

## 3. Crecimiento del cultivo

**Fernando Andrade, Nicolás Neiff y José Andrade**

### 3.1. Introducción

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

El maíz, por ser una especie C<sub>4</sub>, muestra una alta tasa de fotosíntesis foliar (Hesketh, 1963). La fotosíntesis neta responde positivamente a la temperatura hasta alcanzar valores máximos entre 28 y 35°C (Larcher, 2003), para luego declinar fuertemente por encima de 38°C (Craft-Brandner y Salvucci, 2002). La reducción de la fotosíntesis neta por altas temperaturas puede atribuirse en parte a incrementos en la tasa de respiración (Di Matteo et al., 2018; Kettler et al., 2022), principalmente la de mantenimiento (Pening de Devries, 1975; Barnes y Hole, 1978). Las altas temperaturas producen, además, daños a nivel fotoquímico (Sinsawat et al. 2004; Karim et al., 1999), reducciones en la estabilidad de las membranas celulares y sobre-producción de moléculas reactivas al oxígeno (Chen et al., 2010; Neiff et al., 2019). Las bajas temperaturas también reducen la fotosíntesis y el crecimiento de los tejidos por afectar la actividad enzimática, las estructuras celulares y la integridad de las membranas (Hale y Orcutt, 1987). La tasa de fotosíntesis foliar del maíz responde, además, a la radiación incidente, a la concentración de CO<sub>2</sub> (en menor medida que las especies C<sub>3</sub>), a la disponibilidad de agua y nutrientes, entre otros factores ambientales (Larcher, 2003; Aschalew et al., 2016).

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

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

### 3.2. Componentes de la tasa de crecimiento del cultivo

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

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

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

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

### 3.2.1 Radiación incidente

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

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

### 3.2.2. Intercepción de radiación

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

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

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

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

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

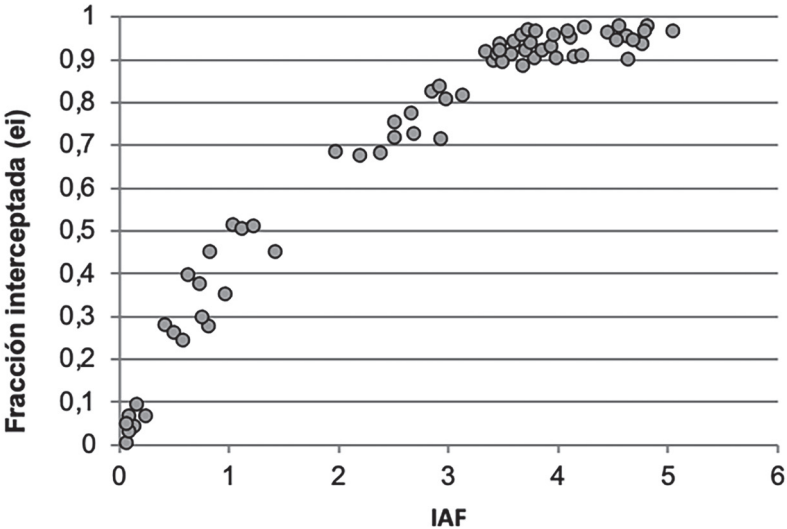


Figura 3.1: Fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente interceptada por el cultivo (*ei*) en función del índice de área foliar (IAF), para maíces sembrados en Balcarce bajo riego y fertilización en esquemas de alta producción. Si los puntos se ajustan a la ecuación  $ei = 1 - e^{-k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

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

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

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

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

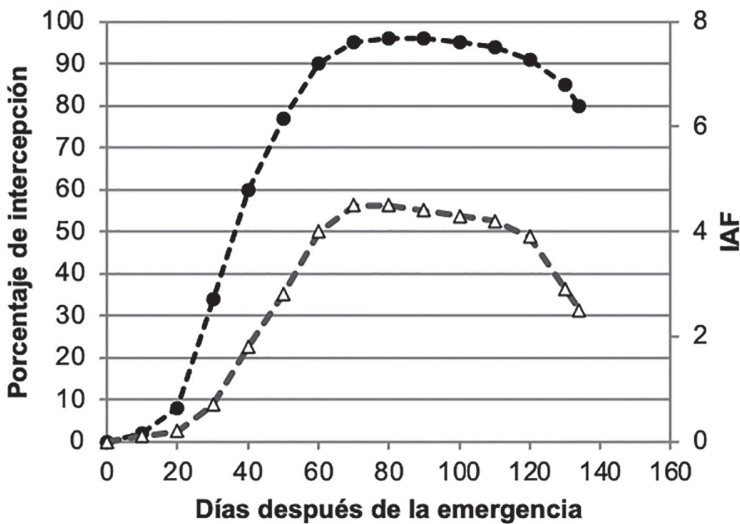


Figura 3.2: Evolución del porcentaje de intercepción de la radiación fotosintéticamente activa incidente ( $e_i \times 100$ ; círculos negros), y del IAF (triángulos) para un cultivo de maíz creciendo en Balcarce, Provincia de Buenos Aires (adaptado de Andrade et al., 1996). La floración ocurrió a los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

