

Capítulo 9

Densidad de plantas

Claudia Vega

Gustavo Maddonni

Aníbal Cerrudo

Fernando Andrade



9. Densidad de plantas

Claudia Vega, Gustavo Maddoni, Aníbal Cerrudo y Fernando Andrade

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

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

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

9.1. Respuesta del rendimiento a la densidad de plantas

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

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

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

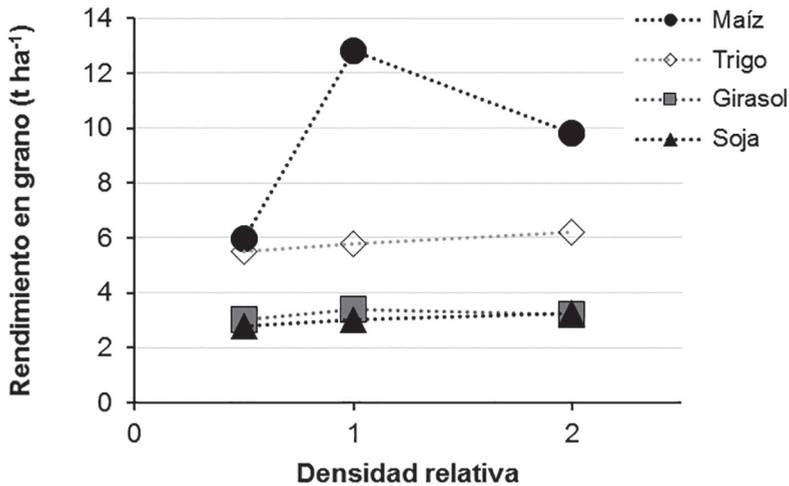


Figura 9.1: Rendimiento en grano en función de la densidad relativa de plantas en maíz (círculos), girasol (cuadrados), soja (triángulos) y trigo (rombos). Los cultivos se sembraron en fechas óptimas y se cultivaron con niveles adecuados de disponibilidad de agua y nutrientes. El rendimiento en las densidades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

9.2. Intercepción de radiación y producción de biomasa

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

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

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

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

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

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

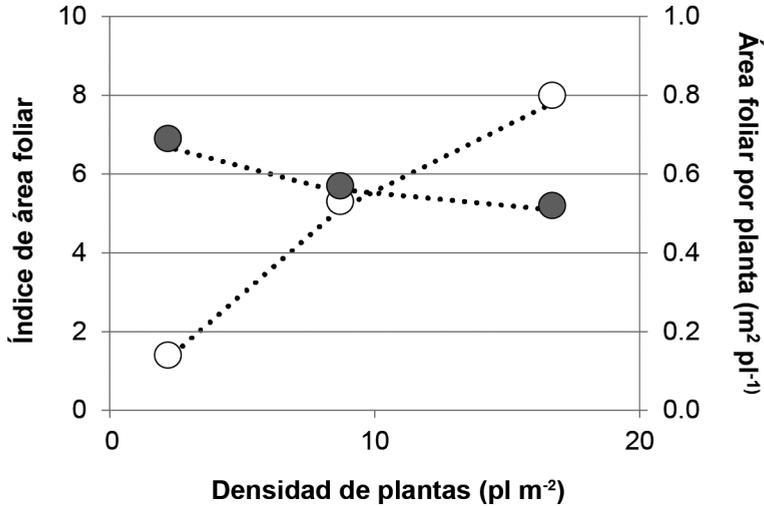


Figura 9.2: Variación del índice de área foliar (IAF, círculos blancos) y área foliar por planta (círculos grises) ante cambios en la densidad de plantas. Valores tomados alrededor de la floración.

