probable, asimismo, que la mayor capacidad de removilización de reservas del tallo en el híbrido moderno haya evitado mayores reducciones de PG ante disminuciones en la disponibilidad de recursos; contribuyendo a las similares reducciones de PG ante disminuciones en la radiación incidente durante cortos períodos de tiempo en el llenado de granos. Estos resultados concuerdan con la mayor variación en el peso de los granos ante variaciones en el ambiente encontrada en el capítulo 3 (Figura 3.13; Figura 3.14 y Figura 3.16a y b), los híbridos modernos tuvieron mayores variaciones en el peso de los granos y también mayor asociación del rendimiento con el peso de los granos que los híbridos más antiguos.

## 6 CAPITULO V

### 6.1 RESUMEN DE RESULTADOS Y PERSPECTIVAS FUTURAS.

En esta tesis se abordaron estudios a escala de cultivos, de planta y de órganos que aportaron información acerca de la determinación del rendimiento y sus componentes, en híbridos de maíz liberado en los últimos 45 años y que contribuyen a entender los mecanismos involucrados en una mayor estabilidad del rendimiento ante variaciones en la disponibilidad de recursos por planta. Todas las características evaluadas pueden encontrarse en la Tabla 6.1.

Se determinó la densidad óptima de plantas para alcanzar el máximo rendimiento en grano (i.e. rendimiento potencial) en híbridos de maíz liberados en los últimos 45 años, y se demostró que la misma no presentó una tendencia clara a través de las décadas (Tabla 2.4). Por lo tanto, se rechaza la hipótesis que indica que *“En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010, la densidad óptima para determinación del rendimiento se incrementó”*. Este hallazgo no sólo es novedoso, sino que además permitió realizar comparaciones entre híbridos utilizando las densidades de plantas que permitían lograr el rendimiento potencial de cada híbrido. Este tipo de estudios no había sido realizado anteriormente y en este contexto, se evidenció que el rendimiento potencial se incrementó a una tasa promedio de 0.83% año<sup>-1</sup> entre 1965 y 2010 (i.e. equivalente a 107 kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>; **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Asimismo, se destacó que el número de granos fijados por unidad de área fue el componente numérico que más contribuyó al incremento en el rendimiento potencial (i.e. incrementó a una tasa de 1.045% año<sup>-1</sup> o 53 granos m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>; **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**; Tabla 6.1). Por lo tanto, no se rechaza la hipótesis *“El rendimiento potencial aumentó y esto principalmente se explica por un incremento en el número de granos”*. Ambos determinantes ecofisiológicos del rendimiento (i.e. producción de biomasa e índice de cosecha) se incrementaron entre 1945 y 2010 (Figura 2.5) y contribuyeron al rendimiento potencial; y si bien se confirmaron trabajos previos acerca del gran aporte del incremento en el índice de cosecha al incremento del rendimiento en el período 1982-1993, fue claro que la producción de biomasa ha promovido los incrementos en el rendimiento en los últimos 15 años del período evaluado (Figura 2.5; Tabla 6.1). Más aún, resultados de este trabajo indican un posible valor límite para el IC de alrededor de 0.52. Aunque

existen trabajos que indican que el IC podría seguir incrementarse en híbridos de maíz sin pérdidas en el rendimiento (Huetsch et al., 2017) y existen maíces enanos o “Dwarf” en los que el índice de cosecha sería más elevado. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis *“El índice de cosecha es el determinante ecofisiológico que más contribuyó al aumento en el rendimiento”*. A su vez, el conocimiento de la densidad óptima para el rendimiento en grano de cada híbrido (Tabla 2.4) permitió evaluar la respuesta del rendimiento y sus componentes ante variaciones en la densidad por encima (Figura 3.8 y 3.9) o por debajo (Figura 3.10 y 3.11) de dicho valor, y realizar comparaciones entre híbridos liberados en distintas décadas. Se destacó un mejor comportamiento de los híbridos actuales respecto de los más antiguos ante reducciones en la densidad de plantas por debajo de la densidad óptima (Figura 3.11). Así, similares reducciones en la densidad de plantas promovieron mermas del rendimiento de aprox. 3000 kg ha<sup>-1</sup> en el híbrido más antiguo, pero de tan sólo 1000 kg ha<sup>-1</sup> en los híbridos más actuales. Esta mayor plasticidad reproductiva en los híbridos modernos puede tener importantes implicancias para los sistemas de producción, desde permitir la reducción en el número de semillas sembradas y reducir el costo de siembra sin mayores castigos en la productividad, así como considerar la siembra del cultivo en zonas marginales que requieren reducidas densidades de plantas y capacidad de respuesta a condiciones favorables, entre otras. Adicionalmente, resultados de este trabajo evidenciaron una mayor tolerancia del rendimiento ante incrementos en la densidad de plantas en híbridos modernos respecto de híbridos antiguos (Figura 3.8 y 3.9), confirmando estudios previos con híbridos liberados hasta 1993 (e.g. Echarte et al., 2000) y aportando información aún no conocida, acerca del comportamiento en híbridos liberados en el último período de 15 años. Un hallazgo de esta tesis fue poder asociar esa mayor tolerancia del rendimiento ante reducciones en la densidad de plantas (Parámetro B2) con una mayor estabilidad del rendimiento ante variaciones en la calidad del ambiente (Coeficiente CV, Figura 3.12b). En esta tesis se logró caracterizar la estabilidad del rendimiento en híbridos liberados en Argentina en los últimos 45 años, a partir de datos generados por una compañía semillera en ensayos multi-ambientes y por medio de diferentes índices. Se comprobó que los híbridos modernos presentan mayor estabilidad del rendimiento ante variaciones en la calidad del ambiente que los híbridos antiguos. Se concluyó que los híbridos que toleran altas densidades presentan un buen comportamiento en un amplio rango de ambientes. Los coeficientes B2 tuvieron una asociación positiva con el coeficiente CV de estabilidad ambiental. Este hallazgo remarca la utilidad y relevancia de utilizar altas densidades

de siembra como técnica de evaluación para testear híbridos para retroalimentar los métodos de selección y combinación de líneas endocriadas para generar nuevos híbridos experimentales que realimentan la evaluación multiambiente para finalmente elegir unos pocos sobre un gran número en el origen del programa. Por lo tanto, no se rechazan las hipótesis planteadas en este capítulo, que indican que (i) “La estabilidad del rendimiento aumentó a través de las décadas, en híbridos liberados entre 1965 y 2010 en Argentina”, y (ii) “La estabilidad ambiental se asoció con la tolerancia a altas densidades de siembra”. Por último, el aumento en estabilidad del rendimiento ambiental a través de los años (Capítulo 3) en conjunto con el aumento en el rendimiento potencial a través de los años (Capítulo 2), indican que ambos mecanismos contribuyeron a los incrementos en el rendimiento medio de maíz en Argentina.

Un componente clave en el incremento del rendimiento y en su estabilidad a través de ambientes y densidades, en híbridos liberados en distintas décadas fue el número de granos (NG). Por lo tanto, en esta tesis se prestó especial importancia al estudio de los mecanismos ecofisiológicos involucrados en la mayor capacidad de fijar granos de los híbridos modernos respecto de los antiguos, en ambientes con distinta disponibilidad de recursos (Capítulo 4). De los determinantes del NGP (TCP, NGP/TCP y TCE; Figura 1.3) se encontró que la TCP presentó diferencias entre híbridos, pero no mostró una tendencia clara a través de los 45 años, aunque se observaron moderados incrementos (10%) en híbridos liberados desde 2003 probablemente asociados con una reducción de la variabilidad fenotípica en TCP en híbridos modernos (Figura 4.2b). El NGP/TCP se incrementó a través de los años (Figura 4.4). Además, la TCE fue mayor en el híbrido de más reciente liberación que en el más antiguo liberado en 1965 (Tabla 4.3), en concordancia con trabajos previos Echarte et al. (2004), pero fue similar o no presentó tendencias claras entre híbridos liberados desde 1993 (Exp. 3 y 4; Tabla 4.3). Este similar crecimiento de espigas durante el período crítico entre híbridos del último período (Figura 4.5) coincide con el similar índice de cosecha entre dichos híbridos (i.e. índice de cosecha; Figura 2.5). Fue claro, entonces, que un mayor NGP/TCP se logró a partir de un incremento en la cantidad de granos fijados por unidad de biomasa asignada a espiga (NGP/TCE; Figura 4.6). Por lo tanto, se rechaza la hipótesis propuesta *“La tasa de crecimiento de espiga durante el período crítico para determinación del número de granos aumentó en híbridos liberados entre 1965 y 2010”*.

En cuanto a los atributos de la relación NGP-TCP asociados con el incremento en NGP/TCE se destacó la disminución de la curvatura de la relación NGP-TCP a través de las décadas (coeficiente K1 de la relación NGP-TCP; Figura 4.8) lo que significó que la misma reducción en tasa de crecimiento de la planta produjo una reducción menor en el número de granos en los híbridos modernos que en los híbridos antiguos. Se encontraron además, indicios de que los umbrales de TCP para fijar granos disminuyeron en los híbridos modernos, ejemplificado con el mayor número de granos fijados con plantas creciendo en TCP entre 1 y 2 g pl<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> y con el menor número de plantas estériles o con menos de 100 granos encontradas en estos híbridos. A su vez, reducciones en la disponibilidad de recursos debidos a la disminución en la radiación solar incidente (i.e. sombreos) generaron reducciones en la TCP y en el NGP acordes a las esperadas según las relaciones NGP-TCP caracterizadas para cada híbrido. Las disminuciones, sin embargo, fueron mayores en el híbrido antiguo que en el moderno. Entonces, esta tesis aportó evidencias que indican que la mayor capacidad de híbridos actuales de fijar un alto NGP ante estreses puntuales se relaciona con las características de la relación NGP-TCP (i.e. el menor grado de curvatura; Figura 4.10). Entonces, no se rechaza la hipótesis que indica *“La reducción en el número de granos debida a un sombreo en el período crítico es mayor en híbridos antiguos que en híbridos modernos, debido a que aquellos presentan mayor curvatura en las relaciones NGP-TCP que los híbridos modernos”*.

Resultados de esta tesis denotaron la cada vez mayor relevancia del componente PG en la determinación de la respuesta del rendimiento ante variaciones en la disponibilidad de recursos por planta (Figura 3.13 y 3.14). Resultados novedosos de esta tesis demostraron un marcado incremento de la demanda de los destinos reproductivos a través de los últimos 45 años (Figura 5.1) pero menores aumentos y con tendencias menos claras en la fuente de asimilados durante el llenado de los granos (i.e. biomasa producida entre R3 y R6; Figura 5.2). Esto originó un creciente desbalance entre la tasa de crecimiento de la espiga y la tasa de crecimiento de la planta durante el llenado de granos con los años de liberación de los híbridos (Tabla 5.2). En base a estos resultados no se rechaza la Hipótesis que indica que *“En híbridos de maíz liberados en Argentina entre 1965 y 2010 la relación fuente-destino disminuyó a través de los años”*.

Asimismo, por primera vez se demostró una mayor relevancia del aporte de las reservas de azúcares del tallo al llenado de los granos en los híbridos modernos

respecto de antiguos, que contribuiría a evitar mayores reducciones en PG ante estreses durante el llenado de granos (Figuras 5.5 y 5.6). Por lo tanto, no se rechaza la Hipótesis que indica que “La removilización de azúcares del tallo es mayor en híbridos actuales que en híbridos antiguos ante disminuciones en la radiación solar disponible durante períodos cortos en el llenado efectivo de los granos”. Los resultados de este trabajo destacan la mayor capacidad de rendir de híbridos modernos que de híbridos antiguos en cualquier condición de disponibilidad de recursos, mediada principalmente por una mayor capacidad de fijar granos. Sin embargo, esto habría resultado en mayores desbalances en la relación fuente-destino en los híbridos modernos, lo que promovería una mayor susceptibilidad del PG ante estreses durante el llenado de granos en estos híbridos.

En síntesis, esta tesis presenta contribuciones originales en aspectos metodológicos y en relación con los conocimientos de la ecofisiología del maíz. Entre los aportes metodológicos se destacan i) la ampliación del rango de estudio de híbridos de diferentes décadas hasta el año 2010, ii) las comparaciones de rendimiento potencial, número y peso de los granos, producción de biomasa e índice de cosecha en condiciones de densidad óptima para cada híbrido, iii) la caracterización de la estabilidad ambiental con ensayos ubicados en un amplio rango de condiciones ambientales considerando la densidad óptima de cada híbrido en cada ambiente, iv) la determinación de la tolerancia a altas densidades de plantas de manera sencilla y precisa a través de parámetros de las curvas de ajuste, y v) la utilización de una metodología novedosa para analizar los desbalances instantáneos entre la demanda y la fuente durante el llenado de granos.

