



Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Escuela para Graduados



**COMPETENCIA INTRA-ESPECÍFICA POR RECURSOS
EDÁFICOS Y LUMÍNICOS EN MAÍZ (*Zea mays*, L.):
EFECTOS SOBRE LA VARIABILIDAD
INTRAPOBLACIONAL Y LA DETERMINACIÓN DEL
NÚMERO DE GRANOS FINAL**

Claudio Jesús Razquin

Tesis

Para optar al Grado Académico de
Doctor en Ciencias Agropecuarias

Córdoba 2018

**COMPETENCIA INTRA-ESPECÍFICA POR RECURSOS
EDÁFICOS Y LUMÍNICOS EN MAÍZ (*Zea mays*, L.):
EFECTOS SOBRE LA VARIABILIDAD
INTRAPOBLACIONAL Y LA DETERMINACIÓN DEL
NÚMERO DE GRANOS FINAL**

Claudio Jesús Razquin

Comisión asesora de tesis

Directora: Dra. MSc, Ing. Agr. Claudia R.C. Vega

Asesores: Dr. MSc, Ing. Agr. Gustavo A. Maddonni

Dr., Biólogo Hernán Ramiro Lascano

Tribunal Examinador de Tesis

Dr. MSc, Ing. Agr. Alfredo G. Cirilo

Dr. MSc, Ing. Agr. Gustavo A. Maddonni

Dr., Ing. Agr. Juan Pablo Monzón

Defensa formal académica
7 de marzo de 2018
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Universidad Nacional de Córdoba

DEDICATORIA

A mi familia, en particular a mi vieja que me ha dado todo.

A mi novia Marina, por acompañarme, aconsejarme y darme todo su cariño y amor

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a todos aquellos que hicieron posible la realización de este trabajo de Tesis:

A Claudia Vega quien me ha guiado en mi formación no solo académica, sino también como persona. Estoy enteramente agradecido por toda su generosidad, empeño y pasión que me ha transmitido para poder realizar esta tesis.

Quiero agradecer también a Gustavo Maddonni por haberme dado la posibilidad de participar en sus líneas de investigación y por todo su apoyo y consejos.

A Ramiro Lascano por haber aceptado ser parte del comité asesor de esta tesis

Al INTA Manfredi por brindarme la posibilidad de desarrollar los ensayos y en particular al grupo de Eco-fisiología de Cultivos por todo su apoyo.

A Francisco Raspa, Diego Ortiz, Julio Saez, Franco Eslava, Salva Prieto, Constanza Carrera quienes fueron con los que más tiempo compartí y comparto. Gracias a ellos por tanto apoyo, consejos, ayuda y tiempo invertido en tantas ocasiones.

A mis fieles ayudantes y tesistas, Noelia Colotti, Marcelo Campana y Manuel Cicconi, firmes de sol a sol para ayudarme con los ensayos a campo. A ellos muchísimas gracias.

A todos mis compañeros de postgrado que he conocido durante todos estos años

TABLA DE CONTENIDOS

LISTA DE TABLAS	ix
LISTA DE FIGURAS	xii
LISTA DE ABREVIATURAS	xvi
RESUMEN	xviii
ABSTRACT.....	xx
CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. ALCANCES Y ESTRUCTURA DE ESTA TESIS	6
1.2. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	8
CAPITULO 2. VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NÚMERO DE GRANOS POR PLANTA: EFECTOS DEL GENOTIPO Y NIVELES DE COMPETENCIA POR RECURSOS	11
2.1. INTRODUCCIÓN.....	11
2.1.1. HIPÓTESIS.....	14
2.1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	14
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
2.2.1. MANEJO DEL CULTIVO, TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL	14
2.2.2. DETERMINACIONES Y CÁLCULOS.....	16
2.2.2.1. OFERTA AMBIENTAL, FENOLOGÍA DEL CULTIVO Y DETERMINACIÓN DE COMPONENTES DE RENDIMIENTO	16
2.2.2.2. CARACTERIZACIÓN DEL ÁNGULO DE INSERCIÓN FOLIAR, ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR Y SU DISTRIBUCIÓN EN DISTINTOS ESTRATOS DEL CANOPEO	17
2.2.2.3. CUANTIFICACIÓN DE LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NÚMERO DE GRANOS POR PLANTA Y DETERMINACIÓN DE PLANTAS CON BAJA EFICIENCIA DE FIJACIÓN DE GRANOS.....	18
2.2.3. ANÁLISIS DE DATOS	19
2.3. RESULTADOS	20
2.3.1. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL, DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES Y FENOLOGÍA DEL CULTIVO	20
2.3.2. DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS COMPONENTES NUMÉRICOS.....	25

2.3.3. VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NÚMERO DE GRANOS POR PLANTA.....	28
2.3.4. VARIACIÓN GENOTÍPICA DE CARACTERES MORFO-FISIOLÓGICOS ..	32
2.4. DISCUSIÓN.....	39
2.4.1. LA MAGNITUD DE LA COMPETENCIA INTRA-ESPECÍFICA POR RECURSOS AÉREOS Y EDÁFICOS CONTROLA EL DESARROLLO DE LA BIMODALIDAD, LA VARIABILIDAD POBLACIONAL Y LA FIJACIÓN DE GRANOS A NIVEL DE CULTIVO	39
2.4.2. LA ARQUITECTURA DEL CANOPEO DETERMINA LA MAGNITUD DE LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NGP	43
2.4.3. IMPACTO DEL NÚMERO DE GRANOS EN LA DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO A NIVEL DE CULTIVO	46
2.5. CONCLUSIONES.....	48
2.6. BIBLIOGRAFIA CITADA.....	49
CAPITULO 3. ESTABILIDAD DE LA ALOMETRÍA DEL CRECIMIENTO REPRODUCTIVO DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO DE DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS	55
3.1. INTRODUCCIÓN.....	55
3.1.1. HIPÓTESIS.....	57
3.1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	57
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	58
3.2.1. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS	58
3.2.2. ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA AÉREA Y LA TASA DE CRECIMIENTO DE LA PLANTA Y DE LA ESPIGA DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO DE DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS	58
3.2.3. FUNCIONES DE TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO (DMF) .	61
3.2.4. MEDICIONES DE LA VARIABILIDAD PLANTA-PLANTA Y RUPTURA DE LA ALOMETRIA.....	62
3.2.5. ANÁLISIS DE DATOS.....	63
3.3. RESULTADOS	65
3.3.1. CRECIMIENTO DE INDIVIDUOS DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO	65
3.3.2. DISTRIBUCIÓN POBLACIONAL DE LA BIOMASA AL FINAL DEL PERÍODO CRÍTICO PARA LA FIJACIÓN DE GRANOS.....	67

3.3.3. TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO DE DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS (FUNCIONES DMF)	71
3.3.4. PARTICIÓN DE BIOMASA Y EFICIENCIA REPRODUCTIVA EN DISTINTAS JERARQUÍAS DE PLANTAS	76
3.3.5. RELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS DE LAS FUNCIONES DE TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO Y LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DE LA BIOMASA AÉREA POR PLANTA EN POSTFLORACIÓN	79
3.4. DISCUSIÓN.....	82
3.4.1. LAS RELACIONES DE TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO MODULAN LOS PROCESOS DE ESTRUCTURACIÓN EN TAMAÑOS DE LA BIOMASA POR PLANTA HACIA EL FINAL DEL PERÍODO CRÍTICO	82
3.4.2. FACTORES POTENCIALMENTE INVOLUCRADOS EN LA NATURALEZA DE LA COMPETENCIA.....	84
3.4.3. CONSECUENCIAS DE LA COMPETENCIA POR RECURSOS SOBRE LA EFICIENCIA REPRODUCTIVA.....	85
3.5. CONCLUSIONES.....	86
3.6. BIBLIOGRAFIA CITADA.....	88
CAPITULO 4. MECANISMOS QUE EXPLICAN EL ESTABLECIMIENTO TEMPRANO DE JERARQUÍAS DE PLANTAS EN MAÍZ: HABILIDAD COMPETITIVA Y RESPUESTAS DE ESCAPE AL SOMBREO	91
4.1. INTRODUCCIÓN.....	91
4.1.1. HIPÓTESIS	94
4.1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	94
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	95
4.2.1. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS	95
4.2.2. CARACTERIZACIÓN DE LA CALIDAD DEL AMBIENTE LUMÍNICO.....	95
4.2.3. CARACTERIZACIÓN DE JERARQUÍAS DE PLANTAS.....	96
4.2.4. MEDICIÓN DE RESPUESTAS ASOCIADAS CON EL ESCAPE AL SOMBREO	96
4.2.5. ANÁLISIS DE DATOS	98
4.3. RESULTADOS	101

4.3.1. DINÁMICA DE LOS CAMBIOS EN LA CALIDAD DE LA LUZ DURANTE ESTADIOS TEMPRANOS	101
4.3.2. MODIFICACIONES DEL AZIMUT FOLIAR EN DISTINTAS JERARQUÍAS DE PLANTAS	103
4.3.3. RELACIÓN ENTRE LA TASA DE ELONGACIÓN DE TALLOS Y LA ALTURA INICIAL DE LAS PLANTAS.....	105
4.3.4. DINÁMICA DE LA ELONGACIÓN DE TALLOS Y CAMBIOS EN LA ALOMETRÍA DE LA RELACIÓN ALTURA Y DIÁMETRO DEL TALLO	107
4.4. DISCUSIÓN.....	112
4.4.1. ORIGEN DEL ESTABLECIMIENTO TEMPRANO DE JERARQUÍAS DE PLANTAS CON DISTINTA FIJACIÓN DE GRANOS: EFECTOS DE LA DISPONIBILIDAD DE N EDÁFICO Y LUZ SOBRE LAS RESPUESTAS DE ESCAPE AL SOMBREO	113
4.5. CONCLUSIONES.....	115
4.6. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	116
CAPITULO 5. DISCUSIÓN GENERAL	119
5.1. MARCO TEÓRICO Y APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL	120
5.2. CONTRIBUCIÓN AL AVANCE DEL CONOCIMIENTO EN EL TEMA DE LA REGULACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS EN MAÍZ.....	125
5.3. IMPLICANCIAS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES.....	126
5.4. BIBLIOGRAFÍA CITADA.....	128

LISTA DE TABLAS

- Tabla 2.1. Datos del análisis de suelo realizado previo a la siembra y a la imposición de distintos niveles de fertilización (determinaciones realizadas en los primeros 0.2 m y de 0.2 a 0.6 m del perfil del suelo)..... 20
- Tabla 2.2: Duración (expresada en días y tiempo térmico; temperatura base de 8 °C), temperatura media diaria y radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA incidente) para el período vegetativo (desde emergencia hasta 15 días antes de floración), periodo crítico para fijación de granos ($R1 \pm 15$ días) y período de llenado efectivo de granos (desde $R1 + 15$ días hasta madurez fisiológica) para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados bajo dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de siembra (9 y 16 pl m⁻²; D9 y D16, respectivamente) en tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3) en Manfredi, Córdoba (31°49' S, 63°48' W). 23
- Tabla 2.3 Rendimiento en grano por unidad de superficie (0% de humedad) y sus componentes numéricos, número de granos (NG) y peso por grano (PG) para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² para tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3). 26
- Tabla 2.4: Número de granos por planta (NGP), proporción (%) de plantas en la población con baja eficiencia de fijación de granos (Plantas E_B) y variabilidad poblacional del NGP (coeficiente de Gini; NGP_{Gi}) en los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² para tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3). 29
- Tabla 2.5: Análisis estadístico para la determinación de desarrollo de bi-modalidad en la distribuciones de frecuencia del número de granos por planta (NGP), y medias \pm desvío estándar del NGP de la primera (μ_1) y segunda moda (μ_2) de las distribuciones. Distribuciones del NGP observadas en cuatro genotipos de maíz (Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas (D9 y D16, correspondientes a 9 y 16 pl m⁻²) en tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3)..... 31
- Tabla 2.6: ANOVA del ángulo de inserción foliar en R1 (AIF; 0° plano vertical y 90° plano horizontal) de las hojas del tercio de la espiga (hojas, de la espiga y +1 y -1), superior e inferior (promedio de hojas por encima y por debajo del tercio de la espiga) de los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² para 2009-10 (Exp1) y 2011-12 (Exp3). 33

Tabla 2.7: ANOVA del índice de área foliar en R1 (IAF_{R1}) y su distribución vertical en distintos estratos del canopeo para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de nitrógeno edáfico contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha ⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m ⁻² en tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3).	36
Tabla 3.1. Parámetros de los modelos alométricos ajustados para la estimación de la biomasa por planta durante los estadios vegetativos (V6–R1), 15 días post-floración (R2), y la biomasa de la espiga apical para los genotipos de maíz, Ax820, Xpa56029 sembrados en 2 campañas agrícolas, 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3). Se presenta el coeficiente de determinación r^2 y el número de plantas o espigas (n) usado para el ajuste de los modelos.	59
Tabla 3.2. ANOVA para la biomasa aérea por planta en prefloración (B_I) y postfloración (B_F) estimada a floración $\pm 100^\circ\text{C}$ día, en dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha ⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m ⁻² . La B_F fue calculada para la media de la población y para las plantas con alta eficiencia en la fijación de granos (plantas E_A). Los datos corresponden a los experimentos 2 y 3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12).	66
Tabla 3.3. Varianza de la biomasa por planta en post-floración (R1 + 100°C día) (B_F) y test-F para homogeneidad de varianzas (contrastes). Los datos corresponden a los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N aplicados en post-emergencia (N0, sin aplicación y N400; 400 kg de N ha ⁻¹) y dos densidades de plantas (9 y 16 pl m ⁻² ; D9 y D16, respectivamente) y durante dos campañas agrícolas 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3).	70
Tabla 3.4. Análisis de la varianza para el coeficiente de Gini de la B_F , que indica el grado de desigualdad de la biomasa por planta durante la post-floración (R1 + 100°C día) (B_F) en dos genotipos maíz, Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha ⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m ⁻² durante dos campañas agrícolas (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12).	71
Tabla 3.5. Parámetros (\pm desvío estándar) de las funciones DMF lineales o plateau-lineales ajustadas para la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico (TCP_{PC} ; g d ⁻¹) y la biomasa por planta (g pl ⁻¹) en prefloración (B_I ; biomasa a los -100°C día de R1) en plantas con alta (E_A) o baja (E_B) eficiencia de fijación de granos. Los modelos fueron construidos para dos genotipos de maíz, Ax820 y Xpa56029, cultivados en dos densidades de siembra, 9 (D9) y 16 pl m ⁻² (D16) y dos niveles contrastantes de nitrógeno, sin aplicación (N0) y 400 kg N ha ⁻¹ (N400). Datos correspondientes a los experimentos Exp2 y Exp3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12). 74	74
Tabla 4.1: Calidad de luz transmitida (R/RL_T) y reflejada (R/RL_R) en el estadio de V6 para los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos densidades de siembra, 9	

(D9) y 16 (D16) pl m ⁻² y dos niveles de N aplicados en post-emergencia, N0 y 400 kg N ha ⁻¹	101
Tabla 4.2. ANOVA de la calidad de la luz (R/RL _R y R/RL _T) en diferentes momentos a lo largo de un día (9:00 am a 20:00 pm; momentos 1 al 5) en cultivos de maíz en estadio V9-V10.....	103
Tabla 4.3. Evolución en el tiempo (estadios fenológicos de V6, V9, V15 y R1) de la relación entre la altura de planta hasta la lígula de la última hoja expandida y el diámetro en la base del tallo en los genotipos de maíz Ax820 y Xpa56029 cultivados en alta densidad (D16; 16 pl m ⁻²) y dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha ⁻¹) para distintas jerarquías de plantas.	108
Tabla 4.4. Parámetros de la función logística ajustada a la relación entre la altura de planta y el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo para distintas jerarquías de plantas de dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha ⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m ⁻²	109

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1. Progreso de la temperatura media ($^{\circ}\text{C}$) y de la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi) ($\text{Mj m}^{-2} \text{d}^{-1}$) y temperatura máxima del aire para días en los que la misma superó los 33°C para tres campañas agrícolas, A) 2009-10 (Exp1), B) 2010-11 (Exp2) y C) 2011-12 (Exp3) en Manfredi, Córdoba ($31^{\circ}49' \text{ S}$, $63^{\circ}48' \text{ W}$). El rectángulo inserto en cada figura representa el período crítico de determinación del número de granos por planta (± 15 días de R1) promedio de todos los tratamientos..... 22

Figura 2.2. Ejemplos de distribuciones de frecuencias de densidad (cociente entre la frecuencia absoluta y la amplitud del intervalo de clase) uni-modales o bi-modales del número de granos por planta en alta densidad de plantas (16 pl m^{-2}) para los genotipos Ax877 (A, E, I y M), Ax820 (B, F, J, N), Xpa56029 (C, G, K y O) y Ax892 (D, H, L y P) cultivados en dos niveles de N, N0 (sin aplicación; gráficos dispuestos en la primera y tercera columna) y N400 ($400 \text{ kg de N ha}^{-1}$; gráficos dispuestos en la segunda y cuarta columna) en las campañas agrícolas 2009-10 (Exp1) y 2010-11 (Exp2). Líneas continuas grises y negras describen el ajuste de la distribución normal para los subgrupos de plantas ubicadas en la primera y segunda moda de la distribución, respectivamente. La línea punteada corresponde a la función de densidad ajustada a todo el conjunto de datos cuando la distribución resultó ser bi-modal. 32

Figura 2.3. Promedio del ángulo de inserción foliar (0° plano vertical y 90° plano horizontal) de las hojas ubicadas en el tercio de la espiga (hojas, de la espiga y +1 y -1), superior e inferior (hojas por encima y por debajo del tercio de la espiga) para los genotipos de maíz Ax877 (A), Ax820 (B), Xpa56029 (C) y Ax892 (D) cultivados en dos niveles de nitrógeno edáfico contrastantes (N0, sin aplicación y N400, $400 \text{ kg de N ha}^{-1}$) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m^{-2} . Los datos de los genotipos Ax877 y Ax892 corresponden a los registrados en la campaña 2009-10 (Exp1) y al promedio de los Exp1 y Exp3 (campaña 2011-12) para Ax820 y Xpa56029 (i.e., en ambos genotipos no se registraron efectos del experimento para el AIF). 34

Figura 2.4. Proporción de plantas en la población con baja eficiencia de fijación de granos (E_B , A) y variabilidad poblacional del número de granos por planta estimada mediante el índice Gini (NGP_{GI} , B) en función del índice de área foliar en floración para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N edáfico contrastantes (N0, sin aplicación y N400, $400 \text{ kg de N ha}^{-1}$) y en dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m^{-2} . Cada punto representa el promedio de dos repeticiones en cada experimento. Líneas continuas y punteadas indican el ajuste del modelo bi-lineal $y = a + b \cdot x$ para $c \geq x$, $y = a + b \cdot c$ para $x < c$. Se adjunta los valores y el desvío estándar de los parámetros. 37

Figura 3.1: Ejemplo de modelos sigmoides ajustados para la dinámica de acumulación de la biomasa en función de los días desde emergencia para plantas individuales de un cultivo de maíz perteneciente al genotipo Xpa56029 sembrado en alta densidad de

plantas (D16) y alta disponibilidad de N (N400). La línea punteada indica el estadio de R1 (i.e., 50 % de plantas en R1)..... 60

Figura 3.2: Distribuciones de frecuencia de la biomasa por planta en post-floración (R1 + 100°C día, g p⁻¹) en dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en alta densidad (16 pl m⁻²) y dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) para los Exp2 y Exp3 (campaña 2010-11 y 2011-12). Las plantas fueron clasificadas de acuerdo a su eficiencia para fijar granos como plantas con alta eficiencia (E_A, barras negras) o baja eficiencia en la fijación de granos (E_B, barras grises) según el número de granos por planta y teniendo en cuenta un umbral de 98 granos. En los insertos figuran los valores de rango, desvío estándar (D.St.) y coeficiente de variación (CV%). 68

Figura 3.3. Asimetría en tamaños (medidos como el coeficiente de asimetría) de las distribuciones de frecuencia de la biomasa por planta en post-floración (R1 + 100°C día) en dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de siembra (9 y 16 pl m⁻², D9 y D16; respectivamente). Los símbolos *, **, *** representan el valor p del test de Shapiro-Wilks a p<0,05, p<0,01 y p<0,001, e indican distribuciones alejadas de la normalidad. Los datos corresponden a los Exp2 y Exp3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12). 69

Figura 3.4. Tamaño dependencia del crecimiento de las plantas alrededor del periodo crítico (±100°C día) en dos genotipos de maíz, Ax820 (A, E, C y G) y Xpa56029 (B, F, D y H), cultivados en dos niveles de N contrastantes, sin aplicación (N0; A, B, C y D) y 400 kg N ha⁻¹ (N400; E, F, G y H) y dos densidades de plantas 9 (D9; A, B, E y F) y 16 pl m⁻² (D16; C, D, G y H) para los experimentos 2 y 3 (Exp2; 2010-11 y Exp3; 2011-12). Los modelos (parámetros presentados en la Tabla 3.5) fueron ajustados para dos categorías de plantas según su eficiencia para fijar granos (E_A y E_B), como se describe en la Figura 3.2. 72

Figura 3.5. Partición de foto-asimilados asignados a la espiga apical (IP; cuantificado como el cociente entre la tasa de crecimiento de la espiga y la tasa de crecimiento de la planta alrededor de floración) en la densidad de 16 pl m⁻² de distintas jerarquías de plantas de maíz (caracterizadas en función de su relación de tamaño dependencia de la TCP_{PC}) para los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg ha⁻¹ N) en las campañas agrícolas 2010-11 (Exp2; A) y 2011-12 (Exp3; B). Letras mayúsculas distintas dentro de cada columna indican diferencias mínimas significativas (p<0.05) entre jerarquías de plantas mientras que letras minúsculas indican diferencias entre plantas E_A a través de niveles de N y genotipos. 77

Figura 3.6. Relación entre la eficiencia reproductiva (ER) y la tasa de crecimiento de la espiga apical alrededor del período crítico para la determinación del número de granos por planta (TCE_{PC}) para los genotipos Ax820 (A y B) y Xpa56029 (C y D) cultivados

en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² para los experimentos, Exp2 (2010-11; A y C) y Exp3 (2011-12; B y D). Líneas punteadas indican la función de frontera entre la ER y TCE_{PC} para Ax820 en Exp2 $y=1258.2 \cdot \exp(-0.74x)$; $r^2=0.93$; $p<0.0001$ y Exp3 $y=856.5 \cdot \exp(-0.51x)$; $r^2=0.97$; $p<0.0001$ y para Xpa56029 en Exp2 $y=1369.2 \cdot \exp(-0.75x)$; $r^2=0.97$; $p<0.0001$ y Exp3 $y=970.5 \cdot \exp(-0.54x)$; $r^2=0.94$; $p<0.0001$. Figuras insertas representan la relación entre el coeficiente de variación de la ER a intervalos de TCE_{PC} para distintos niveles de N. 78

Figura 3.7 Relación entre el coeficiente de asimetría de las distribuciones de frecuencia de la biomasa en post-floración en D16 (B_F; +100°C día de R1) y el intercepto de las funciones lineales ajustadas para describir la tamaño dependencia de la tasa de crecimiento durante el período crítico de las plantas con baja eficiencia de fijación de granos (plantas E_B, parámetros en la Tabla 3.5). Símbolos insertos representan dos genotipos de maíz, Ax820 y Xpa56029, cultivados en dos densidades de siembra, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² y dos niveles contrastantes de nitrógeno, sin aplicación (N0) y 400 kg N ha⁻¹ (N400) durante los Exp2 y Exp3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12). La línea continua indica el ajuste del modelo bi-lineal; coeficiente de asimetría = $a + b \cdot c$ para $x > c$; $a + b \cdot x$ para $x \leq c$, donde x es el intercepto de los modelos lineales ajustados para las relaciones de tamaño dependencia del crecimiento (DMF) en plantas E_B y c es el umbral de cambio de pendientes de la función bi-lineal. Los coeficientes del modelo fueron $a = 1.02$; $b = 0.9$ y $c = -1.24$, $r^2 = 0.99$, $p < 0.0001$ 80

Figura 3.8. Relación entre la ruptura de la alometría en D16 (AB, g d⁻¹) y el intercepto de los modelos lineales ajustados para las relaciones de tamaño dependencia del crecimiento (DMF) en plantas de maíz con baja eficiencia de fijación de granos (plantas E_B; parámetros en Tabla 3.5). Genotipos de maíz, Ax820 y Xpa56029, cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² durante los Exp2 (2010-11) y Exp3 (2011-12). La ruptura de la alometría indica la inhabilidad de las plantas con baja eficiencia de fijación de granos para crecer en proporción a su tamaño inicial BI (biomasa en prefloración; -100°C día de R1) (la forma de cálculo es presentada en el texto; AB, ecuación 3.1). Símbolos como en la Figura 3.6. 81

Figura 4.1: Representación gráfica de los parámetros ajustados a la dinámica de la altura en función del tiempo térmico desde la emergencia del cultivo. Los símbolos representan la altura medida en una planta individual. 97

Figura 4.2. Esquema representativo del círculo plástico utilizado para la cuantificación del azimut foliar. Cada sección indica un sector de 22° 30' de longitud. La flecha muestra cómo se ubicó dicho círculo sobre la hilera de siembra. Los sectores 1, 16, 8 y 9 representaron la orientación de las hojas paralela a la línea de siembra y los sectores 4, 5, 12 y 13 la orientación de las hojas perpendiculares a la línea de siembra. 98

- Figura 4.3. Evolución de la calidad de la luz en términos de R/RL transmitida (R/RL_T; A y B) y reflejada (R/RL_R; C y D) a lo largo de un día en el estadio de V9-V10 de los genotipos de maíz Ax820 (A y C) y Xpa56029 (B y D) cultivados en dos densidades de siembra y niveles de N contrastantes, 0 y 400 kg N ha⁻¹. Momentos del 1 al 5 (1 y 2 previos al mediodía, 3 altura máxima solar, 4 y 5 posteriores al mediodía) indican horarios de muestreos a partir de 9:00 am a 20:00 pm. 102
- Figura 4.4: Frecuencia de hojas ubicadas en las posiciones 4 a 12 (ésta última hoja es la más próxima a la espiga) a lo largo del tallo orientadas de forma paralela (círculos) y perpendicular (cuadrados) a la hilera de siembra, respectivamente para distintas jerarquías de plantas de los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻². El símbolo * indica diferencias significativas a p<0.05 de una distribución Chi-cuadrado (grados de libertad = 3) para evaluar si las hojas del canopeo se disponen en una distribución distinta del azar. La línea punteada representa la frecuencia del 25% que indica que la distribución de hojas en el plano horizontal se dispone aleatoriamente. 104
- Figura 4.5: Relación entre la tasa de elongación por planta (cm pl⁻¹ °Cd⁻¹) entre los estadios fenológicos de V9 y V15 y la altura de cada planta en V9 (cm pl⁻¹) para distintas jerarquías de planta de dos genotipos de maíz, Ax820 (A y B) y Xpa56029 (C y D) para densidades de 16 pl m⁻² y dos niveles de N contrastantes (A y C: N0, sin aplicación y B y D: N400, 400 kg de N ha⁻¹). Líneas sólidas indican el ajuste cuadrático para Ax820 (B) $y = -1.97 + 0.053 x - 0.00029 x^2$, $r^2 = 0.38$, $p < 0.0001$ y Xpa56029 (D) $y = -2.38 + 0.055 x - 0.00027 x^2$, $r^2 = 0.70$, $p < 0.0001$ 106
- Figura 4.6. Tasa de crecimiento por planta (TCP_{PC}) e índice de partición de biomasa hacia la espiga (IP) alrededor de periodo crítico para la determinación del número de granos por planta en función de la duración de la fase exponencial (T₀) de la elongación de tallos y máxima tasa de elongación de tallos (TE_{MAX}) (parámetros de la relación altura y tiempo térmico desde emergencia) para distintas jerarquías de plantas de los genotipos Ax820 (símbolos grises) y Xpa56029 (símbolos negros) cultivados en dos niveles de N contrastantes N0 (sin aplicación de N; símbolos vacíos) y N400 (400 kg de N ha⁻¹; símbolo llenos) y dos densidades de plantas, 9 y 16 pl m⁻² en el Exp3 (campana 2011-12). Símbolos para distintas jerarquías de plantas: en 16 pl m⁻², E_B (▼), E_A (▲), E_{B_{ZP}} (●) y E_{B_{ZL}} (◇) y para 9 pl m⁻², E_A (■). En C, se ajustaron distintas (p<0.05) funciones lineales a Ax820 (línea gris) y Xpa56029 (línea negra) según análisis de regresión con variables auxiliares dummy. 111

LISTA DE ABREVIATURAS

A _F	Altura de planta final (cm)
AB	Ruptura de la alometría
A/D	Relación altura/diámetro del tallo
AIF	Ángulo de inserción foliar
Alt _{V9}	Altura de planta en el estadio fenológico de V9
ANOVA	Análisis de la varianza
Ax820	Genotipo de maíz AX820-CL-MG
Ax877	Genotipo de maíz AX877-CL-MG
Ax892	Genotipo de maíz AX892-CL-MG
B _T	Umbral de biomasa aérea de planta en prefloración por debajo del cual la TCP _{PC} se mantiene constante (zona plateau de DMF).
B _I	Biomasa de planta en prefloración
B _F	Biomasa de planta en postfloración
DMF	Funciones de tamaño dependencia de la TCP _{PC}
D16	Tratamiento de densidad de plantas alta (16 pl m ⁻²)
D9	Tratamiento de densidad de plantas normal (9 pl m ⁻²)
D*G	Interacción entre densidad por genotipo
E _A	Proporción de plantas de alta eficiencia reproductiva (> 100 granos)
E _B	Proporción de plantas de baja eficiencia reproductiva (≤100 granos)
EB _{ZL}	Plantas de baja eficiencia reproductiva de zona de respuesta lineal en las funciones DMF
EB _{ZP}	Plantas de baja eficiencia reproductiva de zona plateau en las funciones DMF
ER	Eficiencia reproductiva
Exp1	Experimento 1 (Campaña 2009-2010)
Exp2	Experimento 2 (Campaña 2010-2011)
Exp3	Experimento 3 (Campaña 2011-2012)
Exp*N*D*G	Interacción entre experimento por nitrógeno por densidad por genotipo
G	Genotipo
IAF _{R1}	Índice de área foliar al momento de la floración femenina
IP	Proporción de asimilados (biomasa) asignados a la espiga
mu1	NGP promedio de individuos ubicados en la primer moda de distribuciones de frecuencia bi-modales del NGP
mu2	NGP promedio de individuos ubicados en la segunda moda de distribuciones de frecuencia bi-modales del NGP
NG	Número de granos por unidad de superficie (granos m ⁻²)
NGP	Número de granos por planta
NGPGi	Coefficiente Gini de la distribución del NGP
N0	Tratamiento de bajo nitrógeno (sin fertilización)
N400	Tratamiento de alto nitrógeno (fertilización con 400 kg N ha ⁻¹)
N*D	Interacción entre nitrógeno por densidad
N*G	Interacción entre nitrógeno por genotipo
N*D*G	Interacción entre nitrógeno por densidad por genotipo