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

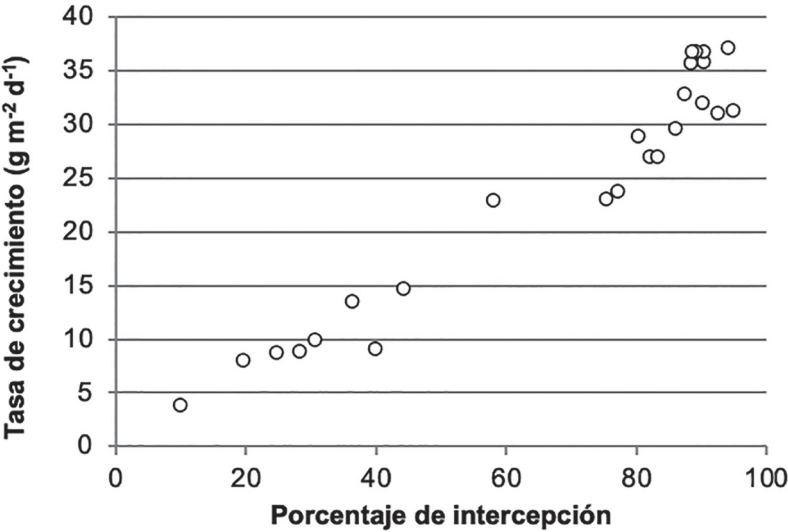


Figura 3.3: Tasa de crecimiento del cultivo en función del porcentaje de interceptación de la radiación fotosintéticamente activa ( $e_i \times 100$ ).  $y = 0,38x - 1,26$ ;  $R^2 = 0,93$ . Datos obtenidos para condiciones similares de Rinc. Híbrido DK636, meses de diciembre y enero de 2 campañas. Variables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

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

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

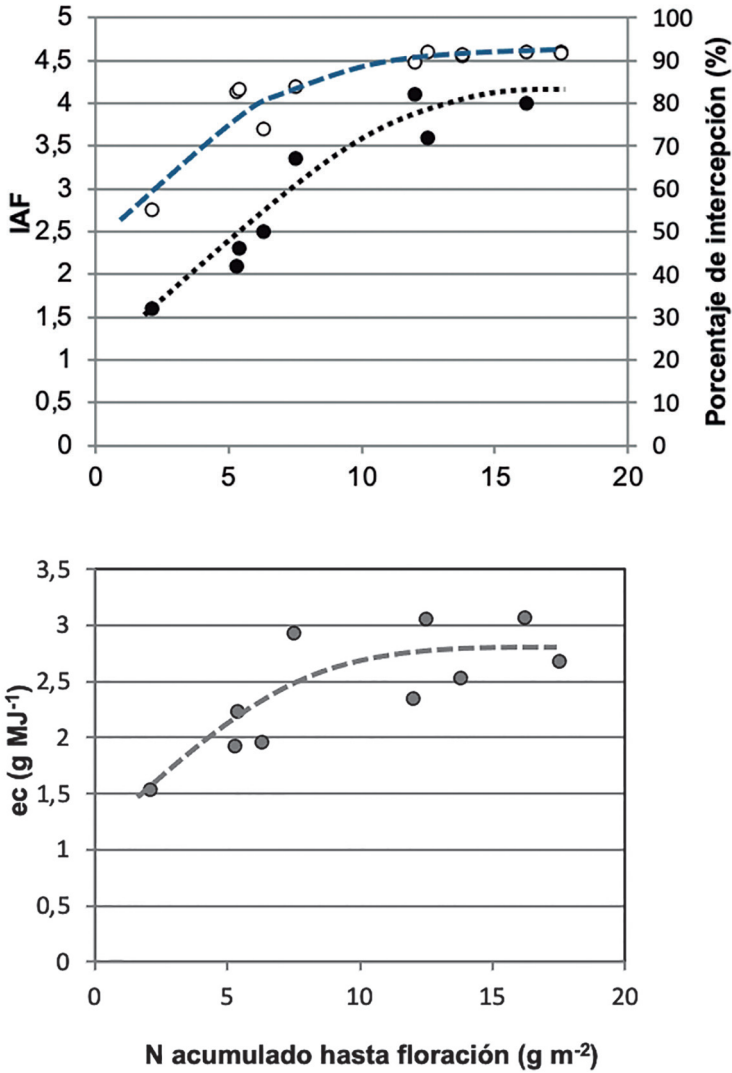


Figura 3.4: a) Índice de área foliar (IAF) en floración (círculos negros), porcentaje de intercepción ( $e_i \times 100$ ) en floración (círculos blancos) y b) eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa ( $ec$ ) promedio del ciclo (círculos grises) en respuesta al nivel de estrés nitrogenado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