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

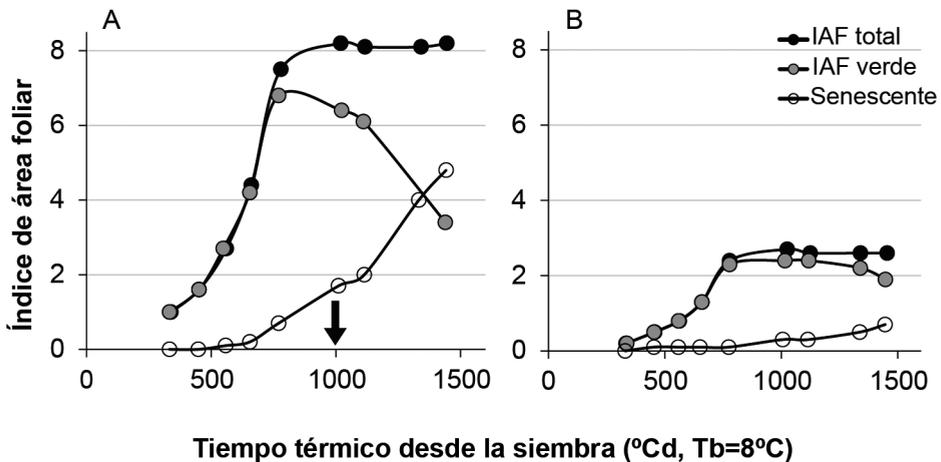


Figura 9.3: Evolución de IAF verde (círculos grises), senescente (círculos blancos) y verde+senescente (círculos negros) para dos cultivos de maíz regados y fertilizados a lo largo del ciclo sembrados a mediados de Octubre en alta (12 pl m⁻²; A) y baja (3 pl m⁻²; B) densidad de siembra en Pergamino.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

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

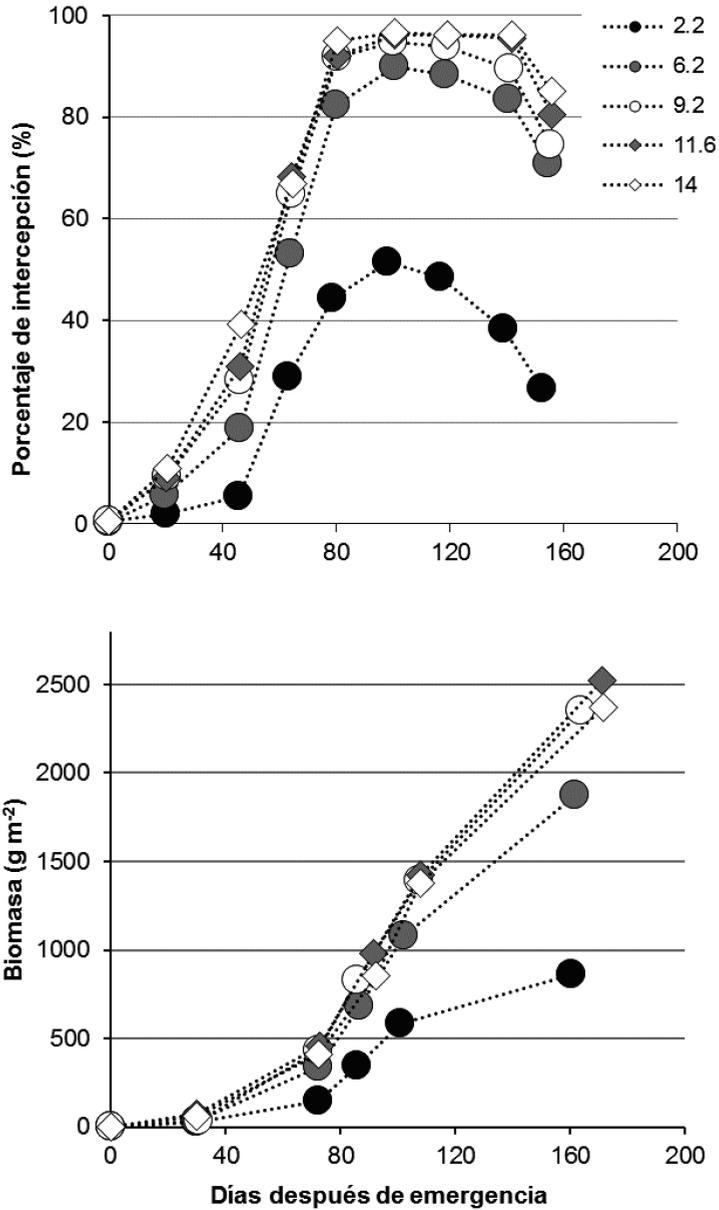


Figura 9.4: Porcentaje de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa y biomasa aérea del cultivo de maíz a lo largo del ciclo del cultivo para densidades de plantas de 2,2 (círculos negros), 6,2 (círculos grises), 9,2 (círculos blancos), 11,6 (rombos grises) y 14 (rombos blancos) plantas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