PG	Peso de grano en madurez fisiológica (mg)
PLLG	Período de llenado de granos (desde +15 días desde R1 hasta MF)
PV	Período vegetativo (desde emergencia hasta -15 días de R1)
RFAi	Radiación fotosintéticamente activa incidente
R1	Estadío fenológico de floración femenina
R2	Estadío fenológico de grano ampolla
MF	Estadio de madurez fisiológica
R/RL	Relación rojo/rojo lejano
R/RL _R	Relación rojo rojo lejano reflejada
R/RL _T	Relación rojo rojo lejano transmitida
T ₀	Duración de la fase exponencial de la relación entre la altura de planta y el tiempo térmico desde emergencia
TCE _{PC}	Tasa de crecimiento de espiga durante el período crítico
TCP _{PC}	Tasa de crecimiento de planta durante el período crítico
<i>t</i>	Tiempo térmico desde la emergencia del cultivo
<i>T</i>	Momento en que se produce el punto de inflexión de la curva de la relación entre la altura de planta y el tiempo térmico desde emergencia
TE _{MAX}	Máxima tasa de elongación de tallos en el punto de inflexión de la curva
TE _{V9-V15}	Tasa de elongación de tallos durante el período entre V9 y V15
TER	Tasa de elongación de tallos relativa; cociente entre la TE _{V9-V15} y la Alt _{V9} (cm °C d ⁻¹ cm ⁻¹)
UE	Unidad experimental
V _n	Estadío fenológico de n hojas con lígula visible
Xpa56029	Genotipo de maíz experimental Xpa56029-MG
μA	Máxima tasa de elongación relativa en la fase de crecimiento exponencial (°Cd ⁻¹) de la relación entre la altura de planta y el tiempo térmico desde emergencia

RESUMEN

En maíz (*Zea mays*, L.), la intensidad de la competencia intra-específica por recursos aéreos o edáficos determina el grado de variabilidad poblacional, modulando la generación del rendimiento del cultivo. Sin embargo, pocos estudios analizan el efecto combinado de variaciones en la radiación solar disponible por planta (i.e. modulada a través de la densidad de plantas) y el nitrógeno (i.e. grado de fertilización N) sobre el tipo (simétrica o asimétrica) e intensidad de la competencia intra-específica. Del mismo modo, no se conoce si la variabilidad genotípica de procesos de competencia bajo la combinación de estreses abióticos está asociada con rasgos arquitecturales del canopeo (i.e. área foliar, ángulo foliar) que modulan las señales entre plantas. Los objetivos de este trabajo fueron estudiar las causas del establecimiento temprano de la variabilidad del crecimiento de las plantas del cultivo de maíz, las bases de las diferencias intra-específicas en este proceso y su impacto sobre el rendimiento a nivel de cultivo en ambientes con distintas restricciones de recursos. El agregado de N (i.e. 400 kg de N ha⁻¹; N400) en alta densidad (16 pl m⁻²) incrementó la variabilidad poblacional del número de granos por planta (NGP) y la frecuencia de individuos con baja o nula fijación de granos (E_B) y generó poblaciones bimodales del NGP. Estos efectos fueron más acentuados en los genotipos de mayor ángulo de inserción foliar (i.e., más planófilos) y mayor concentración de índice de área foliar en floración en los estratos superiores del canopeo. Comparado con el tratamiento sin agregado de N, parte de los individuos E_B en N400 alcanzaron una biomasa área en prefloración similar (i.e. biomasa cercana a la media poblacional) a la de plantas con mayor fijación de granos (E_A) y tasas de crecimiento de las plantas durante el período crítico (TCP_{PC}) de hasta 2 g pl⁻¹ día⁻¹, demostrando abruptas caídas en la partición y eficiencia reproductiva no necesariamente asociadas con la capacidad de crecimiento de un individuo (i.e. ruptura de la alometría). Este proceso de ruptura de alometría fue más acentuado en los canopeos donde la relación rojo/rojo lejano (R/RL) en estadios tempranos de crecimiento (i.e. V6-V9) fue menor. El agregado de N temprano redujo la R/RL en V9-V10 más acentuadamente en los genotipos planófilos cultivados en alta densidad con respecto a los genotipos clasificados como erectos. Estos aspectos desencadenaron diferencias entre jerarquías de plantas en términos de habilidad competitiva para la captura de radiación (i.e. respuestas foto-morfogénicas). Las plantas E_A siempre fueron las más altas del stand, mientras que las plantas E_B fueron más sensibles al estímulo lumínico ya

que exhibieron mayor grado de reorientación de hojas en el plano horizontal y respuestas anticipadas de la dinámica de elongación de tallos y alometría del crecimiento en longitud y diámetro del tallo desde etapas tempranas (i.e. 200 – 400°C día; alrededor de V4-V7). En su conjunto, los resultados de este trabajo demuestran i) el rol del N en la determinación de la naturaleza de la competencia por luz (i.e. la competencia cambia de simétrica a asimétrica con el agregado de N en densidades supra-óptimas), ii) que la competencia asimétrica por recursos altera la alometría y partición de fotoasimilados entre órganos de la planta y iii) que estos aspectos no están necesariamente asociados con el tamaño de un individuo sino con su estrategia para optimizar su captura de luz (trade-off entre el crecimiento vegetativo y reproductivo) desde etapas tempranas de crecimiento.

Palabras claves: maíz, competencia intra-específica, competencia asimétrica, ruptura de la alometría, variabilidad, bi-modalidad, calidad de luz, escape al sombreado.

ABSTRACT

In maize (*Zea mays* L.), the intensity of intra-specific competition for light and soil resources determines the degree of variability among plants in a stand, and hence, modulates crop grain yield. However, few studies analyzed the combined effect of variations in solar radiation available per plant (i.e. modulated by plant density) and nitrogen (i.e. degree of N fertilization) and the type (symmetric or asymmetric) and intensity of intra-specific competition. Similarly, it is not known if the genotypic variability in terms of the competition process is associated with architectural features of plants (i.e. plant leaf area, leaf angle) and with non-competitively signals that modulate plants responses to shading. The aims of this work were to study the causes of the early establishment of size hierarchies and plant growth variability in maize; the basis of genotypic differences in this process and their impact on crop performance under environments contrasting in resource constraints. The addition of N (i.e., 400 kg N ha⁻¹; N400) at high density (16 pl m⁻²) increased population variability in the number of grains per plant (NGP) and the frequency of individuals with low grain number or those that finally got barren (E_B) and promote bimodality development. These effects were more evident in genotypes with wide leaf angles (i.e., more planophile) and leaf area index more concentrated in the uppermost strata of the canopy than in other genotypes. Compared to treatments without N added, some individuals E_B at N400 had similar biomass at the start of the critical period than those with high kernel set (E_A), and attained plant growth rates during the critical period for grain set (TCP_{PC}) close to 2 g pl⁻¹ d⁻¹. These results showed sharp declines in biomass partitioning to reproductive organs and reproductive efficiency that were not necessarily associated with the growth capacity of an individual (i.e., rupture of the growth allometry). The process of allometry breakage was more accentuated in canopies where the red/far red ratio (R/RL) at early growth stages (i.e. V6-V9) was low than other canopies. The early addition of N reduced the R/RL at V9-V10 stage more sharply in planophile genotypes grown at high density compared to erectophile ones. These aspects triggered differences among hierarchies of plants in terms of their competitive ability to capture radiation (i.e., photo-morphogenic responses). The E_A plants were always the tallest in the stand, while the E_B plants were more responsive to light stimulus as they exhibited a greater degree of reorientation of leaves and strong changes in stems elongations dynamics and the allometry of growth in diameter and stem length from stages

early (i.e. 200-400°C day, around V4-V7). Taken together, the results of this work demonstrate i) the role of N in determining the nature of competition for light (i.e. competition type changes from symmetric to asymmetric with the addition of N in supra-optimal densities), ii) that asymmetric competition for resources alters allometry and photo-assimilates partitioning among plant organs, and iii) that these aspects were not necessarily associated with size but with the strategy of an individual to optimize light capture (trade-off between vegetative and reproductive growth) since early growth stages.

Key words: maize, intraspecific competition, asymmetric competition, allometry breakage, variability, bimodality, light quality, shade avoidance syndrome.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El cultivo de maíz (*Zea mays*, L.) es el tercero en importancia económica en el mundo después del trigo y el arroz. En el año 2014 se cosecharon mundialmente 184.8 millones de hectáreas de maíz, que produjeron 1038 millones de toneladas de grano. La Argentina contribuyó con el 2.62% de la superficie cosechada y con el 3.19% del volumen de la producción mundial (FAOSTAT, 2014).

Diversos trabajos nacionales y extranjeros (Tollenaar y Lee, 2002; Echarte *et al.*, 2004; Luque *et al.*, 2006; Lee y Tollenaar, 2007; Mansfield y Mumm, 2014) coinciden en destacar la importancia de la mejora genética en maíz para el logro de una mayor tolerancia a estreses abióticos (e.g. agua, nutrientes y alta densidad) y mayor resistencia y tolerancia a adversidades bióticas (incluyendo los aportes por biotecnología en la generación de eventos transgénicos para la protección contra lepidópteros y resistencia a herbicidas). En Argentina, la disponibilidad de material genético con buen comportamiento ante restricciones ambientales y bióticas ha permitido ampliar tanto la zona de producción de maíz hacia ambientes históricamente con menores ofertas hídricas (e.g. oeste arenoso) como la estación de crecimiento explorada por los cultivos (e.g., maíces tardíos; Otegui *et al.*, 2002; Mercau y Otegui, 2014). Estos aspectos explican los cambios en los techos de rendimiento alcanzados y las densidades de siembra utilizadas en los sistemas de producción de maíz a lo largo del tiempo (Echarte *et al.*, 2004; Luque *et al.*, 2006; Di Matteo *et al.*, 2016).

En particular, los estudios relacionados con la competencia intra-específica en maíz han contribuido hacia una mejor comprensión de cómo se determina el rendimiento a nivel de cultivo. Además de los efectos de distintos grados de competencia intra-específica (e.g., densidad de plantas) sobre la captura y uso de la radiación solar a nivel de cultivo, se ha encontrado que existen aspectos poblacionales (e.g., variabilidad en la respuesta de los individuos en un cultivo) que subyacen a dichas respuestas. La visión de un cultivo de valor agronómico como una población de individuos que compiten entre sí es relativamente reciente y ha permitido caracterizar aspectos de la competencia intra-específica pocos conocidos (Vega *et al.*, 2001a; b; Maddonni y Otegui, 2004). Así por ejemplo, se ha encontrado que incrementos en la competencia intra-específica por recursos

aumentan la jerarquización en tamaños de los individuos de la población y que dicho efecto trae consecuencias sobre la determinación del rendimiento en granos (Vega *et al.*, 2000; Maddonni y Otegui, 2004). La competencia se inicia en etapas tempranas del desarrollo (Maddonni y Otegui, 2004) y condiciona la partición de biomasa reproductiva durante el período crítico de determinación del número de granos, aumentando en algunos individuos la pérdida de estructuras reproductivas femeninas (aborto de granos o espigas completas; Otegui, 1997). Posiblemente, eventos tempranos como diferencias en el microambiente o en la emergencia de las plántulas provocan pequeñas diferencias en crecimiento que son acentuadas en el tiempo (Benjamin y Hardwick, 1986). Estos aspectos determinan que el éxito reproductivo de cada individuo sea tamaño-dependiente (Vega *et al.*, 2000).

Estudios sobre la distribución de biomasa en plantas han demostrado que incrementos en la competencia intra-específica por fuera de óptimos (dependiente del ambiente y genotipo) cambian los patrones de partición de la biomasa a estructuras vegetativas aéreas (i.e., tallos y hojas), en detrimento de la acumulación de biomasa o funcionamiento de estructuras reproductivas (Andrade y Abbate, 2005). Por otro lado, Vega y Sadras (2003) demostraron que el tamaño de las plantas condiciona parcialmente las tasas de crecimiento durante etapas críticas y que el tipo de relación entre ambas variables determina la estructura de la población durante la post-floración. Estos autores sugirieron que la inestabilidad del crecimiento reproductivo en maíz puede provocar rupturas en la alometría del crecimiento vegetativo y de la espiga.

Se conoce asimismo, que existe variabilidad genotípica en la tolerancia al estrés y que interacciones G*A explican general y adicionalmente la respuesta del rendimiento del maíz a través de ambientes (Cirilo *et al.*, 2009; Di Matteo *et al.*, 2016). Sin embargo, los mecanismos fisiológicos implicados aún no están completamente esclarecidos. Por ejemplo, se ha demostrado que los caracteres morfo-fisiológicos de genotipos de maíz adaptados difieren según la disponibilidad de nitrógeno en el suelo en distintos ambientes (Cirilo *et al.*, 2009) y que la tolerancia a la densidad de siembra de híbridos actuales de maíz se explica parcialmente a través de interacciones genotipo x ambiente (Pagano *et al.*, 2007; Pagano y Maddonni, 2007). Tollenaar y Wu (1999) han concluido que la mejora genética ha disminuido la variabilidad planta-planta en el cultivo de maíz. En esa línea, genotipos intolerantes a la alta densidad de siembra presentaron una mayor variabilidad en

el crecimiento de las plantas individuales desde etapas tempranas del ciclo que no se revirtieron en el tiempo y que se asociaron con caídas en la partición de biomasa hacia espigas durante las etapas críticas de definición del rendimiento (Pagano *et al.*, 2007; Pagano y Maddonni, 2007). En otros estudios donde la competencia intra-específica fue modulada por el crecimiento vegetativo asociado con ambientes de distinta temperatura (fechas de siembras óptimas y tardías), los genotipos intolerantes a la densidad de plantas exhibieron distintos patrones en su variabilidad intra-poblacional (Razquin y Vega, 2007).

La incorporación del concepto poblacional a través de la cuantificación de la evolución de la variabilidad del crecimiento de las plantas del stand ha demostrado ser una aproximación distinta y original en estudios agronómicos para detectar diferencias específicas y genotípicas en el grado de jerarquización de las plantas en una población (Vega y Sadras, 2003). Los estudios de variabilidad poblacional han sido generalmente conducidos en ambientes con alta disponibilidad de recursos hídricos y nutricionales en suelo y en su mayoría restringidos al uso de la densidad de plantas como fuente de variación de la jerarquización en tamaños. En estos casos, el supuesto implícito es que los individuos en la población compiten fundamentalmente por el recurso radiativo. Desde estados ontogénicos tempranos, las plantas de maíz son capaces de detectar a sus vecinas a través de cambios en la calidad de la luz (e.g., relación rojo/rojo lejano, R/RL) reflejada (Kasperbauer, 1987; Kasperbauer y Karlen, 1994; Maddonni *et al.*, 2002) desencadenando respuestas foto-morfogénicas (i.e., denominadas frecuentemente como síndrome de escape al sombreado) que involucran cambios en el azimuth foliar, tasa de elongación de tallos, cambios en la partición de foto-asimilados (Smith y Whitelam, 1997), etc. Tales mecanismos permiten a ciertos individuos de la población una mayor habilidad competitiva para la colonización de espacios libres y captura de luz (Ballaré y Scopel, 1997; Ballaré, 1999) que puede también impactar sobre la habilidad para la adquisición de recursos edáficos (Rajcan y Swanton, 2001).

Casper y Jackson (1997) sugieren que la competencia entre individuos por recursos edáficos sería relativamente más frecuente que la competencia por recursos aéreos (competencia simétrica por recursos). La competencia por luz es, por el contrario, conocida como asimétrica ya que pocos individuos tienen una ventaja competitiva en términos de captura de luz por sobre los más relegados (Weiner, 1990). Estos patrones de competencia por recursos tienen fuertes consecuencias sobre la estructura de la población y el éxito

reproductivo a nivel individual y poblacional. Por ejemplo, las plantas que no asignan recursos suficientes a estructuras competitivas (i.e., tallos) serán suprimidas en la competencia por los individuos que sí lo hacen. En otro extremo, las plantas pagarían un cierto costo por esta capacidad competitiva (Weiner, 2003), aunque no existen evidencias empíricas que evalúen tales costos ante aumentos en la competencia intra-específica en el cultivo de maíz. Adicionalmente, se desconoce si respuestas foto-morfogénicas tempranas explican diferencias en la tasa de crecimiento y eficiencia reproductiva de diferentes jerarquías de plantas durante el periodo crítico de definición del rendimiento.

Los estudios eco-fisiológicos clásicos a nivel de cultivo que analizan el impacto de la disponibilidad de agua y nitrógeno sobre el rendimiento sostienen que los mecanismos implicados son los de captura y uso de la radiación solar, sin cambios en la partición de biomasa y N a la espiga (Andrade *et al.*, 2002). Se ha sugerido, asimismo, que la competencia por recursos edáficos disminuye con el incremento del recurso limitante. Sin embargo, no se puede concluir acerca de la importancia de estos aspectos a través de distintos niveles de recursos en el suelo ya que pueden existir interacciones entre la competencia por recursos aéreos (radiación solar) y edáficos. En este sentido, pocos estudios evalúan cómo la interacción entre recursos (por ejemplo, entre la radiación por planta y los recursos del suelo) modula la competencia entre plantas (Casper y Jackson, 1997; Cahill Jr, 1999) y la determinación del rendimiento en cultivos de granos.

Algunos estudios sostienen que ante la incidencia de estrés de N en alta densidad se producen incrementos de la variabilidad del rendimiento individual de las plantas (Boomsma *et al.*, 2009; Caviglia y Melchiori, 2011), aunque no se han detectado variaciones genotípicas en tales respuestas. Por ejemplo, Rossini *et al.* (2011) encontraron que un híbrido previamente caracterizado por su mayor tolerancia a la densidad presentó una baja variabilidad poblacional en ambientes sin limitación de N. Por el contrario, el híbrido más intolerante a la densidad presentó una alta variabilidad en el crecimiento temprano de las plantas no revertida por la oferta de N. Profundizando este último aspecto, Caviglia y Melchiori (2011) demostraron que la fertilización con N a la siembra redujo la variabilidad entre plantas de maíz a través de una mayor recuperación del crecimiento de las plantas dominadas respecto de las dominantes, especialmente en ambientes en los que el tamaño de las plantas dominadas fue muy reducido. Por lo tanto, el efecto de una fertilización con N sobre la variabilidad temprana del crecimiento poblacional parecería ser

sólo efectivo en aquellos escenarios con una mayor restricción al crecimiento, e.g. híbridos intolerantes a la densidad de siembra en ambientes limitados. Contrariamente a lo observado con la fertilización con N, raleos tardíos que aumentaron la oferta de radiación por planta aplicados a cultivos en alta densidad provocaron una disminución en la variabilidad poblacional, a través de la mayor recuperación del crecimiento de las plantas dominadas (Pagano *et al.*, 2007; Pagano y Maddonni, 2007) hecho que resultó independiente de la tolerancia del material a la densidad de siembra.

Un aspecto importante de destacar es que en los trabajos antes mencionados no se ha analizado en profundidad la variabilidad genotípica de los mecanismos potencialmente involucrados en las relaciones entre plantas vecinas. Entre genotipos, la habilidad competitiva puede diferir en concordancia con atributos propios de la estructura del canopeo (e.g. ángulos de inserción foliar o índice de área foliar en distintos estratos del canopeo) que modulan la captura y atenuación de la radiación solar, particularmente durante el período crítico de fijación de granos (Maddonni y Otegui, 1996; Hammer *et al.*, 2009).

Colectivamente, estos resultados sugieren que las diferencias en arquitectura de las plantas de un canopeo de maíz, posiblemente modificadas a lo largo del ciclo (Ballaré *et al.*, 1997; Maddonni *et al.*, 2001; 2002) estarían involucradas en las respuestas diferenciales de las plantas a la restricción de un recurso aéreo o edáfico, o su combinación. Si bien es conocido que la interacción genotipo por ambiente modula el grado de tolerancia de un material a la densidad de siembra (Pagano *et al.*, 2007; Pagano y Maddonni, 2007) y N disponible (Cirilo *et al.*, 2009), son escasos los estudios que hayan abordado simultáneamente estos aspectos de la competencia intra-específica en maíz. Adicionalmente, los mecanismos de competencia intra-específica han sido escasamente analizados a nivel de individuos en una población cultivada, desconociéndose si el establecimiento temprano de plantas afecta diferencialmente la habilidad competitiva para la captura de recursos edáficos en interacción con recursos lumínicos. Sin embargo, conociendo la importancia de la estabilidad en la partición reproductiva en maíz, un análisis combinado de niveles y tipos de recursos en genotipos contrastantes sería relevante para mejorar la comprensión de la competencia intra-específica en esta especie.

1.1. ALCANCES Y ESTRUCTURA DE ESTA TESIS

Los antecedentes expuestos demuestran que la restricción de N edáfico disponible combinado con alta densidad poblacional puede exacerbar la variabilidad planta-planta en rasgos asociados con el crecimiento y éxito reproductivo de plantas individuales. Sin embargo, son escasos los estudios que indagan acerca de las causas que subyacen en la variación genotípica del desarrollo de la variabilidad poblacional en respuesta a estreses abióticos combinados en cultivos de maíz sembrados en fechas de siembra tardías o de verano. Por consiguiente, el objetivo general de esta tesis es estudiar las bases de las diferencias genotípicas de la competencia intra-específica en maíz y su impacto sobre el rendimiento a nivel de cultivo en ambientes con distintas restricciones de recursos aéreos y edáficos. Para ello, se evaluaron genotipos de maíz previamente caracterizados como contrastantes en su respuesta al incremento de la densidad de plantas, y se indagó en mecanismos de plantas y a nivel de cultivo identificados como potenciales responsables de la variabilidad que se establece entre plantas de maíz en situación de moderada a alta competencia intra-específica por recursos disponibles como la radiación solar y el nitrógeno edáfico.

La tesis está organizada en cinco capítulos incluyendo tres referidos a resultados, a través de los cuales se abordan secuencialmente aspectos referidos a la caracterización de la respuesta de genotipos con distintos rasgos morfo-fisiológicos (i.e. el ángulo de inserción foliar, la arquitectura del canopeo) a contrastantes grados de competencia intra-específica y su efecto sobre la variabilidad intra-poblacional del NGP (Capítulo 2). Se indaga si las distintas jerarquías de plantas varían en términos de su trayectoria del crecimiento y en su éxito reproductivo (i.e. eficiencia reproductiva) alrededor del período crítico de determinación del número de granos (Capítulo 3), y si respuestas foto-morfogénicas que ocurren tempranamente en el ciclo del cultivo (i.e. síndrome de escape al sombreado) modulan las interacciones no competitivas al inicio del establecimiento de jerarquías (Capítulo 4). Un capítulo final (Capítulo 5) integra el conjunto de los hallazgos de este trabajo y contrasta las hipótesis planteadas en cada capítulo individualmente.

Para alcanzar los objetivos planteados, durante tres campañas agrícolas sucesivas se hicieron experimentos para valorar la respuesta de cuatro genotipos modernos de maíz a distintos niveles de competencia intra-específica modulados por la radiación solar y N

edáfico disponible por planta. Se utilizaron dos niveles de N contrastantes (sin aplicación de N y 400 kg N ha^{-1} aplicados en partes divididas en los estadios fenológicos de 6 y 9 hojas totalmente expandidas), y dos densidades de siembra consideradas como cercana a la óptima (9 pl m^{-2}) y como supra-óptima (16 pl m^{-2}) como fuente de variación de la competencia entre plantas.

1.2. BIBLIOGRAFÍA CITADA

Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R., Della Maggiora, A. and Casanovas, M. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science*, 42:1173-1179.

Andrade, F.H. and Abbate, P.E. 2005. Response of maize and soybean to variability in stand uniformity. *Agronomy Journal*, 97:1263–1269.

Ballaré, C.L. and Scopel, A.L. 1997. Phytochrome signalling in plant canopies: testing its population-level implications with photoreceptor mutants of *Arabidopsis*. *Functional Ecology*, 11:441-450.

Ballaré, C.L., Scopel, A.L. and Sánchez, R.A., 1997. Foraging for light: Photosensory ecology and agricultural implications. *Plant, Cell and Environment* 20, 820-825. Ballaré, C.L. 1999. Keeping up with the neighbours: Phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science*, 4:97-102.

Ballaré, C.L. 1999. Keeping up with the neighbours: Phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science*, 4:97-102.

Benjamin, L.R. and Hardwick, R.C. 1986. Sources of variation and measures of variability in even-aged stands of plants. *Annals of Botany*, 58:757-778.

Boomsma, C.R., Santini, J.B., Tollenaar, M. and Vyn, T.J. 2009. Maize morphophysiological responses to intense crowding and low nitrogen availability: An analysis and review. *Agronomy Journal*, 101:1426-1452.

Cahill Jr, J.F. 1999. Fertilization effects on interactions between above-and belowground competition in an old field. *Ecology*, 80:466-480.

Casper, B. and Jackson, R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:545-570.

Caviglia, O.P. and Melchiori, R.J.M. 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Research*. 122:131-139.

Cirilo, A.G., Dardanelli, J., Balzarini, M., Andrade, F.H., Cantarero, M., Luque, S. and Pedrol, H.M. 2009. Morpho-physiological traits associated with maize crop adaptations to environments differing in nitrogen availability. *Field Crops Research*, 113:116-124.

Di Matteo, J.A., Ferreyra, J.M., Cerrudo, A.A., Echarte, L. and Andrade, F.H. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Research*, 197:107-116.

Echarte, L., Andrade, F.H., Vega, C.R.C. and Tollenaar, M. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science*, 44:1654-1661.

FAOSTAT, 2014. Statistics of farming production. Maize. Disponible en <http://www.fao.org/faostat/en/#home>. (visitado 15/10/2017).

Hammer, G.L., Dong, Z., McLean, G., Doherty, A., Messina, C., Schussler, J., Zinselmeier, C., Paszkiewicz, S. and Cooper, M. 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the US corn belt? *Crop Science*, 49:299-312.

Kasperbauer, M.J. 1987. Far-red light reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant Physiology*, 85:350-54.

Kasperbauer, M.J. and Karlen, D.L. 1994. Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in corn seedlings. *Crop Science*, 34:1564-1569.

Lee, E.A. and Tollenaar, M., 2007. Physiological Basis of Successful Breeding Strategies for Maize Grain Yield. *Crop Science* 47, S-202-S-215.

Luque, S.F., Cirilo, A.G. and Otegui, M.E. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research*. 95:383-397.

Maddoni, G.A., and Otegui, M.E. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Research*, 48:81-87.

Maddoni, G.A., Chelle, M., Drouet, J.L. and Andrieu, B., 2001. Light interception of contrasting azimuth canopies under square and rectangular plant spatial distributions: simulations and crop measurements. *Field Crops Research*, 70:1-13.

Maddoni, G.A., Otegui, M.E., Andrieu, B., Chelle, M. and Casal, J.J. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology*, 130:1181-1189.

Maddoni, G.A. and Otegui, M.E. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research*, 85:1-13.

Mansfield, B.D. and Mumm, R.H., 2014. Survey of Plant Density Tolerance in U.S. Maize Germplasm. *Crop Science*, 54:157-173.

Mercau, J.L. and Otegui, M.E., 2014. A modeling approach to explore water management strategies for late-sown and double-cropped wheat-maize in the rain-fed Pampas region of Argentina. En: *Practical Applications of Agricultural System Models to Optimize the Use of Limited Water*. L. Ahuja, L. Ma & R. Lascano Eds. ASA-SSSA-CSSA Advances in Agricultural Systems Modeling series. Vol 6.

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., Mercau, J.L. y Menendez, F.J., 2002. Estrategias de manejo para la producción de maíz tardío y de segunda. In: E.H. Satorre, editor, *Guía Dekalb del cultivo de maíz*. Servicios y Marketing Agropecuario, Buenos Aires. p. 171-184.

Pagano, E., Cela, S., Maddoni, G.A. and Otegui, M.E. 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. and Maddonni, G.A. 2007. Intra-specific competition in maize: Early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Research*, 101:306-320.

Rajcan, I. and Swanton, C.J. 2001. Understanding maize-weed competition: Resource competition, light quality and the whole plant. *Field Crops Research*, 71:139-150.

Razquin, C. y Vega, C.R.C.. 2007. Respuesta de poblaciones de maíz a incrementos de la competencia intraespecífica por alta densidad de plantas y fechas de siembra, pp. 32-33, In B. Kruk y R. Serrago, (eds.) *Workshop Internacional. Ecofisiología Vegetal Aplicada al Estudio de la Determinación del Rendimiento y la Calidad de los Cultivos de Granos*. FA-UBA; INTA; FCA-UNMdP, Mar del Plata.

Rossini, M.A., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. *Field Crops Research*, 121:373-380.

Smith, H. and Whitelam, G.C., 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment*, 20:840-844.

Tollenaar, M. and Wu, J. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science*, 39:1597-1604.

Tollenaar, M. and Lee, E.A. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research*, 75:161-169.

Vega, C.R.C., Sadras, V.O., Andrade, F.H. and Uhart, S.A. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany*, 85:461-468.

Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A. and Valentinuz, O.R. 2001a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science*, 41:748-754.

Vega, C.R.C., Andrade, F.H. and Sadras, V.O. 2001b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research*, 72:163-175.

Vega, C.R.C. and Sadras, V.O. 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Annals of Botany*, 91:795-805.

Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 5:360-364.

Weiner, J. 2003. "Ecology-the science of agriculture in the 21st century." *Journal of Agricultural Science*, 141:371-377.

VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NÚMERO DE GRANOS POR PLANTA: EFECTOS DEL GENOTIPO Y NIVELES DE COMPETENCIA POR RECURSOS

2.1. INTRODUCCIÓN

Durante la década pasada, estudios a nivel de plantas individuales creciendo dentro de canopeos de maíz proporcionaron un valioso conocimiento de los patrones de crecimiento, partición reproductiva y eficiencia en la fijación de granos en cultivos sembrados en contrastantes densidades de siembra (Vega y Sadras, 2003; Maddonni y Otegui, 2004; Pagano y Maddonni, 2007) y nitrógeno disponible (D'Andrea *et al.*, 2008). Todos los trabajos citados indicaron que ante la incidencia de estrés, los mecanismos implícitos están asociados con una reducción en la captura y uso de la radiación solar por planta (i.e. a través de una menor expansión o contenido de N foliar en ambientes con menor disponibilidad de N) y una mayor competencia por luz en densidades supra-óptimas, procesos que finalmente afectan el crecimiento de la planta, la partición de asimilados hacia destinos reproductivos y la fijación de granos (Vega *et al.*, 2001a; b; Echarte *et al.*, 2004; Pagano *et al.*, 2007). Adicionalmente, se demostró que la competencia por luz en alta densidad produce aumentos de la variabilidad entre plantas que promueven el desarrollo de poblaciones con una típica bi-modalidad del número de granos por planta (NGP) y rendimiento por planta (Edmeades y Daynard, 1979; Vega y Sadras 2003). Sin embargo, existe menos información sobre el análisis de los procesos que subyacen a la determinación y variabilidad poblacional del NGP y del rendimiento por planta cuando la competencia por recursos es modulada por la interacción entre la densidad de plantas y la disponibilidad de N edáfico. En trabajos recientes que evaluaron la combinación de tales factores de estrés, el crecimiento limitado por N y alta densidad se tradujo en incrementos de la variabilidad del NGP y del rendimiento individual de las plantas (Boomsma *et al.*, 2009; Caviglia y Melchiori, 2011), sin demostrarse variación genotípica en tales respuestas.