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

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

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

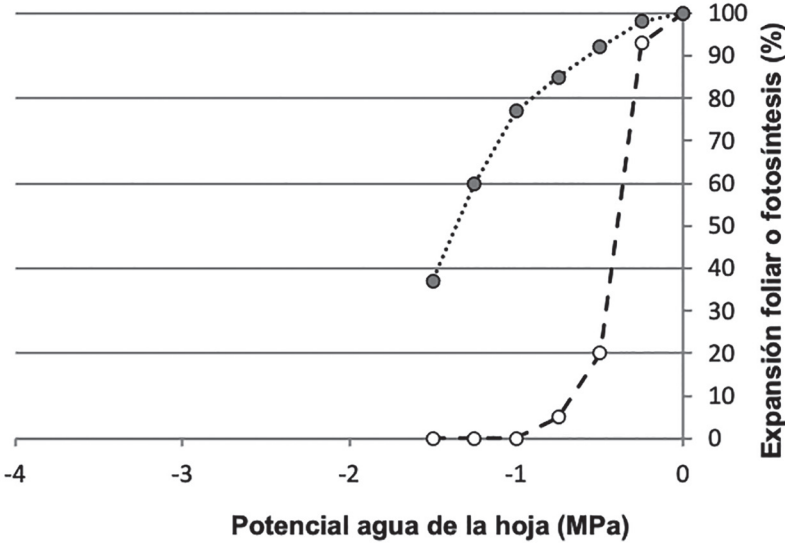


Figura 3.5: Tasa de expansión foliar (círculos blancos) y de fotosíntesis foliar (círculos grises) del maíz en función del potencial agua de la hoja expresado en Megapascales. Valores expresados en porcentaje del tratamiento testigo sin estrés. Adaptado de Boyer, 1970.

### 3.2.3. Eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa

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

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

El maíz presenta alta eficiencia de conversión ya que no presenta fotorespiración detectable por poseer un metabolismo de fijación de carbono por la vía C<sub>4</sub>. Esta característica le confiere un ritmo fotosintético entre un 30 y un 40% mayor que el de las especies C<sub>3</sub> (Hesketh, 1963).

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

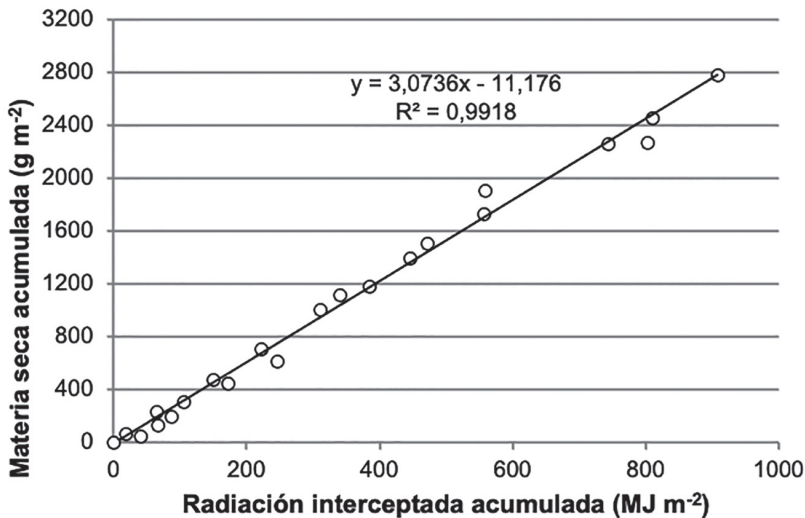


Figura 3.6: Relación entre la materia seca aérea acumulada y la radiación fotosintéticamente interceptada acumulada a lo largo del ciclo de un cultivo de maíz conducido bajo esquema de alta producción. La pendiente de la función lineal representa la eficiencia de conversión de la Rint en biomasa. La eficiencia de conversión fue 3,07 (error estándar = 0,04; R<sup>2</sup> = 0,99). Datos tomados de Andrade et al. (1996).