Entre los aportes al conocimiento de la ecofisiología del cultivo presentados en esta tesis resaltan que a través de las décadas de mejoramiento genético los híbridos incrementaron i) el rendimiento potencial y su componente número de granos, ii) la estabilidad del rendimiento a través de ambientes, iii) la tolerancia a altas densidades de plantas y iv) la capacidad de los destinos reproductivos. Se encontró además una asociación positiva entre la estabilidad ambiental y la tolerancia a altas densidades de siembra para los híbridos evaluados. Por otro lado, se identificaron los mecanismos que posibilitaron la mayor tolerancia a altas densidades de siembra, destacándose una mayor fijación del número de granos por unidad de tasa de crecimiento de planta y de espiga y una reducción en la curvatura de la relación NGP-TCP para los híbridos modernos, v) Finalmente, se encontró que el incremento en la capacidad de los

destinos no fue acompañado por un incremento de la misma magnitud en la fuente de asimilados. En consecuencia, la relación fuente-destino de híbridos modernos fue menor a la de híbridos antiguos y los híbridos modernos presentaron un aporte de mayor magnitud de reserva del tallo para suplir la demanda de asimilados. Un hallazgo de esta tesis fue poder asociar la estabilidad ambiental y la tolerancia a altas densidades de siembra, denotando que las densidades supra óptimas son sucedáneas de estrés ambiental. El concepto de utilizar altas densidades de siembra en el testeo de híbridos y líneas tuvo y tendrá alta implicancia como práctica agronómica en los planes de mejoramiento genético para aumentar la estabilidad del rendimiento ante un amplio rango de ambientes. El estudio de las correlaciones genéticas en los factores determinantes del rendimiento encontrados en esta tesis es un tema que considero que sería de alto interés para realizarlo en un trabajo adicional futuro en conjunto con el estudio de regiones genómicas involucradas con cada carácter eco-fisiológico.

El estudio de las ventajas de los híbridos modernos en bajas densidades es un tema relevante para el sistema de producción maicera Argentina, principalmente por la extensión de la producción del cultivo hacia áreas marginales. Los futuros desafíos de estas áreas necesitaran estudios fisiológicos relacionados a plasticidad vegetativa y reproductiva y una profundización en el estudio del crecimiento en condiciones de bajas densidades de plantas. Que nos permitan explicar cómo estos híbridos responden ante condiciones favorables.

El hecho de que la relación fuente destino se esté deteriorando en híbridos modernos la producción de biomasa, la fotosíntesis, y los costos de mantenimiento, durante el llenado de los granos, deberían ser estudiados más profundamente siguiendo la metodología de análisis de relación fuente destino instantáneas y con manipulaciones de la fuente y de la capacidad de los destinos durante el llenado de los granos. Futuras investigaciones deberán realizar estreses puntuales de mayor intensidad y/o duración o en condiciones de mayores densidades de plantas para lograr mayores reducciones en el peso de los granos y entender mejor la dinámica de las reservas del tallo y la estabilidad del peso de los granos en diferentes híbridos. Además, el estudio del llenado de los granos debería hacerse también latitudes más bajas (i.e. zona núcleo maicera Argentina) ya que las condiciones durante el llenado de los granos son más favorables en términos de radiación y temperatura. La mayor asociación del rendimiento con el peso de los granos observada en el Capítulo 3 indica que la fuente durante el llenado de los granos cobrará más importancia en el futuro.

El escenario de Argentina con un rendimiento promedio de 7tn ha<sup>-1</sup> nos ayuda a pensar que los esfuerzos del mejoramiento en el incremento de los rendimientos deben seguir enfocados en condiciones estresantes de agua y nutrientes. Una extrapolación de los resultados obtenidos en esta tesis nos ayuda a predecir que futuros incrementos en los rendimientos se deberán a una mantención de la producción de biomasa y número de granos en condiciones estresantes y a un aumento en la producción de biomasa en condiciones potenciales.

Tabla 6.1. Resumen de las Características evaluadas en esta tesis separada por capítulos. Se agregó la tendencia encontrada entre 1965 y 2010 y el detalle de la tendencia (tasas o valores medios)..

Capítulo	Característica	Tendencia 1965-2010	Detalles
Capítulo 2 (Rendimiento Potencial)	Rendimiento Potencial	Aumentó	0.83% año <sup>-1</sup> o 107 kg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>
	Densidad óptima	Estable	En promedio 12.5 pl m <sup>-2</sup>
	Producción de biomasa	Aumentó	0.37% año <sup>-1</sup> o 96 kg ha <sup>-1</sup> año <sup>-1</sup>
	índice de Cosecha	Aumentó*	Aumentó hasta 0.52 desde 1982 a 1993.
	Número de granos	Aumentó	1.045% año <sup>-1</sup> o 53 granos m <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup>
	Peso de los granos	Estable	Promedio de 268 mg grano <sup>-1</sup> .
Capítulo 3 (Estabilidad del rendimiento)	Tolerancia a altas densidades	Aumentó	B2 aumentó 1.438 % año <sup>-1</sup> % de rendimiento perdido por duplicar la densidad disminuyó a 1.507% año <sup>-1</sup> B2 aumentó 1.546 % año <sup>-1</sup> ..
	Plasticidad en bajas D	Aumentó	% de rendimiento perdido por duplicar la densidad disminuyó a 0.4182% año <sup>-1</sup>
	Estabilidad del rendimiento		
	CV Francis y Kannenberg	Disminuyó	El CV disminuyó a razón de 0.266 año <sup>-1</sup>
	b Finlay y Wilkinson	Aumentó	El b de Finlay y Wilkinson aumentó
Capítulo 4 (Mecanismos de incremento en el NGP)	Tester y Landridge	Aumentó	
	TCP	Estable	Sin tendencias a aumentar a través de las décadas
	NGP/TCP	Aumentó	0.65% año <sup>-1</sup>
	TCE	Estable	Sin tendencias a través de las décadas
	NGP/TCE	Aumentó	1.176% año <sup>-1</sup>
	A1 de TCP-NGP	Estable	No se encontraron tendencias
	X0 de TCP-NGP	Disminuyó*	El umbral de los híbridos liberados a partir de 2003 fue menor
	K1 de TCP-NGP	Disminuyó	A razón de 4.6 x10 <sup>-3</sup> año <sup>-1</sup>
Estabilidad en el NG	Aumentó	Basado en el coeficiente K1 de TCP-NGP	
Capítulo 5 (Estabilidad en el PG)	Biomasa R3-R6	Estable	Tendió a incrementar 0.57% año <sup>-1</sup>
	TCG	Estable	sin tendencias
	Duración del llenado	Estable	sin tendencias
	Demanda conjunta	Aumentó	1.21% año <sup>-1</sup>
	Relación fuente destino	Estable	Tendió a caer 0.78% año <sup>-1</sup>
	Removilización de Azúcares	Aumentó*	En el período R3-R4-5.
	Estabilidad en el PG	Disminuyó	Basado en la removilización de azúcares. Y la menor F/D de híbridos modernos.

\*la tendencia se observa sólo en un período determinado o bajo una condición específica. Ver detalle.

## 7 CAPÍTULO VI

### SUBESTIMACIÓN DE LA TCE

#### **7 Cálculo del error de estimación de la TCE por considerar una función lineal de crecimiento de espiga y muestreos a fecha fija para todos los tratamientos.**

Los híbridos de más reciente liberación respecto del DK664, presentaron su antesis 1 a 3 días más retrasada; el criterio de muestreo en la misma fecha cronológica habría permitido menos tiempo de crecimiento de la espiga en estos híbridos por lo que su biomasa de espiga pudo haber sido un poco menor a la esperada si hubiese transcurrido el mismo número de días desde antesis (Figura 7.1). Sin embargo, los muestreos diarios de espigas de plantas individuales con fecha de antesis conocida (Figura 7.2) confirman que el crecimiento de la espiga es similar entre híbridos liberados desde 1993, en cada densidad de plantas. Un estudio que evaluó la partición de biomasa a espiga en el período crítico en otro conjunto de híbridos liberados en las últimas 4 décadas en Argentina, concuerda en que la tasa de crecimiento de la espiga principal no se incrementó en híbridos liberados desde la década del '90 (Ciancio et al., 2016).

La TCE de los híbridos actuales fue similar o mayor que la de los híbridos antiguos en bajas densidades de plantas (Tabla 4.3; Figura 4.5); en densidades altas, en cambio, no se encontró una tendencia clara con el año de liberación del híbrido para esta variable. Sin embargo, con la metodología empleada se pudo haber subestimado el valor de TCE en los híbridos actuales, dada su retraso en floración. La subestimación de la TCE de los híbridos actuales fue de entre un 3 y un 7% en las densidades de 9.5 y 14 pl m<sup>-2</sup> y entre un 18 y un 26% en la densidad de 5 pl m<sup>-2</sup> con respecto al híbrido más corto en el Exp 4 (Figura 7.3). El mayor aumento de la TCE en los híbridos actuales se encontró en densidades de plantas bajas y moderadas (Tabla 4.3), sumado a que a su vez este valor estaría subestimado; indican que la TCE se incrementó con el año de liberación del híbrido en condiciones de alta disponibilidad de recursos por planta. En altas densidades de plantas (9.5 y 14) diferencias poco claras en TCE entre híbridos, junto con la probable poca subestimación en su valor (Figura 7.3) no permiten detectar tendencias claras en esta variable a través de los años. Estos resultados difieren de lo encontrado en otro conjunto de híbridos liberados entre en las últimas 4 décadas en Argentina, donde la densidad de plantas no interactuó con la partición de asimilados a la primera espiga. Además, los híbridos

liberados a partir del año 2000 tuvieron mayor participación a espiga durante el período crítico que los híbridos más antiguos (Ciancio et al., 2016).

Posiblemente, la mejor manera de medir la tasa de crecimiento de las espigas sea caracterizando las curvas de crecimiento de las espigas con muestreos sucesivos durante el período crítico, ya que el crecimiento de las espigas es curvilíneo o bilineal (Figura 7.2) y una diferencia de pocos días en la antesis y floración femenina de las plantas pueden llevaron a sub o sobre estimaciones de la tasa de crecimiento de las espigas. Entonces, para caracterizar al período de crecimiento de las espigas se debería cuantificar el ASI y la curva de crecimiento de las espigas.

En consecuencia, el período de medición del crecimiento de la espiga fue menor para los tratamientos con antesis y/o silking retrasados (Figura 7.3). Lo que puede resultar en una subestimación de la TCE.

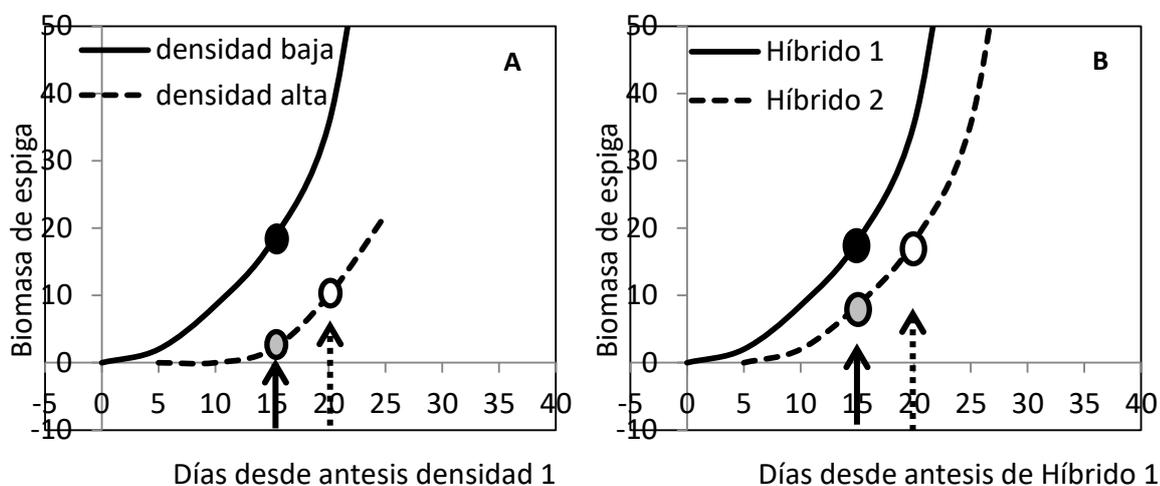


Figura 7.1 Esquema de la relación entre la biomasa de la espiga y los días desde antesis (A) en baja densidad de plantas (línea llena) y alta densidad de plantas con antesis retrasada 5 días (línea punteada) para un híbrido hipotético y para (B) el Híbrido 1 (línea llena) y el Híbrido 2 con antesis retrasada 5 días (línea punteada). La flecha llena indica el muestreo de biomasa 15 días desde la fecha de antesis en la baja densidad (A) o en el Híbrido 1 (B) pero a igual momento cronológico para las dos densidades o híbridos y las biomasa registradas en la baja densidad o en el Híbrido 1 (círculo negro) y en la alta densidad o en el Híbrido 2 (círculo gris). El círculo blanco representa la biomasa posible de registrar en la alta densidad o en el Híbrido 2 si se hubiera realizado el muestreo a los 15 días desde su antesis (flecha punteada).