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

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

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

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

9.2.1. Densidad y Macollaje

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

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

9.3. Determinación de los componentes del rendimiento

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

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

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

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

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

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

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

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

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

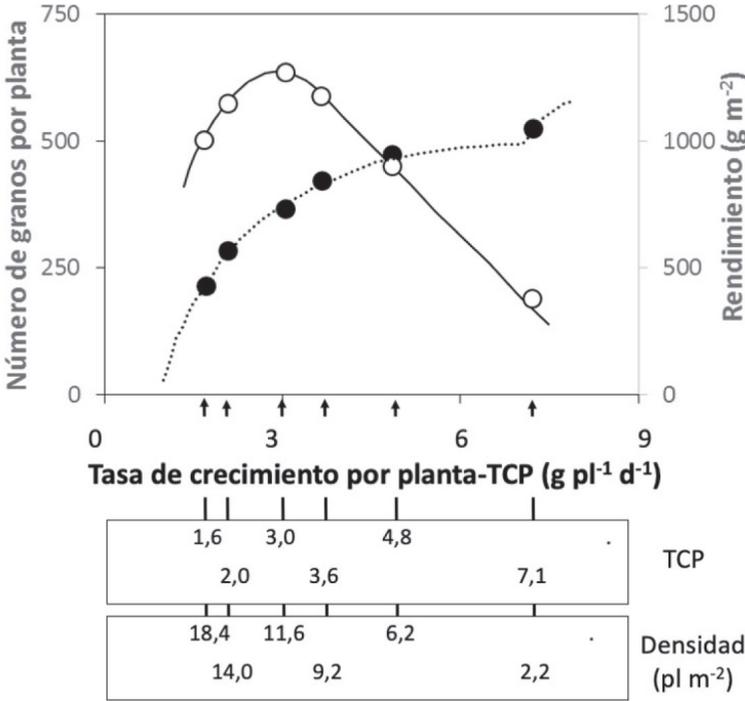


Figura 9.5: Relación entre el número de granos por planta y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo crítico para la determinación del número de granos. Datos de híbrido de maíz sembrado entre 2 y 18,4 plantas m² y conducidos bajo riego y fertilización. En el eje X se indican las tasas de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

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

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

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

9.4. Calidad ambiental y ajuste de la densidad de plantas

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

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

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

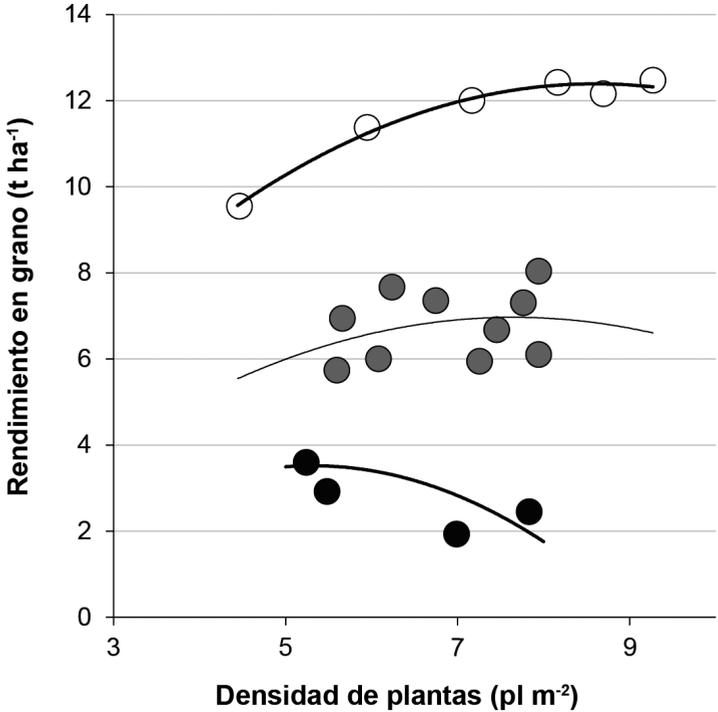


Figura 9.6: Rendimiento en grano del maíz (14% de humedad) en función de la densidad de plantas para tres niveles de disponibilidad hídrica: sin deficiencia (círculos blancos), con deficiencia de 150 mm (círculos grises) y de 300 mm (círculos negros). Las deficiencias fueron estimadas como la diferencia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