Pocos estudios documentan la existencia de variabilidad genotípica en el grado de respuesta al aumento en la densidad y restricciones de N (Rossini *et al.*, 2011; Rossini, 2012). En este sentido, dichos autores demostraron que el incremento de la variabilidad

poblacional del NGP en alta densidad cuando la disponibilidad de N fue baja fue exclusivo para genotipos caracterizados como intolerantes al aumento en la densidad de plantas. En estos estudios, no se reportaron diferencias genotípicas ni interacciones significativas entre N*densidad o N*genotipo para la variable NGP. Otras investigaciones, en contraposición a los estudios mencionados, señalan que altas dosis de fertilizante nitrogenado provocan disminuciones significativas del número de granos por superficie (NG) cuando la radiación solar disponible por planta es reducida por sombreado alrededor de floración (Uhart y Andrade, 1995b). En otro estudio, Ciampitti y Vyn (2011) demostraron que en alta densidad, la relación entre el NGP y el agregado de N es de tipo plateau, aunque fue visible que algunos genotipos exhibieron reducciones del NGP (ca. 5 – 15%) en los tratamientos de mayor dosis de N aplicado (i.e. ver Tabla 2 en Ciampitti y Vyn, 2011). En otro estudio, Mayer *et al.* (2012), muestran que la fertilización con N incrementa el NGP y el rendimiento por planta aunque exagera la asimetría negativa de la distribución poblacional de ambas variables en alta densidad (i.e., el incremento en la asimetría negativa es un indicador de una mayor competencia entre plantas; Turner y Rabinowitz, 1983). Sin embargo, dichos autores no analizaron ni discutieron las causas de tales efectos.

La divergencia en los patrones de respuesta del NGP a la reducción de radiación solar disponible por planta y N mencionados es notoria y constituye aún un tema poco explorado en la literatura de la eco-fisiología de los cultivos. Entre potenciales causas de las divergencias mencionadas, se pueden citar aspectos como i) diferencias asociadas al momento, intensidad, duración y forma de implementación de ambos factores de estrés, como también al genotipo seleccionado y ii) la disponibilidad inicial de N edáfico que determina la magnitud del estrés por N. Un aspecto común de las investigaciones revisadas es que i) no se discuten los aspectos subyacentes en la variabilidad del NGP, ii) la variabilidad entre plantas sólo es analizada a través del coeficiente de variación sin contemplar la naturaleza bi-modal de las distribuciones del NGP y/o rendimiento por planta (Vega y Sadras, 2003) y iii) no se ha realizado un análisis descriptivo o funcional de las características morfo-fisiológicas potencialmente implicadas en las diferencias encontradas entre los genotipos estudiados.

Puesto que la mejora genética ha incrementado consistentemente la tolerancia a estreses abióticos en nuevos genotipos (Mansfield y Mumm, 2014), algunos tópicos han dejado de ser abordados. Por ejemplo, son escasos los trabajos actuales que hayan

abordado el estudio de mecanismos que podrían explicar el proceso de pérdida de espiga total (esterilidad de plantas) o baja fijación de granos en maíz. Sin embargo, estudios recientes destacan su impacto negativo en el rendimiento del cultivo en genotipos modernos intolerantes al incremento de la densidad de plantas (Hernández *et al.*, 2014). Las diferencias genotípicas en términos de esterilidad y/o variabilidad poblacional del NGP pueden estar moduladas por i) mayores umbrales de TCP_{PC} o de espiga para fijar granos (Echarte *et al.*, 2004) y ii) con rasgos arquitecturales (i.e. ángulo de inserción foliar, Sangoi *et al.*, 2002; Hammer *et al.*, 2009; Mansfield y Mumm, 2014) que repercuten en la atenuación de luz en el canopeo (Maddonni y Otegui, 1996) modulando las interacciones competitivas entre plantas y la competencia entre órganos vegetativos y reproductivos. Interesantemente, Subedi *et al.* (2006) demostraron que la esterilidad de plantas varía a través de un gradiente de N edáfico en alta densidad, con máximos hacia ambos extremos de N disponible (i.e., en los tratamientos sin aplicación de N y en aquellos con máximas dosis de aplicación de fertilizante nitrogenado) pero dichos efectos se observaron sólo en genotipos con altos índices de área foliar en floración y mayor cantidad de hojas por encima de la espiga. En línea con estos aspectos, un estudio reciente acerca de los cambios arquitecturales que empíricamente han sido incorporados a través de mejora genética en nuevos materiales de maíz, se demostró que el carácter de ángulo foliar erectófilo se asoció significativamente con disminuciones de la incidencia de la esterilidad de plantas (Messina *et al.*, 2009).

La variabilidad poblacional del NGP y/o esterilidad de plantas también puede ser exacerbada a través del manejo. Por ejemplo, atrasos en la fecha de siembra -i.e., práctica de manejo utilizada con frecuencia en la región pampeana Argentina como estrategia de escape a estrés hídrico (Maddonni, 2012)- exponen al cultivo a mayores temperaturas durante los estadios vegetativos promoviendo el crecimiento y expansión del área foliar (Cirilo y Andrade 1994a; Otegui *et al.*, 1995). Dicha incrementada partición de biomasa hacia estructuras vegetativas aumentaría la competencia intra-planta desencadenando la esterilidad en casos extremos (Cirilo y Andrade 1994b) y en genotipos intolerantes al estrés abiótico.

Colectivamente, estos resultados sugieren que la variabilidad poblacional del NGP en densidades supra-óptimas está modulada no sólo por la disponibilidad de N edáfico sino

también por la variabilidad genotípica en rasgos arquitecturales del canopeo. Sin embargo, tales asociaciones no han sido demostradas hasta el momento en el cultivo de maíz.

2.1.1. Hipótesis

En base a los antecedentes planteados, las hipótesis a probar en el presente capítulo son:

Hipótesis 1: La disponibilidad de nitrógeno edáfico modula la intensidad de la competencia entre plantas de maíz bajo estrés por alta densidad.

Hipótesis 2: Genotipos de maíz con mayores ángulos de inserción foliar (i.e. planófilos) y mayor tamaño de área foliar en estratos superiores exhiben mayor variabilidad poblacional y desarrollo de bi-modalidad en términos de número de granos por planta que genotipos de hojas erectas.

2.1.2. Objetivos específicos

- 1. Analizar las interacciones entre la competencia por recursos aéreos (radiación solar) y edáficos (disponibilidad del N) en distintos genotipos de maíz sobre la variabilidad poblacional y desarrollo de bi-modalidad del NGP y su impacto sobre la determinación del número de granos y rendimiento a nivel de cultivo,*
- 2. Caracterizar el ángulo de inserción foliar, el índice de área foliar en floración y su distribución vertical a través de los estratos del canopeo en distintos genotipos ante cambios en la densidad de plantas y N disponible y analizar la relación entre dichas modificaciones y la variabilidad poblacional del NGP y esterilidad de planta.*

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. MANEJO DEL CULTIVO, TRATAMIENTOS Y DISEÑO EXPERIMENTAL

Los experimentos a campo se realizaron durante tres campañas agrícolas; 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3) sobre un suelo Haplustol Típico, de textura franco limoso (USDA Soil Taxonomy) en la Estación Experimental INTA Manfredi, Córdoba, Argentina (31°49' S, 63°48' O). Los tres experimentos se sembraron el 15 de diciembre, incluyendo en su conjunto cuatro híbridos de maíz de similar longitud de ciclo, Ax877-CL-MG, Ax820-CL-MG, Ax892-MG (i.e., liberados comercialmente en el año 2005; INASE, 2010) y el experimental Xpa56029-MG, en adelante Ax877, Ax820, Ax892

y Xpa56029, respectivamente. Basados en estudios previos, se seleccionaron los híbridos Ax877 y Ax820 por su tolerancia contrastante al aumento en la densidad de plantas (Pagano y Maddonni, 2007; Rossini *et al.*, 2011). Los genotipos Xpa56029 y Ax892 fueron caracterizados previamente por su respuesta contrastante de la fotosíntesis de hoja a cambios en la radiación fotosintéticamente activa, carácter potencialmente asociado con la absorción de N y que parcialmente explicaría la distinta tolerancia de estos genotipos a estreses abióticos en fechas tardías (Vega y Eslava, datos no publicados). En los Exp1 y Exp2, se incluyeron los cuatro genotipos, mientras que en el Exp3 sólo se sembraron los híbridos Ax820 y Xpa56029, detectados como contrastantes en Exp1 y Exp2.

En los tres años, los cultivos se implantaron sobre sitios con antecesor soja y bajo dos niveles contrastantes de N edáfico. Los dos niveles de N fueron obtenidos a través del agregado de cero (i.e. sin fertilización; N0) y 400 kg de N ha⁻¹ (N400) aplicado en forma de urea en dosis divididas en los estadios de 6 (V6) y 9 (V9) hojas (Ritchie y Hanway, 1982). El segundo factor utilizado para modificar la competencia intra-específica fue la densidad de plantas, con 9 pl m⁻² (considerada como óptima; D9) y 16 pl m⁻² (considerada como supra-óptima; D16). La siembra se realizó en forma manual con una cinta previamente marcada a espacios equidistantes de 15.8 cm para D9 y 8.9 cm para D16, que se ubicó a lo largo de cada hilera de siembra para sembrar 2 o 3 semillas de similar calibre en cada sitio a una profundidad de ~5 cm. En los estadios fenológicos de V2 – V3 se procedió al raleo manual para asegurar una planta por sitio y un stand de plantas de similar tamaño y fenología. Debido al método de siembra utilizado, la densidad de plantas a madurez fisiológica fue lograda de acuerdo a las densidades objetivo (9 y 16 pl m⁻²), con la excepción del genotipo Ax877 en Exp1 donde el impacto de fuertes vientos durante el estadio de V6 redujeron la densidad de plantas a 7.6 y 12.7 pl m⁻².

En los tres experimentos, los tratamientos fueron dispuestos bajo un diseño de parcelas sub-subdivididas con dos repeticiones, donde los niveles de N fueron asignados a la parcela principal, la densidad de plantas, a la sub-parcela y el genotipo a la sub-sub-parcela. Cada unidad experimental (UE), i.e. la sub sub-parcela, comprendió seis surcos de 10 m de longitud separados a una distancia entre hileras de 0.70 m.

Previo a la siembra se realizaron análisis de suelo para la cuantificación del contenido de nitratos y N total. Posteriormente, el nivel N0 fue asignado a los sitios de

menor disponibilidad de N para generar la máxima diferencia posible entre tratamientos de N. El contenido del agua en el suelo fue mantenido cercano a capacidad de campo mediante el uso de un sistema de riego por goteo con cintas de polietileno dispuestas en cada surco individual. Los cultivos se mantuvieron libres de plagas y malezas a través de la aplicación de agroquímicos y desmalezado mecánico.

2.2.2. DETERMINACIONES Y CÁLCULOS

2.2.2.1. OFERTA AMBIENTAL, FENOLOGÍA DEL CULTIVO Y DETERMINACIÓN DE COMPONENTES DE RENDIMIENTO

Alrededor de ~1360 (Exp1 y Exp2) y 680 (Exp3) plantas individuales de similar tamaño y fenología fueron seleccionadas e identificadas en el estadio de V3 con el objetivo de cuantificar su rendimiento y componentes numéricos en madurez fisiológica (MF). La cantidad de plantas identificadas en cada UE fue de 60 (D16) y 25 (D9) y fueron seleccionadas de manera consecutiva sobre los dos surcos centrales de cada UE. La fenología de cada planta individual fue relevada semanalmente siguiendo la escala de Ritchie y Hanway (1982). El estadio de MF se determinó a través de la observación visual de la formación de capa negra en los granos ubicados en la porción media de la espiga sobre plantas no identificadas (~10 plantas en cada UE) en los surcos centrales de cada UE. Cada estadio fenológico fue determinado cuando el 50% de las plantas de cada UE alcanzó un estadio determinado.

Se cuantificó la duración de las etapas (i.e., en días y en grados días, considerando una temperatura base de 8°C) de emergencia a prefloración (-15 días de R1; PV), período crítico de 30 días alrededor de R1 (PC) y llenado de granos (+15 días de R1 hasta MF; PLLG). Adicionalmente, cada etapa se caracterizó en términos de la temperatura media del aire, la ocurrencia de temperaturas superiores a 33°C y la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi). Durante el PC, el cociente foto-térmico fue calculado como el cociente entre la RFAi y la temperatura media por encima de la temperatura de base de 8°C (Fischer, 1985). Dichas variables fueron obtenidas de la estación meteorológica del INTA Manfredi ubicada a 200 m del ensayo.

En el estadio de MF de cada genotipo, las plantas seleccionadas e identificadas en el estadio de V3 fueron cosechadas para la cuantificación del rendimiento y sus

componentes numéricos. La determinación del número de granos y rendimiento por unidad de superficie fueron calculados como el producto entre el NGP y rendimiento por planta y la densidad de plantas de cada UE cuantificada en MF y fueron expresados en granos m^{-2} y $g m^{-2}$ (0% humedad), respectivamente. El peso de cada grano (PG; $mg \text{ grano}^{-1}$) fue calculado como el cociente entre el rendimiento por planta y el NGP.

2.2.2.2. CARACTERIZACIÓN DEL ÁNGULO DE INSERCIÓN FOLIAR, ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR Y SU DISTRIBUCIÓN EN DISTINTOS ESTRATOS DEL CANOPEO

El ángulo de inserción foliar (AIF), el índice de área foliar en floración (IAF_{R1}) y su distribución a través de distintos estratos fueron los caracteres utilizados para describir la estructura del canopeo de los genotipos evaluados ante cambios en la densidad de plantas y N disponible. El IAF_{R1} fue cuantificado en los tres experimentos, mientras que el índice de área foliar por estrato y el AIF fueron valorados en los Exp1 y Exp3.

En los tres experimentos, 10-15 plantas de cada genotipo fueron cosechadas en cada combinación N*D al momento de R1 de cada UE. El AIF fue medido con un transportador en cada hoja fotosintéticamente activa (i.e., cuando al menos el 50% de su área exhibía una coloración verde) tomando como 0° y 90° el plano del tallo y el horizonte, respectivamente. El promedio del AIF de la hoja de la espiga y la inmediatamente superior e inferior a ésta fue considerado como representativo del estrato de la espiga; y el AIF promedio de las hojas ubicadas por encima y por debajo del estrato de la espiga, fueron considerados como los AIF del estrato apical y basal del canopeo, respectivamente. El agrupamiento del AIF en tres tercios fue realizado en base a estudios previos (Maddonni y Otegui, 1996).

Para la determinación del área foliar por estratos en el Exp1 y Exp3, las hojas fotosintéticamente activa de cada planta fueron cortadas de acuerdo a su ubicación dentro de 5 estratos de 60 cm cada uno. El área foliar fue determinada a través de un escáner electrónico (Modelo LI-3000; Li-Cor., Lincoln, NE) y el índice de área foliar de cada estrato fue calculado como el producto del área foliar y la densidad de plantas de cada UE. El IAF_{R1} en los Exp1 y Exp3 fue calculado como la sumatoria del índice de área foliar contenida en los 5 estratos. Finalmente, el IAF_{R1} en el Exp2 fue determinado como el

producto entre el área foliar verde por planta (promedio de las plantas evaluadas) y la densidad de plantas de cada de cada UE.

2.2.2.3. CUANTIFICACIÓN DE LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NÚMERO DE GRANOS POR PLANTA Y DETERMINACIÓN DE PLANTAS CON BAJA EFICIENCIA DE FIJACIÓN DE GRANOS

La variabilidad poblacional del NGP fue analizada a través del coeficiente de Gini (NGP_{Gi}) (Weiner y Solbrig, 1984; Vega y Sadras, 2003) (Ec.1). Este coeficiente fue desarrollado por Gini (1912) y es utilizado por economistas para evaluar el grado de desigualdad en la distribución de los ingresos y la pobreza. Por tanto, Weiner y Solbrig (1984) proponen que este coeficiente es apropiado para evaluar la variabilidad poblacional de un determinado carácter en poblaciones de plantas. Los valores de dicho coeficiente varían entre 0 a 1, donde 0 se corresponde con la perfecta igualdad y el valor 1, con la perfecta desigualdad. Para el caso de este estudio, un valor de $NGP_{Gi} = 0$ significa que todos los individuos en la población tienen el mismo NGP, mientras que un valor de $NGP_{Gi} = 1$ indica que sólo una planta en la población logra fijar granos. De esa manera, poblaciones de plantas con NGP_{Gi} próximos a 1 indican una mayor variabilidad planta-planta que poblaciones con NGP_{Gi} menores o cercanos a cero.

$$NGP_{Gi} = \left[1 - \sum_{k=0}^{k=n-1} (X_{k+1} - X_k)(Y_{k+1} - Y_k) \right] \text{ (Ec. 1)}$$

donde X es la proporción acumulada de plantas en la población e Y, la proporción acumulada del NGP.

Adicionalmente, se cuantificó la proporción de plantas del stand que resultaron estériles o con reducida fijación de granos en cada combinación N*D*G. Para este propósito, las plantas fueron clasificadas en dos categorías de acuerdo a su eficiencia para fijar granos: alta (E_A) o baja (E_B) eficiencia en la fijación de granos si su NGP superó o no, respectivamente, un umbral de NGP determinado en base al 15% del percentil 95 (P95) de las distribuciones de frecuencia acumuladas del NGP de cada tratamiento. Dicho umbral fue de 85 granos pl^{-1} en Ax892 y de 98 granos pl^{-1} en Ax877, Ax820 y Xpa56029. La proporción de plantas E_B de cada UE fue expresada en porcentaje de la población; i.e., cantidad de plantas E_B / total de plantas identificadas *100.

Para la detección de bi-modalidad de las distribuciones de frecuencia del NGP, se utilizó el algoritmo EM (esperanza–maximización) para análisis de mezclas de distribuciones normales univariadas de la librería Mixtools disponible en el programa R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2010). El algoritmo EM busca estimadores de máxima verosimilitud para los datos obtenidos (Benaglia *et al.*, 2009a; b). Para determinar si una población de individuos incluye una (uni-modal) o dos sub-poblaciones (bi-modal), se realizaron pruebas paramétricas bootstrap a través de la función `boot.comp` incluida dentro del paquete Mixtools.

2.2.3. ANÁLISIS DE DATOS

Los efectos de la disponibilidad de N, densidad de plantas y genotipos sobre el rendimiento a nivel de superficie y sus componentes numéricos, el NGP_{Gi} , la proporción de plantas E_B y caracteres de canopeo (IAF_{R1} y su distribución en distintos estratos y el AIF) fueron analizados a través de análisis de la varianza. Se utilizó análisis GLS (generalized least squares, en sus siglas en inglés) de la librería nlme de R version 2.2.11 (R Development Core Team, 2010) para el ajuste de modelos lineales y mixtos con el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011). El modelo lineal contempló la disponibilidad de N, densidad de plantas y genotipos como efectos fijos, mientras que la repetición fue considerada como un efecto aleatorio. Debido a que los cuatro genotipos no fueron sembrados en todas las campañas, el factor experimento fue modelado como un efecto fijo para el Exp1 y Exp2 para todas las variables, a excepción del IAF_{R1} y su distribución en distintos estratos y el AIF. Adicionalmente, esta opción permitió determinar si existieron diferencias entre experimentos, particularmente, debido a variaciones en la disponibilidad de recursos y climáticas. El IAF_{R1} y su distribución en distintos estratos y el AIF fueron analizados para cada experimento. En todos los casos, la comparación de medias fue realizada a través del test LSD de Fisher con un alfa de 0.05.

La relación entre los rasgos arquitecturales del canopeo y el NGP_{Gi} y la proporción de plantas E_B fueron analizadas a través del ajuste de regresión bilineal utilizando el software TABLECURVE (Jandel, 2000). Se utilizó un intervalo de confianza de 95% para estimar diferencias significativas entre híbridos y/o tratamientos en los parámetros de las funciones bilineales ajustadas.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL, DISPONIBILIDAD DE NUTRIENTES Y FENOLOGÍA DEL CULTIVO

La Tabla 2.1 muestra el contenido de nutrientes del suelo (N y P) previo la siembra en los tres experimentos. La materia orgánica y el contenido de nitrógeno total en la profundidad de 0-20 cm fueron moderados en los tres experimentos, mientras que la disponibilidad inicial de N-NO_3^- fue considerada baja en Exp1 y de buena disponibilidad en Exp2 y Exp3 (Sparks, 1996). El contenido de P fue alto en los tres experimentos. Las diferencias de N-NO_3^- entre experimentos generaron una mayor disponibilidad de N inicial en los Exp2 y Exp3 que en el Exp1.

Tabla 2.1. Datos del análisis de suelo realizado previo a la siembra y a la imposición de distintos niveles de fertilización (determinaciones realizadas en los primeros 0.2 m y de 0.2 a 0.6 m del perfil del suelo).

	Profundidad	Exp1	Exp2	Exp3
Parcelas destinadas al tratamiento N400				
Materia orgánica (g 100 g suelo ⁻¹)	0 - 0.2 m	2.4	2.4	2.4
Nitrógeno total (g 100 g suelo ⁻¹)	0 - 0.2 m	0.130	0.135	0.137
N-Nitratos (ppm)	0 - 0.2 m	7.0	29.9	28.8
	0.2 - 0.6 m	1.5	10.1	20.3
^u Nitrógeno disponible a la siembra (kg ha ⁻¹)	0 - 0.6 m	24.0	120.2	166.6
Parcelas destinadas al tratamiento N0				
Materia orgánica (g 100 g suelo ⁻¹)	0 - 0.2 m	2.2	2.4	2.2
Nitrógeno total (g 100 g suelo ⁻¹)	0 - 0.2 m	0.12	0.135	0.127
N-Nitratos (ppm)	0 - 0.2 m	6.6	27.6	19.2
	0.2 - 0.6 m	0.95	9.0	12.9
^u Nitrógeno disponible a la siembra (kg ha ⁻¹)	0 - 0.6 m	20.4	109.4	108

^u La disponibilidad de N fue calculada utilizando el peso del suelo entre 0-0.6 m de profundidad utilizando una densidad aparente de 1.2 g cm⁻³

En los tres experimentos, la evolución de la temperatura y la RFAi (Figura 2.1) fueron similares a las tendencias históricas de la región (datos no mostrados) observadas en los ciclos de maíces sembrados tardíamente hacia el inicio del verano. Durante el PV y PC, la temperatura media fue similar (23.4 ± 0.89 °C) y la RFAi varió de 8.3 a 11.4 MJ m⁻² d⁻¹ (Tabla 2). Durante el PLLG, la temperatura fue ca. 3 a 4.5 °C más baja que en los períodos previos y varió entre experimentos (21, 18.6 y 21 °C en Exp1, Exp2 y Exp3, respectivamente; Tabla 2.2). Adicionalmente, una mayor frecuencia de días con

temperaturas máximas del aire $\geq 33^{\circ}\text{C}$ fue registrada durante el PV (~18 días en los Exp2 y Exp3 y 6 días en Exp1) en comparación con el PC (12 días en Exp3, 5 días en Exp1 y 1 día en Exp2; Figura 2.1).

La RFAi en el LLG disminuyó 5 (Exp1), 16 (Exp2) y 18% (Exp3) respecto a la incidente en el PC (8.7 en Exp1, 9.5 en Exp2 y 9.8 en Exp3 $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$). El cociente foto-térmico durante el PC fue en promedio un 20 y 10% más alto en Exp2 ($0.69 \text{ MJ m}^{-2} \text{d}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$) que en Exp1 ($0.55 \text{ MJ m}^{-2} \text{d}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$) y Exp3 ($0.62 \text{ MJ m}^{-2} \text{d}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$).

El tiempo térmico promedio a MF (duración del cultivo) en los tres experimentos fue de $1575 \pm 48.3 \text{ }^{\circ}\text{Cd}$. La longitud del PV fue de $553 \pm 45 \text{ }^{\circ}\text{Cd}$, que corresponde a $35 \pm 2.4 \text{ d}$ y fue estable entre experimentos. En contraste, la duración del PLLG fue ~18% más larga (~8 días) en Exp2 comparado con Exp1 y Exp3, aspecto que podría ser al menos parcialmente explicado por las temperaturas más bajas registradas en Exp2. En los Exp1 y Exp2, los genotipos Xpa56029 y Ax892 mostraron una duración del PV levemente superior (~9%; $p < 0.001$) en comparación con los genotipos Ax877 y Ax820 lo cual se tradujo en diferencias de ~3 días en la fecha de floración entre genotipos. Similares diferencias entre Xpa56029 y Ax820 fueron registradas en el Exp3 (ca. 5 días).

La fenología no fue afectada por la disponibilidad de N, pero los aumentos en la densidad incrementaron levemente la duración del PV (~2 días). En cambio, tanto N0 como la alta densidad redujeron ca. 10 días ($p < 0.001$) la duración del PLLG. Se encontró una interacción N*G significativa en los tres experimentos ($0.05 < p < 0.001$) ya que en N400, los genotipos Ax877 y Ax820 exhibieron un PLLG más largo que los genotipos Xpa56029 y Ax892 (ca. 4 hasta 7.5 días) y disminuyó hasta seis días en N0 sólo en Ax877 y Ax820. Por el contrario, la duración del PLLG en los genotipos Xpa56029 y Ax892 no fue afectado por la disponibilidad de N en ningún experimento (Tabla 2.2).

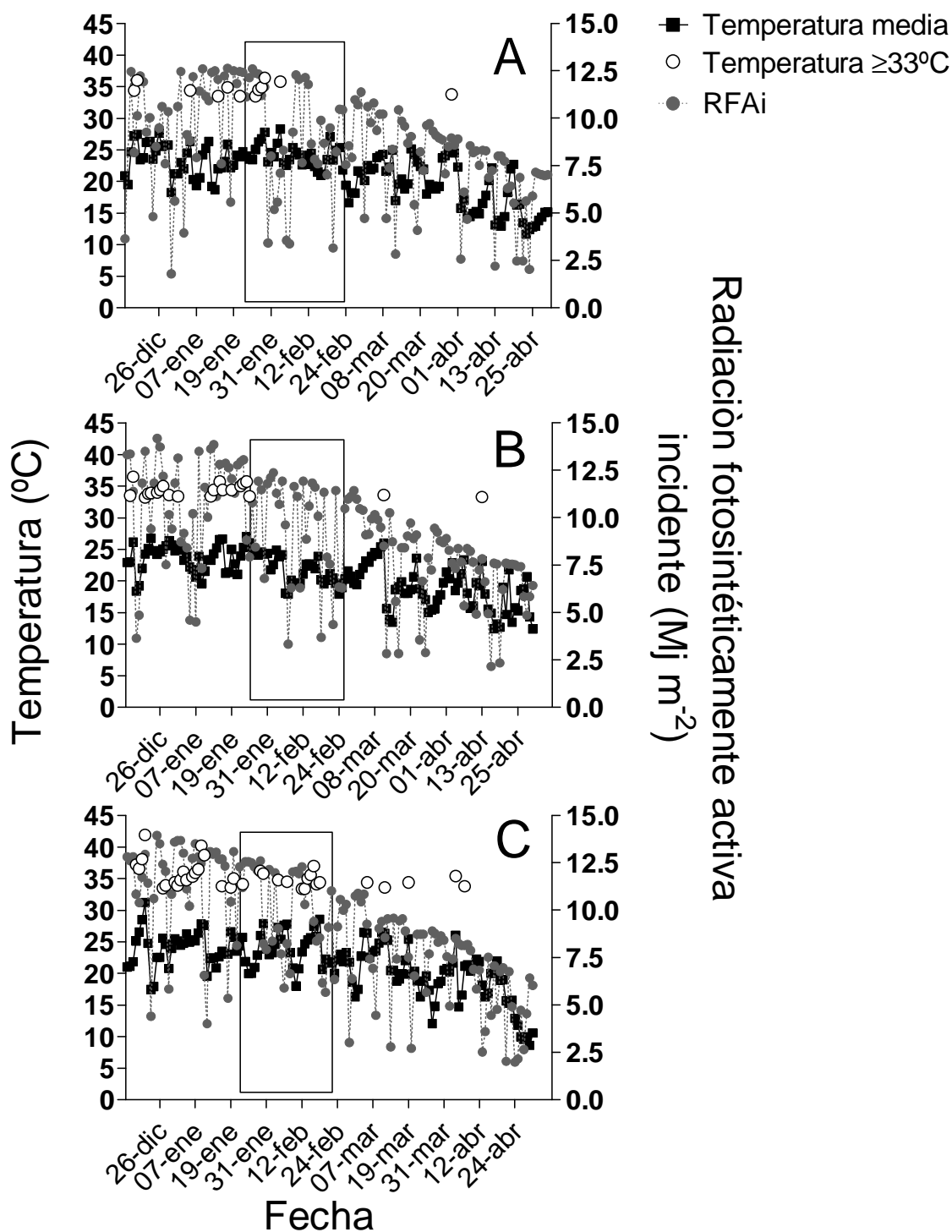


Figura 2.1. Progreso de la temperatura media ($^{\circ}\text{C}$) y de la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi) ($\text{Mj m}^{-2} \text{d}^{-1}$) y temperatura máxima del aire para días en los que la misma superó los 33°C para tres campañas agrícolas, A) 2009-10 (Exp1), B) 2010-11 (Exp2) y C) 2011-12 (Exp3) en Manfredi, Córdoba ($31^{\circ}49' \text{S}$, $63^{\circ}48' \text{W}$). El rectángulo inserto en cada figura representa el período crítico de determinación del número de granos por planta (± 15 días de R1) promedio de todos los tratamientos.

Tabla 2.2: Duración (expresada en días y tiempo térmico; temperatura base de 8 °C), temperatura media diaria y radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA incidente) para el período vegetativo (desde emergencia hasta 15 días antes de floración), periodo crítico para fijación de granos (R1±15 días) y período de llenado efectivo de granos (desde R1+15 días hasta madurez fisiológica) para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados bajo dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de siembra (9 y 16 pl m⁻²; D9 y D16, respectivamente) en tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3) en Manfredi, Córdoba (31°49' S, 63°48' W).

Período vegetativo															
N	D	Genotipo	Duración						Temperatura media diaria (°C)			RFA incidente Mj m ⁻² d ⁻¹			
			°Cd			Días			Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3	
			Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3							
N0	D9	Ax877	497.6	547.1	-	32.5	34	-	23.3	24	-	9.8	11	-	
		Ax820	470	518.4	512.1	30.8	33	32	23.3	23.9	24	9.7	11	11.2	
		Xpa56029	553.3	584.3	584	35.9	36	37	23.4	24.1	23.8	10	10.9	11.4	
		Ax892	534.6	575	-	34.8	36	-	23.4	24.1	-	10	10.9	-	
	D16	Ax877	551	597.3	-	35.8	37	-	23.4	24.1	-	10	10.9	-	
		Ax820	487.8	559.9	546.1	31.9	35	34	23.3	23.9	24.1	9.8	11.1	11.3	
		Xpa56029	537	604.4	629.8	34.9	38	40	23.4	24.1	23.7	10.1	10.9	11.4	
		Ax892	614.1	612.9	-	39.6	38	-	23.6	24.1	-	10.2	10.9	-	
	N400	D9	Ax877	480.9	529.1	-	31.5	33	-	23.3	23.9	-	9.8	11.1	-
			Ax820	472.8	517.2	512.1	31	33	32	23.3	23.9	24	9.6	11	11.2
			Xpa56029	532.1	595.6	584	34.6	37	37	23.4	24.1	23.8	10	10.9	11.4
			Ax892	528.5	607.1	-	34.4	38	-	23.4	24.1	-	9.9	10.9	-
D16		Ax877	519.6	597.7	-	33.8	37	-	23.4	24.1	-	9.9	10.9	-	
		Ax820	500.4	554.6	528.4	32.7	35	33	23.3	23.9	24	9.8	11	11.3	
		Xpa56029	543.5	623.7	584	35.3	39	37	23.4	24.1	23.8	10.1	10.9	11.4	
		Ax892	549.1	625.7	-	35.6	39	-	23.4	24.1	-	10	10.9	-	
		N	ns	ns	**	ns	ns	**	-	-	-	-	-	-	
		D	**	***	**	**	***	***	-	-	-	-	-	-	
		G	***	***	***	***	***	***	-	-	-	-	-	-	
		N*D	ns	ns	**	ns	ns	**	-	-	-	-	-	-	
		D*G	*	ns	ns	ns	ns	ns	-	-	-	-	-	-	

Tabla 2.2 (continuación).