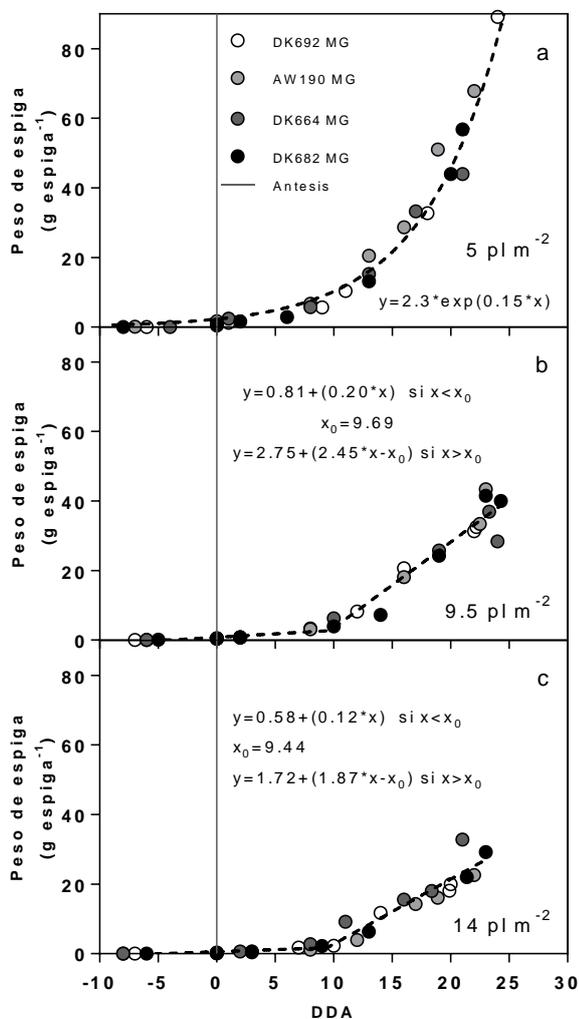


Figura 7.2. Biomasa acumulada por las espigas por planta en función de los días desde Antesis, para 4 híbridos en 3 densidades de siembra ( $5 \text{ pl m}^{-2}$  (a);  $9.5 \text{ pl m}^{-2}$  (b) y  $14 \text{ pl m}^{-2}$  (c)). En la campaña 2010-2011, se realizaron muestreos diarios de espigas de plantas a partir de 10 días previos a la antesis predicha de las plantas y hasta los 25 días posteriores a esta. Cada valor posterior a la antesis fue referenciado a la antesis de cada planta y cada valor anterior a la antesis fue referenciado al promedio de antesis de la parcela. De esta manera se construyeron las curvas de crecimiento de las espigas en función de los días desde la antesis. Se ajustó una única función por cada densidad de siembra para los 4 híbridos.

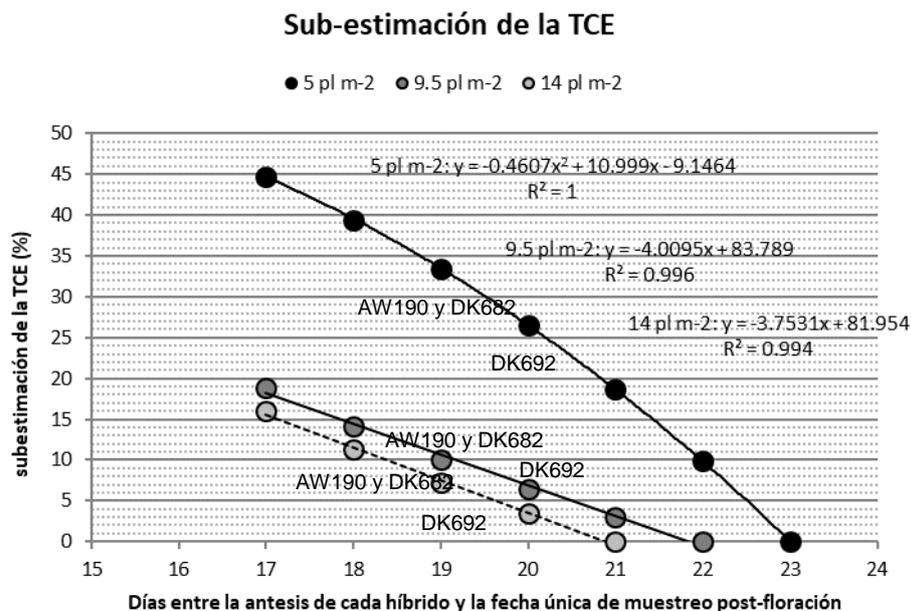


Figura 7.3. Subestimación de la TCE (%) con respecto al híbrido más precoz en función de los Días entre la antesis de cada híbrido y la fecha única de muestreo post-floración. Los días entre la Antesis del DK664 MG y la fecha única de muestreo postfloración fueron 23, 22 y 21 para la baja, media y alta densidad, respectivamente. Para estos casos se consideró subestimación igual cero. Subestimaciones calculadas a partir de las funciones de la Figura 4.9. Se indica el % de subestimación de la TCE de los híbridos en cada una de las densidades ubicando el nombre de cada híbrido sobre el punto correspondiente. Las subestimaciones se calcularon con las funciones generadas en la Figura 7.2. Con las curvas creadas en la sección anterior se estimó la sub-estimación (%) de la TCE por retrasos en antesis. Se ajustó una única función entre biomasa de las espigas y días después de R1 para cada densidad de siembra y para los 4 híbridos. A partir de la función correspondiente para cada densidad se estimaron las biomásas de las espigas para calcular las tasas lineales para los días desde 17 a 23 DDA (5 pl m<sup>-2</sup>) desde 17 a 22 DDA (9.5 pl m<sup>-2</sup>) y desde 17 a 21 DDA (14 pl m<sup>-2</sup>). Las tasas obtenidas se compararon con las tasas calculadas para el híbrido más precoz (DK664MG) en cada densidad; 23 DDA (5 pl m<sup>-2</sup>) 22 DDA (9.5 pl m<sup>-2</sup>) y 21 DDA (14 pl m<sup>-2</sup>).

## 8 BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, L.J.; Vitantonio-Mazzini, L.N.; Gerde, J.A.; Martí Ribes, F.; Murtagh, G.; Borrás, L. 2018. Dry milling quality changes in Argentinean maize genotypes released from 1965 to 2016. *Field Crops Res.* 226:74-82.
- Andrade, F.H.; Cirilo, A.; Uhart, S.A.; Otegui, M.E. 1996. *Ecofisiología del cultivo de maíz*. La Barrosa: Balcarce Buenos Aires, 292 p.
- Andrade, F.H.; Echarte, L.; Rizzalli, R.; Della Maggiora, A.; Casanovas, M. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Sci.* 42:1173.
- Andrade, F.H.; Ferreiro, M.A. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Res.* 48:155-165.
- Andrade, F.H.; Vega, C.; Uhart, S.; Cirilo, A.; Cantarero, M.; Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Sci.* 39:453.
- Antonietta, M.; Fanello, D.D.; Acciaresi, H.A.; Guiamet, J.J. 2014. Senescence and yield responses to plant density in stay green and earlier-senescing maize hybrids from Argentina. *Field Crops Res.* 155:111-119.
- Assefa, Y.; Carter, P.; Hinds, M.; Bhalla, G.; Schon, R.; Jeschke, M.; Paszkiewicz, S.; Smith, S.; Ciampitti, I.A. 2018. Analysis of long term study indicates both agronomic optimal plant density and increase maize yield per plant contributed to yield gain. *Sci Rep* 8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23362-x>
- Bänziger, M.; Edmeades, G.O.; Lafitte, H.R. 1999. Selection for drought tolerance increases maize yields across a range of nitrogen levels. *Crop Sci.* 39:1035.
- Bänziger, M.; Edmeades, G.O.; Lafitte, H.R. 2002. Physiological mechanisms contributing to the increased N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. *Field Crops Res.* 75:223-233.
- Becker, H.C.; León, J. 1988. Stability analysis in plant breeding. *Plant Breed.* 101:1-23.
- Borrás, L.; Otegui, M.E. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source–sink ratio. *Crop Sci.* 41:1816.
- Borrás, L.; Slafer, G.A.; Otegui, M.E. 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.; Westgate, M.E.; Astini, J.P.; Echarte, L. 2007. Coupling time to silking with plant growth rate in maize. *Field Crops Res.* 102:73-85.

- Borrás, L.; Westgate, M.E.; Otegui, M.E. 2003. Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source–sink ratio in maize. *Ann. Bot.* 91:857-867.
- Bradley, J.P.; Knittle, K.H.; Troyer, A.F. 1988. Statistical methods in seed corn product selection *J. Prod. Agric* 1(1): 34-38 doi:10.2134/jpa1988.0034
- Cannell, M.G.R.; Thornley, J.H.M. 2000. Modelling the components of plant respiration: some guiding principles. *Ann. Bot.* 85:45-54.
- Cerrudo, A.; Di Matteo, J.; Fernandez, E.; Robles, M.; Pico, L.O.; Andrade, F.H. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop Pasture Sci.* 64:580-587.
- Chapman, S. C.; Edmeades, G.O 1999. Selection Improves drought tolerance in tropical maize populations: II. Direct and Correlated Responses among Secondary Traits *Crop Sci.* 39:1315–1324.
- Chen, K.; Camberato, J.; Tuinstra, M.; Kumudini, S.; Tollenaar, M.; Vyn, T. 2016. Genetic improvement in density and nitrogen stress tolerance traits over 38 years of commercial maize hybrid release. *Field Crops Res.* 196:438-451.
- Ciancio, N.; Parco, M.; Incognito, S.J.P.; Maddonni, G.A. 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Res.* 191:101-110.
- Cicchino, M.; Edreira, J. I.; Uribe Larrea, M.; Otegui, M. E. 2010. Heat stress in field-grown maize: Response of physiological determinants of grain yield. *Crop sci.* 50:1438-1448.
- Cicchino, M. A.; Rattalino Edreira, J. I.; Otegui, M. E. 2013. Maize physiological responses to heat stress and hormonal plant growth regulators related to ethylene metabolism. *Crop Sci.* 53:2135-2146.
- Cirilo, A.G.; Andrade, F.H. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Sci.* 36:325.
- de Santa Eduvigis, J.M. 2010. Potencial de rendimiento y tolerancia a sequía en híbridos de maíz. Tesis M Sc. Universidad Nacional de Mar del Plata; Facultad de Ciencias Agrarias: Balcarce, Buenos Aires. 75p.
- DeBruin, J.L.; Schussler, J.R.; Mo, H.; Cooper, M. 2017. Grain Yield and Nitrogen Accumulation in Maize Hybrids Released during 1934 to 2013 in the US Midwest. *Crop Sci.* 57:1431–1446.
- Derieux, M.; Darrigrand, M.; Gallais, A.; Barriere, Y.; Bloc, D.; Montalant, Y. 1987. Evaluation of the genetic progress in grain maize during the last thirty years in France. Resumen. Available from: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR2014012961>

- Dow, E.W.; Daynard, T.B.; Muldoon, J.F.; Major, D.J.; Thurtell, G.W. 1984. Resistance to drought and density stress in canadian and european maize ( *Zea mays* L.) hybrids. *Can. J. Plant Sci.* 64:575-585.
- Dubois, M.; Gilles, K.A.; Hamilton, J.K.; Rebers, P.A.; Smith, F. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28:350–356.
- Duvick, D.N. 1997. What is yield? In: Edmeades, G.O. et al. (eds.) *Developing drought and low N-tolerant maize*. CIMMYT, El Batan, Mexico, pp. 332-335.
- Duvick, D.N. 2005. The Contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). *Adv.Agron.* 86: 83-145.
- Duvick, D.N.; Cassman, K.G. 1999. Post–green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States. *Crop Sci.* 39:1622.
- Duvick, D.N.; Smith, J.S.C.; Cooper, M; 2004. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. In: Janick, J. *Plant Breeding Reviews: Part 2: Long-term Selection: Crops, Animals, and Bacteria*. John Wiley & Sons, pp:109–152.
- Echarte, L. 2003. Determinación del rendimiento en híbridos de maíz liberados en Argentina en distintas décadas. Tesis Doctor. Universidad Nacional de Mar del Plata; Facultad de Ciencias Agrarias: Balcarce, Buenos Aires, 157 p
- Echarte, L.; Andrade, F.H. 2003. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.* 82:1-12.
- Echarte, L.; Andrade, F.H.; Sadras, V.O.; Abbate, P. 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.
- Echarte, L.; Andrade, F.H.; Vega, C.R.C.; Tollenaar, M. 2004. Kernel Number Determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Sci.* 44:1654.
- Echarte, L.; Luque, S.; Andrade, .F.H.; Sadras, V.O.; Cirilo, A.; Otegui, M,E.; Vega, C.R.C. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Res.* 68:1-8.
- Echarte, L.; Rothstein, S.; Tollenaar, M. 2008. The response of leaf photosynthesis and dry matter accumulation to nitrogen supply in an older and a newer maize hybrid. *Crop Sci.* 48:656-665.
- Edmeades, G.O.; Bolaños, J.; Hernández, M.; Bello, S. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Sci.* 33(5): 1029-1035.
- Egli, D. B. 1998. *Seed biology and the yield of grain crops*. CAB international: Wallingford. 178p.