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

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

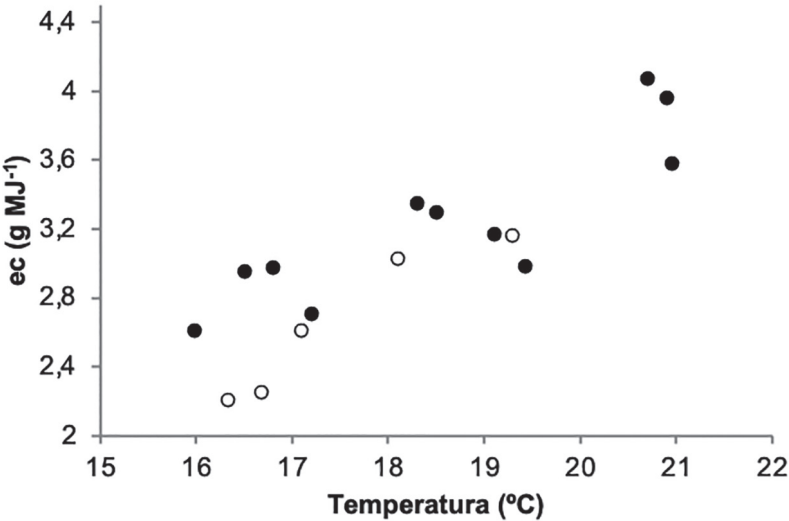


Figura 3.7: Relación entre la eficiencia de conversión de la radiación interceptada en biomasa aérea ( $ec$ ) y la temperatura media diaria, durante el periodo comprendido entre la emergencia

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

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

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

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

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

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

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

#### 3.2.4. Senescencia

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

### 3.3. Acumulación de biomasa

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

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

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

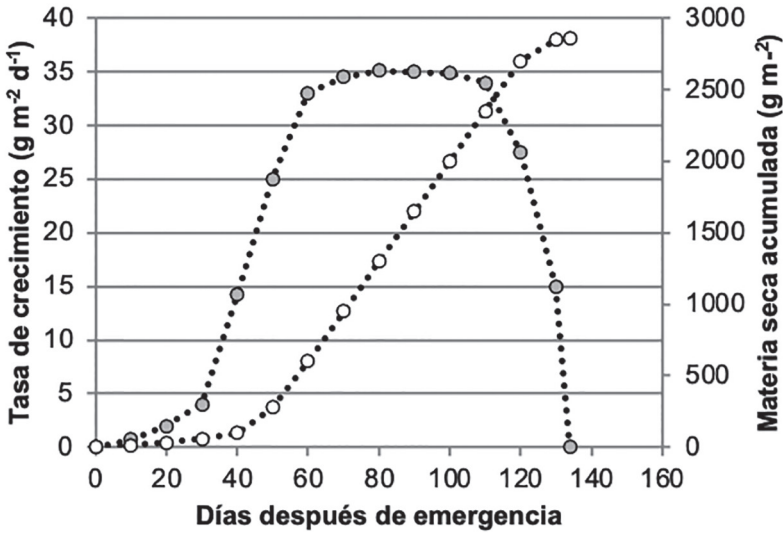


Figura 3.8: Evolución de la tasa de crecimiento del cultivo (círculos grises) y de la materia seca aérea acumulada (círculos blancos) para un cultivo de maíz creciendo en Balcarce, Provincia de Buenos Aires (adaptado de Andrade et al., 1996). Los valores no incluyen la biomasa de raíces. La floración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

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

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

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

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

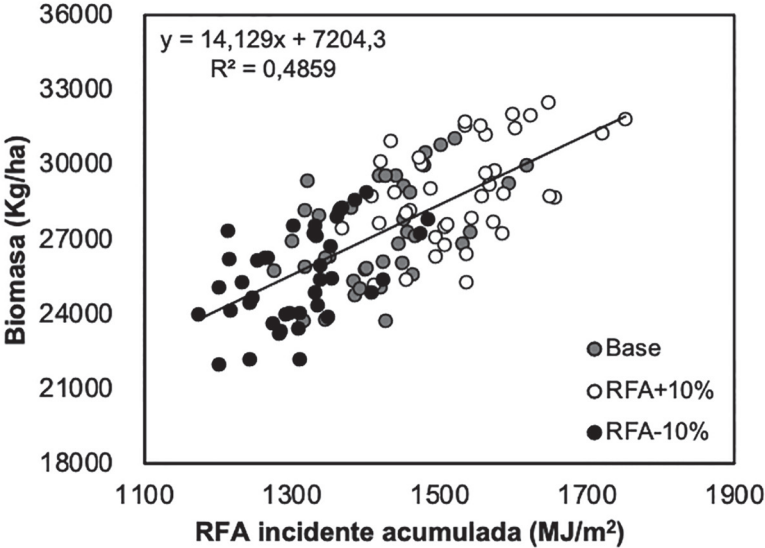


Figura 3.9: Biomasa aérea total producida en función de la radiación fotosintéticamente activa incidente (Rinc) acumulada total durante el ciclo del cultivo. Datos simulados (CERES-Maize) para maíces creciendo bajo condiciones de riego y fertilización y sin adversidades bióticas. Valores de radiación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