Período crítico														
N	D	Genotipo	Duración						Temperatura media diaria (°C)			RFA incidente (Mj m ⁻² d ⁻¹)		
			°Cd			Días			Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3
			Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3						
N0	D9	Ax877	501.4	430.2	-	-	-	-	24.2	21.9	-	8.9	9.5	-
		Ax820	500.4	448.4	492.9	-	-	-	24.1	22.5	23.9	9	9.9	10.1
		Xpa56029	488.9	418.8	489.6	-	-	-	23.8	21.5	23.8	8.5	9.4	9.7
		Ax892	495.7	418.8	-	-	-	-	24	21.5	-	8.7	9.4	-
	D16	Ax877	501.4	439.3	-	-	-	-	24	21.5	-	8.7	9.4	-
		Ax820	501.1	448.4	484.5	-	-	-	24.2	22.2	23.6	8.9	9.5	9.9
		Xpa56029	495.7	418.8	483.4	-	-	-	23.5	21.2	23.6	8.4	9.5	9.1
		Ax892	499.8	423.2	-	-	-	-	23.1	21.3	-	8.3	9.5	-
N400	D9	Ax877	495.7	418.8	-	-	-	-	24.2	22.2	-	8.9	9.5	-
		Ax820	501.4	439.3	492.9	-	-	-	24.2	22.5	23.9	9.3	9.9	10.1
		Xpa56029	482	407.7	489.6	-	-	-	24	21.5	23.8	8.7	9.4	9.7
		Ax892	468.8	412.6	-	-	-	-	24.1	21.7	-	8.8	9.4	-
	D16	Ax877	499.8	418.8	-	-	-	-	24.1	21.5	-	8.8	9.4	-
		Ax820	501.4	444.9	490.2	-	-	-	24.2	22.4	23.8	8.9	9.6	10.1
		Xpa56029	482	416	489.6	-	-	-	23.5	21.4	23.8	8.4	9.5	9.7
		Ax892	495.7	416	-	-	-	-	24	21.4	-	8.7	9.5	-
N		ns	*	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
G		†	***	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Llenado de granos														
N0	D9	Ax877	605	606.4	-	48.3	54	-	20.8	18.7	-	8.3	7.9	-
		Ax820	561.3	583.7	575.9	44	51.6	45	21.1	18.9	20.8	8.4	8.1	8.1
		Xpa56029	560.9	574.2	546.2	44	50.6	43	20.5	18.5	20.7	8.2	8	8
		Ax892	541	555.3	-	42	48.6	-	20.5	18.5	-	8.2	8	-
	D16	Ax877	506.2	538.3	-	38.6	46.8	-	21.4	18.6	-	8.4	8.2	-
		Ax820	501.9	535.4	503.3	38.2	46.5	41	21.5	19.2	20.9	8.6	8.3	8.1
		Xpa56029	475.4	503.2	467.6	35.6	43.1	37	21.6	18.2	20.6	8.4	8	8.1
		Ax892	480.8	510.5	-	36.1	43.8	-	21	18.5	-	8.1	8.1	-
N400	D9	Ax877	647.8	666.9	-	52.5	60.5	-	20.5	18	-	8.3	7.8	-
		Ax820	622.9	651.3	627.7	50.1	58.8	49	20.6	18.6	20.8	8.2	7.8	8.1
		Xpa56029	577.9	598.7	573.4	45.6	53.2	45	20.4	18.4	20.7	8.2	7.8	7.9
		Ax892	541	597.1	-	42	53.1	-	20.4	18.6	-	8.2	7.9	-
	D16	Ax877	561.3	592.9	-	44	52.6	-	20.5	18.5	-	8.2	7.8	-
		Ax820	533.6	588.3	553.6	41.3	52.1	43	21.3	18.9	20.9	8.4	8.2	8.1
		Xpa56029	485.2	512.3	492	36.5	44	38	21.5	18.6	20.9	8.4	8.2	8
		Ax892	475.7	503.8	-	35.6	43.1	-	21.5	18.6	-	8.6	8.2	-
N		***	***	***	***	***	**	-	-	-	-	-	-	
D		***	***	***	***	***	***	-	-	-	-	-	-	
G		***	***	***	***	***	***	-	-	-	-	-	-	
N*G		***	***	*	***	***	ns	-	-	-	-	-	-	
D*G		*	ns	ns	*	ns	ns	-	-	-	-	-	-	

ns, †, *, ** y *** indican un nivel de significancia de p>0.1, p<0.1, p<0.05, p<0.01 y p<0.001, respectivamente.

2.3.2. DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS COMPONENTES NUMÉRICOS

Los efectos de la disponibilidad de N, densidad y genotipos sobre las variaciones del rendimiento en grano fueron mayores en Exp1 (435 a 1226 g m⁻²) que en el Exp2 (708 a 1191 g m⁻²) y en el Exp3 (735 a 968 g m⁻²) (Tabla 2.3). En los Exp1 y Exp2, el rendimiento fue maximizado en N400-D9 (ca. ~1134 g m⁻²) y minimizado en N0-D16 (~750 g m⁻², equivalente a una reducción del 35% con respecto a N400-D9). En el Exp3, sólo el incremento de la densidad generó una reducción del rendimiento del 15% en ambos niveles de N (p<0.0001).

Entre los Exp1 y Exp2, se detectó una interacción significativa Exp*N*D*G (p<0.05) tanto para el rendimiento como el NG indicando una fuerte variabilidad genotípica en la respuesta a distintas combinaciones de N*D, y que incluso fue de distinta magnitud entre años. En ambos experimentos, la fertilización incrementó significativamente el rendimiento en ambas densidades y genotipos. La magnitud de la respuesta fue mayor en Exp1 (ca.12-76%) que en el Exp2 (ca. 21-48%) y fue máxima en D16 para Ax820 y Ax892 (ca. 62 y 72%) en Exp1 y mínima en Xpa56029 en todos los Exps (ca. ~19%). Por otro lado, aumentos en la densidad en N0 generaron las máximas reducciones del rendimiento en Ax820 y Ax892 (ca. 28 y 33%, respectivamente) en Exp1 y en Ax877 (ca. 23%) en Exp2. Aumentos de 9 a 16 pl m⁻² en N400, en cambio, no afectaron el rendimiento en Ax877 y Ax820 (ca. ~1150 g m⁻²) en el Exp1, lo redujeron levemente en Exp2 (~13%) y con mayor magnitud en Xpa56029 y Ax892 (reducción del 17 y 19% en Exp1 y Exp2, respectivamente).

Las diferencias entre genotipos fueron máximas en la combinación N0-D16. En esta condición, Xpa56029 y Ax877 exhibieron mayor rendimiento (~889 g m⁻²) que Ax820 (691 g m⁻²) y Ax892 (435 g m⁻²) en Exp1. No obstante, Ax877 exhibió rendimientos más bajos que los genotipos restantes en Exp2. Las diferencias entre experimentos observadas en Ax877 podrían deberse a las distintas densidades logradas (menor en Exp1 que en Exp2). En los tratamientos fertilizados y en ambas densidades, Ax892 exhibió siempre menor rendimiento que los genotipos restantes (46% en Exp1 y 8% en Exp2; Exp*G; p < 0.0001).

Tabla 2.3 Rendimiento en grano por unidad de superficie (0% de humedad) y sus componentes numéricos, número de granos (NG) y peso por grano (PG) para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² para tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3).

Nitrógeno (N)	Densidad (D)	Genotipo (G)	Rendimiento (g m ⁻²)			NG (# m ⁻²)			PG (mg grano ⁻¹)		
			Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3
N0	D9	Ax877	924	910	-	4361	4686	-	214	194.2	-
		Ax820	962	920	938	4605	4452	4675	205.4	206.6	200.6
		Xpa56029	1002	948	932	5076	4610	4639	196.8	205.7	200.1
		Ax892	654	824	-	3762	4086	-	173.1	201.3	-
	D16	Ax877	877	708	-	5321	4373	-	161.8	161.8	-
		Ax820	691	806	802	4541	4718	4206	154	170.8	190.6
		Xpa56029	900	770	735	5553	4311	3875	178.5	189.3	190.1
		Ax892	435	738	-	3424	4032	-	123	184.5	-
N400	D9	Ax877	1226	1191	-	4862	4856	-	257.9	245.3	-
		Ax820	1148	1148	959	4952	4802	4573	233.5	239.1	209.9
		Xpa56029	1204	1164	968	5004	4955	4721	237.7	237.4	205.4
		Ax892	924	1063	-	4150	4618	-	221.3	230.3	-
	D16	Ax877	1107	1035	-	5597	5085	-	199.1	203.8	-
		Ax820	1119	987	837	6065	4897	3949	180.8	201.6	212
		Xpa56029	1010	927	830	4891	4348	3839	199.5	213.4	216.4
		Ax892	766	923	-	4120	4262	-	193.9	216.6	-

Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones

Exp	ns	-	***	-	***	-
N	***	ns	***	ns	***	***
D	***	***	ns	***	***	ns
G	***	ns	***	ns	***	ns
Exp*N	ns	-	ns	-	ns	-
Exp*D	ns	-	**	-	**	-
Exp*G	***	-	***	-	***	-
N*D	ns	ns	ns	ns	ns	*
N*G	*	ns	**	ns	*	ns
D*G	ns	ns	**	ns	**	ns
Exp*N*D	ns	-	ns	-	ns	-
Exp*N*G	ns	-	*	-	*	-
Exp*D*G	ns	-	ns	-	ns	-
N*D*G	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Exp*N*D*G	*	-	*	-	ns	-

Símbolos ns, *, ** y *** indican un nivel de significancia de $p > 0.05$, $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$, respectivamente.

En general, aumentos en la densidad de plantas de 9 a 16 pl m⁻² produjeron una reducción del NGP (ca. 39 al 50%; $p < 0.001$) en los tres experimentos. Los rangos de NGP fueron de 419 a 640 granos pl⁻¹ en D9 y de 214 a 418 granos pl⁻¹ en D16 (Tabla 2.4). Dicha variación impactó en la variación del número de granos a nivel de cultivo. En este sentido, el NG varió de 3424 a 6065 granos m⁻² y se detectó una interacción significativa

Exp*N*D*G ($p < 0.05$; Tabla 2.3) que demuestra la distinta habilidad de los genotipos para fijar granos ante cambios en la oferta de recursos (i.e., N, densidad y experimentos). Los genotipos Ax877 y Ax820 mostraron un incremento significativo del NG (ca. 15-20%) al aumento de la densidad en N400, particularmente en Exp1, y ambos fijaron un mayor NG que Xpa56029 y Ax892 en N400-D16 en ambos experimentos (5832 vs 4506 granos m^{-2} en Exp1 y 4991 vs 4305 granos m^{-2} en Exp2, respectivamente). Por el contrario, Xpa56029 mostró significativamente mayor NG en N0-D16 (ca. 5553 granos m^{-2}) que en N400-D16 (ca. 4891 granos m^{-2}) en Exp1, y una mayor reducción del NG ante aumentos en la densidad sólo en N400 (12%) en Exp2. En general, cambios en la densidad de plantas en N0 no afectaron significativamente el NG en ningún genotipo y experimento, con la excepción de Ax877 en Exp1.

Los efectos principales del estrés por N y altas densidades afectaron significativamente el PG ($p < 0.001$) en Exp1 y Exp2. Aumentos en la densidad produjeron una mayor reducción del PG en Ax877 y Ax820 (ca. 20%) que en Xpa56029 y Ax892 (ca. 12%) en los Exp1 y Exp2 (D*G $p < 0.01$). En Exp1, Ax820 fue el genotipo de menor PG en N400 y Xpa56029 el de mayor PG en N0-D16 (Exp*N*G; $p < 0.05$). Esto se tradujo en una mayor inestabilidad del PG (i.e., cuantificada como el coeficiente de variación del PG considerando todos los tratamientos en Exp1 y Exp2) en Ax877 y Ax820 (CV~16%) que en Xpa56029 (CV=10%). En consecuencia, la mayor plasticidad de los genotipos Ax877 y Ax820 para fijar granos ante cambios en la densidad en N400 se tradujo en una fuerte correlación lineal y negativa entre los componentes PG y NG a través de densidades y experimentos ($PG = -0.05 NG + 461$; $n=8$, $r^2 = 0.61$; $p < 0.05$). Estos efectos compensatorios (i.e. trade-off entre NG y PG) explicaron las escasas diferencias en el rendimiento entre Ax877 y Ax820 vs Xpa56029 en N400-D16 aún cuando el NG varió muy significativamente entre genotipos. Interesantemente, el mayor rendimiento de Xpa56029 en N0-D16 en Exp1 (Tabla 2.3) con respecto a Ax820 y Ax892 fue explicado tanto por un mayor NG (ca. 5553 vs ~3982 granos m^{-2} , respectivamente) como del PG (178.4 vs ~138.5 mg grano $^{-1}$, respectivamente).

En el Exp3, la reducción del rendimiento en los dos genotipos (ca. 15%) ante el aumento en la densidad fue explicada principalmente por una reducción del NG ($p < 0.0001$) en la misma proporción. El NG no varió entre los tratamientos de N, mientras que el PG resultó significativamente menor en N0 con respecto a N400 ($p < 0.001$),

situación que fue exacerbada en N0-D16 (N*D; $p < 0.05$); i.e., 190.3 vs 214.2 mg grano⁻¹ en N0 y N400, respectivamente.

2.3.3. VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NÚMERO DE GRANOS POR PLANTA

Los efectos de los tratamientos sobre la proporción de plantas E_B y la variabilidad poblacional del NGP (cuantificada a través del coeficiente de Gini) (NGP_{Gi}) son mostrados en la Tabla 2.4. La proporción de plantas E_B y el NGP_{Gi} tendieron a ser mayores en el Exp3 que en los Exp1 y Exp2, particularmente en N400-D16. No obstante, los efectos del N sobre ambas variables fueron consistentes y similares en todas las campañas de este estudio. La interacción Exp*G fue explicada por la reducción de ambas variables en el Ax877 en Exp1 (que como fuera explicado anteriormente sufrió una reducción en la densidad de plantas por la incidencia de vientos en etapas tempranas). En los tres experimentos, la interacción N*D ($0.05 > p < 0.001$) indicó que el agregado de N en D16 exacerbó la proporción de plantas E_B (incrementos del ca. ~54% para Exp1 y Exp2 y 109% para Exp3) y aumentó el NGP_{Gi} (incremento de ca. ~20% para Exp1 y Exp2 y 44% para Exp3). En los Exp1 y Exp2, el factor N y genotipo y la interacción N*G y D*G también tuvieron efectos significativos sobre la proporción de plantas E_B y el NGP_{Gi} indicando variabilidad genotípica en la respuesta al aumento en la densidad y al agregado de N. La frecuencia de plantas E_B en Xpa56029 y el NGP_{Gi} de Xpa56029 y Ax892 siempre fueron mayores (incrementos de ca. 11 y 35%, para E_B y NGP_{Gi} , respectivamente) que los registrados para Ax877 y Ax820 ($p < 0.001$). El genotipo Xpa56029 exhibió los mayores aumentos de E_B y NGP_{Gi} ante aumentos en la densidad (incrementos de ca. de 1.3 a 13.5% para E_B y valores del NGP_{Gi} de 0.1 a 0.28 en D9 y D16, respectivamente; interacción D*G; $p < 0.001$) y de NGP_{Gi} ante el agregado de N (valores de 0.17 y 0.21 para N0 y N400; interacción N*G; $p < 0.05$) que los demás genotipos. En el Exp3, las diferencias genotípicas en E_B y NGP_{Gi} fueron similares a los observados para el Exp1 y Exp2, aunque no resultaron significativas (Tabla 2.4).

Tabla 2.4: Número de granos por planta (NGP), proporción (%) de plantas en la población con baja eficiencia de fijación de granos (Plantas E_B) y variabilidad poblacional del NGP (coeficiente de Gini; NGP_{Gi}) en los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² para tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3).

Nitrógeno (N)	Densidad (D)	Genotipo (G)	NGP			Plantas E _B (%) ^ψ			NGPGi		
			Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp2	Exp3
N0	D9	Ax877	574	521	-	0	4	-	0.06	0.11	-
		Ax820	511	495	519	0	0	0	0.07	0.06	0.06
		Xpa56029	562	525	527	0	2.1	0	0.08	0.1	0.1
		Ax892	419	454	-	1.6	0	-	0.09	0.09	-
	D16	Ax877	418	273	-	0	10.8	-	0.14	0.24	-
		Ax820	284	297	266	2	4.2	8.6	0.15	0.15	0.22
		Xpa56029	348	270	259	11.7	10	13.5	0.26	0.23	0.28
		Ax892	214	252	-	8.8	5	-	0.23	0.21	-
N400	D9	Ax877	640	540	-	0	0	-	0.06	0.09	-
		Ax820	551	533	517	0	0	0	0.06	0.07	0.08
		Xpa56029	556	550	539	2.9	0	4.1	0.12	0.1	0.12
		Ax892	461	510	-	0	0	-	0.09	0.08	-
	D16	Ax877	417	318	-	2.2	7.5	-	0.14	0.21	-
		Ax820	379	302	248	4.8	15.2	20.2	0.19	0.26	0.34
		Xpa56029	307	267	244	13.5	18.6	25	0.29	0.33	0.38
		Ax892	258	266	-	9.5	10	-	0.24	0.24	-

Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones

Exp	***	-	*	-	*	-
N	***	ns	*	*	*	*
D	***	***	***	***	***	***
G	***	ns	***	ns	***	ns
Exp*N	ns	-	ns	-	ns	-
Exp*D	***	-	*	-	ns	-
Exp*G	***	-	*	-	*	-
N*D	*	ns	***	*	*	*
N*G	***	ns	ns	ns	*	ns
D*G	***	ns	***	ns	***	ns
Exp*N*D	ns	-	ns	-	ns	-
Exp*N*G	**	-	ns	-	ns	-
Exp*D*G	ns	-	ns	-	ns	-
N*D*G	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Exp*N*D*G	***	-	ns	-	ns	-

^ψ El umbral de NGP para la cuantificación de plantas E_B fue de 85 granos pl⁻¹ para genotipo Ax892 y de 98 granos pl⁻¹ para Ax877, Ax820 y Xpa56029. Símbolos ns, *, ** y *** indican un nivel de significancia de p > 0.05, p < 0.05, p < 0.01 y p < 0.001, respectivamente.

El desarrollo de bi-modalidad en las distribuciones de frecuencia del NGP ante aumentos de la densidad, fue observado en 14 de los 20 casos analizados en D16, dependiendo su intensidad de la disponibilidad de N y del genotipo (Tabla 2.5). En alta densidad, se observaron poblaciones bi-modales del NGP del Ax892 en N400 de ambos experimentos (Exp1 y Exp2) pero no en N0 (Tabla 2.5 y Figura 2.2 D, H, L y P) y en el Ax820 en N0 sólo en Exp3 (Tabla 2.5) y en N400 en los tres experimentos (Tabla 2.5 y Figura 2.2 B, F, J y N). El genotipo Ax877 presentó distribuciones uni-modales en todos los casos en el Exp1 (i.e., probablemente por las densidades más bajas logradas en este experimento). En el Exp2, en cambio, las distribuciones de frecuencia de Ax877 fueron bi-modales en D16 para ambos niveles de N (Figura 2.2 I y M). El desarrollo de bi-modalidad en Xpa56029 fue evidente en 10 de los 12 casos analizados. En este genotipo, las distribuciones del NGP fueron bi-modales en D16 para ambos niveles de N y para D9 N0 en los tres experimentos (Tabla 2.5 y Figura 2.2 C, G, K y O).

Las plantas ubicadas en la segunda moda (μ_2) y en menor medida las plantas ubicadas en la primera moda (μ_1) (Tabla 2.5) de las distribuciones poblacionales del NGP exhibieron distinta capacidad para fijar granos en D16 (Figura 2.2) según el genotipo y la disponibilidad de N.

En N400-D16, los valores de μ_2 de Ax877 y Ax820 fueron un 42% (Exp1) y 22% mayor (Exp2) que los de Xpa56029 y Ax892 (ca. valores promedio de μ_2 de ~441 (Exp1) y 351 (Exp2) granos pl^{-1} para Ax877 y Ax820 vs ~311 (Exp1) y 288 (Exp2) granos pl^{-1} para Xpa56029 y Ax892). Para la misma condición, μ_1 del Ax820 también fue mayor que los de Xpa56029 y Ax892. En el Exp3, las diferencias en μ_2 entre Ax820 y Xpa56029 fueron reducidas (ca. 9%).

En N0-D16, y sólo en el Exp1, Xpa56029 exhibió una mayor μ_2 (389 granos pl^{-1}) comparado con μ_2 de distribuciones uni-modales en N0 de los genotipos Ax820 (284 granos pl^{-1}) y Ax892 (214 granos pl^{-1}) (Tabla 2.5). La fertilización N en D16 generó un incremento de μ_2 en los genotipos Ax820 y Ax892 en Exp1 (ca. 64 y 29% vs N0 para Ax820 y Ax892; respectivamente) y en Exp2 (ca. 22 y 13% vs N0 para Ax820 y Ax892; respectivamente) y en las distribuciones bi-modales de Ax877 en Exp2 (ca. 14% vs N0). En el genotipo Xpa56029, en cambio, la fertilización N en D16 aumentó la variabilidad entre plantas ubicadas en la segunda moda en el Exp2 (± 81 vs 135 granos pl^{-1} para N0 y

N400, respectivamente) y redujo el NGP (ca. 11-66%) de las plantas ubicadas en ambas modas de las distribuciones bi-modales del NGP.

Tabla 2.5: Análisis estadístico para la determinación de desarrollo de bi-modalidad en la distribuciones de frecuencia del número de granos por planta (NGP), y medias±desvío estándar del NGP de la primera (μ_1) y segunda moda (μ_2) de las distribuciones. Distribuciones del NGP observadas en cuatro genotipos de maíz (Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas (D9 y D16, correspondientes a 9 y 16 pl m⁻²) en tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3).

Nitrógeno	Densidad	Genotipo	Exp1			Exp2			Exp3		
			μ_1	μ_2	P>F	μ_1	μ_2	P>F	μ_1	μ_2	P>F
N0	D9	Ax877		572±70	ns		530±68	ns			
		Ax820		507±59	ns		495±50	ns		519±54	ns
		Xpa56029		570±69	ns	228±155	549±58	***		527±95	ns
		Ax892		422±52	ns		449±87	ns			
	D16	Ax877		418±105	ns	34±30	298±90	*			
		Ax820		284±78	ns		297±75	ns	16±21	282±86	**
		Xpa56029	32±34	389±118	***	50±44	295±81	***	7±10	284±106	***
		Ax892		214±86	ns		252±98	ns			
N400	D9	Ax877		641±64	ns		540±80	ns			
		Ax820		550±52	ns		533±64	ns		517±80	ns
		Xpa56029	416±142	593±54	**	183±3	550±114	**	71±56	570±69	***
		Ax892		462±71	ns		512±75	ns			
	D16	Ax877		417±112	ns	11.3±13	339±95	***			
		Ax820	273±124	466±47	***	84±76	363±80	***	13±22	299±96	***
		Xpa56029	11±11	347±119	**	0.9±2	290±135	***	24±36	325±112	***
		Ax892	10±16	275±92	**	22±29	286±82	***			

P>F indica la probabilidad a $p<0.05$ (*), $p<0.01$ (**) y $p<0.001$ (***) para el desarrollo de bi-modalidad en las distribuciones de frecuencia del NGP. ns, no significativo a $p>0.05$ e indica que la distribución de frecuencia es uni-modal.

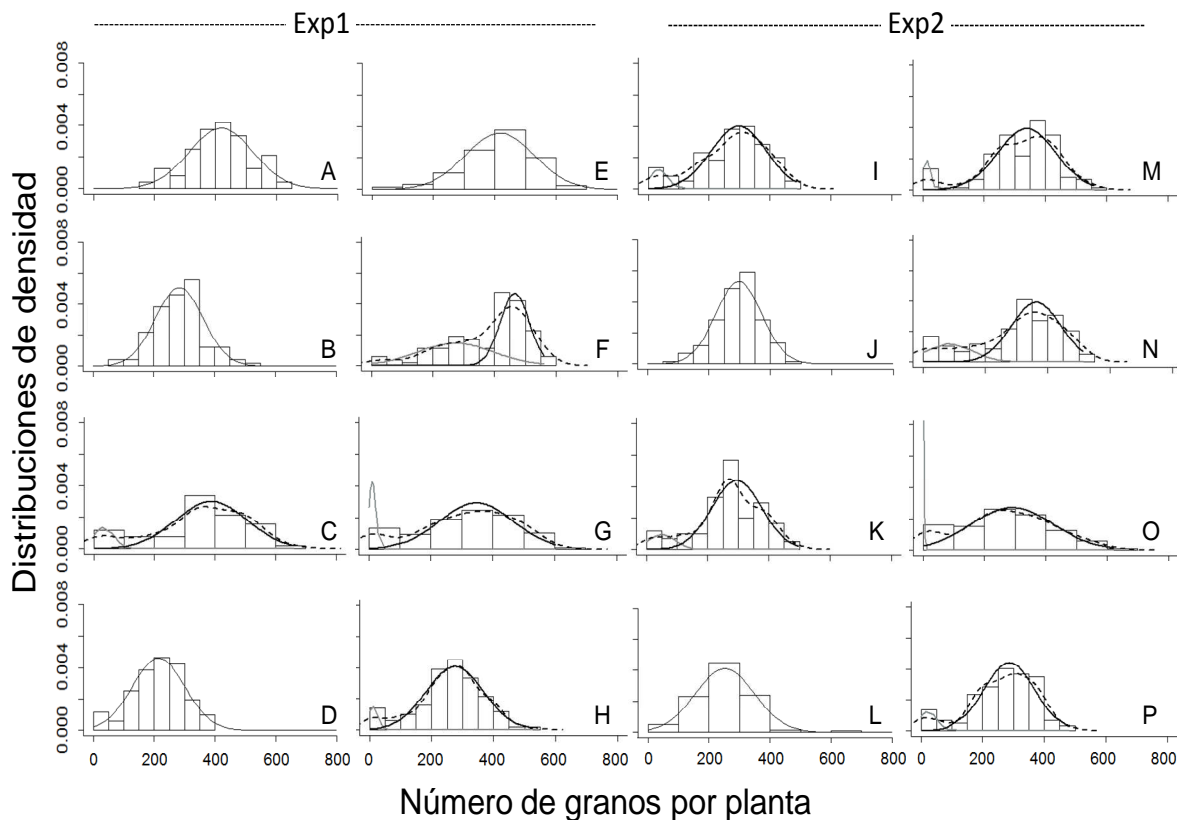


Figura 2.2. Ejemplos de distribuciones de frecuencias de densidad (cociente entre la frecuencia absoluta y la amplitud del intervalo de clase) uni-modales o bi-modales del número de granos por planta en alta densidad de plantas (16 pl m^{-2}) para los genotipos Ax877 (A, E, I y M), Ax820 (B, F, J, N), Xpa56029 (C, G, K y O) y Ax892 (D, H, L y P) cultivados en dos niveles de N, N0 (sin aplicación; gráficos dispuestos en la primera y tercera columna) y N400 ($400 \text{ kg de N ha}^{-1}$; gráficos dispuestos en la segunda y cuarta columna) en las campañas agrícolas 2009-10 (Exp1) y 2010-11 (Exp2). Líneas continuas grises y negras describen el ajuste de la distribución normal para los subgrupos de plantas ubicadas en la primera y segunda moda de la distribución, respectivamente. La línea punteada corresponde a la función de densidad ajustada a todo el conjunto de datos cuando la distribución resultó ser bi-modal.

2.3.4. VARIACIÓN GENOTÍPICA DE CARACTERES MORFO-FISIOLÓGICOS

En ambos experimentos, las variaciones del AIF en el tercio superior, tercio de la espiga y tercio inferior del canopeo, estuvieron principalmente asociadas al genotipo ($p < 0.001$) (Tabla 2.6). El AIF no varió ($p > 0.05$) entre experimentos para Ax820 y Xpa56029 dentro de cada tercio (datos no mostrados). El AIF aumentó desde el tercio superior hacia los inferiores del canopeo en los genotipos Ax877 y Ax820, determinando un patrón de AIF erecto en el tercio superior y planófilo en los tercios de la espiga e inferior (Figura 2.3 A y B). En contraste, el genotipo Xpa56029 presentó los mayores AIF en el tercio superior del canopeo y más bajos en los restantes (ca. $\sim 24.7^\circ$ para el tercio de

la espiga e inferior y 36.4° para el tercio superior; Figura 2.3 C). Aunque el patrón del AIF fue más homogéneo en Ax892 ($\cong 27.2^\circ$; Figura 2.3 D), los ángulos de inserción foliar de este genotipo fueron mayores que los de Ax877 y Ax820 y menores que los de Xpa56029 (Tabla 2.6).

Tabla 2.6: ANOVA del ángulo de inserción foliar en R1 (AIF; 0° plano vertical y 90° plano horizontal) de las hojas del tercio de la espiga (hojas, de la espiga y +1 y -1), superior e inferior (promedio de hojas por encima y por debajo del tercio de la espiga) de los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² para 2009-10 (Exp1) y 2011-12 (Exp3).

Nitrógeno (N)	Densidad (D)	Genotipo (G)	Ángulo de inserción foliar en R1 (AIF)					
			Tercio inferior		Tercio espiga		Tercio superior	
			Exp1	Exp3	Exp1	Exp3	Exp1	Exp3
N0	D9	Ax877	19.6	-	16.9	-	13.8	-
		Ax820	27.7	28.9	24.6	22.1	17.4	16
		Xpa56029	22.3	28.9	22.7	24.8	37.4	39.6
		Ax892	27.8	-	26.4	-	23.1	-
	D16	Ax877	23.5	-	18.6	-	18	-
		Ax820	24.4	24.3	23.7	23.8	17.9	20.6
		Xpa56029	28.8	24.9	24.6	23.6	39.4	41
		Ax892	29.6	-	27.3	-	32.8	-
N400	D9	Ax877	25.8	-	21.4	-	18.9	-
		Ax820	24.9	32.5	24.7	22.2	19.6	16.5
		Xpa56029	26.8	23.9	23.7	22.9	33.7	32.5
		Ax892	25.4	-	27.1	-	24	-
	D16	Ax877	22.4	-	17.1	-	14.6	-
		Ax820	26.2	29.6	22.4	22.5	15.3	17.2
		Xpa56029	25.8	24.8	22.3	22.7	32.9	34
		Ax892	27.4	-	24.5	-	26.9	-

Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones							
N	ns	ns	ns	ns	**	*	
D	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
G	***	ns	***	ns	***	***	
N*D	ns	ns	**	ns	**	ns	
N*G	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
D*G	ns	ns	ns	ns	**	ns	
N*D*G	ns	ns	ns	ns	ns	ns	

ns, *, ** y *** indican un nivel de significancia de $p > 0.05$, $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$, respectivamente.