- Ehyérabide, G.H.; Damilano, A.L.; Colazo, J.C. 1994. Genetics gain for grain yield of maize in Argentina. *Maydica* 39:207-211.
- Evans, L.T.; Fischer, R.A. 1999. Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Sci.* 6:1544-1551.
- Eyherabide, G.H.; Damilano, A.L. 2001. Comparison of genetic gain for grain yield of maize between the 1980s and 1990s in Argentina. *Maydica* 46:277-281.
- FAO. 2019. FAOSTAT. [Base de datos]. Recuperado de <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>
- Finlay, K.; Wilkinson, G. 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14:742-754.
- Fischer, K.S.; Palmer, A.E.F. 1984. Tropical maize. In: Goldsworthy, P.R.; Fisher, N.M. *The physiology of tropical fields crops*. Wiley: Chichester, pp. 213-248.
- Francis, T.R.; Kannenberg, L.W. 1978. Yield stability studies in short-season maize. I. A descriptive method for grouping genotypes. *Can. J. Plant Sci.* 58:1029-1034.
- Gambín, B. L.; Borrás, L.; Otegui, M.E. 2006. Source–sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Res*, 95(2-3): 316-326.
- Gonzalez, V.H. 2011. Plant density tolerance in Maize (*Zea Mays* L.): Possible underlying physiological mechanisms. Master of Science Faculty of Graduate Studies. University of Guelph. 139 p.
- Gonzalez, V.H.; Tollenaar, M.; Bowman, A.; Good, B.; Lee, E.A. 2018. Maize yield potential and density tolerance. *Crop Sci.* 58:1-14.
- Grassini, P.; Eskridge, K.M.; Cassman, K.G. 2013. Distinguishing between yield advances and yield plateaus in historical crop production trends. *Nat. Commun.* 4:2918.
- Hay, R.K.M. 1995. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Ann. Appl. Biol.* 126:197-216.
- Hernández, F.; Amelong, A.; Borrás, L. 2014. Genotypic differences among argentinean maize hybrids in yield response to stand density. *Agron. J.* 106:2316–2324.
- Huetsch, B.W.; Schubert, S. 2017. "Harvest index of maize (*Zea mays* L.): Are there possibilities for improvement?." *Adv. Agron.* 146: 37-82.
- Jones, R.J.; Schreiber, B.M.N.; Roessler, J.A. 1996. Kernel sink capacity in maize: genotypic and maternal regulation. *Crop Sci.* 36:301.
- Kiniry, J.R.; Ritchie, J.T. 1985. Shade-sensitive interval of kernel number of maize1. *Agron. J.* 77:711.
- Lafitte, H.R.; Edmeades, G.O. 1995. Stress tolerance in tropical maize is linked to constitutive changes in ear growth characteristics. *Crop Sci.* 35:820.

- Laserna, M.P.; Maddonni, G.A.; López, C.G. 2012. Phenotypic variations between non-transgenic and transgenic maize hybrids. *Field Crops Res.* 134:175–184.
- Lee, E. A.; Tollenaar, M. 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Sci.* 47:S-202
- Luque, S.F.; Cirilo, A.G.; Otegui, M.E. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Res.* 95:383-397.
- Maddonni, G.A.; Otegui, M.E. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Res.* 85:1-13.
- Maddonni, G.A.; Otegui, M.E. 2006. Intra-specific competition in maize: Contribution of extreme plant hierarchies to grain yield, grain yield components and kernel composition. *Field Crops Res.* 97:155-166.
- Maddonni, G. A.; Cirilo, A.G.; Otegui, M. E. 2006. Row width and maize grain yield. *Agron. J.* 98: 1532-1543
- Mastronardi, P.H. 2012. Progreso genético de los híbridos de maíz Dekalb comercializados en la Argentina desde 1965 hasta 2011. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Mar del Plata; Facultad de Ciencias Agrarias: Balcarce, Argentina.40p.
- Mella, R.; Nider, F.; Sanguinetti, A. 1984. Evaluación de la ganancia genética en el rendimiento, prolificidad y quebrado del tallo en veintidos cultivares comerciales de maíz (1949-84). In: *Actas 3º Congreso Nacional de Maíz*. AIANBA, Pergamino. pp. 42-47.
- Olmedo Pico, L.B. 2014. Relación fuente destino en el período de llenado de granos en Maíz. Tesis M.Sc. en Producción de Cultivos. Universidad Nacional de Mar del Plata; Facultad de Ciencias Agrarias: Balcarce, Argentina. 34p.
- Otegui, M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinian maize hybrids. *Maydica* 40:371-376.
- Otegui, M. E.; Melon, S. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: I. Sowing date effects. *Crop Sci.* 37:441-447.
- Otegui, M.E.; Borrás, L.; Maddonni, G. A. 2015. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: A case study for maize. In: Sadras, V.; Calderini, D.F. (eds.) *Crop physiology: applications for genetic improvement and agronomy*. 2nd. ed. Academic Press. pp. 375-396. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417104-6.00015-7>
- Penning de Vries, F.W. 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39:77-92.
- Pagano, E.; Maddonni, G. A. 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.

- Ritchie, S.W.; Hanway, J.J. 1993. How a corn plant develops. Iowa State University: Ames. Special Report N°48: 26p.
- Sarlangue, T.; Andrade, F.H.; Calviño, P.A.; Purcell, L.C. 2007. Why do maize hybrids respond differently to variations in plant density? *Agron. J.* 99(4):984.
- Tester, M.; Langridge, P. 2010. breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* 327:818-822.
- Tokatlidis, I.S.; Koutroubas, S.D. 2004. A review of maize hybrids' dependence on high plant populations and its implications for crop yield stability. *Field Crops Res.* 88:103-114.
- Tollenaar, M. 1977. Sink source relationships during reproductive development in maize. a review. *Maydica* XXII: 49-75 Available from: [https://www.researchgate.net/publication/284654359\\_Sink-source\\_relationships\\_during\\_reproductive\\_development\\_in\\_maize\\_A\\_review](https://www.researchgate.net/publication/284654359_Sink-source_relationships_during_reproductive_development_in_maize_A_review)
- Tollenaar, M. 1989. Genetic Improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* 29:1365.
- Tollenaar, M.; Dwyer, L.M.; Stewart, D.W. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Sci.* 32:432.
- Tollenaar, M.; Lee, E.A. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Res.* 75:161-169.
- Tollenaar, M.; Lee, E.A. 2011. Strategies for enhancing grain yield in maize. In: Janick, J. *Plant breeding reviews*. John Wiley & Sons, pp. 37-82.
- Tollenaar, M.; Wu, J. 1999. Yield Improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Sci.* 39:1597.
- Troyer AF. 1996. Breeding widely adapted, popular maize hybrids. *Euphytica* 92:163-174.
- Troyer, A.F.; Rosenbrook, R.W. 1983. Utility of higher plant densities for corn performance testing. *Crop Sci.* 23:863.
- Uhart, S.; Andrade, F. 1991. Source-sink relationships in maize grown in a cool-temperate area. *Agronomie* 11:863-875.
- Vega, C.R.C.; Andrade, F.H.; Sadras, V.O. 2001. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Res.* 72:163-175.
- Venkatesh, T.V.; Cook, K.; Liu, B.; Perez, T.; Willse, A.; Tichich, R.; Feng, P.; Harrigan, G.G. 2014. Compositional differences between near-isogenic GM and conventional maize hybrids are associated with backcrossing practices in conventional breeding. *Plant Biotechnol. J.* 13(2):200-10.
- Weatherspoon, J.H. 1970. Comparative yields of single, three-way, and double crosses of maize1. *Crop Sci.* 10:157.

## 9 ANEXO.

## 9.1 FIGURAS ANEXAS

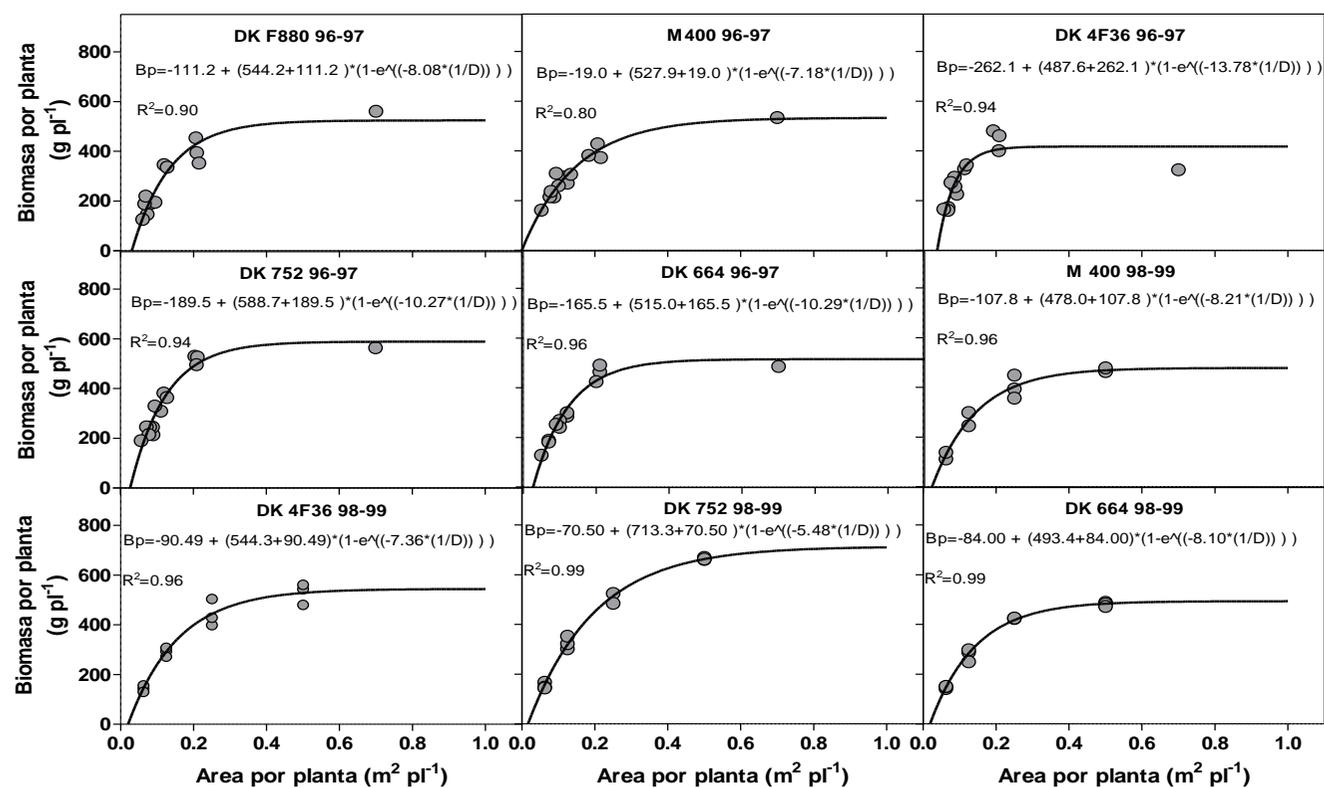


Figura 9.1. Biomasa por planta en Madurez fisiológica en función del área que ocupa cada planta. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se ajustó la función EC.2.1:  $Bp = a_1 + (B_{max} - a_1) * (1 - e^{-b_1 * (1/D)})$ .