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

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

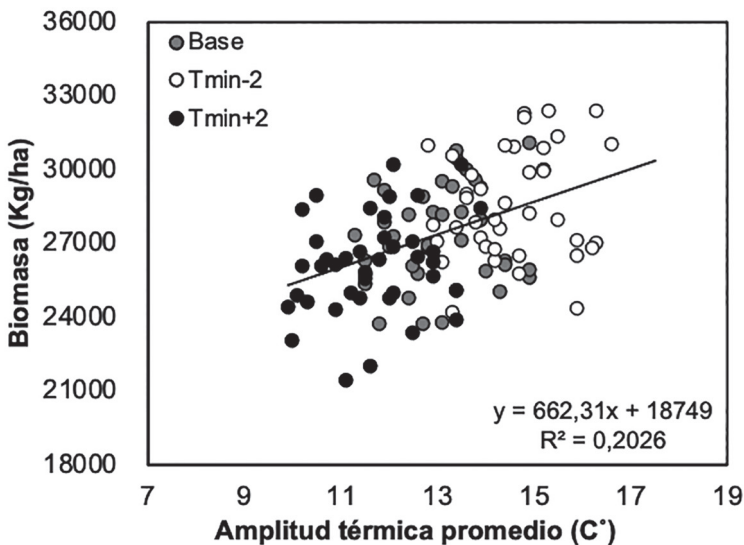


Figura 3.10: Biomasa aérea total producida en función de la amplitud térmica promedio a lo largo del ciclo del cultivo de maíz. Datos simulados (CERES-Maize) para maíces creciendo bajo condiciones de riego y fertilización y sin adversidades bióticas. Valores de amplitud térmica base correspondientes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

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

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

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

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

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

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

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

### 3.4. Partición de materia seca

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

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

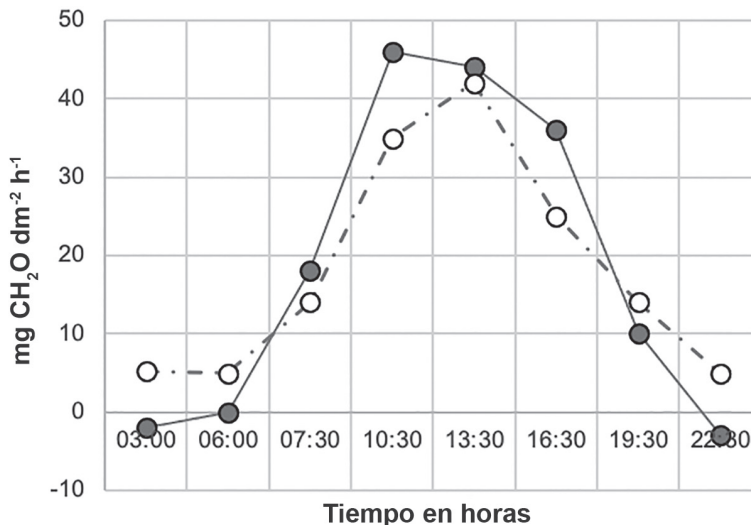


Figura 3.11. Cambios diarios de tasa de asimilación neta (círculos grises) y tasa de carbono



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

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

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

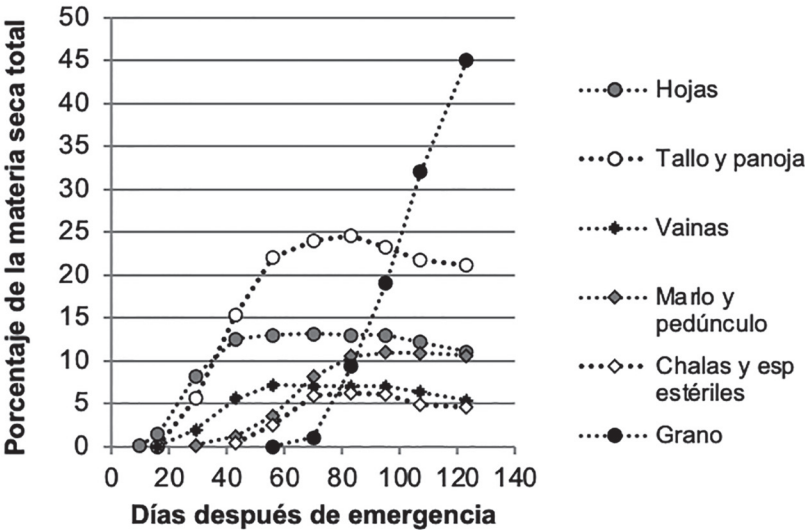


Figura 3.12: Materia seca aérea acumulada en los distintos órganos de la parte aérea en función de los días después de la emergencia. Valores expresados como porcentaje de la materia seca total final producida. Adaptado de Ritchie et al. (1986). La floración ocurrió alrededor de 60 días después de la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