Los tratamientos de N y densidad generaron cambios en el AIF del tercio de la espiga y superior. En este sentido, el AIF del tercio de la espiga fue menor en D16 que en

D9 sólo en N400 del Exp1 (21.6 vs 24.2°, respectivamente; interacción N*D $p < 0.01$). El AIF en el tercio superior del canopeo fue ca. 7 y 19% (para Exp1 y Exp3, respectivamente) mayor ($p < 0.001$) en N0 con respecto a N400. No obstante, la interacción N*D ($p < 0.01$) en Exp1 indicó que los efectos del N sobre el AIF en el tercio superior fueron observados sólo en D16 (27 vs 22.4° para N0 y N400, respectivamente; interacción). Para ambos niveles de N, el AIF del tercio superior fue mayor en D16 que en D9 sólo en Ax892 (29.9 vs 23.5, respectivamente; interacción D*G $p < 0.01$).

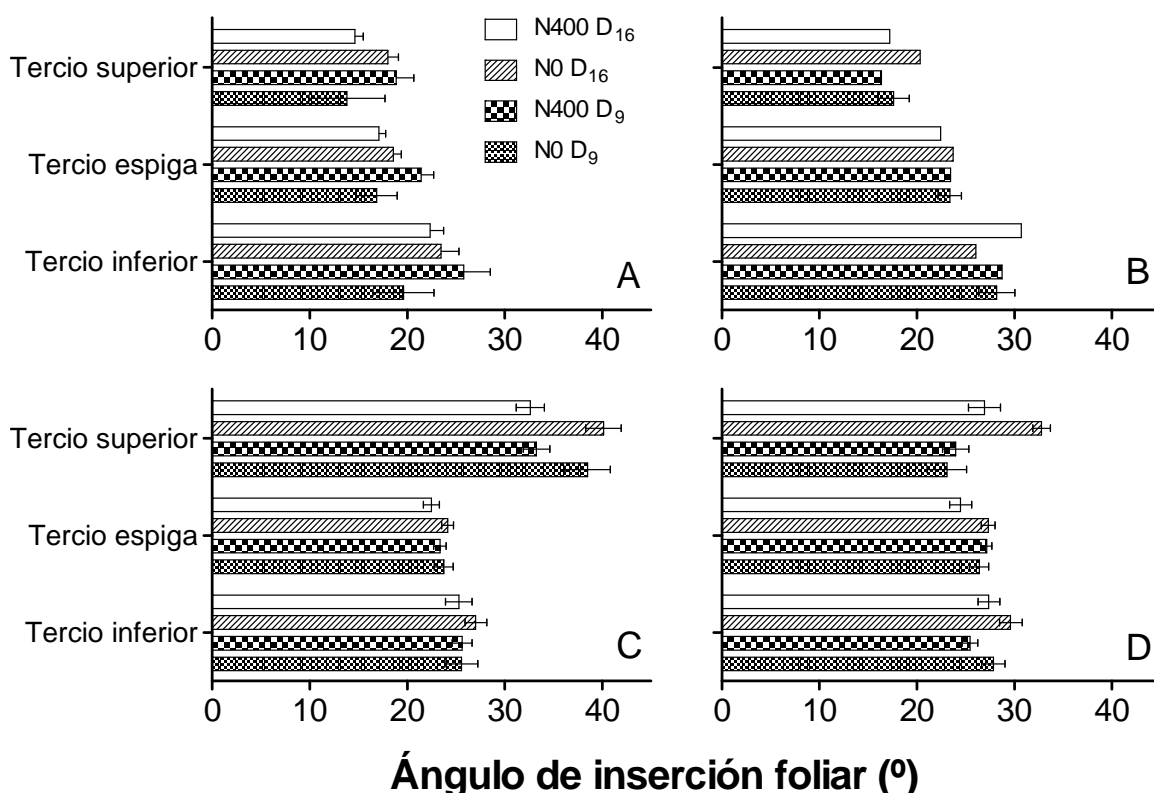


Figura 2.3. Promedio del ángulo de inserción foliar (0° plano vertical y 90° plano horizontal) de las hojas ubicadas en el tercio de la espiga (hojas, de la espiga y +1 y -1), superior e inferior (hojas por encima y por debajo del tercio de la espiga) para los genotipos de maíz Ax877 (A), Ax820 (B), Xpa56029 (C) y Ax892 (D) cultivados en dos niveles de nitrógeno edáfico contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻². Los datos de los genotipos Ax877 y Ax892 corresponden a los registrados en la campaña 2009-10 (Exp1) y al promedio de los Exp1 y Exp3 (campaña 2011-12) para Ax820 y Xpa56029 (i.e., en ambos genotipos no se registraron efectos del experimento para el AIF).

El rango del IAF_{R1} (4.04 a 9.41) varió entre experimentos (ca. ~6.19, 6.79 y 7.50 para Exp1, Exp2 y Exp3; respectivamente). En todos los experimentos, el IAF_{R1} aumentó con i) el agregado de N (incrementos de ca. 15, 17 y 7% en Exp1, Exp2 y Exp3;

respectivamente), y ii) el incremento de la densidad de siembra (incrementos de ca. 47, 50 y 46% en Exp1, Exp2 y Exp3; respectivamente) (Tabla 2.7). Sólo en el Exp1, la fertilización N aumentó el IAF_{R1} en Xpa56029 y Ax892 (incrementos de ca. ~21%) y Ax877 (incremento de 11%). En Ax820, no se observaron respuestas al agregado de N (interacción N*G; $p < 0.01$). La interacción D*G en el Exp1 ($p < 0.01$) fue debida a un menor IAF_{R1} de Ax877 comparado con el resto de los genotipos en D16 (ca. 6.79 vs ~7.57, respectivamente). En Exp2 sólo en D9, Ax877 exhibió ca. 12% menos IAF_{R1} que los genotipos restantes (interacción D*G; $p < 0.05$).

Tanto el genotipo, como la interacción N*G explicaron las mayores diferencias en la distribución vertical del IAF_{R1} (Tabla 2.7), particularmente en el estrato de la espiga (i.e. estrato 3) y en los ubicados por encima de éste (i.e., estrato 4 y 5). En ambos experimentos, los mayores valores de IAF_{R1} estuvieron concentrados alrededor de la espiga (i.e., estrato 3) en los genotipos Ax877 y Ax820 para ambos niveles de N y densidades. En contraste, los genotipos Xpa56029 y Ax892 tendieron a concentrar más IAF_{R1} en los estratos superiores al estrato de la espiga, estrato 4 en N400 y estrato 3 en N0 (Tabla 2.7). Comparado con N0, el agregado de N en ambas densidades promovió una mayor concentración del IAF_{R1} en el estrato 4 en todos los genotipos, aunque la respuesta a N fue de mayor magnitud en Ax820 (ca. 86% promedio en ambos experimentos) que en el resto de los genotipos (interacción N*G; $p < 0.05$). En el estrato 5, se observaron los mismos efectos del N que en el estrato 4, aunque de menor magnitud, debido a que solo Xpa56029 y Ax892 presentaron aumentos en IAF_{R1} en N400 respecto a N0, efecto observado en ambas densidades y experimentos (Tabla 2.7)

Tabla 2.7: ANOVA del índice de área foliar en R1 (IAF_{R1}) y su distribución vertical en distintos estratos del canopeo para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de nitrógeno edáfico contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² en tres campañas agrícolas 2009-10 (Exp1), 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3).

Nitrógeno (N)	Densidad (D)	Genotipo (G)	IAF _{R1}			IAF _{R1} por estratos									
						1†		2		3		4		5	
			Exp1	Exp2	Exp3	Exp1	Exp3	Exp1	Exp3	Exp1	Exp3	Exp1	Exp3	Exp1	Exp3
N0	D9	Ax877	4.03	4.48	-	0.1	-	0.92	-	1.59	-	1.42	-	0.01	-
		Ax820	4.77	5.07	6.00	0.3	0.41	1.53	2.1	2.12	2.62	0.77	0.84	0.05	0.03
		Xpa56029	4.74	5.06	6.01	0.17	0.23	1.2	1.54	1.98	2.5	1.38	1.69	0.01	0.05
		Ax892	4.98	4.86	-	0.28	-	1.35	-	1.99	-	1.33	-	0.03	-
	D16	Ax877	6.57	8.01	-	0.28	-	1.56	-	2.86	-	1.86	-	0.01	-
		Ax820	6.9	7.82	8.74	0.32	0.55	2.2	3.05	3.34	4.08	1	1.02	0.04	0.04
		Xpa56029	7	7.23	8.26	0.19	0.21	1.5	1.87	2.85	3.42	2.4	2.7	0.06	0.06
		Ax892	7.1	7.61	-	0.08	-	1.65	-	3.03	-	2.24	-	0.1	-
N400	D9	Ax877	4.75	5.43	-	0.24	-	1.05	-	1.88	-	1.56	-	0.02	-
		Ax820	4.65	5.91	6.01	0.34	0.43	1.24	1.61	1.99	2.58	1.04	1.35	0.04	0.04
		Xpa56029	5.99	6.01	6.40	0.28	0.28	1.05	1.11	1.63	1.75	2.42	2.57	0.61	0.69
		Ax892	6.16	6.71	-	0.27	-	1.32	-	1.81	-	1.99	-	0.77	-
	D16	Ax877	7.01	8.45	-	0.29	-	1.49	-	2.84	-	2.38	-	0.01	-
		Ax820	7.85	8.57	9.20	0.35	0.36	1.95	2.26	3.52	4.19	2	2.35	0.03	0.04
		Xpa56029	8.34	9.18	9.41	0.2	0.23	1.49	1.69	2.49	2.88	3.32	3.71	0.84	0.9
		Ax892	8.23	8.28	-	0.13	-	1.62	-	2.7	-	3.05	-	0.73	-
	N	***	***	*	ns	**	ns	*	***	*	***	***	***	ns	
	D	***	***	***	ns	ns	ns	ns	***	***	***	***	***	ns	
	G	***	ns	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	
	N*D	ns	ns	ns	ns	***	ns	**	ns	ns	**	**	**	ns	
	N*G	**	ns	ns	ns	***	ns	***	***	***	*	**	***	***	
	D*G	**	*	ns	**	***	**	*	**	***	**	**	**	ns	
	N*D*G	ns	ns	ns	ns	***	ns	***	ns	ns	*	ns	**	ns	

† Estratos (60 cm cada uno) desde el 1 al 5 representan la parte apical a basal del canopeo. El estrato 3 corresponde al estrato de la espiga. Símbolos ns, *, ** y *** indican un nivel de significancia de p>0.05, p<0.05, p<0.01 y p<0.001, respectivamente.

2.1.RELACIÓN ENTRE EL ÍNDICE DE ÁREA FOLIAR EN FLORACIÓN Y LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NGP

Las variaciones registradas tanto del NGP_{Gi} como de E_B debido a los cambios del N y la densidad estuvieron fuertemente asociadas con el IAF_{R1} (Figura 2.4) a través de modelos bi-lineales ($R^2 > 0.86$).

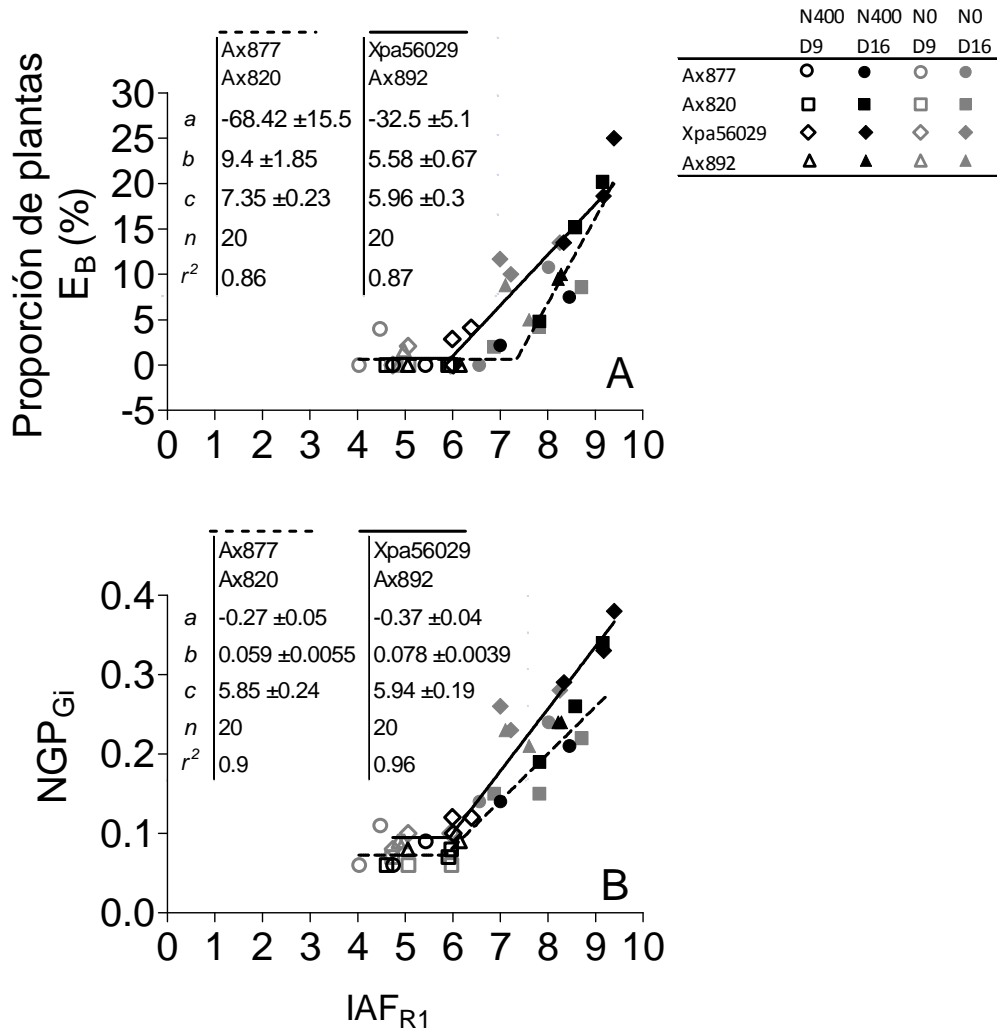


Figura 2.4. Proporción de plantas en la población con baja eficiencia de fijación de granos (E_B , A) y variabilidad poblacional del número de granos por planta estimada mediante el índice Gini (NGP_{Gi} , B) en función del índice de área foliar en floración para los genotipos Ax877, Ax820, Xpa56029 y Ax892 cultivados en dos niveles de N edáfico contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y en dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻². Cada punto representa el promedio de dos repeticiones en cada experimento. Líneas continuas y punteadas indican el ajuste del modelo bi-lineal $y = a + b \cdot x$ para $c \geq x$, $y = a + b \cdot c$ para $x < c$. Se adjunta los valores y el desvío estándar de los parámetros.

Tanto el NGP_{Gi} como la E_B aumentaron (positiva y linealmente) luego de superado un umbral de IAF_{R1} que difirió entre genotipos. En este sentido, los genotipos Ax877 y Ax820 exhibieron con respecto a Ax892 y Xpa56029, i) un mayor ($p < 0.05$) umbral de IAF_{R1} (ca. 7.35 vs 5.96, respectivamente) por encima del cual la proporción de plantas E_B aumenta linealmente con incrementos del IAF_{R1} (Figura 2.4 A) y ii) una menor ($p < 0.05$) pendiente del tramo lineal para la relación entre la NGP_{Gi} y IAF_{R1} (ca. 0.059 para Ax877 y Ax820 vs 0.078 para Xpa56029 y Ax892) (Figura 2.4 B).

2.4. DISCUSIÓN

En el presente capítulo, se analizaron los efectos de la combinación de niveles de N y densidad de plantas sobre la variabilidad poblacional del NGP y la proporción de plantas E_B (baja eficiencia reproductiva) y su impacto en la determinación del NG y rendimiento a nivel de cultivo en distintos genotipos de maíz. El estudio de estos procesos, escasamente abordados en la literatura de eco-fisiología de cultivos, fue posible mediante la incorporación de nuevas herramientas estadísticas que permiten de forma inequívoca la detección del desarrollo de bi-modalidad de las distribuciones de frecuencia del NGP de grandes poblaciones de plantas. Ningún estudio previo había demostrado estadísticamente la generación de bi-modalidad en maíz aunque se habían propuesto indicadores indirectos, como el coeficiente de asimetría y la kurtosis (Edmeades y Daynard, 1979, Echarte *et al.*, 2000; Vega y Sadras, 2003). Luego de demostrado el desarrollo de la bi-modalidad en ciertos ambientes (N*D), se evaluaron los rasgos que definen la estructura del canopeo en cada genotipo y se demostró su asociación con la generación de la variabilidad del NGP y la proporción de plantas E_B . En especies cultivadas, una mejor comprensión de estos procesos permitiría por ejemplo mediante el mejoramiento de ciertos rasgos arquitecturales, el incremento de la fijación de granos y del rendimiento por unidad de superficie.

2.4.1. LA MAGNITUD DE LA COMPETENCIA INTRA-ESPECÍFICA POR RECURSOS AÉREOS Y EDÁFICOS CONTROLA EL DESARROLLO DE LA BIMODALIDAD, LA VARIABILIDAD POBLACIONAL Y LA FIJACIÓN DE GRANOS A NIVEL DE CULTIVO

En este estudio, la disponibilidad de N edáfico y radiación solar por planta generaron un amplio rango de NGP y NG que reflejaron el grado de magnitud de la competencia intra-específica y la habilidad y plasticidad de los distintos genotipos ante el cambio de los ambientes. La magnitud de los efectos de la densidad de plantas sobre el NG dependió del nivel de N, del genotipo y del ambiente explorado en la campaña (Exp*N*D*G, $p < 0.05$) (Tabla 2.3). Así, el incremento de 9 a 16 pl m^{-2} en los ambientes sin agregado de N no provocó cambios en el NG en ninguno de los cuatro genotipos estudiados en Exp1 y Exp2, debido a que el aumento en la cantidad de plantas (77%) compensó la fuerte reducción (ca. 39-51%) del NGP observado en D16 (Tabla 2.4). En cambio, en N400 el incremento de la densidad promovió una respuesta positiva del NG

sólo en los genotipos Ax820 y Ax877, el cual resultó de mayor intensidad en Exp1. Por ende, Ax877 y Ax820 fueron los genotipos que exhibieron una mayor tolerancia a la competencia intra-específica por alta densidad en los tratamientos fertilizados. El genotipo Xpa56029, a diferencia de los restantes, exhibió un patrón de respuesta distinto al agregado de N y densidad; i.e., el NG fue significativamente menor en N400-D16 comparado con N0-D16 en Exp1 y en D16 comparado con D9 en N400 en Exp2 (Tabla 2.3).

Diversos estudios muestran que la fertilización nitrogenada atenúa el efecto de los aumentos en la densidad de plantas sobre el NG y el rendimiento debido a que reduce la esterilidad de plantas, y la variabilidad poblacional del NGP y del rendimiento por planta (Boomsma *et al.*, 2009; Rossini *et al.*, 2011; Caviglia y Melchiori, 2011, Ciampitti y Vyn 2011; Mayer *et al.*, 2012; Ciampitti *et al.*, 2013b; Rossini *et al.*, 2018) aunque tales efectos serían genotipo-dependientes (Rossini *et al.*, 2011). En este estudio, las respuestas positivas del NG al incremento en la densidad en los tratamientos fertilizados dependieron del genotipo pero no estuvieron asociadas con una menor variabilidad del NGP entre plantas o a una menor proporción de plantas E_B como ha sido demostrado en los estudios mencionados.

Otro resultado original e importante de este capítulo fue la demostración de la existencia de diferentes patrones distribucionales del NGP y bi-modalidad resultantes de distintos grados de competencia intra-específica modulados por la disponibilidad de N y el genotipo en alta densidad poblacional. El desarrollo de bi-modalidad es la máxima expresión de la competencia entre plantas (Ford, 1975) que emerge como consecuencia de la existencia de individuos con distinta habilidad competitiva para la captura y uso de los recursos escasos y que determina su éxito reproductivo (Edmeades y Daynard, 1979; Vega y Sadras, 2003, Maddonni y Otegui, 2004). En este estudio, el desarrollo de la bi-modalidad del NGP resultó una función de la magnitud de dos procesos en la población, i) el incremento de la proporción de plantas E_B y ii) la mayor plasticidad reproductiva de los individuos más competitivos (plantas E_A). El agregado de N en D16 aumentó NGP_{Gi} y la proporción de plantas E_B promoviendo el desarrollo de poblaciones bi-modales (Tabla 2.5 y Figura 2.2). Estos resultados sustentan la noción de que la fertilización nitrogenada exagera los mecanismos competitivos en las poblaciones de plantas cultivadas en altas densidades. Las interacciones entre factores encontradas en este estudio demuestran, asimismo, que el desarrollo de bi-modalidad no es universal en densidades supra-óptimas

como se conocía hasta el momento (Edmeades y Daynard, 1979, Echarte *et al.*, 2000; Vega y Sadras, 2003), sino que es un fenómeno complejo modulado por la variabilidad genotípica de la tolerancia de la competencia intra-específica por luz y N edáfico, como también por el ambiente que explora el cultivo durante su ontogenia.

Wu (1998) y Tollenaar y Wu (1999) establecieron que la tolerancia al incremento en la densidad se asocia con stands uniformes de baja variabilidad planta-planta. Dichos autores también propusieron que la eficiencia en el uso de recursos de un cultivo está inversamente relacionada con la variabilidad planta-planta. Tales autores indican que ambos procesos se producen porque el NGP y rendimiento de las plantas ganadoras nunca compensa las pérdidas de las plantas perdedoras en un stand des-uniforme, y en consecuencia el NG y rendimiento a nivel de cultivo disminuyen. En línea con estas hipótesis, Rossini *et al.* (2018) demostraron recientemente que: i) la eficiencia en el uso de N de un cultivo se asocia negativamente con la variabilidad poblacional de la absorción de N por planta, ii) las plantas más dominadas y las plantas modales de un stand son las de mayor respuesta en EUN al agregado de N y iii) la menor EUN de un híbrido intolerante a la densidad en ambientes restrictivos (alta densidad sin agregado de N) se asocia a su mayor variabilidad en el rendimiento de las plantas. En este estudio, sin embargo, la respuesta positiva del NG al aumento de la densidad y la fertilización nitrogenada se asoció con el desarrollo de stands menos uniformes en los genotipos más responsivos (Ax820 y Ax892). En estos genotipos, las poblaciones pasaron de ser uni-modales en N0-D16 (Ax892) o D9-N400 (Ax820) a bi-modales en N400-D16 (Figura 2.2 B vs F y D vs H; Tabla 2.5). Cuando el genotipo Xpa56029 superó al resto en términos de NG en N0-D16 (Exp1), fue el único que evidenció desarrollo de bi-modalidad en NGP (Figura 2.2 A, B y C y Tabla 2.5). En todos los casos, la bi-modalidad no solo demostró la existencia de plantas con baja eficiencia reproductiva, sino también destacó la importancia de la plasticidad de los individuos de un genotipo. Así, mejoras en el NG a nivel de cultivo cuando las distribuciones del NGP fueron bi-modales fueron explicadas por la mayor fijación de granos de los individuos más competitivos y/o exitosos en la competencia (i.e., los que componen la segunda moda de las distribuciones del NGP) que pudieron compensar la mayor frecuencia de plantas E_B en la población (i.e. Ax820). La menor disponibilidad de N en D16 generó una menor desigualdad entre plantas y proporción de plantas E_B pero limitó fuertemente la expresión de las plantas más competitivas en fijar

granos. Finalmente, y aún cuando todos los genotipos exhibieron bi-modalidad del NGP en N400-D16, los genotipos Ax820 y Ax877 fijaron un mayor NG que Xpa56029 y Ax892 debido al aumento del NGP en la segunda moda (Tabla 2.3).

Estudios anteriores, donde las jerarquías de plantas fueron determinadas en función de su biomasa en MF (distinto a este trabajo en el que el criterio para clasificar jerarquías fue el NGP), demostraron que la respuesta positiva del NG a la fertilización se produce por una mayor respuesta de las plantas dominadas que de las dominantes (i.e., las primeras fijan relativamente más granos que las segundas) cuando la respuesta del rendimiento a la fertilización es alta (>50%). Cuando la respuesta a la fertilización es menor (<30%), el N mejora el NGP en ambas jerarquías de plantas (Caviglia y Melchiori, 2011). Mayer *et al.* (2012) reportaron que la fertilización N incrementó el NGP de ambas jerarquías de plantas en un genotipo tolerante al incremento en la densidad, y sólo en las plantas dominantes en un genotipo intolerante. En este estudio, donde las jerarquías de plantas fueron caracterizadas por su capacidad para fijar granos en vez de su biomasa en MF, se demostró por primera vez que la fertilización con N exacerbó la competencia entre plantas por radiación solar pero que los efectos sobre el NG (i.e., positivos o negativos) dependieron del genotipo. La tolerancia de un genotipo a densidades supra-óptimas y el incremento de la eficiencia en el uso de recursos serían explicados por i) una alta plasticidad reproductiva de los individuos más exitosos en el stand y por ii) un alto número de individuos responsivos (que no solo aumentan la media de la segunda moda sino que conservan una baja variación entre plantas). Por el contrario, los efectos de tipo *negativos* como los registrados en Xpa56029 se producen por i) una limitada capacidad de las plantas más competitivas para compensar una alta proporción de plantas E_B y ii) incrementos en la variabilidad de la segunda moda, como se observó en N400-D16. A la fecha, existen pocos trabajos que documentan efectos negativos de la fertilización nitrogenada sobre el NG o esterilidad de plantas (por ej: Uhart y Andrade, 1995b; Subedi *et al.*, 2006). Pero, es notorio que la mayoría de los estudios acerca de la interacción densidad de plantas por N edáfico disponible no discutan las causas de la no respuesta al aumento del N. Aunque no discutidos, estos aspectos son evidentes indirectamente a través de diversos indicadores; por ejemplo reducción del NGP en alto N (Ciampitti y Vyn, 2011) o incrementos de la asimetría negativa de la distribución del NGP (Mayer *et al.*, 2012). El enfoque desarrollado en esta tesis, permitiría profundizar estos aspectos a fin de dilucidar de mejor manera los

mecanismos implicados en la variación genotípica de la respuesta al incremento en la densidad poblacional.

2.4.2. LA ARQUITECTURA DEL CANOPEO DETERMINA LA MAGNITUD DE LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DEL NGP

La proporción de plantas E_B y el NGP_{Gi} estuvieron fuertemente asociados con el IAF_{R1} generado por los genotipos y un sólo modelo de tipo plateau-lineal para cada grupo de genotipos (erectos y planófilos) explicó más del 86% de las variaciones registradas para ambas variables a través de niveles de N, densidades y experimentos. El menor IAF_{R1} fue registrado en N0-D9 en los tres experimentos (ca. valores de IAF_{R1} de 4 a 6 en los tratamientos de N0-D9) y la fertilización nitrogenada aumentó el IAF_{R1} entre 7% (Exp3) y 17% (Exp2) (Tabla 2.7). Esta respuesta estaría asociada con la disponibilidad de N inicial en suelo que, en fechas de siembras tardías (como en este estudio) y con antecesor soja, sería suficiente como para no afectar el IAF crítico en floración (estimado en 4-5; Cirilo *et al.*, 2012) y maximizar la tasa de crecimiento del cultivo de maíz durante el período crítico. El aumento en la densidad incrementó el IAF_{R1} por encima del umbral donde la proporción de plantas E_B y NGP_{Gi} aumenta linealmente. Interesantemente, existió variabilidad genotípica en esta relación. Los genotipos Xpa56029 y Ax892 presentaron un menor umbral de IAF_{R1} por encima del cual la proporción de plantas E_B aumentó linealmente y una mayor proporción de plantas E_B y NGP_{Gi} a similar IAF_{R1} que los genotipos Ax877 y Ax820 en D16 y ambos niveles de N (Figura 2.4). Sin embargo en todos los genotipos evaluados, el valor umbral superó al IAF crítico, lo cual alerta sobre la adecuada elección de la densidad de siembra para optimizar el NG.

Una de las principales diferencias entre grupos de genotipos según su arquitectura, estuvo asociada con la distribución vertical del IAF_{R1} y del AIF sin grandes diferencias en el IAF_{R1} (Tabla 2.7). Ax877 y Ax820 presentaron un AIF erecto y menor proporción del IAF_{R1} concentrada en los estratos superiores del canopeo que describen una estructura de canopeo del tipo piramidal. Por otro lado, los híbridos Xpa56029 y Ax892 exhibieron AIF más planófilos y una mayor concentración del área foliar en los estratos superiores del canopeo, caracteres que son descriptivos de un canopeo con forma de cono invertido. Entre las campañas en estudio, se observaron fuertes variaciones del IAF_{R1} (i.e., el ranking del IAF_{R1} entre experimentos fue Exp3>Exp2>Exp1) debido, probablemente a una combinación de factores, como una mayor disponibilidad de N inicial (2.1) y mayores

temperaturas durante PV en Exp2 y Exp3 (Tabla 2.2, Figura 2.1). El aumento del IAF_{R1} en Exp3 habría exacerbado la proporción de plantas E_B y NGP_{GI} reduciendo la magnitud de las diferencias genotípicas en los rasgos de variabilidad registrados (Tabla 2.4 y 2.5).

Modelos ecológicos teóricos sobre competencia por recursos, denominados zona de influencia (Wyszomirski, 1986; Wyszomirski *et al.*, 1999), establecen que las plantas compiten por recursos en las áreas de superposición dentro del canopy. Dado que la luz es un recurso suministrado direccionalmente, cuando dos hojas cubren la misma área de superficie en la zona de influencia, aquella que se superpone por encima de la otra captará el recurso y por ende sólo una experimentará reducidos niveles de luz (Schwining and Weiner, 1998). En consecuencia, canopeos con alto IAF_{R1} por encima del IAF crítico debido a la fertilización en alta densidad aumentan la atenuación de luz en el canopy generando un ambiente lumínico empobrecido por el cual los individuos compiten asimétricamente por luz. Estos aspectos explican claramente la fuerte asociación lineal y positiva registrada entre E_B o NGP_{GI} con el IAF_{R1} mayores que IAF umbrales dependientes del tipo de genotipo (Figura 2.4) y por qué el agregado de N en D16 aumenta la desigualdad entre plantas en el NGP, la proporción de E_B , y en consecuencia, promueven el desarrollo de bi-modalidad del NGP.