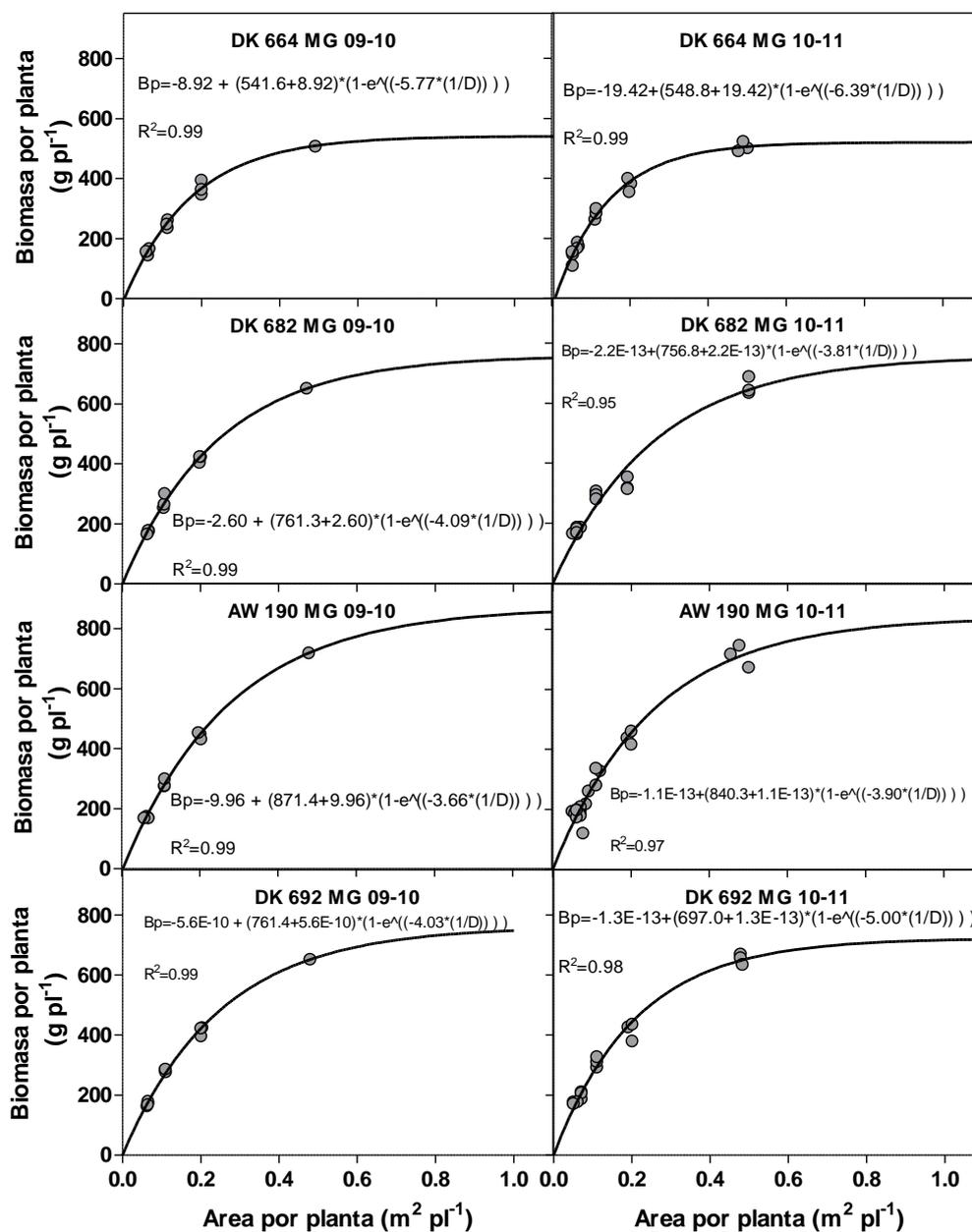


Figura 9.2. Biomasa por planta en Madurez fisiológica (valor promedio por parcela) en función del área que ocupa cada planta. Para los 4 híbridos del experimento 3 y 4. Se ajustó la función EC.2.1:  $Bp = a_1 + (B_{max} - a_1) * (1 - e^{-(b_1 * (1/D))})$ .

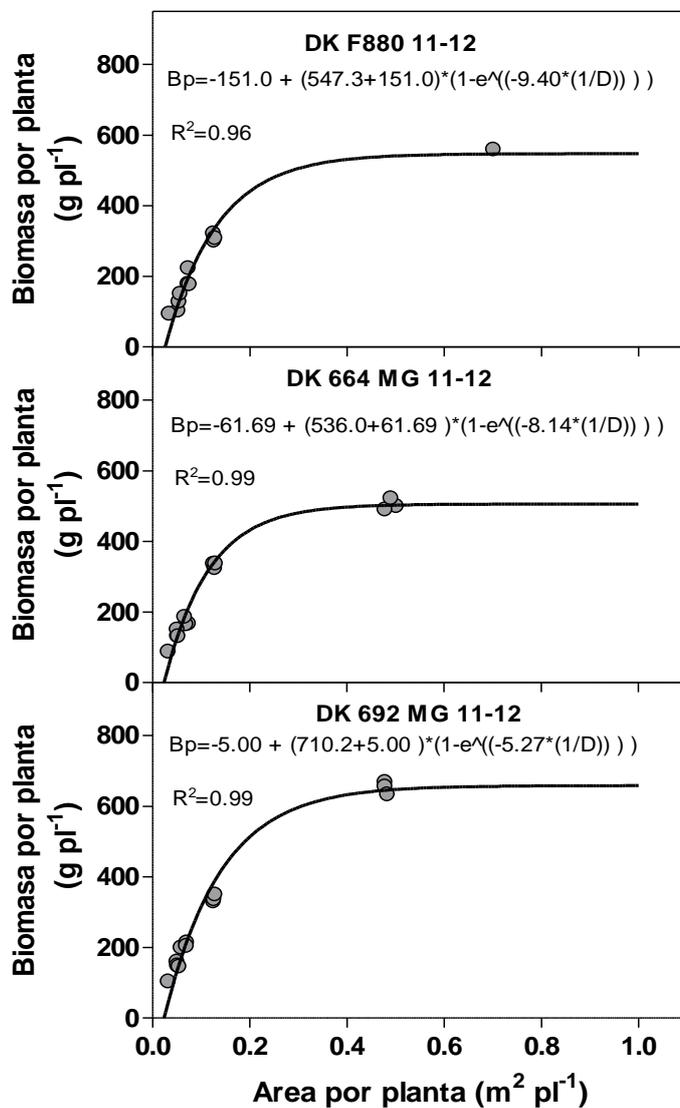


Figura 9.3. Biomasa por planta en Madurez fisiológica en función del área que ocupa cada planta. Para los 3 híbridos del experimento 5. Se ajustó la función EC.2.1:  $B_p = a_1 + (B_{max} - a_1) * (1 - e^{-(b_1 * (1/D))})$ .

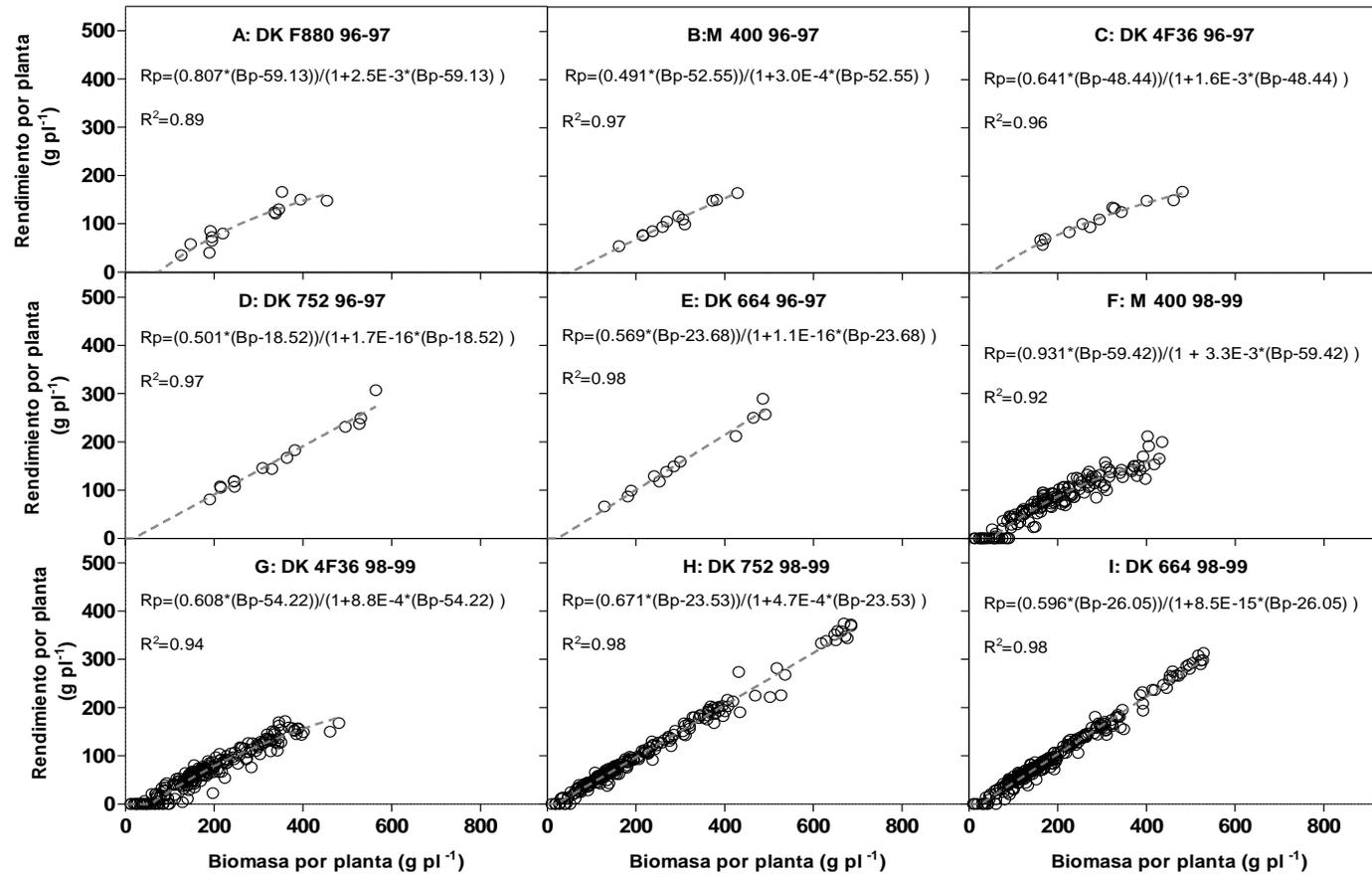


Figura 9.4. Rendimiento por planta en función de la biomasa de la planta en madurez fisiológica. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se adjuntó la función EC.2.3:  $R_p = (a_2 (B_p - B_t)) / (1 + b_2 (B_p - B_t))$ .