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

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

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

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

#### 3.4.1. Crecimiento de raíces

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

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

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

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

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

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

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

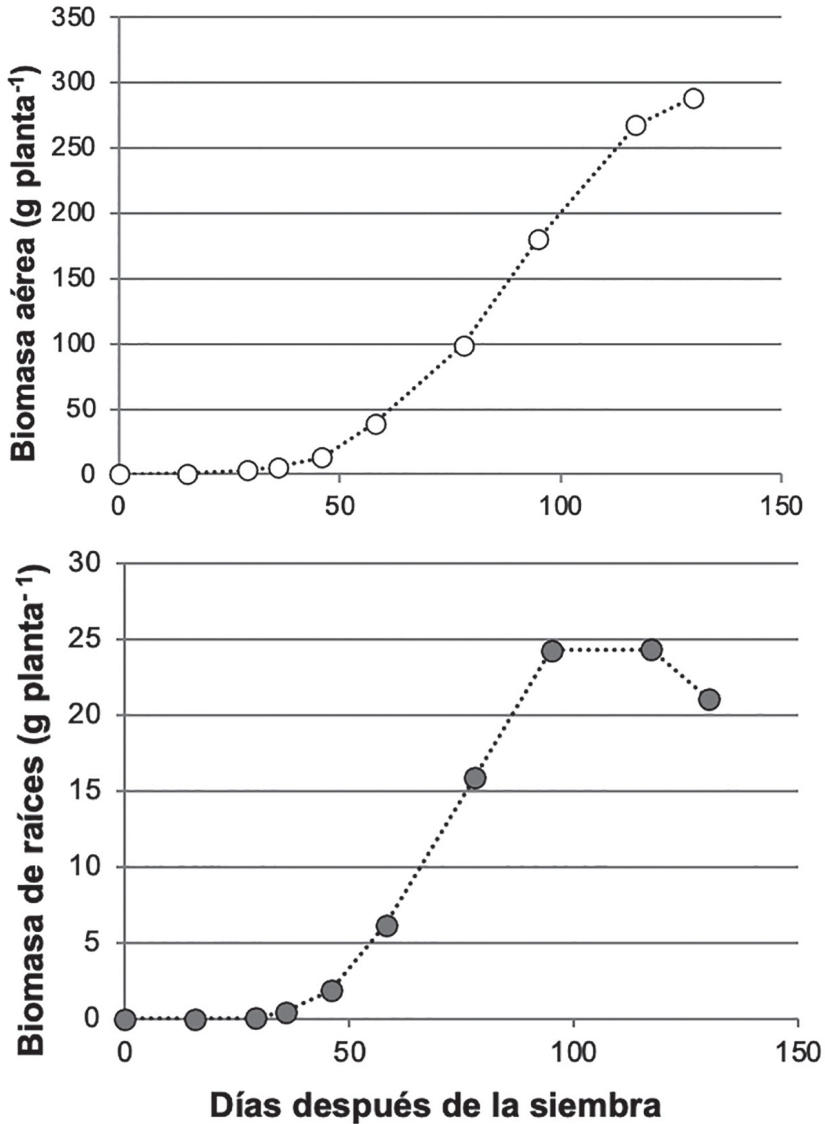


Figura 3.13: Acumulación de materia seca aérea y de raíces por planta en función de los días después de la siembra para un cultivar de maíz. La floración ocurrió el día 72 después de la siembra. Adaptado de Peng et al. (2010).

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

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

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

### 3.5. Manejo y crecimiento del cultivo de maíz

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### 3.6. Principales conceptos prácticos