Los efectos mencionados fueron particularmente más intensos en los genotipos con una estructura de tipo cono invertido como la de Xpa569029 y Ax892 ya que presentarían una mayor atenuación de luz que los genotipos erectos (Maddonni y Otegui, 1996) con consecuencias negativas sobre la TCP_{PC} (Duncan, 1970) y la partición de biomasa hacia espiga (Hammer *et al.*, 2009; Messina *et al.*, 2009). Cuando el N exagera el crecimiento foliar en este tipo de genotipos, la menor disponibilidad de luz en aquellos individuos menos competitivos del stand (por su posición relativa más desventajosa en el cultivo) reduciría su TCP_{PC} a umbrales de esterilidad y/o una alterada competencia entre órganos intra-planta, donde la espiga queda relegada en la asignación de asimilados. Asimismo, no se pueden descartar otros efectos e interacciones entre el metabolismo del C y el N (Swank *et al.*, 1982; Champigny, 1995; Yan *et al.*, 2017). Diferencias en rasgos arquitecturales pueden también repercutir en el patrón vertical del contenido de N foliar, ya que en canopeos con una forma piramidal, la mayor entrada de luz (en cantidad y calidad) hacia estratos inferiores proporcionaría condiciones propicias para que el nitrógeno foliar sea mayor (Rousseaux *et al.*, 1999), especialmente en el estrato foliar que rodea a la espiga.

La fuerte asociación entre el NGP_{Gi} , la frecuencia de plantas E_B y el IAF_{R1} puede servir como marco conceptual para explicar las diferencias entre resultados encontrados en la presente tesis y estudios anteriores referidos a los efectos del N en la modulación de la intensidad de la competencia intra-específica por recursos. Tres aspectos podrían explicar dichas diferencias: i) la densidad de plantas supra-óptima utilizada en estudios previos que varió entre 10.4 (Boomsma *et al.*, 2009; Ciampitti y Vyn, 2011) y 12 pl m^{-2} (Rossini *et al.*, 2011; Caviglia y Melchiori, 2011; Mayer *et al.*, 2012), ii) el mayor contraste de los genotipos en sus estructuras de canopeo, y iii) la fecha de siembra utilizada que fue siempre temprana en los estudios mencionados pero más tardía, aunque en rangos considerados óptimos para la zona de estudio de esta tesis. Este último punto es particularmente importante ya que en fechas de siembra tempranas (i.e., septiembre-octubre), el PV durante el cual se establece el canopeo, ocurre con menores temperaturas que el de siembras tardías o de verano (i.e., diciembre). La menor temperatura promueve una menor expansión foliar (Tollenaar, 1989; Cirilo y Andrade, 1994a; Tsimba *et al.*, 2013) y una menor tasa de mineralización de la materia orgánica (Caviglia *et al.*, 2014) que repercute en una menor disponibilidad de N inicial. Por ejemplo, estudios de Boomsma *et al.*, (2009), Ciampitti y Vyn (2011) y Ciampitti *et al.* (2013a) conducidos en Indiana, EEUU reportaron valores de IAF_{R1} en el rango de 2.9 a 6.3 y de 3 a 6, respectivamente (i.e., donde los valores más bajos del rango corresponden a los tratamientos sin fertilización y los más altos a la combinación de la fertilización N y alta densidad). Dichos valores de IAF_{R1} son menores a los reportados en este estudio, y se encuentran por debajo o próximos al umbral de IAF_{R1} que incrementa la esterilidad y NGP_{Gi} (Figura 2.4). Por consiguiente, es probable que comparado con las siembras tardías, las fechas de siembras tempranas conduzcan a: i) menores interacciones competitivas entre plantas por recursos dadas por una menor expansión foliar que indirectamente promueven menor solapamiento entre hojas en las zonas de superposición (Schwining and Weiner, 1998), ii) mayores reducciones de la captura de luz por planta en los tratamientos no fertilizados generando, por ende un estrés por N relativamente más severo, y iii) que el efecto positivo de la fertilización sobre la expansión foliar permita a los individuos más dominados del stand una mayor respuesta del NGP a la fertilización que los dominantes como ha sido demostrado en estudios anteriores (Caviglia y Melchiori, 2011; Mayer *et al.*, 2012; Rossini *et al.*, 2018).

2.4.3. IMPACTO DEL NÚMERO DE GRANOS EN LA DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO A NIVEL DE CULTIVO

Los máximos rendimientos por unidad de superficie, $\sim 1163 \text{ g m}^{-2}$ fueron registrados en N400-D9 y los más bajos en N0-D16 para los Exp1 y Exp2. Los máximos valores se encuentran cercanos al rendimiento potencial de fechas de siembra de mediados de diciembre reportado recientemente por Aramburu Merlos *et al.* (2015) para la zona en estudio. En el Exp3, el rendimiento de Ax820 y Xpa56920 fue menor que el registrado en Exp1 y Exp2 para la mayoría de los tratamientos, que en general se debió a un menor NG y/o PG. Es probable que los menores rendimientos registrados en Exp3 estén asociados con una mayor cantidad de días con temperaturas máximas extremas (i.e., $\geq 33^\circ\text{C}$) durante el período crítico de fijación de granos (Figura 2.1). Estudios recientes reportaron que temperaturas máximas por encima de 35°C provocan estrés térmico que aumenta el aborto de granos reduciendo severamente el NG (Cicchino *et al.*, 2010; Rattalino Edreira y Otegui, 2013) y el PG final (Mayer, 2015).

Los máximos rendimientos en N400-D9 se asociaron con un NG entre ca. 4800-5000 granos m^{-2} (similar al registrado en N0-D9 y N0-D16) y un PG relativamente alto (221-258 mg grano^{-1}). En cambio, el PG en los tratamientos sin fertilización disminuyó significativamente en ambas densidades en Exp1 y Exp2 (Tabla 2.3) y en D16 para el Exp3 debido a la alta capacidad de los cultivos para fijar granos. Por ende, el PG fue el componente que explicó la respuesta positiva del rendimiento a la fertilización en D9 (i.e., en ambos Exp1 y Exp2). Estos resultados sugieren que la limitación al crecimiento por falta de N se exacerbó durante el llenado de granos.

Por otro lado es destacable que el rendimiento de los genotipos Ax877 y Ax820 fue igual (Exp1) o levemente reducido ($\sim 13\%$ en Exp2) ante incrementos de 9 a 16 pl m^{-2} en N400. En comparación, los genotipos Xpa56029 y Ax892 mostraron reducciones $\sim 17\%$ con el incremento de la densidad (media de Exp1 y Exp2). No obstante, en el ambiente de mayor competencia intra-específica (N400-D16), tres de los cuatro genotipos (excepción Ax892) exhibieron similares rendimientos construidos de diferente manera. En Xpa56029, un menor NG fue compensado por un incremento del PG. A pesar de la gran capacidad de los genotipos erectos para fijar más granos en D16, el rendimiento no aumentó debido a que el PG tendió a disminuir. Tanto la estabilidad del rendimiento a través de cambios en la densidad como la mayor respuesta a la fertilización en los genotipos erectos

(particularmente Ax820) estuvieron asociadas con la mayor fijación de granos. El hecho de que un alto NG no se tradujera en un mayor rendimiento a nivel de cultivo en Ax877 y Ax820, aún con alta fertilización podría estar asociado a un fuerte trade-off entre el PG y NG resultante de un ambiente empobrecido durante el llenado de los granos (Maddonni *et al.*, 2006; Borrás y Gambín, 2010; Page *et al.*, 2010). Reducciones del PG pueden ser explicadas por una baja relación fuente:destino durante la fase lag del crecimiento de los granos que compromete el PG potencial, o durante la fase lineal de llenado de granos que afecta el PG final (Maddonni *et al.*, 1998; Gambín *et al.*, 2006; Borrás y Gambín, 2010). Si bien la relación fuente:destino en diferentes fases del desarrollo no fue reportada en la presente tesis, se conoce que la relación fuente:destino durante el llenado de granos disminuye ante atrasos en la fecha de siembra como resultado de la combinación de un NG relativamente estable y una limitada capacidad fotosintética de la fuente debido a un ambiente foto-térmico empobrecido durante el PLLG (Bonelli *et al.*, 2016; Vega *et al.*, 2017). La alta capacidad del cultivo en sostener la fijación de granos aún en N0 y una alta plasticidad reproductiva (i.e. Ax877 y Ax820) pueden implicar una alta demanda conjunta por asimilados de los granos (Melchiori y Caviglia, 2008) que excede la producción de biomasa durante la post-floración (baja relación fuente:destino) con consecuencias negativas sobre el PG (Maddonni *et al.*, 1998; Echarte *et al.*, 2006; Cerrudo *et al.*, 2013; Bonelli *et al.*, 2016). Estas situaciones deberían haber sido extremas en N0-D16 dado el impacto del estrés por N sobre la senescencia foliar, eficiencia en el uso de la radiación (Uhart y Andrade, 1995a; Rajcan y Tollenaar, 1999) y acortamiento de la duración del llenado de granos (Melchiori y Caviglia, 2008). La menor duración del llenado de granos, evidente en los genotipos Ax820 y Ax877 cultivados en N0-D16 (Tabla 2.2) refuerza esta hipótesis.

Finalmente, en este capítulo se demostró la habilidad de los genotipos para fijar un alto NG (particularmente en los erectos) aún en altas densidades de plantas. En este contexto, resulta necesario reconsiderar prácticas de manejo agronómicas y/o estrategias de mejoramiento genético para maíces cultivados en siembras tardías que se focalicen en la funcionalidad de la fuente fotosintética durante etapas en que se determina el PG potencial (i.e. en PG, Borrás y Gambín, 2010) y el llenado de granos (Cerrudo *et al.*, 2013; Bonelli *et al.*, 2016) para poder expresar en rendimiento la potencialidad del NG de estos materiales.

2.5. CONCLUSIONES

Los resultados incluidos en este capítulo demostraron la existencia de una interacción entre N*D y N*G en variables asociadas con la proporción de plantas con baja fijación de granos y variabilidad poblacional del NGP. Aumentos en la variabilidad planta-planta explicaron la interacción entre Exp*N*D*G demostrada para el NG, particularmente en el Exp1 donde la disponibilidad de N a la siembra fue bajo y no existieron estreses ambientales adicionales (i.e., estrés térmico). El incremento en la disponibilidad de N en alta densidad redujo la fijación de granos por planta en genotipos con una arquitectura de canopeo con ángulo foliar planófilo y mayor IAF_{R1} concentrado en estratos superiores del canopeo. Las respuestas positivas al agregado de N en alta densidad estuvieron asociadas a canopeos erectos y menor IAF_{R1} concentrado en los estratos superiores del canopeo, y fueron explicadas principalmente, por un incremento del NGP de individuos con una alta habilidad competitiva en términos de captura y uso de recursos que compensó el menor número de granos fijados por plantas suprimidas a causa de procesos de competencia.

Sin embargo, la mayor eficiencia de fijación de granos de genotipos con estructura piramidal no se asoció con altos rendimientos debido al desarrollo de un trade-off entre el NGP y el PG (Borrás y Gambín, 2010; Page *et al.*, 2010). Éste probablemente resultó de una menor relación fuente:destino durante el período de llenado de granos que habría sido exacerbada por el típico ambiente del llenado de granos en maíz tardío.

Finalmente, los resultados de este capítulo proporcionan información sobre los efectos de la estructura de canopeo sobre la variabilidad poblacional del NGP en el cultivo de maíz. En el próximo Capítulo, se analizará la naturaleza de la competencia por recursos y el crecimiento de cada planta desde una perspectiva dinámica, analizando la contribución de las distintas jerarquías de individuos sobre el establecimiento de la estructura de la población durante el período crítico de fijación de granos. En particular, se estudiará la conexión de estos procesos con los rasgos arquitecturales del canopeo de los distintos genotipos de maíz.

2.6. BIBLIOGRAFIA CITADA

Aramburu Merlos, F., Monzon, J.P., Mercau, J.L., Taboada, M., Andrade, F.H., Hall, A.J., Jobbagy, E., Cassman, K.G. and Grassini, P. 2015. Potential for crop production increase in Argentina through closure of existing yield gaps. *Field Crops Research*, 184:145-154.

Benaglia T., Chauveau D. and Hunter D.R. 2009a. An EM-Like Algorithm for Semi- and Non-Parametric Estimation in Multivariate Mixtures." *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 18:505:526.

Benaglia T., Chauveau D. and Hunter D.R. 2009b. Bandwidth Selection in an EM-Like Algorithm for Nonparametric Multivariate Mixtures. Technical Report hal-00353297, version 1, HAL.URL <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00353297>

Boomsma, C.R., Santini, J.B., Tollenaar, M. and Vyn, T.J. 2009. Maize morphophysiological responses to intense crowding and low nitrogen availability: An analysis and review. *Agronomy Journal*, 101:1426-1452.

Bonelli, L.E., Monzon, J.P., Cerrudo, A., Rizzalli, R.H. and Andrade, F.H. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Research*, 198:215-225.

Borrás, L. and Gambín, B.L. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *Field Crops Research*, 118:1-12.

Caviglia, O.P. and Melchiori, R.J.M. 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Research*, 122:131-139.

Caviglia, O.P., Melchiori, R.J.M. and Sadras, V.O., 2014. Nitrogen utilization efficiency in maize as affected by hybrid and N rate in late-sown crops. *Field Crops Research*, 168:27-37.

Cerrudo A., Di Matteo J., Fernandez E., Robles M., Pico L.O. and Andrade F.H. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science*, 64:580-587.

Champigny, M.L., 1995. Integration of photosynthetic carbon and nitrogen metabolism in higher plants. *Photosynthesis Research*, 46:117-127.

Ciampitti, I.A. and Vyn, T.J., 2011. A comprehensive study of plant density consequences on nitrogen uptake dynamics of maize plants from vegetative to reproductive stages. *Field Crops Research*, 121:2-18.

Ciampitti, I.A., Murrell, S.T., Camberato, J.J., Tuinstra, M., Xia, Y., Friedemann, P. and Vyn, T.J., 2013a. Physiological Dynamics of Maize Nitrogen Uptake and Partitioning in Response to Plant Density and N Stress Factors: I. Vegetative Phase. *Crop Science*, 53:2105-2119.

Ciampitti, I.A., Murrell, S.T., Camberato, J.J., Tuinstra, M., Xia, Y., Friedemann, P. and Vyn, T.J., 2013b. Physiological Dynamics of Maize Nitrogen Uptake and

Partitioning in Response to Plant Density and Nitrogen Stress Factors: II. Reproductive Phase. *Crop Science*, 53:2588-2602.

Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I. and Otegui, M.E. 2010. Heat stress during late vegetative growth of maize: Effects on phenology and assessment of optimum temperature. *Crop Science*, 50:1431-1437.

Cirilo, A.G. and Andrade, F.H., 1994a. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Science*, 34:1039-1043.

Cirilo A.G. and Andrade F.H. 1994b. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Science*, 34:1044-1046.

Cirilo, A., Andrade, F., Otegui, M., Maddonni, G., Vega, C. y Valentinuz, O., 2012. Ecofisiología del cultivo de maíz. In: Eyhéabide, G.H. (Ed.), Bases para el Manejo del Cultivo de Maíz. INTA Pergamino, pp. 25-56.

D'Andrea, K.E., Otegui M.E. and Cirilo A.G. 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Research*, 105:228-239.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M. y Robledo, C.W. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.

Duncan, W.G. 1970. Leaf Angles, Leaf Area, and Canopy Photosynthesis. *Crop Science*, 70:3-131.

Echarte, L., Luque, S., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Cirilo, A., Otegui, M.E. and Vega, C.R.C., 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., Andrade, F.H., Vega, C.R.C. and Tollenaar, M. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science*, 44:1654-1661.

Echarte, L., Andrade, F.H., Sadras, V.O. and Abbate, P., 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Research*, 96:307-312.

Edmeades, G.O. and Daynard, T.B., 1979. The development of plant-to-plant variability in maize at different planting densities. *Canadian Journal of Plant Sciences*, 59:561-576.

Fischer, R.A., 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Sciences*, 105:447-461.

Ford, E.D., 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *Journal of Ecology*, 63:311-333.

Gambín, B.L., Borrás, L. and Otegui, M.E., 2006. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research*, 95:316-326.

Gini, C., 1912, Variabilità e Mutabilità, Bologna.

Hammer, G.L., Dong, Z., McLean, G., Doherty, A., Messina, C., Schussler, J., Zinselmeier, C., Paszkiewicz, S. and Cooper, M. 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the US corn belt? *Crop Science*, 49:299-312.

Hernández, F., Amelong, A. and Borrás, L., 2014. Genotypic differences among argentinean maize hybrids in yield response to stand density. *Agronomy Journal*, 106:2316-2324.

INASE, 2010. Catálogo nacional de cultivares de maíz. Instituto Nacional de Semillas de la República Argentina, Buenos Aires, Argentina, <http://www.inase.gov.ar>. (verificado 30/06/2017)

Jandel, S. 2000. TableCurve 2D automated curve fitting and equation discovery, version 5.0. SYSTAT Software San Jose, CA.

Maddoni, G.A. and Otegui, M.E. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Research*, 48:81-87.

Maddoni, G.A., Otegui, M.E. and Bonhomme, R.. 1998. Grain yield components in maize II. Post silking growth and kernel weight. *Field Crops Research*, 56:257-264.

Maddoni, G.A. and Otegui, M.E. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research*, 85:1-13.

Maddoni, G.A., Cirilo, A.G. and Otegui, M.E., 2006. Row Width and Maize Grain Yield. *Agronomy Journal*, 98:1532-1543.

Maddoni, 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.

Mansfield, B.D. and Mumm, R.H., 2014. Survey of Plant Density Tolerance in U.S. Maize Germplasm. *Crop Science*, 54:157-173.

Mayer, L.I., Rossini, M.A. and Maddoni, G.A., 2012. Inter-plant variation of grain yield components and kernel composition of maize crops grown under contrasting nitrogen supply. *Field Crops Research*, 125:98-108.

Mayer, L.I., 2015. El estrés térmico post - floración y sus efectos sobre el peso y la calidad de los granos en maíces de diferente destino de producción. Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina, p. 242.

Melchiori, R.J.M. and Caviglia, O.P., 2008. Maize kernel growth and kernel water relations as affected by nitrogen supply. *Field Crops Research*, 108:198-205.

Messina, C., Hammer, G., Dong, Z., Podlich, D. and Cooper, M. 2009. Modelling crop improvement in a GXEXM framework via gene-trait-phenotype relationships. In Sadras, VO y Calderini, D. (Eds.). *Crop physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy*, 235-265.

Otegui, M.E., Andrade, F.H. and Suero, E.E. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research*, 40:87-94.

Pagano, E., Cela, S., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 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. and Maddonni, G.A. 2007. Intra-specific competition in maize: Early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Research*, 101:306-320.

Page, E.R., Tollenaar, M., Lee, E.A., Lukens, L. and Swanton, C.J. 2010. Shade avoidance: An integral component of crop-weed competition. *Weed Research*, 50:281-288.

R Development Core Team, 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, ISBN 3-900051-07-0.

Rajcan, I. and Tollenaar, M., 1999. Source: sink ratio and leaf senescence in maize I. Dry matter accumulation and partitioning during grain filling. *Field Crops Research*, 60:245-253.

Rattalino Edreira, J.I. and Otegui, M.E., 2013. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: A novel approach for assessing sources of kernel loss in field conditions. *Field Crops Research*, 142:58-67.

Ritchie, S.W. and Hanway, J.J., 1982. How a corn plant develops. Coop. Extension S., Iowa State University of Science and Technology, Ames, Iowa.

Rossini, M.A., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. *Field Crops Research*, 121:373-380.

Rossini, M.A., 2012. Estrés abiótico en maíz: efectos sobre la variabilidad poblacional del crecimiento de las plantas, la partición de biomasa y el desarrollo reproductivo en genotipos contrastantes en su tolerancia a la densidad. Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina, p. 97.

Rossini, M.A., Otegui, M.E., Martínez, E.L., Maddonni, G.A. 2018. Contribution of the early-established plant hierarchies to maize crop responses to N fertilization. *Field Crops Research*, 216, 141-149.

Rousseaux, M.C., Hall, A.J. and Sánchez, R.A., 1999. Light environment, nitrogen content, and carbon balance of basal leaves of sunflower canopies. *Crop Science*, 39:1093-1100.

Sangoi, L., Gracietti, M.A., Rampazzo, C. and Bianchetti, P. 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Research*, 79:39-51.

Schwinning, S. and Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113:447-455.

Sparks, D. L. (ed.) 1996. *Methods of Soil Analysis. Part 3-Chemical Methods*. ASA, SSSA, CSSA, Madison, WI, USA.

- Subedi, K.D., Ma, B.L. and Smith, D.L., 2006. Response of a leafy and non-leafy maize hybrid to population densities and fertilizer nitrogen levels. *Crop Science*, 46:1860-1869.
- Swank, J.C., Below, F.E., Lambert, R.J. and Hageman, R.H., 1982. Interaction of carbon and nitrogen metabolism in the productivity of maize. *Plant Physiology*, 70:1185-1190.
- Tollenaar, M. 1989. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Science*, 29:1365-1371.
- Tollenaar, M. and Wu, J. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science*, 39:1597-1604.
- Tsimba, R., Edmeades, G.O., Millner, J.P. and Kemp, P.D., 2013. The effect of planting date on maize grain yields and yield components. *Field Crops Research*, 150:135-144.
- Turner, M.D. and Rabinowitz, D., 1983. Factors affecting frequency distributions of plant mass: the absence of dominance and suppression in competing monocultures of *Festuca paradoxa*. *Ecology*, 64:469-475
- Uhart, S.A. and Andrade, F.H., 1995a. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science*, 35:1376-1383.
- Uhart, S.A. and Andrade, F.H., 1995b. Nitrogen deficiency in maize: II. Carbon-nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. *Crop Science*, 35:1384-1389.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A. and Valentinuz, O.R. 2001a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science*, 41:748-754.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H. and Sadras, V.O. 2001b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research*, 72:163-175.
- Vega, C.R.C. and Sadras, V.O. 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Annals of Botany*, 91:795-805.
- Vega, C.R.C., Razquin, C.J., Hatala, C.A.S. y Ogando, F.A., 2017. Marco conceptual para la interpretación eco-fisiológica de la respuesta del maíz a la fecha de siembra. In: Borrás, L., Uhart, S.A. (Eds.), *El mismo maíz, un nuevo desafío: Compendio primer congreso de maíz tardío*. Dow Agrosiences Argentina, San Isidro.
- Weiner, J. and Solbrig, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61:334-336.
- Wu, J., 1998. On the relationship between plant-to-plant variability and stress tolerance in maize (*Zea mays* L.) hybrids from different breeding eras. University of Guelph, Ontario, Canada.
- Wyszomirski, T., 1986. Growth, competition and skewness in a population of one-dimensional individuals. *Ekologia Polska*, 34:615-641.

Wyszomirski, T., Wyszomirska, I. and Jarzyna, I., 1999. Simple mechanisms of size distribution dynamics in crowded and uncrowded virtual monocultures. *Ecological Modelling*, 115:253-273.

Yan, P., Pan, J., Zhang, W., Shi, J., Chen, X., Cui, Z., 2017. A high plant density reduces the ability of maize to use soil nitrogen. *PLOS ONE* 12, e0172717.

ESTABILIDAD DE LA ALOMETRÍA DEL CRECIMIENTO REPRODUCTIVO DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO DE DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS

3.1. INTRODUCCIÓN

En el cultivo de maíz, la intensidad de la competencia intra-específica por recursos tanto aéreos como edáficos determina el grado de variabilidad entre plantas del stand (Capítulo 2), proceso que influye sobre la determinación del rendimiento en granos. Estos aspectos son de gran interés en estudios de ecología y presentan potencial para estudios en agronomía (i.e. manejo del cultivo) y mejoramiento genético (i.e. detección de caracteres asociados al rendimiento o a su estabilidad en distintos ambientes).

La competencia entre plantas por recursos lumínicos y edáficos (i.e., nitrógeno) es de tipo asimétrica (one-sided) y simétrica (two-sided), respectivamente (Hara, 1986; Berntson y Wayne, 2000); aunque algunos autores han argumentado que pueden existir cambios en la naturaleza de la competencia a lo largo de un continuo entre la competencia de tipo completamente simétrica, donde la captura de recursos entre competidores es independiente de su tamaño relativo y una competencia completamente asimétrica, donde sólo las plantas más grandes capturan todos los recursos disponibles (Weiner, 1990; Schwinning y Weiner, 1998). Pocos estudios, sin embargo, han abordado este tipo de procesos combinando factores (i.e., la radiación solar y el nitrógeno edáfico disponible por planta) con el objetivo de evaluar cómo la interacción entre recursos modula el tipo de competencia entre plantas (Casper y Jackson, 1997; Cahill Jr, 1999) y la determinación del rendimiento de cultivos.

Debido a su complejidad como proceso, la competencia intra-específica por recursos ha sido valorada generalmente a través del grado de variabilidad entre plantas de un determinado rasgo, por ejemplo, biomasa o rendimiento por planta (Edmeades y Daynard, 1979). Estudios en maíces sembrados en alta densidad de siembra y bajo deficiencia de N han reportado aumentos de la variabilidad planta-planta de la biomasa, el número de granos o rendimiento por planta (Boomsma *et al.*, 2009; Caviglia y Melchiori,

2011; Rossini *et al.*, 2011). Desde una perspectiva ecológica, sin embargo, sólo la competencia de tipo asimétrica por recursos promueve un incremento de la variabilidad en tamaños cuando las poblaciones son cultivadas en altas densidades de siembra (Weiner y Thomas, 1986; Weiner, 1990). Por ejemplo, la fertilización nitrogenada en altas densidades de siembra promueve el crecimiento de la planta, pero exacerba la competencia entre los individuos de la población (Reader, 1990; Morris y Myerscough, 1991), aumenta la asimetría en la competencia por la captura de luz (Anten y Hirose, 2001) y acelera los procesos de auto-raleo (Weiner, 1985). Colectivamente, todos los estudios mencionados sugieren que el agregado de N puede afectar la naturaleza de la competencia por luz explorada a través de un continuo a lo largo de un rango de densidades poblacionales. En el Capítulo 2 de esta tesis se pudo establecer, a partir del análisis de varios descriptores de variabilidad poblacional valorados en madurez fisiológica, que el agregado de N en poblaciones de alta densidad promueve un incremento de la variabilidad poblacional del NGP, exacerba la proporción de plantas ineficientes en su capacidad para fijar granos y promueve el desarrollo de bi-modalidad. Interesantemente, estos procesos fueron más intensos en genotipos con una estructura de canopeo con hojas planófilas y mayor concentración de área foliar en los estratos superiores. Sin embargo, el tipo de competencia por recursos entre los individuos de una población – que impacta sobre la determinación del rendimiento en granos – debe ser contemplado como un proceso dinámico en el tiempo que involucra mecanismos asociados con la estructuración en tamaños de la población. En cultivos, las causas que subyacen a tales patrones son poco o nulamente conocidas. Bajo un enfoque ecológico, diversos autores han propuesto que la estructuración en tamaños (i.e., biomasa de las plantas) de una población al final de una determinada etapa depende de la relación entre la biomasa de esas plantas al inicio de la etapa y el crecimiento durante la etapa subsiguiente inmediata. Esta relación ha sido parametrizada y definida como funciones modificadoras de la distribución poblacional (DMF como sus siglas en inglés; Westoby, 1982), relaciones de crecimiento tamaño dependiente (Weiner, 1990), o simplemente funciones de crecimiento (Hara, 1984a; b; Hara, 1986). En esta tesis, dichas funciones serán denominadas como funciones DMF. Por ejemplo, si la DMF resultante se aleja de la linealidad, se espera que se produzcan cambios en el tipo de estructura en tamaños de la población (e.g. falta de normalidad en la distribuciones de frecuencia). En un estudio comparativo que involucró tres cultivos de verano, Vega y Sadras (2003)

demonstraron que las DMF son especie-dependientes, siendo curvilíneas en soja (*Glycine max* L.), sigmoides en girasol (*Helianthus annuus* L.) y lineales en maíz. Estas formas de crecimiento explicaron los patrones de estructuración en tamaños de las poblaciones evaluadas. Por ejemplo, las distribuciones de frecuencia de tamaños al final del período crítico mostraron asimetría positiva en girasol, bi-modalidad en soja y normalidad en maíz. Dichos autores propusieron que las DMF de girasol y soja fueron indicativas de una competencia de tipo asimétrica entre los individuos de la población. Este tipo de enfoque no es comúnmente utilizado en cultivos de granos a pesar de su potencial para entender los mecanismos que subyacen al crecimiento de los individuos y su impacto sobre la partición de biomasa hacia espigas y la estructura de la población. Asimismo, no se conoce hasta el presente cómo la interacción entre el N, la densidad de plantas y la variabilidad genotípica en rasgos arquitecturales del canopeo alteran las relaciones mencionadas y si las trayectorias del crecimiento de las distintas jerarquías de plantas mantienen la alometría del crecimiento reproductivo a nivel poblacional.

3.1.1. Hipótesis

En base a los antecedentes planteados, la hipótesis a probar en el presente capítulo es:

Hipótesis 3. La disponibilidad de nitrógeno edáfico determina la naturaleza (simétrica o asimétrica) de la competencia entre plantas de maíz bajo estrés por alta densidad.

3.1.2. Objetivos específicos

- 3. Analizar las interacciones entre la competencia por recursos aéreos (radiación solar) y edáficos (disponibilidad del N) en genotipos de maíz contrastantes en su arquitectura de planta y sus efectos sobre: i) la relación entre la biomasa por planta en la prefloración y la TCP_{PC} (funciones DMF), ii) la estructura de la población de la biomasa aérea por planta durante la post-floración (en términos de medidas de distribución y desigualdad en tamaños de fijación de granos) y iii) la partición de foto-asimilados hacia la espiga y la eficiencia reproductiva de las diferentes jerarquías de plantas que surgen en respuesta al incremento de la competencia intra-específica.*

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

En el presente capítulo, se analizaron dos (Ax820 y Xpa56029) de los cuatro genotipos estudiados en esta tesis durante el Exp2 y Exp3 (campañas agrícolas 2010-11 y 2011-12, respectivamente) debido a su marcado contraste en rasgos arquitecturales del canopeo y en su respuesta al aumento en la densidad y disponibilidad de N edáfico (Capítulo 2). El diseño experimental y los diferentes tratamientos fueron detallados en el Capítulo 2.

3.2.2. ESTIMACIÓN DE LA BIOMASA AÉREA Y LA TASA DE CRECIMIENTO DE LA PLANTA Y DE LA ESPIGA DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO DE DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS

La estimación de la biomasa aérea por planta fue realizada durante los estadios fenológicos de V6, V9, V15, R1 y R2 a través de modelos alométricos ajustados a través de muestreos destructivos (Vega *et al.*, 2001a; b; Maddonni y Otegui, 2004). En cada estadio fenológico, 15 a 20 plantas de cada genotipo y combinación de N*D fueron cosechadas para determinar su biomasa. En dichas plantas, se midieron variables alométricas (diámetro de tallo basal, altura de planta desde el nivel del suelo hasta la lígula de la última hoja expandida totalmente y el diámetro de la espiga apical a partir de R1; i.e., no se detectaron espigas secundarias en ninguna de las plantas individuales seleccionadas). Luego de las mediciones, las plantas fueron particionadas en tallos más vainas, láminas de hojas, chalas y espiga y secadas en estufa de aire forzado a 60 °C hasta peso constante para la determinación de la biomasa. Adicionalmente, se realizaron cosechas de espigas antes y después de R1 (ca. \pm ~5 días de R1) para construir modelos alométricos entre su diámetro máximo y biomasa reproductiva total. Dado que ni los tratamientos de densidad ni de N afectaron las relaciones alométricas, se construyeron modelos únicos para cada genotipo en cada experimento. Para la estimación de la biomasa vegetativa de cada planta (tallos + hojas) entre los estadios fenológicos de V6 a R1 se ajustaron relaciones bilineales entre el volumen del tallo (calculado como la fórmula de un cilindro) y la biomasa de cada planta (Rossini *et al.*, 2011). En el estadio de R2, la biomasa vegetativa fue modelada a través de una relación lineal entre ésta y el volumen del tallo. La biomasa reproductiva durante el período crítico fue modelada como una función del diámetro máximo de la espiga a través

de una relación exponencial. Los parámetros de las funciones ajustadas para cada genotipo y experimento son presentados en la Tabla 3.1.