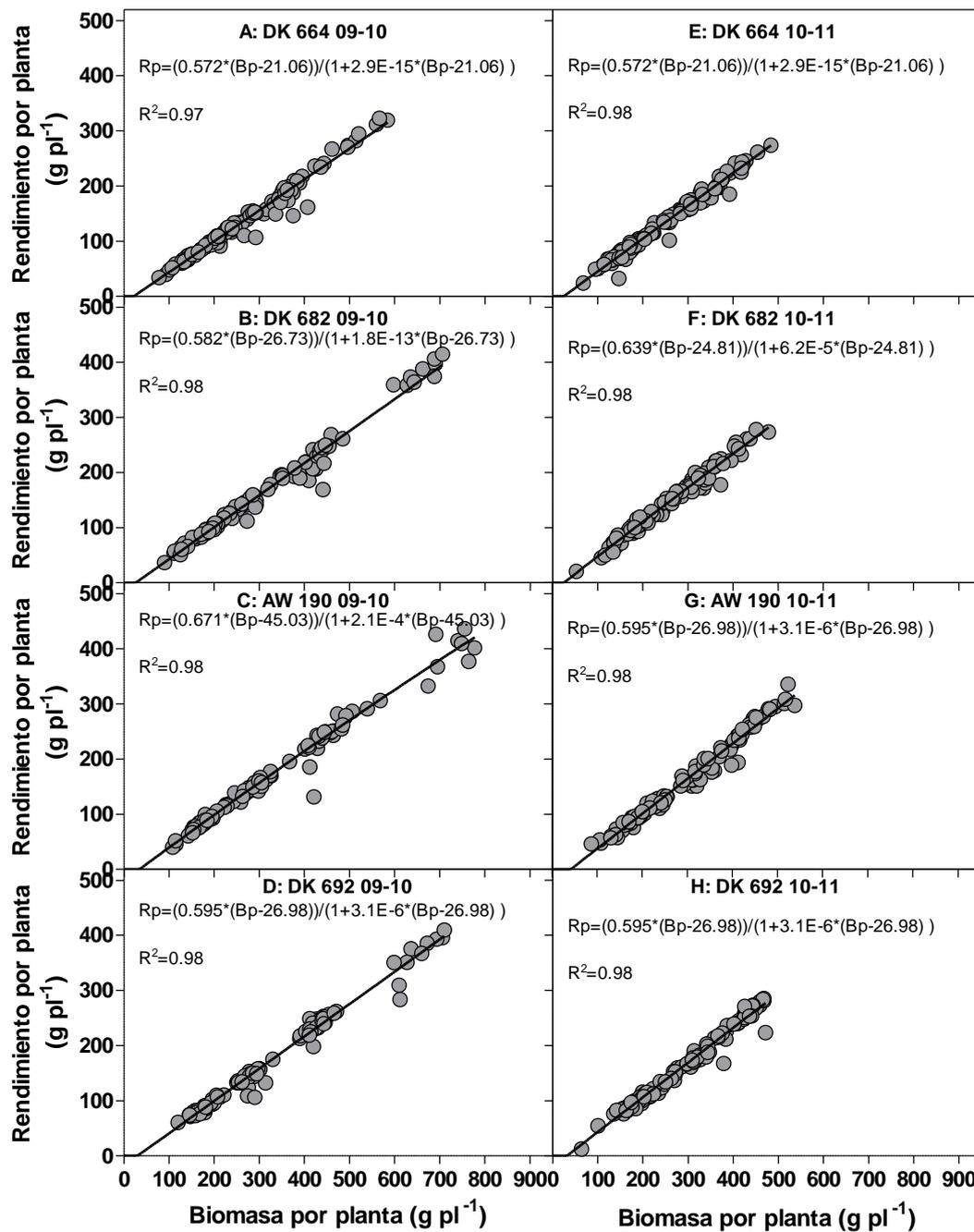


Figura 9.5. Rendimiento por planta en función de la biomasa de la planta en madurez fisiológica. Para los 4 híbridos de los experimentos 3 y 4. Se ajustó la función EC. 2.3:  $R_p = (a_2 (B_p - B_t)) / (1 + b_2 (B_p - B_t))$

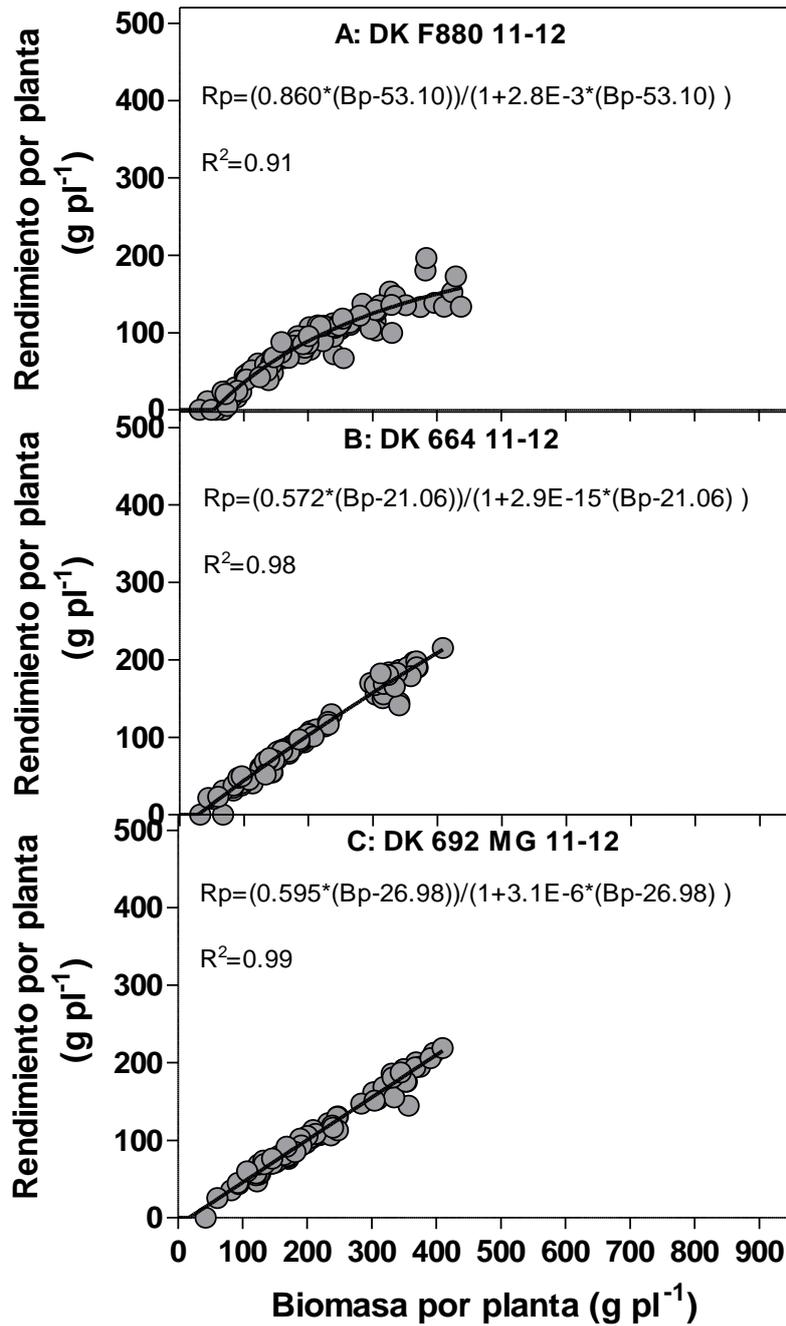


Figura 9.6. Rendimiento por planta en función de la biomasa de la planta en madurez fisiológica. Para los 3 híbridos del experimento 5Se ajustó la función EC. 2.3:  $R_p = (a_2 (B_p - B_t)) / (1 + b_2 (B_p - B_t))$ .

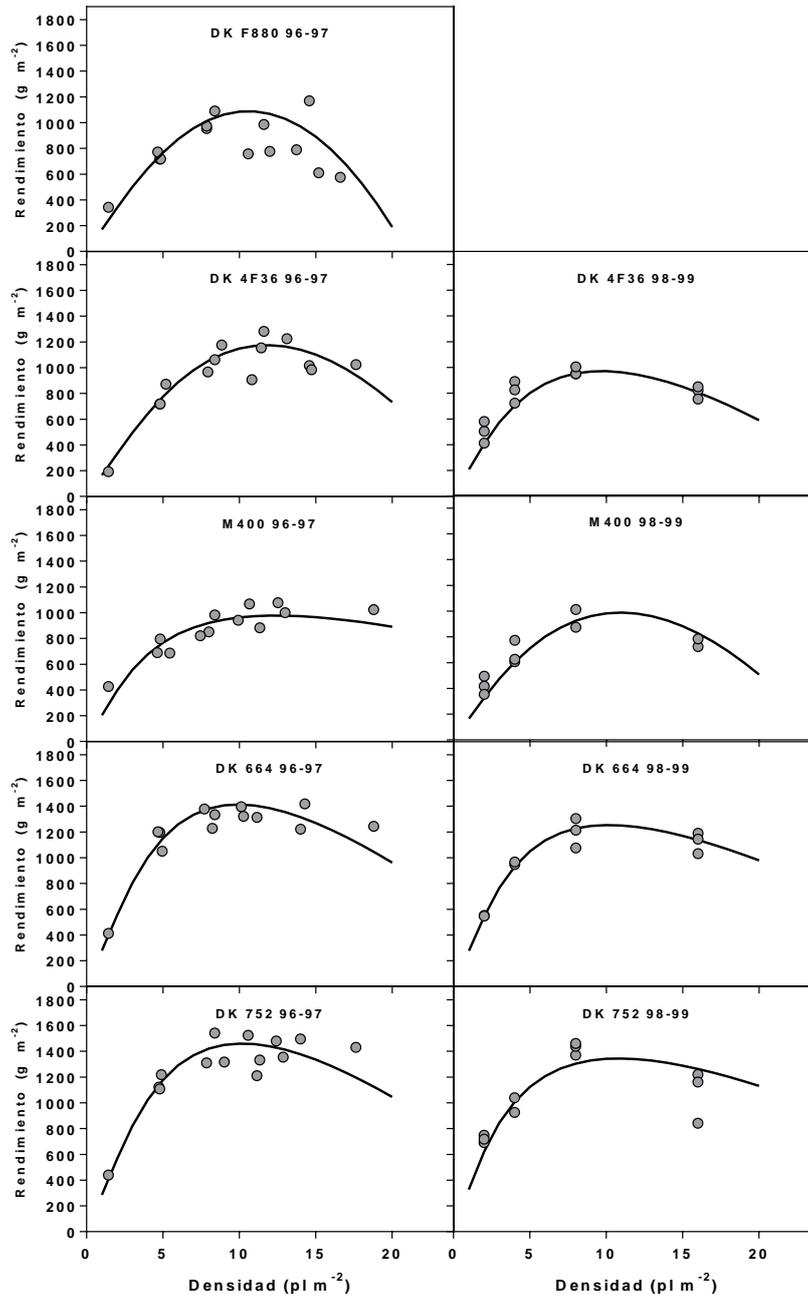


Figura 9.7: Rendimiento en función de la densidad de plantas para los híbridos sembrados en los experimentos 1 y 2. En línea continua gris se muestra la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas estimados por el modelo (EC.2.5) y en círculos negros rellenos de color gris se muestran los datos observados en las parcelas experimentales.

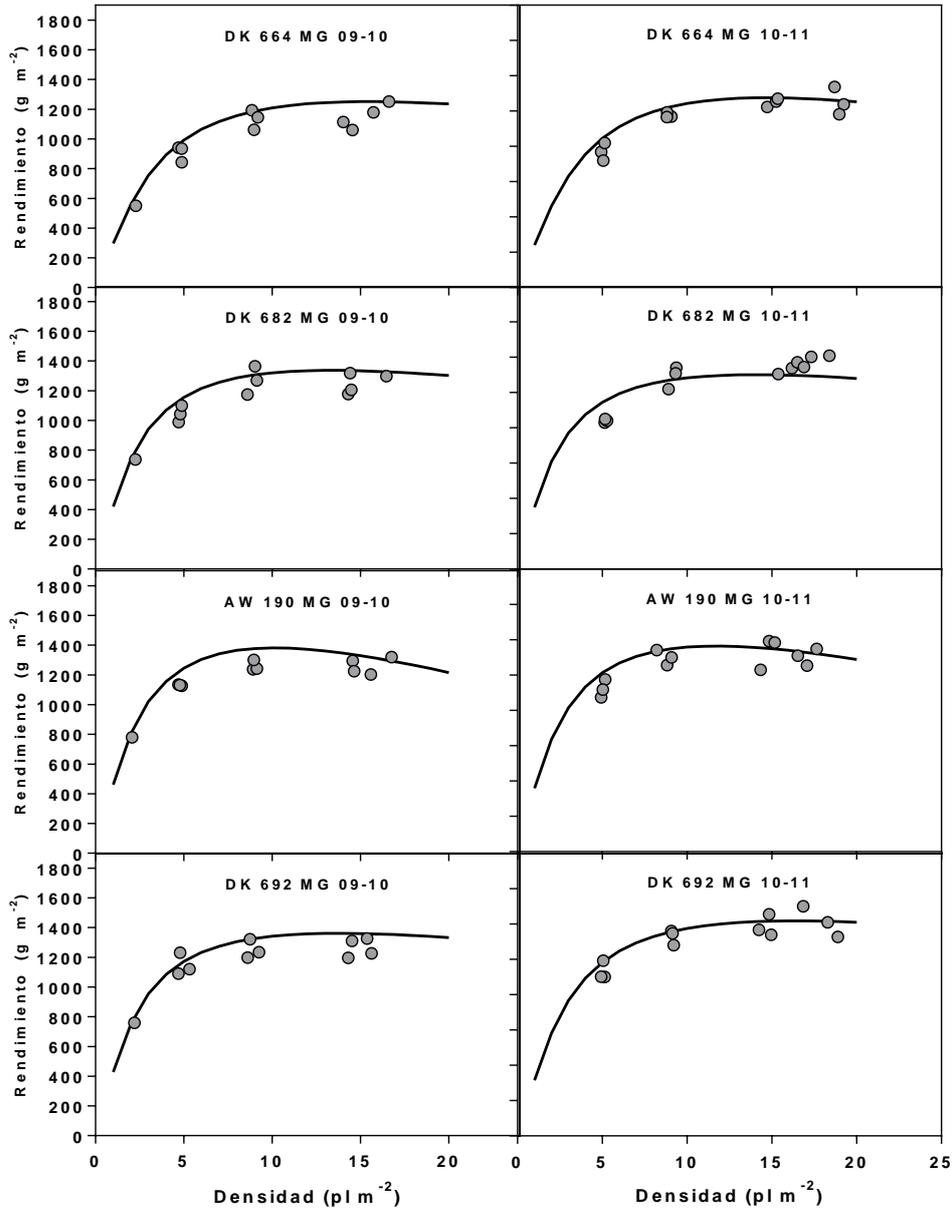


Figura 9.8 Rendimiento en función de la densidad de plantas para los híbridos sembrados en los experimentos 3 y 4. En línea continua gris se muestra la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas estimados por el modelo (EC.2.5) y en círculos negros rellenos de color gris se muestran los datos observados en las parcelas experimentales.