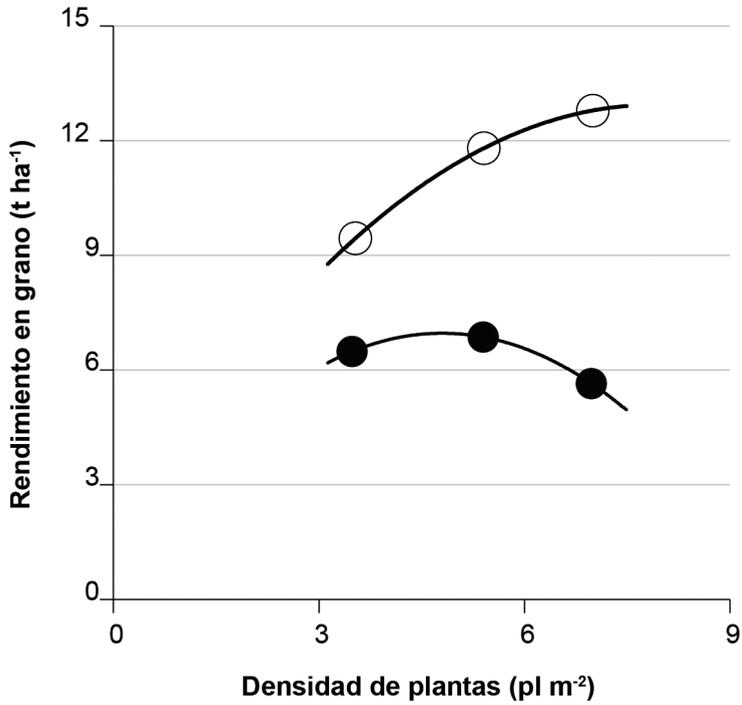


Figura 9.7: Rendimiento en grano del maíz en función de la densidad de plantas para dos niveles de disponibilidad de nitrógeno con aplicación de 240 kg de N por ha (círculos blancos) y sin fertilización nitrogenada (círculos negros). El testigo sin fertilización representa un consumo por parte del cultivo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

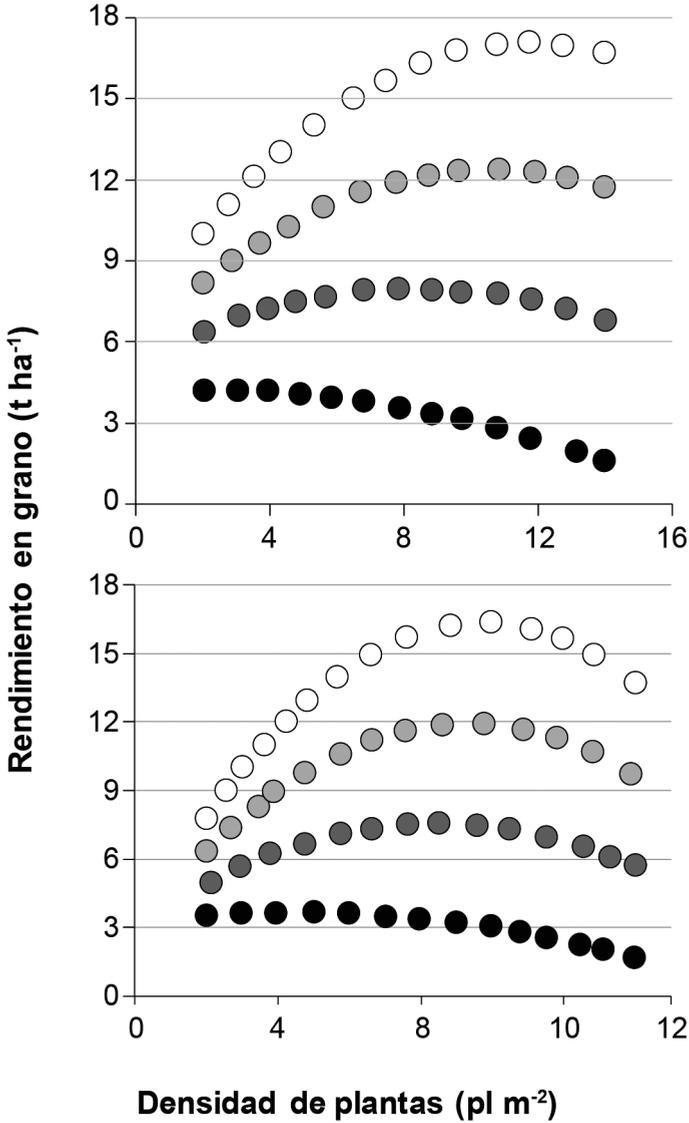


Figura 9.8: Rendimiento en grano en función de la densidad de plantas en cuatro ambientes de diferente potencialidad para dos híbridos de maíz (A y B) de diferente respuesta a la densidad de plantas (Juan Matías Ferreyra, Comunicación personal). Círculos blancos y círculos negros representan a los ambientes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