Tabla 3.1. Parámetros de los modelos alométricos ajustados para la estimación de la biomasa por planta durante los estadios vegetativos (V6–R1), 15 días post-floración (R2), y la biomasa de la espiga apical para los genotipos de maíz, Ax820, Xpa56029 sembrados en 2 campañas agrícolas, 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3). Se presenta el coeficiente de determinación r^2 y el número de plantas o espigas (n) usado para el ajuste de los modelos.

Exp.	Genotipo	Estimación de la biomasa de la planta durante V6 - R1 ^a					Estimación de la biomasa vegetativa de la planta en R2 ^b				Estimación de la biomasa reproductiva ^c			
		a	b	c	r^2	n	a	B	r^2	n	a	b	r^2	n
Exp2	Ax820	0.20	209.4	0.09	0.92	105	11.6	0.11	0.83	61	0.26	0.12	0.91	73
	Xpa56029	0.16	324.1	0.11	0.96	97	0.5	0.13	0.87	62	0.45	0.1	0.93	72
Exp3	Ax820	0.16	232.6	0.09	0.82	111	1.6	0.12	0.88	43	0.26	0.12	0.90	65
	Xpa56029	0.15	345.1	0.10	0.93	84	22.2	0.10	0.88	45	0.44	0.1	0.92	67

^a Biomasa por planta (desde V6 a R1) = $a \cdot \text{vol}$ para $\text{vol} \leq b$; $a \cdot b + c (\text{vol} - b)$ para $\text{vol} > b$.

^b Biomasa por planta en R2 = $a + b \cdot \text{vol}$, siendo vol es el volumen del tallo (cm^3) calculado como la fórmula de un cilindro entre la altura de la planta y el diámetro en la base del tallo.

^c Biomasa de la espiga = $a \cdot \exp(b \cdot E_d)$, donde E_d es el diámetro máximo de la espiga (mm).

En paralelo, \cong 1360 (Exp2 y Exp3) plantas individuales de similar tamaño y fenología fueron seleccionadas e identificadas de manera consecutiva en los dos surcos centrales de cada UE (ca. 60 y 25 plantas en D16 y D9, respectivamente) en el estadio de V3. En estos individuos, su biomasa acumulada hasta R2 fue estimada no destructivamente a través de los modelos alométricos ajustados (Tabla 3.1). Semanalmente, se relevó la fenología de cada planta individual, siguiendo la escala de Ritchie y Hanway (1982). Cuando el 50% de plantas de cada UE alcanzó los estadios fenológicos seleccionados, se realizaron las mediciones de las variables alométricas antes mencionadas, agregando el diámetro de la espiga apical en los estadios en que las espigas fueron cosechadas para la construcción de los modelos alométricos. La biomasa aérea total de cada planta en R1 y R2 se calculó como la sumatoria de la biomasa vegetativa más la biomasa reproductiva modelada. Finalmente, en el estadio de madurez fisiológica de cada genotipo (R6), las plantas seleccionadas fueron cosechadas y secadas en estufa hasta peso constante para la cuantificación de la biomasa total aérea.

Posteriormente, se ajustó una función sigmoidea para la biomasa de plantas en función de los días desde la emergencia (Ecuación 3.1). Para ello, se unieron los datos de

la biomasa estimada no destructivamente hasta R2 y la cuantificada en R6. Con dicha función sigmoidea se puede estimar la biomasa de cada planta individual en cualquier momento del ciclo.

$$\text{Biomasa (t)} = \frac{a + b}{(1 + \exp^{-(t-c)/d})} \quad (\text{Ecuación 3.1})$$

donde a, b, c, d corresponden a los parámetros ajustados para cada planta individual (datos no presentados) y t indica el tiempo en días desde la emergencia del cultivo. En la Figura 3.1, se presenta un ejemplo de los ajustes realizados para cada planta individual de un genotipo en un mismo tratamiento.

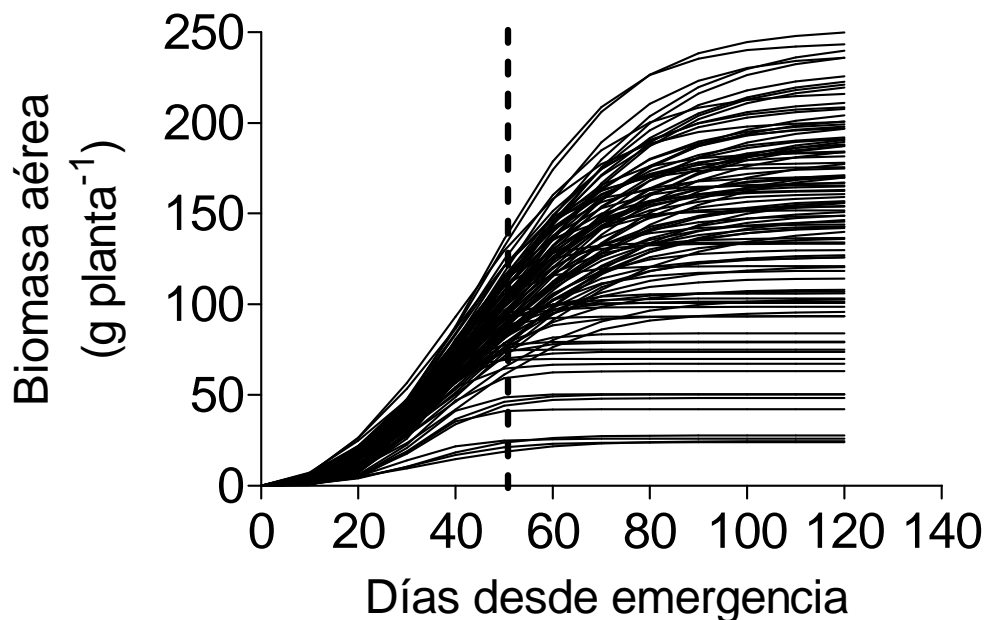


Figura 3.1: Ejemplo de modelos sigmoides ajustados para la dinámica de acumulación de la biomasa en función de los días desde emergencia para plantas individuales de un cultivo de maíz perteneciente al genotipo Xpa56029 sembrado en alta densidad de plantas (D16) y alta disponibilidad de N (N400). La línea punteada indica el estadio de R1 (i.e., 50 % de plantas en R1).

La biomasa por planta en pre-floración y post-floración (denominadas en adelante como tamaño inicial, B_I y final, B_F , respectivamente) fue estimada a los -100 y $+100^\circ\text{C día}$ de R1, respectivamente. Para cada planta individual, la TCP_{PC} (g día^{-1}) fue cuantificada como la pendiente de la regresión lineal de la biomasa acumulada alrededor de $\pm 100^\circ\text{C día}$ de R1 (temperatura base de 8°C). Se optó por utilizar un período crítico más reducido en comparación a otros trabajos (i.e. 25-30 días alrededor de R1) debido a que i) la máxima

reducción del NGP en ambientes con estrés se produce durante un periodo de tiempo reducido alrededor de R1 (Hall *et al.*, 1981, Cerrudo *et al.*, 2013) y ii) para una mejor estimación de la TCP_{PC} en la fase de crecimiento lineal de cada planta, particularmente, en los individuos que resultan fuertemente suprimidos por el efecto de la competencia por recursos (Figura 3.1; Vega *et al.*, 2001b).

La tasa de crecimiento de la espiga (TCE_{PC}) fue calculada como la pendiente de la relación lineal entre la biomasa reproductiva estimada entre los $\pm 100^{\circ}C$ día de R1 (i.e., momentos idénticos en que se realizaron las estimaciones de la biomasa aérea por planta). Para esto, se utilizó la misma metodología que para la estimación de la biomasa de planta $\pm 100^{\circ}C$ día de R1. En breve, se ajustó una función sigmoidea (Ecuación 2.1) a la relación entre la biomasa reproductiva estimada a partir de $-227^{\circ}Cd$ y hasta R2 utilizando, i) un valor de biomasa reproductiva igual a cero en el momento $-227^{\circ}C$ día de R1 (Otegui y Bonhomme, 1998) y ii) los valores de biomasa reproductiva estimados en R1, días previos y posteriores a R1 y en R2 (ca. 12 días desde R1). Los parámetros de la función sigmoidea ajustados para cada planta fueron utilizados para la estimación de la biomasa reproductiva en los momentos mencionados.

La partición de fotoasimilados hacia la espiga apical (IP) se cuantificó como el cociente entre la TCE_{PC} y TCP_{PC} y la eficiencia reproductiva (ER) de cada planta individual se calculó como el cociente entre el NGP (Capítulo 2) y la TCE_{PC} (Vega *et al.*, 2001b).

3.2.3. FUNCIONES DE TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO (DMF)

Las funciones DMF para cada jerarquía de planta (E_A o E_B , Capítulo 2) fueron construidas a partir del ajuste de la relación entre la TCP_{PC} y B_I . Se construyeron funciones independientes para cada genotipo y combinación de tratamientos (Exp*N*D). Las relaciones DMF fueron obtenidas utilizando el software TABLECURVE (Jandel, 2000). Las funciones DMF se ajustaron para estimar el grado de simetría en la competencia por recursos. El término “competencia simétrica por recursos” será utilizado en casos donde la DMF fue única, lineal y con intercepto cercano a cero. En contraste, el término “competencia asimétrica por recursos” será utilizado para referir los casos donde la DMF de la población no fue única, resultó no-lineal, y su intercepto se alejó del origen (Weiner, 1990).

3.2.4. MEDICIONES DE LA VARIABILIDAD PLANTA-PLANTA Y RUPTURA DE LA ALOMETRIA

En este Capítulo, se hará énfasis en los procesos de estructuración en tamaños de la población a través de la cuantificación de las distribuciones de frecuencias de B_F y las DMF alrededor del período crítico para la determinación del NGP. Para cada combinación de tratamientos, la desigualdad en tamaños fue analizada a través de indicadores que incluyeron el rango, varianza, desvío estándar, coeficiente de variación, coeficiente de asimetría (Ec. 3.2) y coeficiente Gini (Ec. 3.3) (Vega y Sadras, 2003; Weiner y Solbrig, 1984) establecidos a partir de las distribuciones de frecuencia de la B_F .

El coeficiente de asimetría (g_1) es definido como el tercer momento alrededor de la media (Sokal y Rohlf, 1981) y representa el grado de asimetría de la distribución de frecuencia de la variable en estudio.

$$g_1 = n \sum_{i=1}^n (\times_i - \bar{x})^3 / (n-1)(n-2)s^3 \quad (\text{Ec. 3.2})$$

donde n representa el tamaño de la muestra (i.e., cantidad de plantas individuales), \bar{x} la B_F promedio, \times_i la B_F de cada planta individual y s es la desviación estándar de la B_F .

Así, un valor de $g_1 = 0$ indica que la distribución de la variable es simétrica, es decir, existe la misma concentración de valores a la derecha y a la izquierda de la media. En cambio, valores de $g_1 > 0$ representan una distribución asimétrica positiva y es indicativa de una mayor concentración de valores hacia la izquierda que a la derecha de la media. Valores de $g_1 < 0$ indican una distribución asimétrica negativa si los valores de la variable están más concentrados hacia la derecha que a la izquierda de la media.

El coeficiente de gini de la B_F (Ec. 3.3) es una medida de la desigualdad entre plantas y su interpretación fue explicada en el capítulo 2 de esta tesis.

$$\text{Gini de la } B_F = \left[1 - \sum_{k=0}^{k=n-1} (X_{k+1} - X_k)(Y_{k+1} - Y_k) \right] \quad (\text{Ec. 3.3})$$

donde X es la proporción acumulada de plantas en la población e Y , la proporción acumulada de la biomasa de planta en post-floración.

Adicionalmente, se definió el término *ruptura de la alometría* (AB ; $g \text{ día}^{-1}$) para describir y cuantificar la incapacidad de las plantas E_B para crecer en proporción a su B_I tomando como referencia la relación DMF de la jerarquía de plantas E_A . Para cada combinación de tratamientos, AB fue cuantificada a nivel de la población de plantas de la siguiente manera (Ec. 3.4):

$$AB \text{ (g d}^{-1}\text{)} = \sqrt{\left(\sum_{n=1}^n [PTCP_{PC} - TCP_{PC}]^2\right)} \quad (\text{Ec. 3.4})$$

donde la $PTCP_{PC}$ representa la TCP_{PC} potencial estimada para plantas E_B a partir de la DMF ajustada para las plantas E_A , y la TCP_{PC} corresponde a la TCP_{PC} real de las plantas E_B . AB distinta de cero indicó desviaciones u alteraciones del tamaño-dependencia de TCP_{PC} .

3.2.5. ANÁLISIS DE DATOS

Los efectos de la disponibilidad de N, densidad y genotipos sobre la B_I , B_F promedio de la población y de plantas E_A fueron analizados a través de ANOVA. Se utilizó análisis GLS (generalized least squares, en sus siglas en inglés) de la librería nlme de R version 2.2.11 (R Development Core Team, 2010) para el ajuste de modelos lineales y mixtos con el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011). El modelo lineal contempló al experimento, la disponibilidad de N, densidad de plantas y genotipos como efectos fijos, mientras que la repetición fue considerada como un efecto aleatorio. La comparación de medias fue realizada a través del test LSD de Fisher con un alfa de 0.05.

La ER fue analizada como una función de la TCE_{PC} , donde además se construyeron líneas de frontera a través del ajuste de funciones exponenciales a la relación entre la máxima ER y la TCE_{PC} (Rossini *et al.*, 2012). La diferencia entre la ER de cada planta individual y la línea de frontera (i.e, residuos) fueron analizados para cada jerarquía de cada planta en cada tratamiento.

Los efectos del N, densidad y genotípicos sobre el IP, ER y residuos de la ER fueron analizados a través de ANOVA para cada experimento donde se evaluaron, i) los efectos de los tratamientos sobre las plantas E_A y ii) diferencias entre genotipos y jerarquías de plantas en cada nivel de N de D16. Para el primer caso, los factores disponibilidad de N,

densidad de plantas y genotipo fueron considerados como efectos fijos. Para el segundo, el modelo lineal para cada nivel de N contempló al genotipo, las jerarquías de plantas y la interacción genotipo por jerarquía como un efecto fijo. En ambos casos, la repetición fue considerada como un efecto aleatorio.

La varianza y normalidad de las distribuciones de frecuencia de la B_F fueron analizadas a través de métodos no-paramétricos incluyendo test-F para homogeneidad de varianzas y test de Shapiro-Wilks, respectivamente. Una población de plantas no presentó una distribución normal cuando el estadístico de Shapiro-Wilks presentó un valor de significancia de $p < 0.05$ (Balzarini *et al.*, 2008).

Para analizar diferencias en los parámetros de las funciones DMF (pendiente e intercepto) a través de las fuentes de variación (N, densidad y genotipo) y entre jerarquías de plantas, se utilizaron análisis de regresión con variables auxiliares dummy (Balzarini *et al.*, 2008) utilizando el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. CRECIMIENTO DE INDIVIDUOS DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO

En ambos experimentos, la densidad de plantas, el genotipo y la interacción densidad x genotipo tuvieron efectos significativos sobre la B_I y B_F (Tabla 3.2). La biomasa en ambos estadios fue siempre menor (ca. 25 a 31%) en D16 que en D9 ($p < 0.001$), y fue mayor en el genotipo Xpa56029 que en Ax820. En respuesta al aumento en la densidad de plantas, la B_I y B_F disminuyó proporcionalmente más en Xpa56029 que en Ax820 (ca. 30 vs 18% para B_I y 35 vs 25% para B_F en Ax820 y Xpa56029; respectivamente; Tabla 3.2).

Las B_I y B_F promedios del stand disminuyeron ante aumentos en la densidad de siembra más acentuadamente en N0 que en N400 sólo en el Exp2 (interacción Exp*N*D; $p < 0.1$; Tabla 3.2). Cuando las plantas de menor eficiencia reproductiva (E_B) fueron excluidas del ANOVA, la B_F de las plantas E_A aumentó ante el agregado de N en D16 (interacción N*D; $p < 0.01$) con un mayor orden de magnitud en el Exp2 (12%) que en el Exp3 (8%) (interacción Exp*N*D; $p < 0.05$).

Tabla 3.2. ANOVA para la biomasa aérea por planta en prefloración (B_I) y postfloración (B_F) estimada a floración $\pm 100^\circ\text{C}$ día, en dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha^{-1}) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m^{-2} . La B_F fue calculada para la media de la población y para las plantas con alta eficiencia en la fijación de granos (plantas E_A). Los datos corresponden a los experimentos 2 y 3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12).

Experimento	Nitrógeno (N)	Densidad (D)	Genotipo (G)	Población		Plantas E_A
				B_I (g pl^{-1})	B_F (g pl^{-1})	B_F (g pl^{-1})
Exp2	N0	D9	Ax820	80	117.5	117.5
			Xpa56029	96.8	132.7	132.6
		D16	Ax820	63.7	85.3	85.8
			Xpa56029	67.4	84.9	87.9
	N400	D9	Ax820	80.5	119.3	119.3
			Xpa56029	107	147.4	147.4
		D16	Ax820	66.9	90.3	92.5
			Xpa56029	77.2	97.7	101.7
Exp3	N0	D9	Ax820	92.1	132.7	132.7
			Xpa56029	126.4	173.9	173.9
		D16	Ax820	71.9	93.8	95.8
			Xpa56029	86.3	107.5	112.4
	N400	D9	Ax820	85.1	125.7	125.7
			Xpa56029	121.5	162.4	165.7
		D16	Ax820	73.5	99.8	106.1
			Xpa56029	86	108.6	119.2

Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones

Exp	***	***	***
N	ns	ns	**
D	***	***	***
G	***	***	***
Exp*N	***	*	*
Exp*D	ns	ns	ns
Exp*G	***	***	***
N*D	†	*	**
N*G	†	ns	ns
D*G	***	***	***
Exp*N*D	†	†	*
Exp*N*G	†	*	*
Exp*D*G	ns	ns	†
N*D*G	ns	ns	ns
Exp*N*D*G	ns	ns	ns

Los símbolos †, *, ** y *** indican un nivel de significancia de $p < 0.1$, $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$, respectivamente. ns indica diferencias no significativas a $p > 0.1$.

3.3.2. DISTRIBUCIÓN POBLACIONAL DE LA BIOMASA AL FINAL DEL PERÍODO CRÍTICO PARA LA FIJACIÓN DE GRANOS

En alta densidad, el agregado de N no sólo aumentó la B_F de la plantas E_A (Tabla 3.2 y Figura 3.2) sino que también exacerbó la frecuencia de individuos E_B (Figura 3.2). El amplio rango de B_F de las plantas E_B en N400, que estuvieron localizadas en la mayoría de los intervalos de clases de la B_F (incluyendo a las categorías más bajas de la B_F en comparación a N0) dio lugar a un incremento en la asimetría negativa (i.e., distintivo patrón en forma de J) de las distribuciones de frecuencia de la B_F a nivel poblacional (Figura 3.2 C, D, G y H), y dicho patrón explicó la falta de normalidad en las distribuciones de frecuencia de la B_F en 3 de los 4 casos observados en D16 y N400 (Figura 3.3). En N0, los individuos E_B exhibieron un rango más reducido que la misma jerarquía en N400, y estuvieron localizados principalmente sobre la cola izquierda de las distribuciones de frecuencia poblacionales de la B_F (Figura 3.2 A, B, E y F). Esta divergencia en los patrones distribucionales del tamaño a nivel de jerarquías de plantas, que fueron más intensos en Xpa56029 que en Ax820, explicaron el fuerte incremento en el rango, el desvío estándar y el coeficiente de variación planta-planta de la B_F en N400-D16 (Figura 3.2). Las variaciones en los patrones alométricos entre niveles de N registrados en D16 no fueron observados en D9, ya que las distribuciones de frecuencia de la B_F fueron normales y con coeficientes de asimetría cercanos a cero en siete de las ocho combinaciones de tratamientos (Figura 3.3).

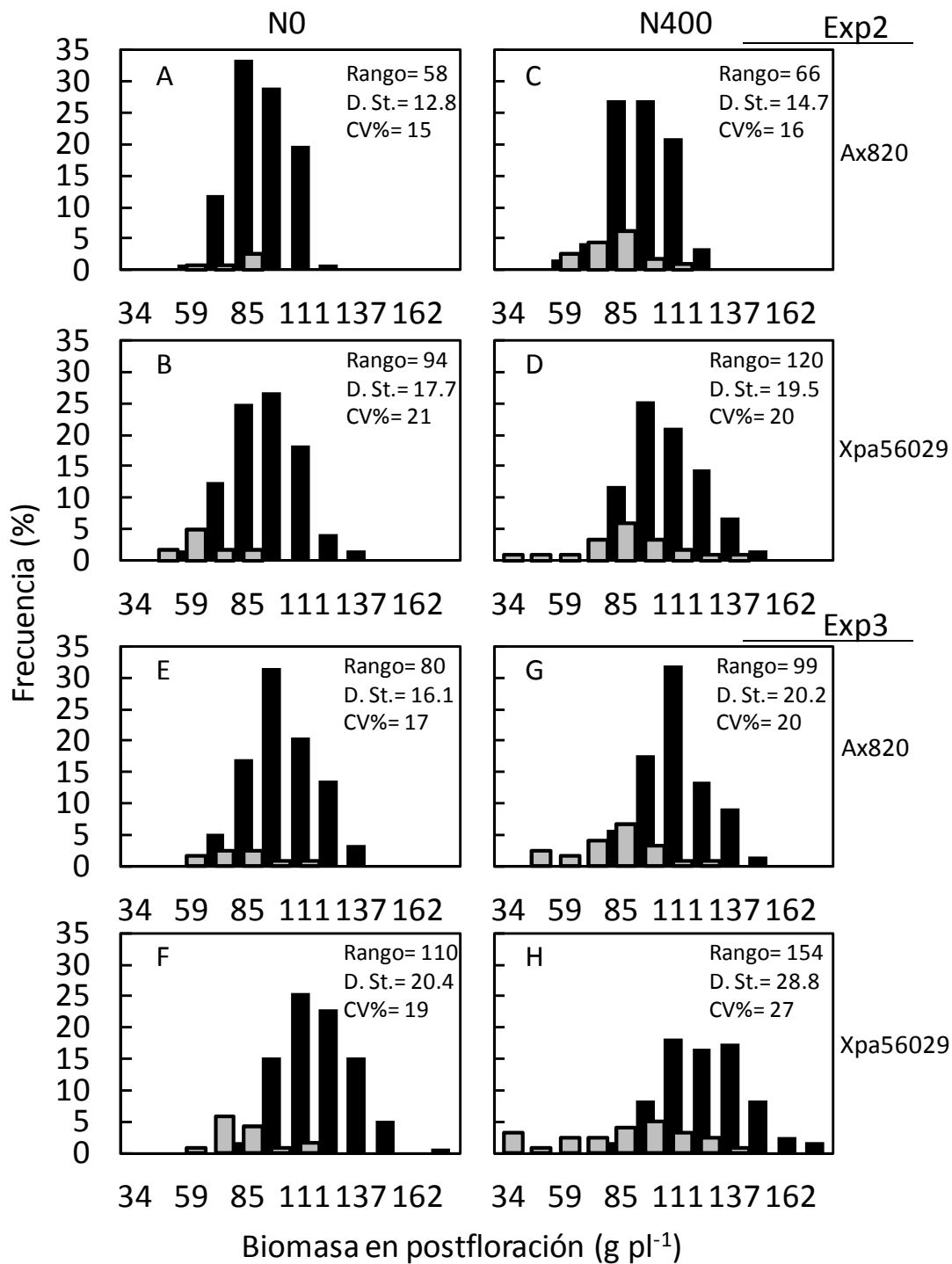


Figura 3.2: Distribuciones de frecuencia de la biomasa por planta en post-floración ($R1 + 100^{\circ}\text{C}$ día, g pl^{-1}) en dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en alta densidad (16 pl m^{-2}) y dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, $400 \text{ kg de N ha}^{-1}$) para los Exp2 y Exp3 (campaña 2010-11 y 2011-12). Las plantas fueron clasificadas de acuerdo a su eficiencia para fijar granos como plantas con alta eficiencia (E_A , barras negras) o baja eficiencia en la fijación de granos (E_B , barras grises) según el número de granos por planta y teniendo en cuenta un umbral de 98 granos. En los insertos figuran los valores de rango, desvío estándar (D.St.) y coeficiente de variación (CV%).

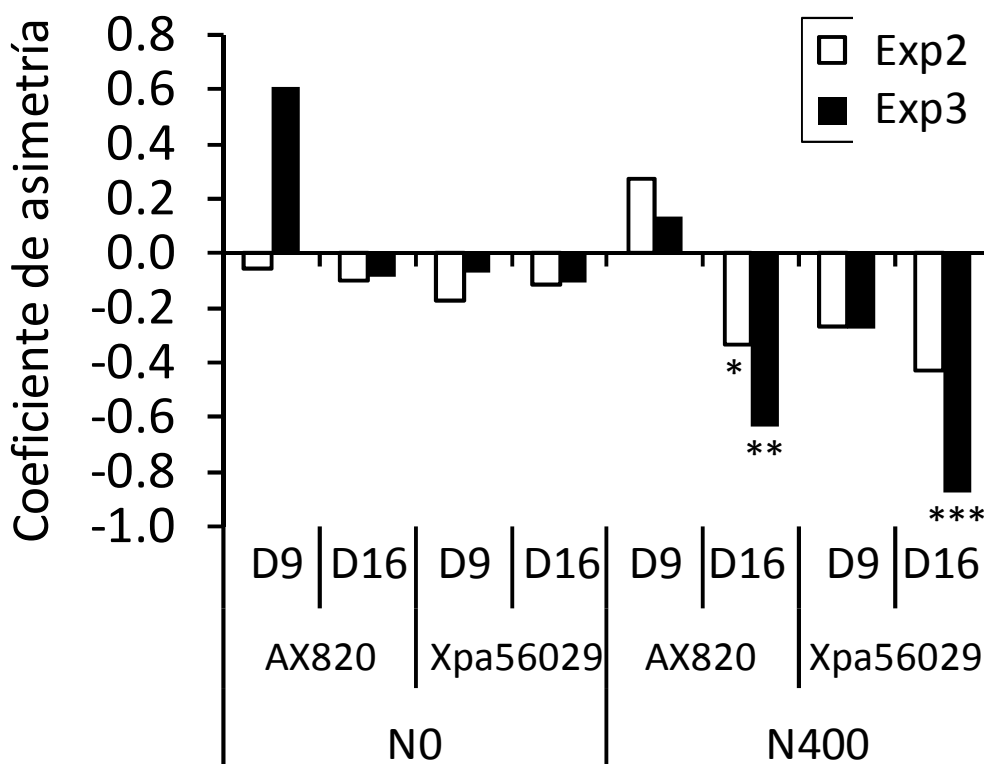


Figura 3.3. Asimetría en tamaños (medidos como el coeficiente de asimetría) de las distribuciones de frecuencia de la biomasa por planta en post-floración (R1 + 100°C día) en dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de siembra (9 y 16 pl m⁻², D9 y D16; respectivamente). Los símbolos *, **, *** representan el valor p del test de Shapiro-Wilks a p<0,05, p<0,01 y p<0,001, e indican distribuciones alejadas de la normalidad. Los datos corresponden a los Exp2 y Exp3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12).

La varianza de la B_F fue más alta en el Exp3 que en el Exp2 (Tabla 3.3). El genotipo, sin embargo, fue uno de los principales factores en explicar las diferencias observadas en la varianza. El genotipo Xpa56029 siempre exhibió mayor varianza de B_F que Ax820 (0.0001<p<0.01) en la mayoría de los tratamientos. Aunque el agregado de N aumentó la varianza en D16, este efecto sólo fue significativo (p<0.01) en el Exp3, y de mayor magnitud en el genotipo Xpa56029 que en el Ax820 (ca. 57 vs 100% para Ax820 y Xpa56029, respectivamente) (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Varianza de la biomasa por planta en post-floración (R1 + 100°C día) (B_F) y test-F para homogeneidad de varianzas (contrastes). Los datos corresponden a los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N aplicados en post-emergencia (N0, sin aplicación y N400; 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas (9 y 16 pl m⁻²; D9 y D16, respectivamente) y durante dos campañas agrícolas 2010-11 (Exp2) y 2011-12 (Exp3).

Nitrógeno (kg ha ⁻¹)	Densidad de plantas (pl m ⁻²)	Genotipo	Varianza de la B_F	
			Exp2	Exp3
N0	D9	Ax820	161.1	163.4
		Xpa56029	201.2	921.9
	D16	Ax820	162.8	257.8
		Xpa56029	314.2	414.1
N400	D9	Ax820	201.5	297.0
		Xpa56029	427.0	923.8
	D16	Ax820	214.5	406.0
		Xpa56029	379.4	828.3
Contrastes			F	F
N0 x N400	D9	Ax820	0.8 ns	0.5 *
		Xpa56029	0.5 **	1 ns
	D16	Ax820	0.8 ns	0.6 **
		Xpa56029	0.8 ns	0.5 ***
D9 x D16	N0	Ax820	1 ns	0.6 *
		Xpa56029	0.6 †	2.2 ***
	N400	Ax820	0.9 ns	0.7 ns
		Xpa56029	1.1 ns	1.1 ns
Ax820 x Xpa56029	N0	D9	0.8 ns	0.2 ***
		D16	0.5 ***	0.6 **
	N400	D9	0.5 **	0.3 ***
		D16	0.6 **	0.5 ***

Los símbolos †, *, ** y *** indican un nivel de significancia de $p < 0.1$, $p < 0.05$, $p < 0.01$ y $p < 0.001$, respectivamente. ns indica diferencias no significativas.

Entre las medidas de la variabilidad planta-planta, el coeficiente Gini de la B_F fue un mejor descriptor que la varianza para analizar los efectos de las variaciones en la densidad de plantas sobre la desigualdad en tamaños (Tabla 3.4). En ambos experimentos, el coeficiente Gini de la B_F aumentó significativamente (ca. 50%, $p < 0.001$) en D16, y fue más alto para la combinación de N400 y D16 ($p < 0.05$ para N*D). El genotipo Xpa56029 exhibió un mayor ($p < 0.001$) coeficiente Gini de la B_F que el Ax820 (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Análisis de la varianza para el coeficiente de Gini de la B_F , que indica el grado de desigualdad de la biomasa por planta durante la post-floración ($R1 + 100^\circ\text{C}$ día) (B_F) en dos genotipos maíz, Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha^{-1}) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m^{-2} durante dos campañas agrícolas (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12).