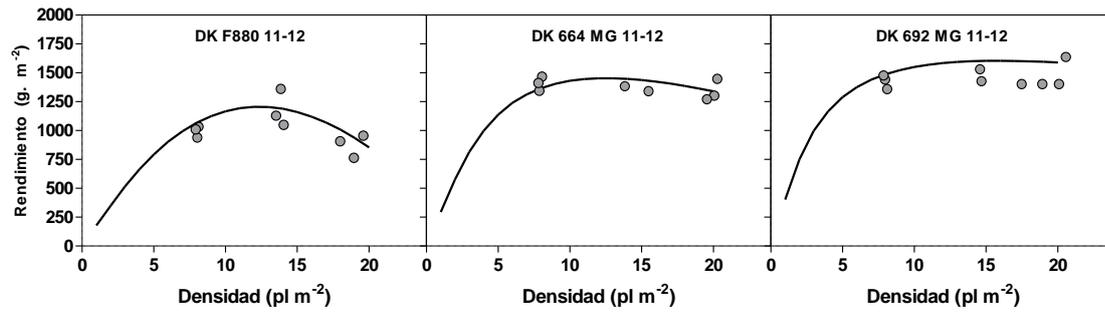


Figura 9.9. Rendimiento en función de la densidad de plantas para los híbridos sembrados en el experimento 5. En línea continua gris se muestra la relación entre el rendimiento y la densidad de plantas estimados por el modelo (EC.2.5) y en círculos negros rellenos de color gris se muestran los datos observados en las parcelas experimentales.

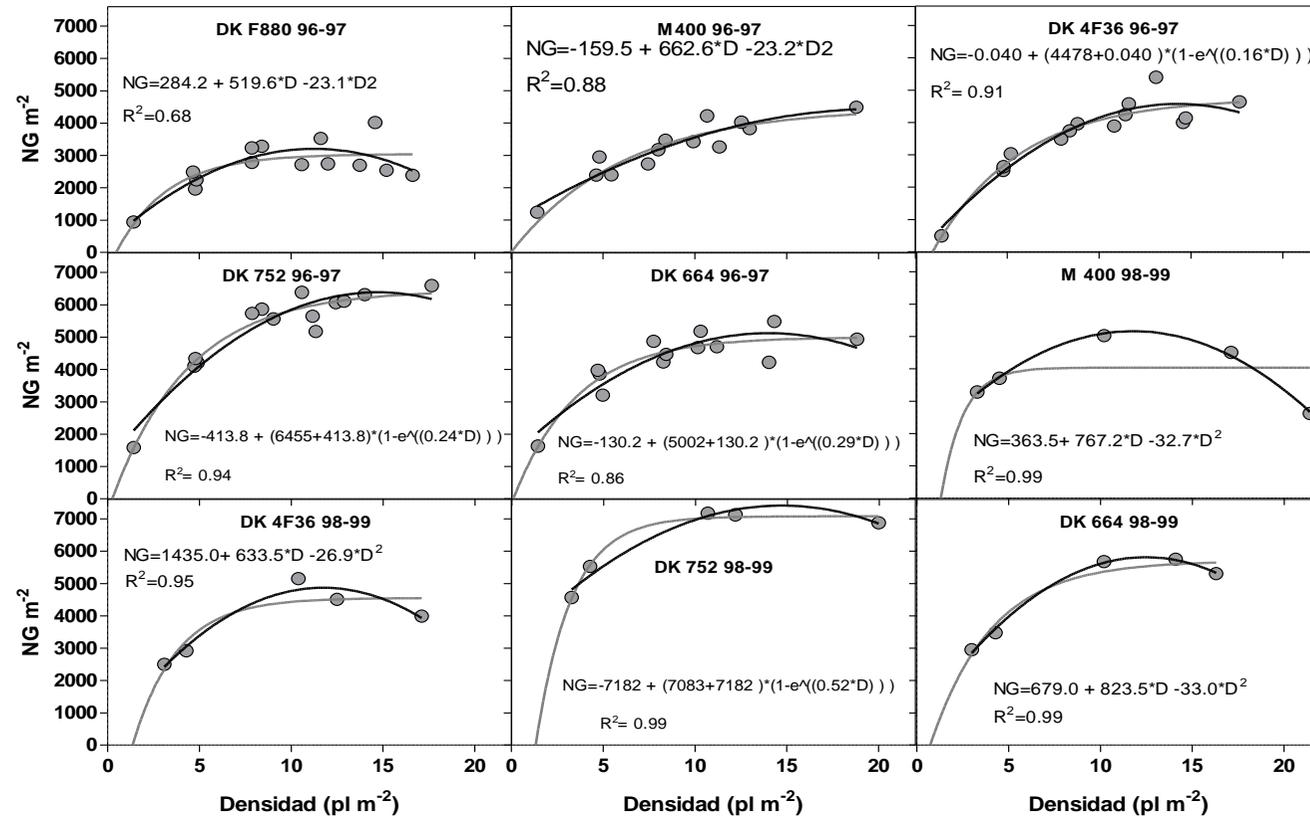


Figura 9.10. Número de granos por metro cuadrado en función de la densidad de plantas. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se ajustaron funciones exponenciales negativas y cuadráticas. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del número de granos y se indicó esta función, sus coeficientes y el R<sup>2</sup>. En línea continua gris se muestra la función que no se utilizó.

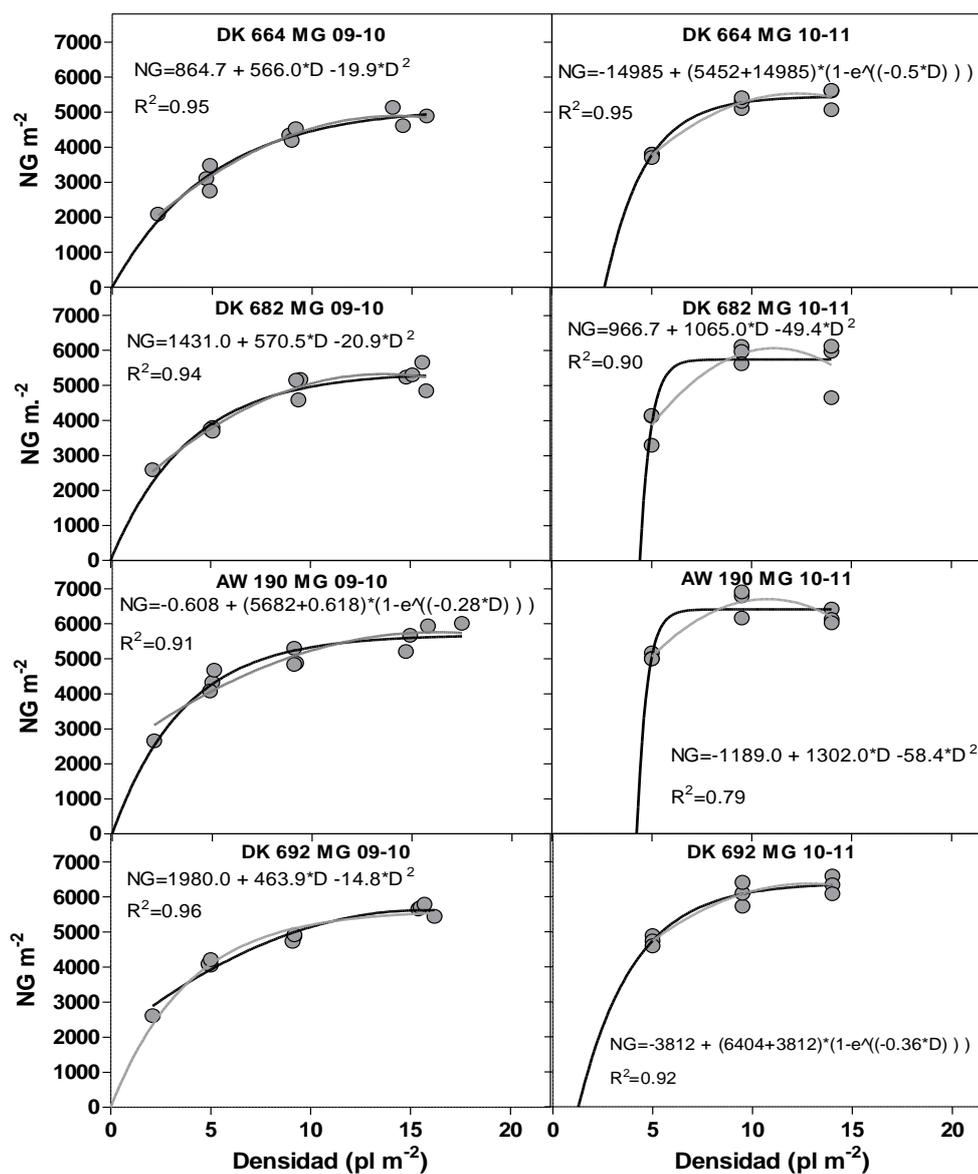


Figura 9.11. Número de granos por metro cuadrado en función de la densidad de plantas. Para los 4 híbridos del experimento 3 y 4. Se ajustaron funciones exponenciales negativas y cuadráticas. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del número de granos y se indicó esta función, sus coeficientes y el  $R^2$ . En línea continua gris se muestra la función que no se utilizó.

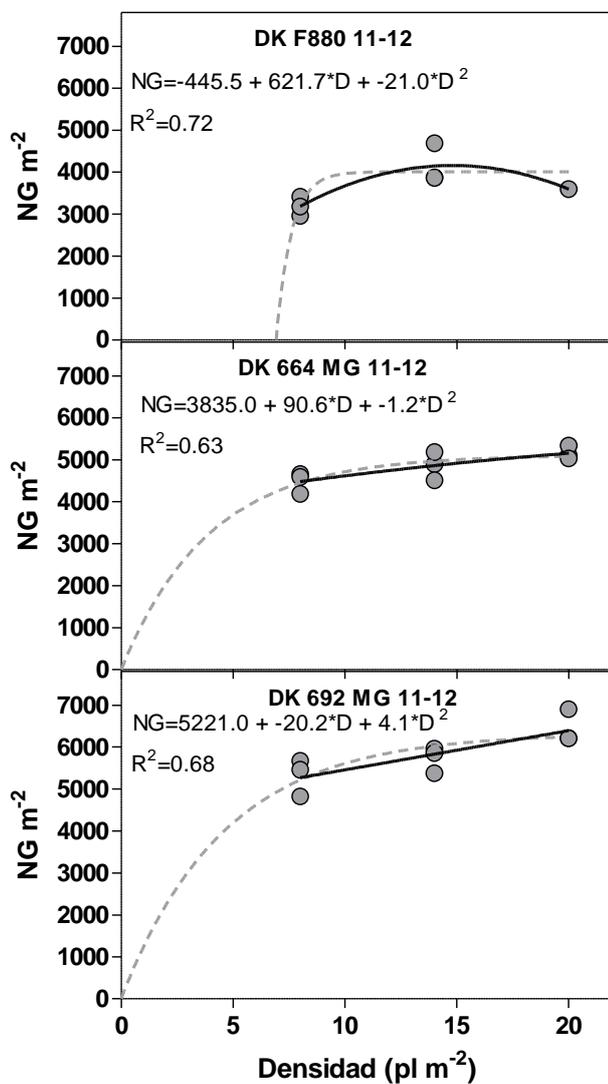


Figura 9.12. Número de granos por metro cuadrado en función de la densidad de plantas. Para los 3 híbridos del experimento 5. Se ajustaron funciones exponenciales negativas y cuadráticas. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del número de granos y se indicó esta función, sus coeficientes y el  $R^2$ . En línea continua gris se muestra la función que no se utilizó.