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

jo agronómico y por el ambiente

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

### 3.7. Referencias

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



- 14: 51–101. [https://doi.org/10.1300/J411v14n01\\_05](https://doi.org/10.1300/J411v14n01_05)
- Andriani J.M. 2000. Consumo de agua de los cultivos en el Sur de Santa Fe. Para mejorar la producción. 13: 27-30.
- Aschalew A., S. Pathak, S. Singh, A. Bhatia, R. Harit, y V. Kumar. 2016. Growth, yield and quality of maize with elevated atmospheric carbon dioxide and temperature in north–west India. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 218: 66-72. [10.1016/j.agee.2015.11.014](https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.11.014)
- Assefa Y., P.V. Vara Prasad, P. Carter, M. Hinds, G. Bhalla, R. Schon, M. Jeschke, S. Paszkiewicz, y I.A. Ciampitti. 2016. Yield responses to planting density for US modern corn hybrids: A synthesis-analysis. *Crop Science*. 56: 2802–2817. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.04.0215>
- Barbieri P.A., H.E. Echeverría, H.R. Saínez Rozas, y F.H. Andrade. 2008. Nitrogen use efficiency in maize as affected by nitrogen availability and row spacing. *Agronomy Journal*. 100: 1094–1100. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0057>
- Barbieri P.A., L. Echarte, A. della Maggiora, V.O. Sadras, H. Echeverría, y F.H. Andrade. 2012. Maize evapotranspiration and water-use efficiency in response to row spacing. *Agronomy Journal*. 104: 939–944. <https://doi.org/10.2134/agronj2012.0014>
- Barbieri P.A., H.E. Echeverría, H.R. Saínez Rozas, y F.H. Andrade. 2013. Nitrogen status in maize grown at different row spacings and nitrogen availability. *Canadian Journal of Plant Science*. 93: 1049–1058. <https://doi.org/10.4141/CJPS2012-170>
- Barnes A., y C.C. Hole. 1978. A theoretical basis of growth and maintenance respiration. *Annals of Botany*. 42: 1217-1221.
- Baum M.E., S.V. Archontoulis, y M.A. Licht. 2019. Planting date, hybrid maturity, and weather effects on maize yield and crop stage. *Agronomy Journal*. 111: 303–313. <https://doi.org/10.2134/agronj2018.04.0297>
- Benjamin J., D. Nielsen, M. Vigil, M. Mikha, y F. Calderon. 2014. Water deficit stress effects on corn (*Zea mays*, L.) Root: shoot ratio. *Open Journal of Soil Science*. 4: 151-160.
- Bonelli L.E., J.P. Monzon, A. Cerrudo, R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Research*. 198: 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
- Bonelli L.E., y F.H. Andrade. 2020. Maize radiation use-efficiency response to optimally distributed foliar-nitrogen-content depends on canopy leaf-area index. *Field Crops Research*. 247: 107557. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107557>
- Bonelli L.E., A. Cerrudo, L.B. O. Pico, J.A. Di Matteo, J.P. Monzon, R.H. Rizzalli, y F.H. Andrade. 2020. Does the photo-thermal environment limit post-flowering maize growth?. *Field Crops Research*. 252: 107805. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107805>
- Bonhomme R., M. Derieux, J.R. Kiniry, G.O. Edmeades, y H. Ozier-Lafontaine. 1991. Maize leaf number sensitivity in relation to photoperiod in multilocation field trials. *Agronomy Journal*. 83: 153–157. <https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300010035x>
- Bonhomme R., M. Derieux, y G.O. Edmeades. 1994. Flowering of diverse maize cultivars in relation to temperature and photoperiod in multilocation field trials. *Crop Science*. 34: 156–164. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400010028x>
- Borrás L., y M.E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to post-flowering source-sink ratio. *Crop Science*. 41: 1816-1822. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1816>
- Borrás L., G.A. Maddonni, y M.E. Otegui. 2003. Leaf senescence in maize hybrids: Plant population, row spacing and kernel set effects. *Field Crops Research*. 82: 13-26. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(03\)00002-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(03)00002-9)
- Boyer J.S. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology*. 46: 233–235. <https://doi.org/10.1104/>

pp.46.2.233

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

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

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

- Maddonni G.A., M.E. Otegui, y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize. II. Postsilking growth and kernel weight. *Field Crops Research*. 56: 257–264. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00093-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00093-2)
- Maddonni G., M. Otegui, y A. Cirilo. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crop Research*. 71: 183–193. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00158-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00158-7).
- Maddonni G.A., A.G. Cirilo, y M.E. Otegui. 2006. Row width and maize grain yield. *Agronomy Journal*. 98: 1532–1543. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0038>
- McCullough D.E., P. Girardin, M. Mihajlovic, A. Aguilera y M. Tollenaar. 1994. Influence of N supply on development and dry matter accumulation of an old and new maize hybrid. *Canadian Journal of Plant Science*. 74: 471–477. <https://doi.org/10.4141/cjps94-087>
- Mengel D.B., y S.A. Barber. 1974. Development and distribution of the corn root system under field conditions 1. *Agronomy Journal*. 66: 341–344. <https://doi.org/10.2134/agronj1974.00021962006600030002x>
- Muchow R.C., y R. Davis. 1988. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in a semi-arid tropical environment II. Radiation interception and biomass accumulation. *Field Crops Research*. 18: 17–30. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(88\)90056-1](https://doi.org/10.1016/0378-4290(88)90056-1)
- Muchow R.C. 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment II. Effect of water deficits. *Field Crops Research*. 20: 207–219. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90080-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90080-4)
- Muchow R.C., T.R. Sinclair, y J.M. Bennett. 1990. Temperature and solar radiation effects on potential maize yields across locations. *Agronomy Journal*. 82: 338–343. <https://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200020033x>
- Muller B., F. Pantin, M. Génard, O. Turc, S. Freixes, M. Piques, y Y. Gibon. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*. 62: 1715–1729. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
- Neiff N., S. Trachsel, O.R. Valentinuz, C.N. Balbi, y F.H. Andrade. 2016. High temperatures around flowering in maize: Effects on photosynthesis and grain yield in three genotypes. *Crop Science*. 56: 2702–2712. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.12.0755>
- Neiff N., E.L. Ploschuk, O.R. Valentinuz, y F.H. Andrade. 2019. Physiological responses and post-stress recovery in field-grown maize exposed to high temperatures at flowering. *Australian Journal of Crop Science*. 13: 2053–2061.
- Olson R.A., y D.H. Sander. 1988. Corn production. *Corn and Corn Improvement*. 18: 639–686. <https://doi.org/10.2134/agronmonogr18.3ed.c11>
- Ordóñez R.A., S.V. Archontoulis, R. Martínez-Feria, J.L. Hatfield, E.E. Wright, y M.J. Castellano. 2020. Root to shoot and carbon to nitrogen ratios of maize and soybean crops in the US Midwest. *European Journal of Agronomy*. 120: 126130. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126130>
- Otegui M.E., F.H. Andrade, E.E. Suero. 1995a. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research*. 40: 87–94. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)00093-R](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)00093-R)
- Otegui M.E., M.G. Nicolini, R.A. Ruiz y P.A. Dodds. 1995b. Sowing date effects on grain yield components for different maize genotypes. *Agronomy Journal*. 87: 29–33. <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700010006x>
- Overman A.R., y R.V. Scholtz. 2011. Model of yield response of corn to plant population and absorption of solar energy. *PLoS One*. 6: e16117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.016117>