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

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

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

9.5. Genotipo y ajuste de la densidad óptima

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

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

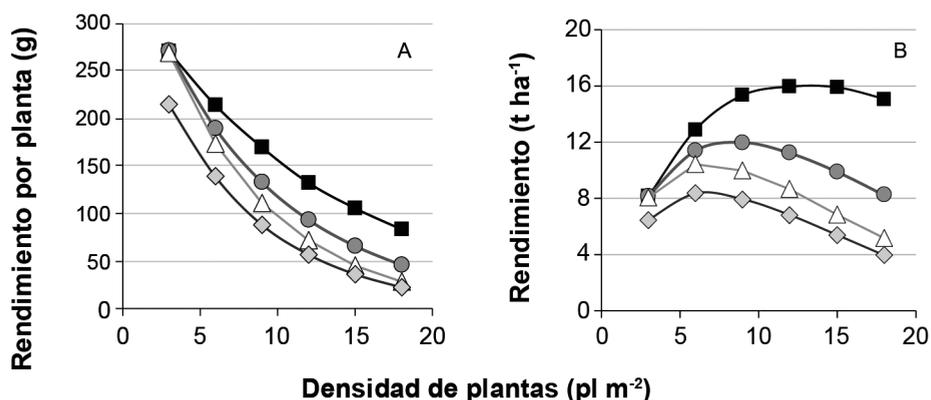


Figura 9.9: Variaciones en el rendimiento por planta y en el rendimiento del cultivo ante cambios en la densidad de plantas para híbridos de maíz que difieren en el máximo rendimiento por planta en baja densidad y en la tolerancia a aumento en la densidad de siembra. Adaptado de Pagano y Maddonni, 2007.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

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

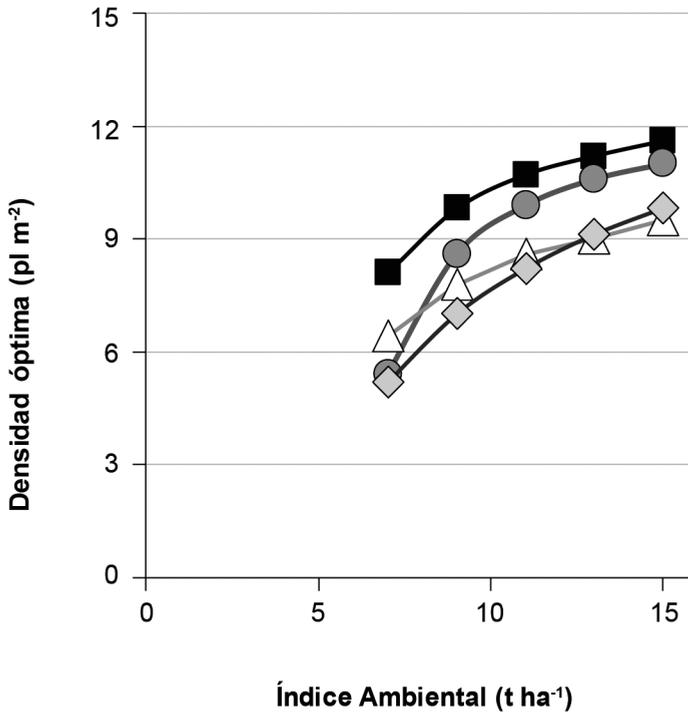


Figura 9.10: Densidad de plantas óptima según el índice ambiental. Los distintos símbolos indican distintos híbridos de maíz. Fuente: adaptado de TD Monsanto

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

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

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

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

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

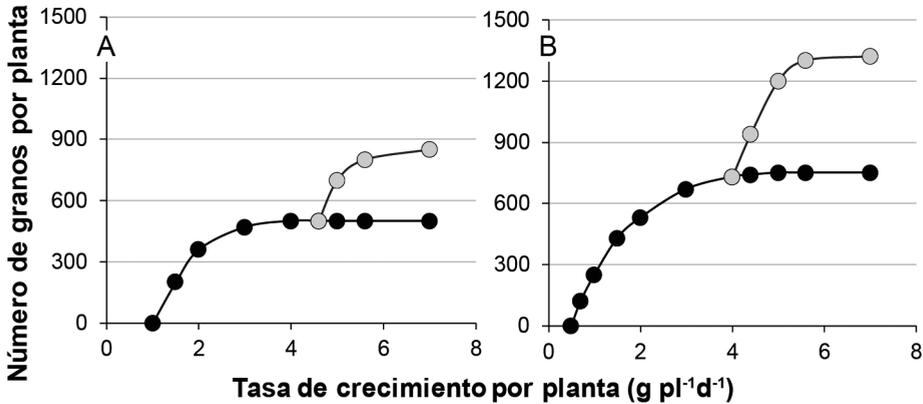


Figura 9.11: Presentación esquemática conceptual de la respuesta del número de granos por planta a cambios en la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico (TCP) en dos híbridos de maíz con distinta plasticidad reproductiva (A y B). La curva superior de cada gráfico indica los granos aportados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

9.7. Principales conceptos prácticos

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

9.8. Referencias

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

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

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

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

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

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

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