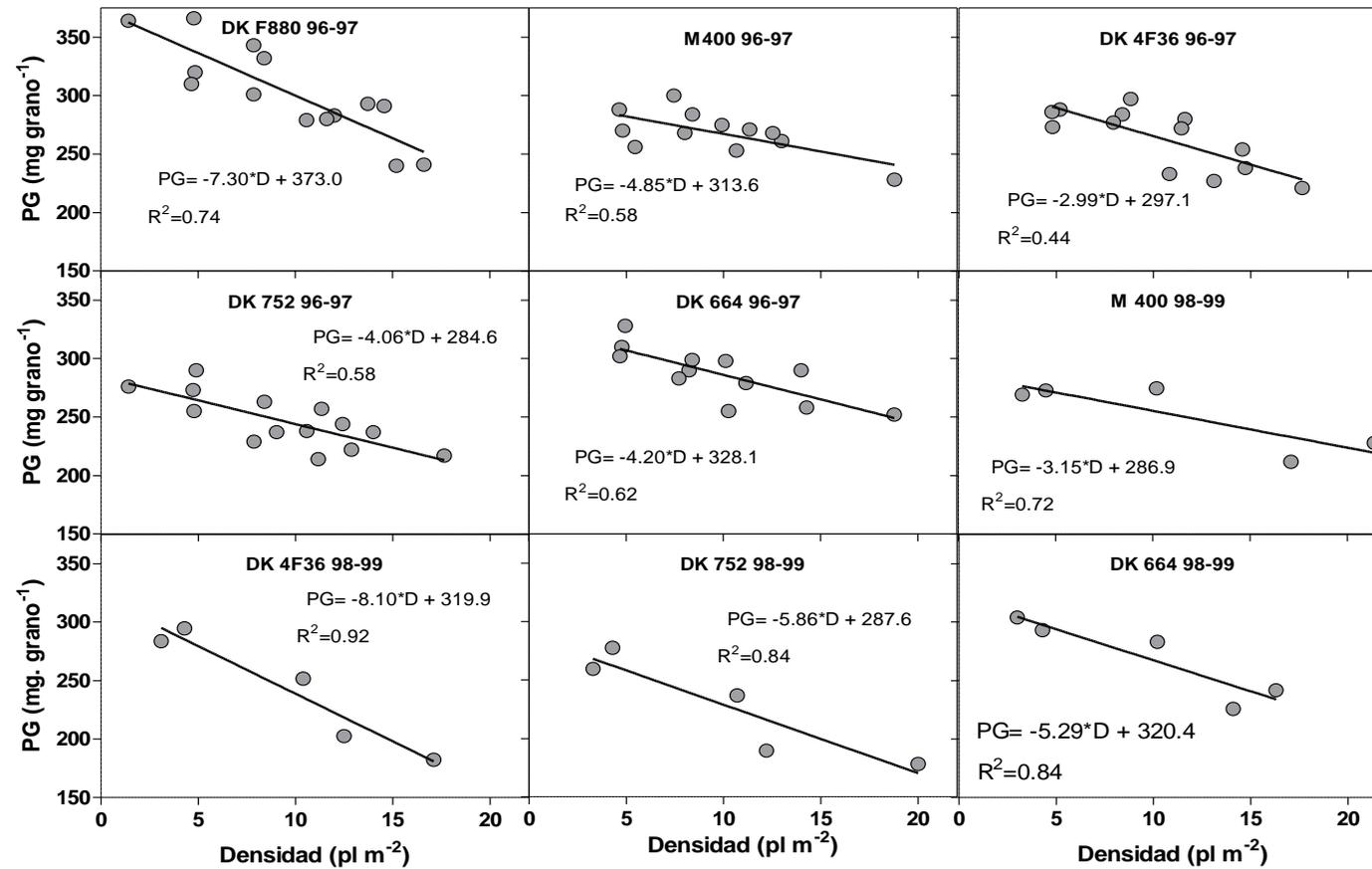


Figura 9.13. Peso por grano en función de la densidad de plantas. Para los 5 híbridos del experimento 1 y los 4 híbridos del experimento 2. Se ajustaron funciones lineales. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del peso por grano y se indicó la función, sus coeficientes y el R<sup>2</sup>.

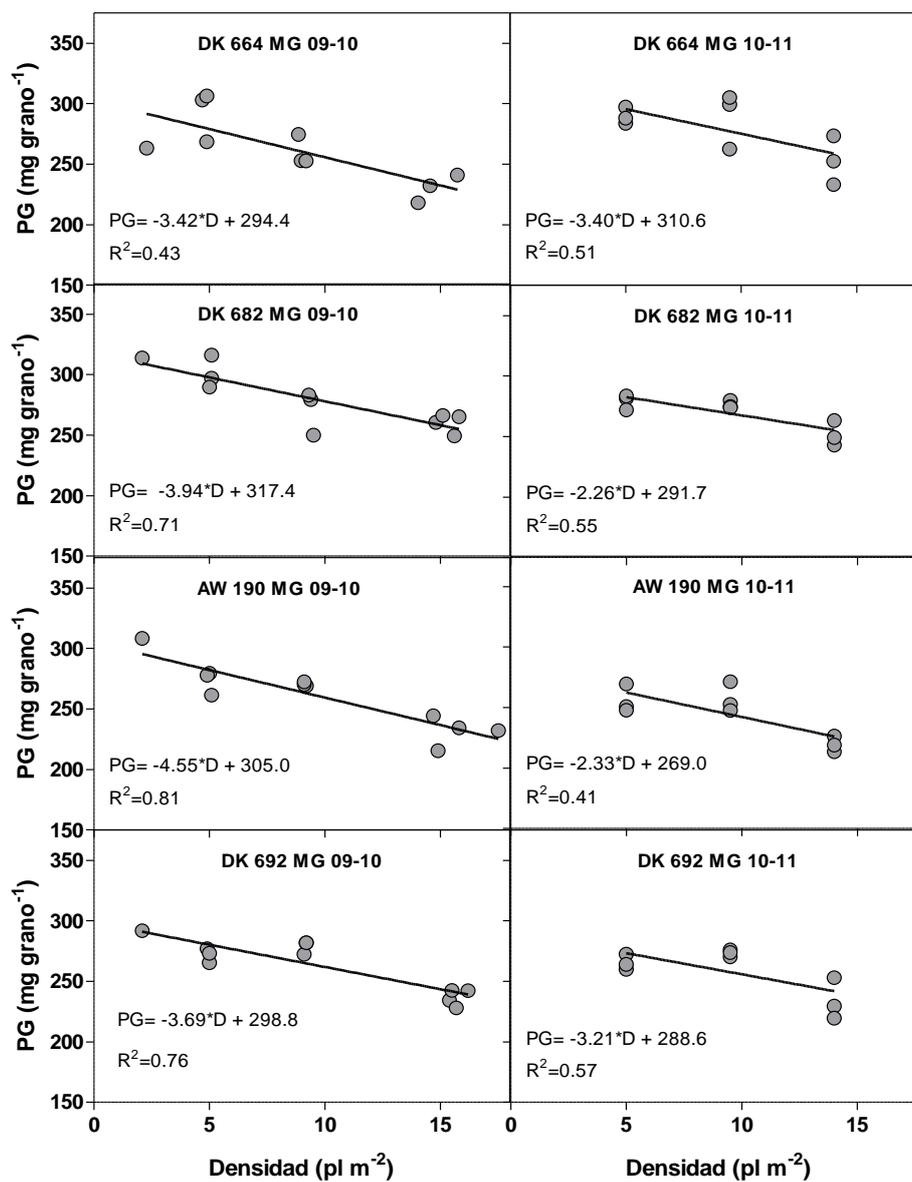


Figura 9.14. Peso por grano en función de la densidad de plantas. Para los 4 híbridos del experimento 3 y 4. Se ajustaron funciones lineales. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del peso por grano y se indicó la función, sus coeficientes y el  $R^2$ .

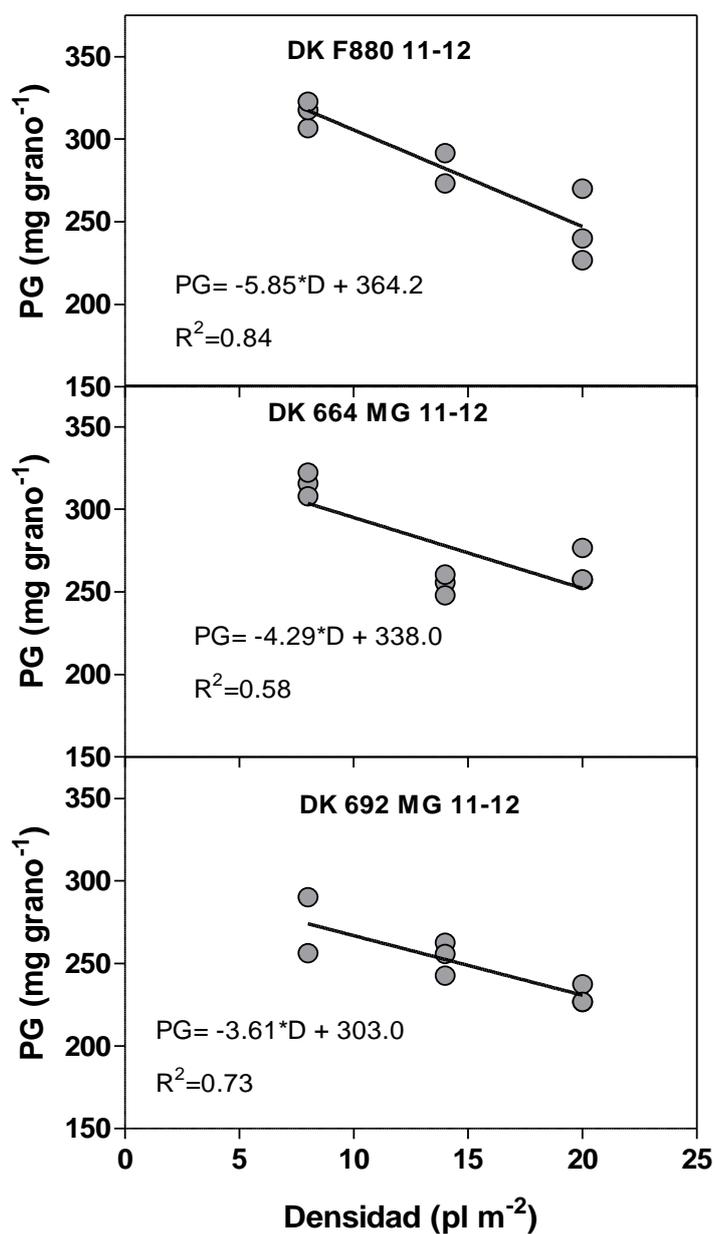


Figura 9.15. Peso por grano en función de la densidad de plantas. Para los 3 híbridos del experimento 5. Se ajustaron funciones lineales. En línea negra se muestra la función que se utilizó para la estimación del peso por grano y se indicó la función, sus coeficientes y el  $R^2$ .

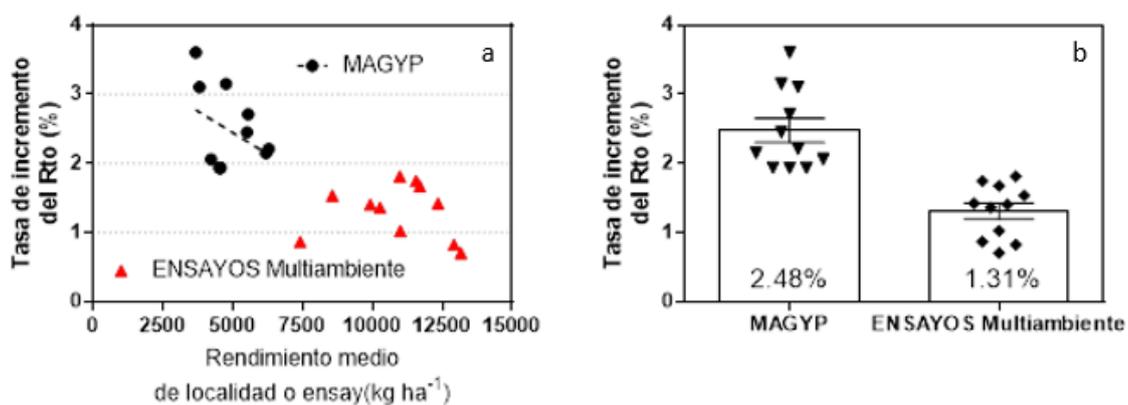


Figura 9.16. Tasa de incremento del rendimiento porcentual en función del rendimiento medio de cada ensayo (a). Datos tomados del ministerio de agricultura ganadería y pesca (MAGYP) y ganancia genética estimada de los ensayos multiambientes de la figura 3.5, Abdala et al., (2018) y Luque et al., (2006). Promedio de ganancia del rendimiento según fuentes de información de la figura a (b).