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

263. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60914-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60914-1)
- Sinsawat V., J. Leipner, P. Stamp, y Y. Fracheboud. 2004. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany*. 52: 123-129. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.01.010>
- Song H., Y. Li, L. Zhou, Z. Xu, y G. Zhou, 2018. Maize leaf functional responses to drought episode and rewatering. *Agricultural and Forest Meteorology*. 249: 57-70. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.023>.
- Srivastava R.K., R.K. Panda, A. Chakraborty, y D. Halder. 2018. Enhancing grain yield, biomass and nitrogen use efficiency of maize by varying sowing dates and nitrogen rate under rainfed and irrigated conditions. *Field Crops Research*. 221: 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.06.019>
- Stockle and Kemanian, 2009
- Taboada M., y C. Alvarez. 2008. Root abundance of maize in conventionally- tilled and zero-tilled soils of Argentina. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*. 32: 769-779. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832008000200031>
- Tetio-Kagho F., y F.P. Gardner. 1988b. Responses of maize to plant population density. II. Reproductive development, yield and yield adjustments. *Agronomy Journal*. 80: 935-940 <https://doi.org/10.2134/agronj1988.0002196200800060019x>
- Thomas H., y H. Ougham. 2015. Senescence and crop performance. In *Crop Physiology*. 223-249. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417104-6.00010-8>
- Tsimba R., G.O. Edmeades, J.P. Millner, y P.D. Kemp. 2013. The effect of planting date on maize: Phenology, thermal time durations and growth rates in a cool temperate climate. *Field Crops Research*. 150: 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.021>
- Uhart S., y F. Andrade. 1995. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science*. 35: 1376-1383. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500050020x>
- Van Roekel R.J., y J.A. Coulter. 2011. Agronomic responses of corn to planting date and plant density. *Agronomy Journal*. 103: 1414-1422. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0071>
- Van Roekel R.J., y J.A. Coulter. 2012. Agronomic responses of corn hybrids to row width and plant density. *Agronomy Journal*. 104: 612-620. <https://doi.org/10.2134/agronj2011.0380>
- Varlet-Grancher C., R. Bonhomme, M. Chartier, y P. Artis. 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*. 3: 3-26.
- Vega C.R.C., V.O. Sadras, F.H. Andrade, y S.A. Uhart. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany*. 85: 461–468. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1084>
- Venturino A., G. Dosio, R. Rizzalli y F. Andrade. 2010. Senescencia foliar en un híbrido de maíz ante cambios en la demanda de los destinos. *Actas IX Congreso Nacional de Maíz*. 150-152. Rosario, Argentina.
- Vos J.P.E.L., P.E.L. Van Der Putten, y C.J. Birch. 2005. Effect of nitrogen supply on leaf appearance, leaf growth, leaf nitrogen economy and photosynthetic capacity in maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research*. 93: 64-73. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.09.013>
- Westgate M.E., F. Forcella, D.C. Reicosky, y J. Somsen. 1997. Rapid canopy closure for maize production in the northern US corn belt: RUE and grain yield. *Field Crops Research*. 49: 249–258. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01055-6](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01055-6)
- Wilkens S., P.J. Weimer, y J.G. Lauer. 2015. The effects of hybrid relative maturity on corn stover for ethanol production and biomass composition. *Agronomy Journal*. 107,

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