Nitrógeno (kg ha^{-1})	Densidad (pl m^{-2})	Genotipo	Coeficiente Gini de la B_F	
			Exp2	Exp3
N0	D9	Ax820	0.069	0.042
		Xpa56029	0.055	0.084
	D16	Ax820	0.067	0.063
		Xpa56029	0.087	0.073
N400	D9	Ax820	0.045	0.064
		Xpa56029	0.074	0.088
	D16	Ax820	0.078	0.097
		Xpa56029	0.102	0.138

Nivel de significancia de los efectos principales e interacciones

Exp	*
N	***
D	***
G	***
Exp*N	*
N*D	*

Los símbolos * y *** indican un nivel de significancia de $p < 0.05$ y $p < 0.001$, respectivamente. Las interacciones dobles o triples no fueron estadísticamente significativas ($p \geq 0.1$).

3.3.3. TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS DURANTE EL PERÍODO CRÍTICO DE DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS (FUNCIONES DMF)

La TCP_{PC} se asoció lineal y positivamente con la B_I (Figura 3.4). Un único modelo de DMF permitió representar a todos los individuos de la población en cada combinación de tratamientos excepto en las poblaciones con alta competencia intra-específica, i.e. cultivadas en N400 y D16 ($0.001 < p < 0.05$; Tabla 3.5). Más del 43 y hasta un 77% de la variación de TCP_{PC} fue explicada por B_I , y la mayoría de estas relaciones DMF presentaron un valor de intercepto cercano a cero (Tabla 3.5). Incrementos de la disponibilidad de N edáfico en D16 promovieron un aumento en las pendientes de las DMF de los individuos E_A en comparación a los tratamientos sin fertilizar. Sólo en N400-D16 para ambos genotipos y experimentos, las DMF difirieron según la jerarquía de planta (E_A y E_B) por lo que dos DMF fueron ajustadas para describir los distintos patrones de crecimiento entre individuos en estas poblaciones (Figura 3.4 G y H y Tabla 3.5).

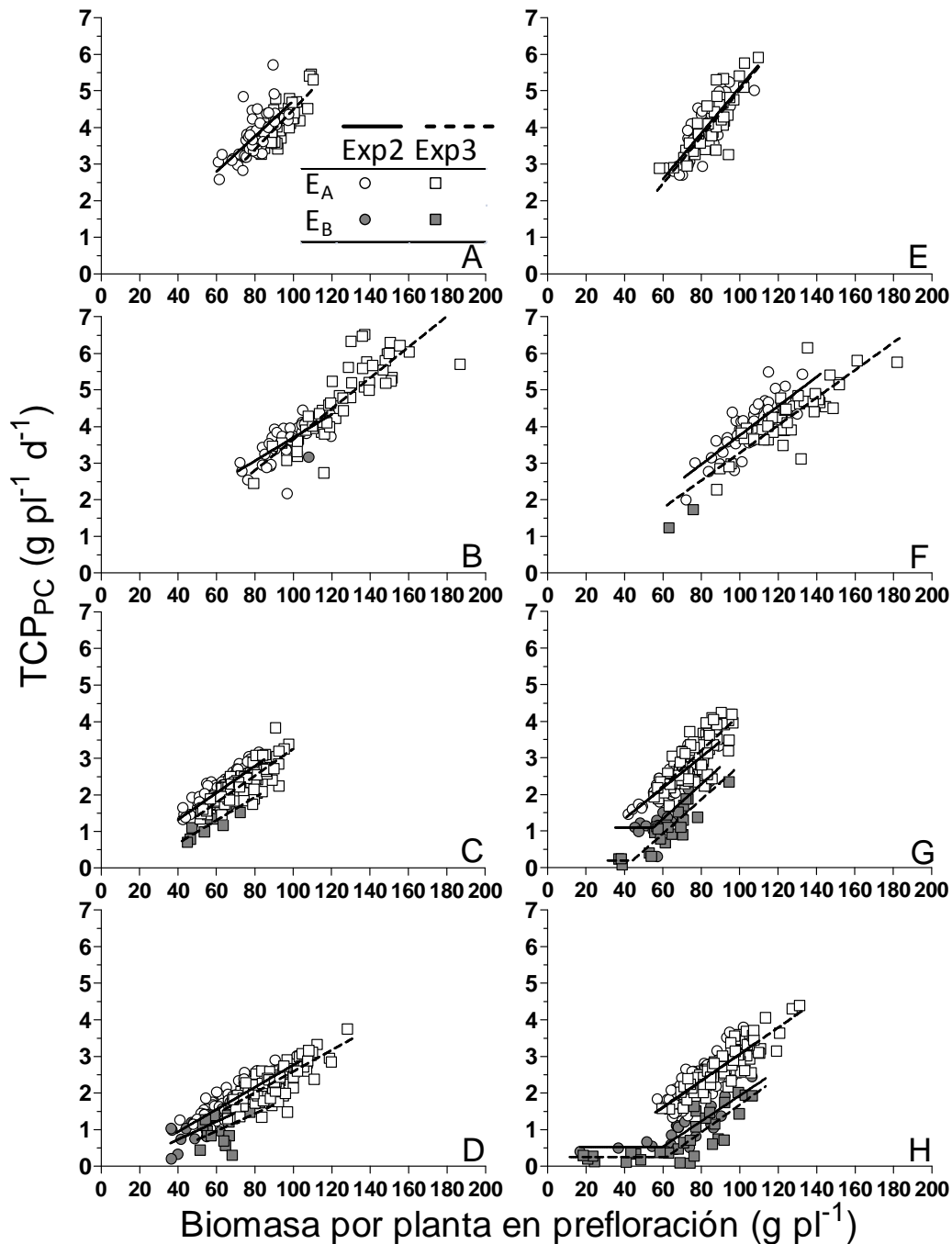


Figura 3.4. Tamaño dependencia del crecimiento de las plantas alrededor del periodo crítico ($\pm 100^{\circ}\text{C}$ día) en dos genotipos de maíz, Ax820 (A, E, C y G) y Xpa56029 (B, F, D y H), cultivados en dos niveles de N contrastantes, sin aplicación (N_0 ; A, B, C y D) y 400 kg N ha^{-1} (N_{400} ; E, F, G y H) y dos densidades de plantas 9 (D_9 ; A, B, E y F) y 16 pl m^{-2} (D_{16} ; C, D, G y H) para los experimentos 2 y 3 (Exp2; 2010-11 y Exp3; 2011-12). Los modelos (parámetros presentados en la Tabla 3.5) fueron ajustados para dos categorías de plantas según su eficiencia para fijar granos (E_A y E_B), como se describe en la Figura 3.2.

En plantas E_B , la DMF debió ser representada por un modelo bi-lineal (mejor ajuste) con un valor umbral de B_I de ca. 44.3–62 g pl^{-1} (parámetro BT; Tabla 3.5) a partir del cual aumentos de B_I implicaron aumentos de TCP_{PC} . Por debajo de dicho umbral, las plantas E_B exhibieron una reducida y constante TCP_{PC} (ca. 0.5 g $pl^{-1} d^{-1}$).

Entre genotipos, Xpa56029 siempre mostró menores pendientes (ca. 14 – 41%) y mayor frecuencia de plantas E_B (46%) en la zona plateau de las DMF, en comparación con Ax820. Por otro lado, B_T en Xpa56029 fue mayor ($p<0.1$) que en Ax820 sólo en el Exp3 (Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Parámetros (\pm desvío estándar) de las funciones DMF lineales o plateau-lineales ajustadas para la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico (TCP_{PC} ; $g\ d^{-1}$) y la biomasa por planta ($g\ pl^{-1}$) en prefloración (B_I ; biomasa a los $-100^\circ C$ día de R1) en plantas con alta (E_A) o baja (E_B) eficiencia de fijación de granos. Los modelos fueron construidos para dos genotipos de maíz, Ax820 y Xpa56029, cultivados en dos densidades de siembra, 9 (D9) y 16 $pl\ m^{-2}$ (D16) y dos niveles contrastantes de nitrógeno, sin aplicación (N0) y 400 $kg\ N\ ha^{-1}$ (N400). Datos correspondientes a los experimentos Exp2 y Exp3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12).

Experimento			Plantas E_A				Plantas E_B					
			Intercepto	Pendiente	r^2	n	Intercepto	Pendiente	B_T	R^2	n	
Exp2	N0	D9	Ax820	-0.12 \pm 0.66 (ns)	0.048 \pm 0.008 (***)	0.43	49					
			Xpa56029	0.52 \pm 0.49 (ns)	0.032 \pm 0.005 (***)	0.46	47					1
		D16	Ax820	-0.15 \pm 0.13 (ns)	0.037 \pm 0.002 (***)	0.74	114	-0.28 \pm 0.36 (ns)	0.03 \pm 0.006 (*)		0.89 *	5
			Xpa56029	-0.28 \pm 0.14 (†)	0.030 \pm 0.002 (***)	0.68	108	-0.25 \pm 0.44 (ns)	0.025 \pm 0.009 (*)		0.43 *	12
	N400	D9	Ax820	-1.18 \pm 0.53 (*)	0.063 \pm 0.007 (***)	0.66	50					
			Xpa56029	-0.22 \pm 0.45 (ns)	0.040 \pm 0.004 (***)	0.66	49					
		D16	Ax820	-0.36 \pm 0.17 (*)	0.042 \pm 0.002 (***)	0.75	100	-1.52 \pm 0.42 (**)	0.047 \pm 0.006 (***)	55.0 \pm 2.8 (***)	0.88 ***	18
			Xpa56029	-0.57 \pm 0.22 (*)	0.036 \pm 0.003 (***)	0.64	96	-1.56 \pm 0.43 (***)	0.035 \pm 0.006 (***)	59.8 \pm 5.2 (***)	0.74 ***	22
Exp3	N0	D9	Ax820	-0.98 \pm 0.49 (*)	0.055 \pm 0.005 (***)	0.69	50					
			Xpa56029	-0.57 \pm 0.51 (ns)	0.042 \pm 0.004 (***)	0.70	49					
		D16	Ax820	-0.42 \pm 0.17 (*)	0.037 \pm 0.002 (***)	0.70	107	-0.58 \pm 0.31 (ns)	0.031 \pm 0.005 (***)		0.82 ***	10
			Xpa56029	-0.32 \pm 0.20 (ns)	0.029 \pm 0.002 (***)	0.63	102	-0.47 \pm 0.61 (ns)	0.024 \pm 0.009 (*)		0.32 *	16
	N400	D9	Ax820	-1.38 \pm 0.54 (*)	0.064 \pm 0.006 (***)	0.70	46					
			Xpa56029	-0.49 \pm 0.37 (ns)	0.038 \pm 0.003 (***)	0.77	47					2
		D16	Ax820	-0.70 \pm 0.31 (*)	0.049 \pm 0.004 (***)	0.61	95	-1.88 \pm 0.43 (***)	0.047 \pm 0.006 (***)	44.3 \pm 4.9 (***)	0.81 ***	24
			Xpa56029	-0.59 \pm 0.2 (**)	0.036 \pm 0.002 (***)	0.76	90	-2.07 \pm 0.57 (***)	0.037 \pm 0.007 (***)	62.0 \pm 5.5 (***)	0.69 ***	30

Tabla 3.5. Continuación

Contrastes			Plantas E _A				Plantas E _B					
			Intercepto		Pendiente		Intercepto		Pendiente		B _T	
			Exp2	Exp3	Exp2	Exp3	Exp2	Exp3	Exp2	Exp3	Exp2	Exp3
N0 vs N400	Ax820	D9	ns	ns	ns	ns						
		D16	ns	ns	†	**	ns	*	ns	ns		
D16 vs D9	Xpa56029	D9	ns	ns	ns	ns						
		D16	ns	ns	†	*	*	†	ns	ns		
	Ax820	N0	ns	ns	†	***						
		N400	†	ns	***	*						
Ax820 vs Xpa56029	Xpa56029	N0	†	ns	ns	**						
		N400	ns	ns	ns	ns						
	D9	N0	ns	ns	†	ns						
		N400	ns	ns	**	***						
E _A vs E _B en D16	D16	N0	ns	ns	*	*	ns	ns	ns	ns		
		N400	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	N0	Ax820	ns	ns	ns	ns						
		Xpa56029	ns	ns	ns	ns						
N400	Ax820	*	†	ns	ns							
	Xpa56029	†	**	ns	ns							

El parámetro B_T del modelo plateau-lineal ajustado para plantas E_B en N400 y D16 indica el umbral de BI por debajo del cual la TCP_{PC} se mantiene constante (zona plateau). El r² indica el coeficiente de determinación de los ajustes y n, el número de plantas dentro de cada categoría. Todos los modelos fueron significativos a p<0.001 excepto cuando fuera indicado de otro modo en la tabla. Los contrastes permiten comparar el efecto de los tratamientos o diferencias entre categorías de plantas E_A y E_B en D16 sobre los parámetros de la funciones DMF.

Los símbolos †, *, ** y *** indican niveles de significancia de p < 0.1, p < 0.05, p < 0.01 y p < 0.001, respectivamente, y ns indica diferencias no significativas a p ≥ 0.1 entre parámetros o funciones.

3.3.4. PARTICIÓN DE BIOMASA Y EFICIENCIA REPRODUCTIVA EN DISTINTAS JERARQUÍAS DE PLANTAS

La partición de fotoasimilados hacia espiga y la eficiencia reproductiva fueron analizadas a nivel de jerarquías de plantas que inicialmente fueron clasificadas por su distinta eficiencia para fijar granos (Capítulo 2). Debido a la fuerte variación del tamaño dependencia de la TCP_{PC} registrada en las plantas E_B de ambos genotipos cultivados en N400-D16, la categoría de plantas E_B fue dividida, a su vez, en dos sub-categorías utilizando como criterio de clasificación al valor B_T de las DMF. Las plantas EB_{ZP} fueron aquellas ubicadas en la zona plateau de las DMF y las plantas EB_{ZL} fueron aquellas ubicadas en la zona de respuesta lineal de las DMF (i.e. superaron el umbral B_T). Por ende, tres categorías de plantas (E_A , EB_{ZL} y EB_{ZP}) fueron identificadas a nivel poblacional en los tratamientos de N400-D16.

La partición de foto-asimilados hacia la espiga apical en las plantas E_A fue afectada principalmente por el incremento de la densidad (reducción de ca. ~16%) en ambos experimentos ($0.05 < p < 0.01$) y Ax820 exhibió un mayor IP que Xpa56029 sólo en N0 en el Exp3 (ca. 0.34 vs 0.30 para Ax820 y Xpa56029; respectivamente; interacción N*G $p < 0.05$) (datos no mostrados). Entre las distintas jerarquías de plantas en D16, las plantas E_A de ambos genotipos exhibieron un mayor IP ($0.05 < p < 0.001$) que las plantas E_B en N0 (ca. 32 y 50% superior) y que la categoría EB_{ZL} (ca. 25 y 38% superior) y EB_{ZP} (ca. 39 y 54% superior) en N400 para Exp2 y Exp3, respectivamente (Figura 3.5). Sólo en el Exp2, las plantas E_A de Ax820 exhibieron un menor IP que Xpa56029 en N400-D16 y una reducción del IP del 13% en N400 comparado con N0 en alta densidad (interacción N*G $p < 0.05$) (Figura 3.5A).

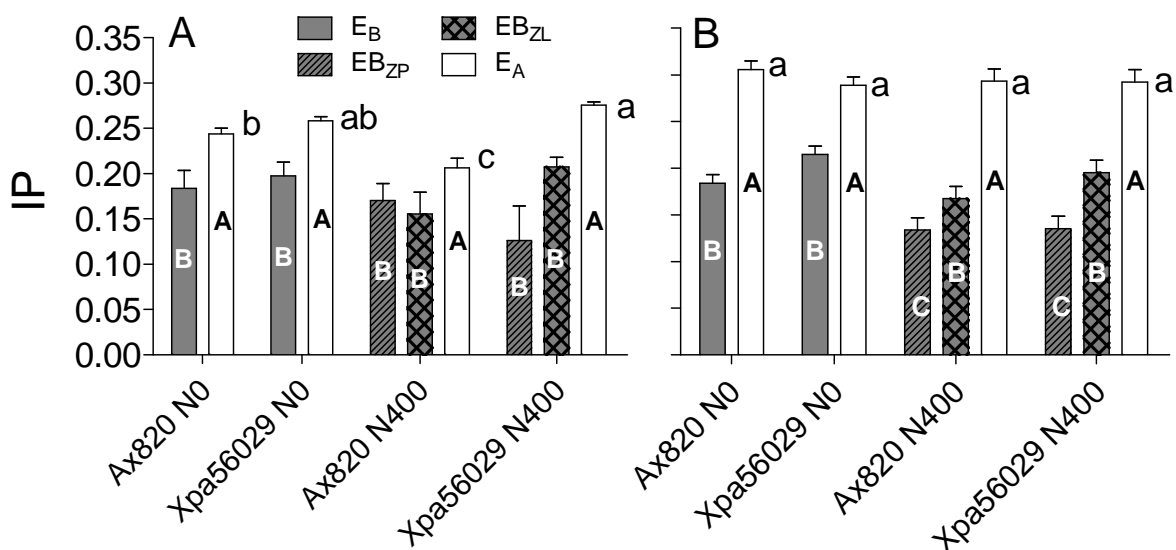


Figura 3.5. Partición de foto-asimilados asignados a la espiga apical (IP; cuantificado como el cociente entre la tasa de crecimiento de la espiga y la tasa de crecimiento de la planta alrededor de floración) en la densidad de 16 pl m⁻² de distintas jerarquías de plantas de maíz (caracterizadas en función de su relación de tamaño dependencia de la TCP_{PC}) para los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg ha⁻¹ N) en las campañas agrícolas 2010-11 (Exp2; A) y 2011-12 (Exp3; B). Letras mayúsculas distintas dentro de cada columna indican diferencias mínimas significativas (p<0.05) entre jerarquías de plantas mientras que letras minúsculas indican diferencias entre plantas E_A a través de niveles de N y genotipos.

La eficiencia reproductiva (ER) de la jerarquía de plantas E_A fue mayor (0.1<p<0.05) en D16 que en D9 para ambos experimentos (ca. 604 vs 499 granos d g⁻¹ en Exp2 y 405 vs 380 en Exp3, respectivamente). Por otro lado, la ER de las plantas E_A se redujo en N400 (ca. 481 granos d g⁻¹) con respecto a N0 (ca. 593 granos d g⁻¹) sólo en Xpa56029 en Exp2 (N*G; p<0.05). En Exp3, Xpa56029 presentó una mayor (p<0.01) ER que Ax820 (ca. 416 vs 369 granos d g⁻¹, respectivamente).

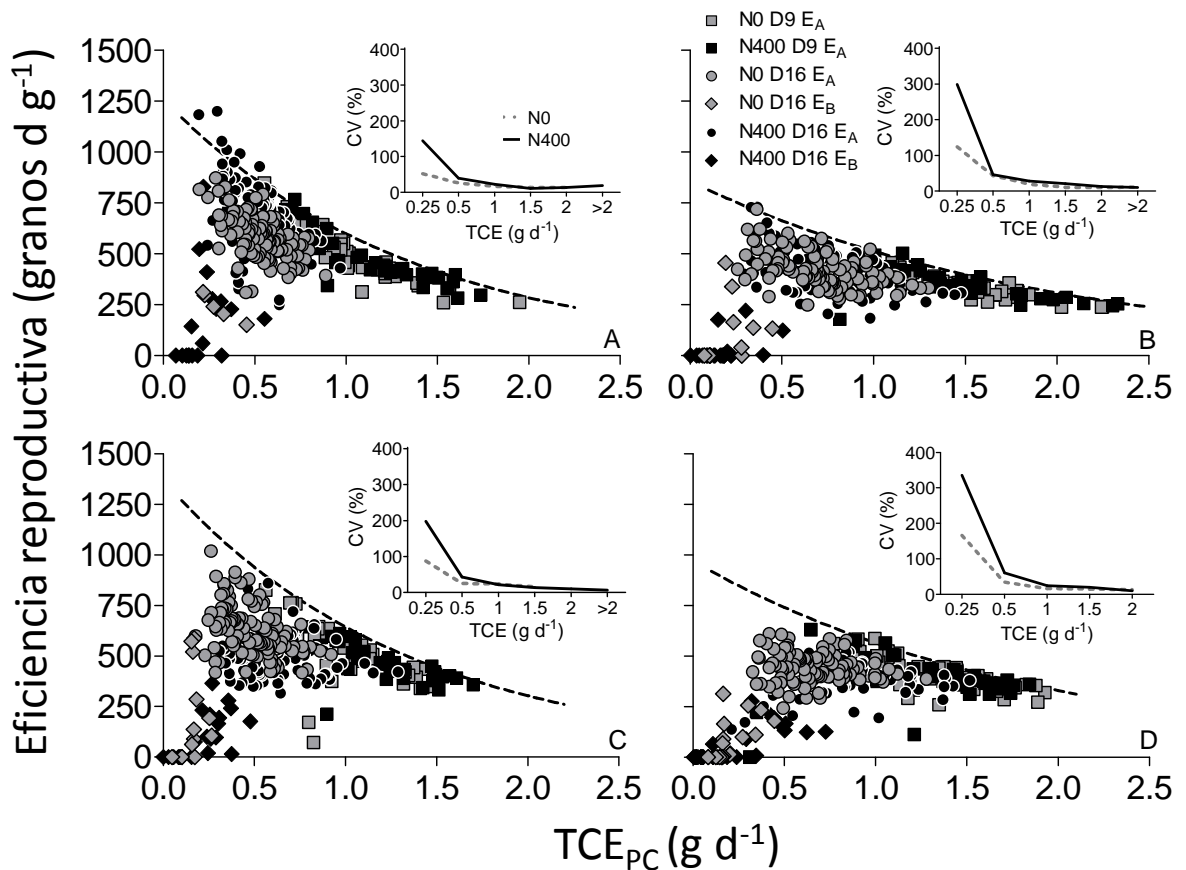


Figura 3.6. Relación entre la eficiencia reproductiva (ER) y la tasa de crecimiento de la espiga apical alrededor del período crítico para la determinación del número de granos por planta (TCE_{PC}) para los genotipos Ax820 (A y B) y Xpa56029 (C y D) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha^{-1}) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) $pl\ m^{-2}$ para los experimentos, Exp2 (2010-11; A y C) y Exp3 (2011-12; B y D). Líneas punteadas indican la función de frontera entre la ER y TCE_{PC} para Ax820 en Exp2 $y=1258.2 \cdot \exp(-0.74x)$; $r^2=0.93$; $p<0.0001$ y Exp3 $y=856.5 \cdot \exp(-0.51x)$; $r^2=0.97$; $p<0.0001$ y para Xpa56029 en Exp2 $y=1369.2 \cdot \exp(-0.75x)$; $r^2=0.97$; $p<0.0001$ y Exp3 $y=970.5 \cdot \exp(-0.54x)$; $r^2=0.94$; $p<0.0001$. Figuras insertas representan la relación entre el coeficiente de variación de la ER a intervalos de TCE_{PC} para distintos niveles de N.

La línea de frontera (Figura 3.6) representa la relación negativa entre la máxima eficiencia reproductiva y la TCE_{PC} . La mayoría de las plantas E_A de D9 en ambos genotipos (ca. 21 de 26 y 17 de 19 datos en Exp2 y 16 de 21 y 10 de 13 datos en Exp3 para Ax820 y Xpa56029, respectivamente) estuvieron ubicadas sobre dicha línea de frontera. Las plantas E_A de D16 exhibieron un mayor residuo promedio (i.e., diferencia entre la ER observada y la línea de frontera) que las plantas E_A de D9 en ambos experimentos. Estas diferencias entre densidades fueron mayores en Xpa56029 (ca. -95 vs -340 en Exp2, y -9 vs -235 granos $d\ g^{-1}$ en Exp3 para D9 y D16, respectivamente) que en Ax820 (ca. -60 vs -

213 en Exp2 y -47 vs -171 granos d g⁻¹ en Exp3 para D9 y D16, respectivamente) destacando una significativa interacción D*G (p<0.01). En N0-D16 de Exp2, las plantas E_A de Ax820 presentaron un mayor residuo (ca. -264.5 granos d g⁻¹) que en N400-D16 (ca.-162 granos d g⁻¹) (interacción N*D*G; p<0.05; datos no mostrados).

Entre jerarquías de plantas extremas en D16, las plantas E_A exhibieron en ambos experimentos una mayor ER que las plantas EB_{ZL} (ca. 78 y 85% superior en Exp2 y Exp3; respectivamente) y EB_{ZP} (79 y 93% superior en Exp2 y Exp3; respectivamente) en N400-D16 y que las plantas E_B en N0-D16 (63 y 72% superior en Exp2 y Exp3; respectivamente). Por esta razón, los residuos fueron mayores (0.01>p<0.05) en las jerarquías de plantas E_B que en las plantas E_A. No obstante, las diferencias entre jerarquías fueron mayores en N400 (residuos ca. -145.5 para E_A y -928.6 granos d g⁻¹ para EB_{ZL} y EB_{ZP}) que en N0 (residuos ca. -162 para E_A y -791.4 granos d g⁻¹ para EB_{ZL} y EB_{ZP}). En N400, las tres jerarquías de plantas en Exp2 (p<0.01) o las plantas E_A y EB_{ZP} en Exp3 (interacción G*J; p<0.05) del genotipo Xpa56029 exhibieron mayores residuos que las de Ax820. Tales diferencias entre jerarquías de plantas debido al genotipo y nivel de N explicaron la mayor variación planta-planta de la ER (cuantificada como el CV%) observada en N400 respecto a N0 y en Xpa56029 que en Ax820 en ambos niveles de N edáfico a TCE_{PC} ≤ 0.5 g d⁻¹ (i.e., insertos en la Figura 3.6).

3.3.5. RELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS DE LAS FUNCIONES DE TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO Y LA VARIABILIDAD POBLACIONAL DE LA BIOMASA AÉREA POR PLANTA EN POSTFLORACIÓN

A pesar de que el desarrollo de asimetrías negativas de la B_F en N400-D16 (Figura 3.3) fue particularmente promovido por la presencia de plantas E_B con reducida TCP_{PC} ubicadas en la zona plateau de las DMF (Figura 3.4 G y H), los parámetros de las funciones DMF permitieron cuantificar las variaciones en el coeficiente de asimetría de toda la población en D16 para ambos niveles de N. El 99% de las variaciones en el coeficiente de asimetría fueron explicados (p<0.001) por el intercepto de las DMF ajustadas para las plantas E_B (Figura 3.7). Un modelo bi-lineal fue ajustado para la relación entre las variables mencionadas, con un punto de quiebre que correspondió a un valor de intercepto de DMF cercano a -1.24±0.05 (parámetro C de la función bi-lineal; Figura 3.7). Por debajo de dicho punto de quiebre, el coeficiente de asimetría de la B_F disminuyó

marcadamente a una tasa de 0.9 puntos por cada unidad de cambio en el intercepto de las DMF de las plantas E_B .

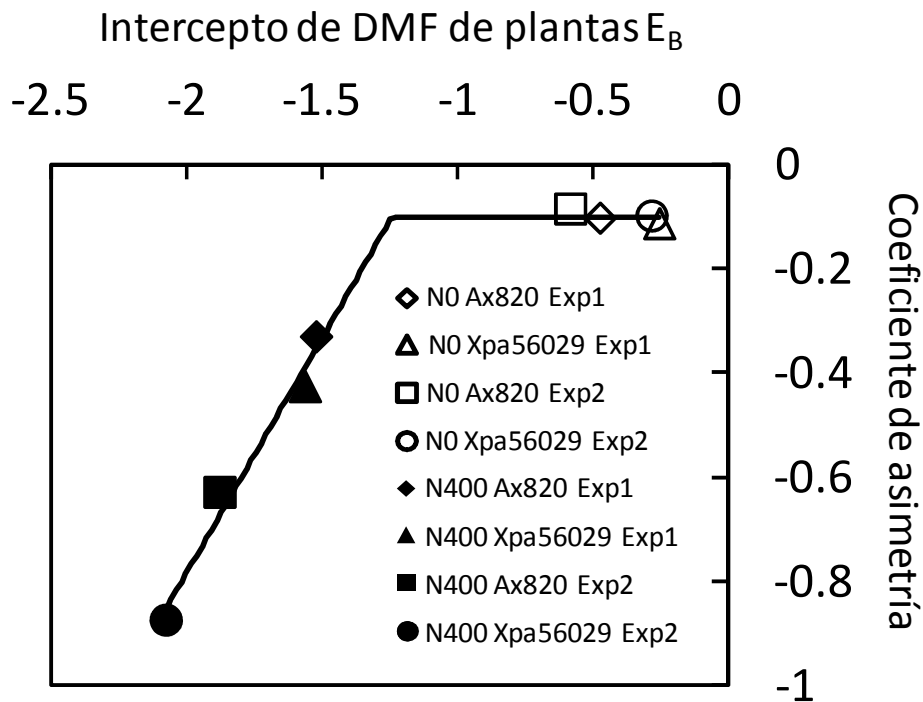


Figura 3.7 Relación entre el coeficiente de asimetría de las distribuciones de frecuencia de la biomasa en post-floración en D16 (B_F ; $+100^\circ\text{C}$ día de R1) y el intercepto de las funciones lineales ajustadas para describir la tamaño dependencia de la tasa de crecimiento durante el período crítico de las plantas con baja eficiencia de fijación de granos (plantas E_B , parámetros en la Tabla 3.5). Símbolos insertos representan dos genotipos de maíz, Ax820 y Xpa56029, cultivados en dos densidades de siembra, 9 (D9) y 16 (D16) pl m^{-2} y dos niveles contrastantes de nitrógeno, sin aplicación (N0) y 400 kg N ha^{-1} (N400) durante los Exp2 y Exp3 (Exp2, 2010-11 y Exp3, 2011-12). La línea continua indica el ajuste del modelo bi-lineal; coeficiente de asimetría = $a + b * c$ para $x > c$; $a + b x$ para $x \leq c$, donde x es el intercepto de los modelos lineales ajustados para las relaciones de tamaño dependencia del crecimiento (DMF) en plantas E_B y c es el umbral de cambio de pendientes de la función bi-lineal. Los coeficientes del modelo fueron $a = 1.02$; $b = 0.9$ y $c = -1.24$, $r^2 = 0.99$, $p < 0.0001$.

La ruptura de la alometría (AB) fue mayor en N400 que en N0 y en Xpa56029 que Ax820 y estuvo negativamente asociada ($r^2 = 93\%$) con el intercepto de las DMF ajustadas para las plantas E_B (Figura 3.8). La fuerte asociación entre estas variables fue explicada por las mayores diferencias entre los interceptos de las DMF ajustadas para las plantas E_A y E_B (e.g. Figura 3.4, G y H en N400 vs E y F en N0), es decir, mientras que los interceptos de la DMF de las plantas E_A se encuentran cercanos a cero en todos los tratamientos, la magnitud del desplazamiento de las DMF de las plantas E_B hacia la derecha de la relación

TCP_{PC} y B_I (i.e., interceptos mas negativos) modulado por la disponibilidad de N edáfico y genotipo, determina la diferencia entre jerarquías de plantas en las DMF y esto impacta sobre la magnitud de AB.

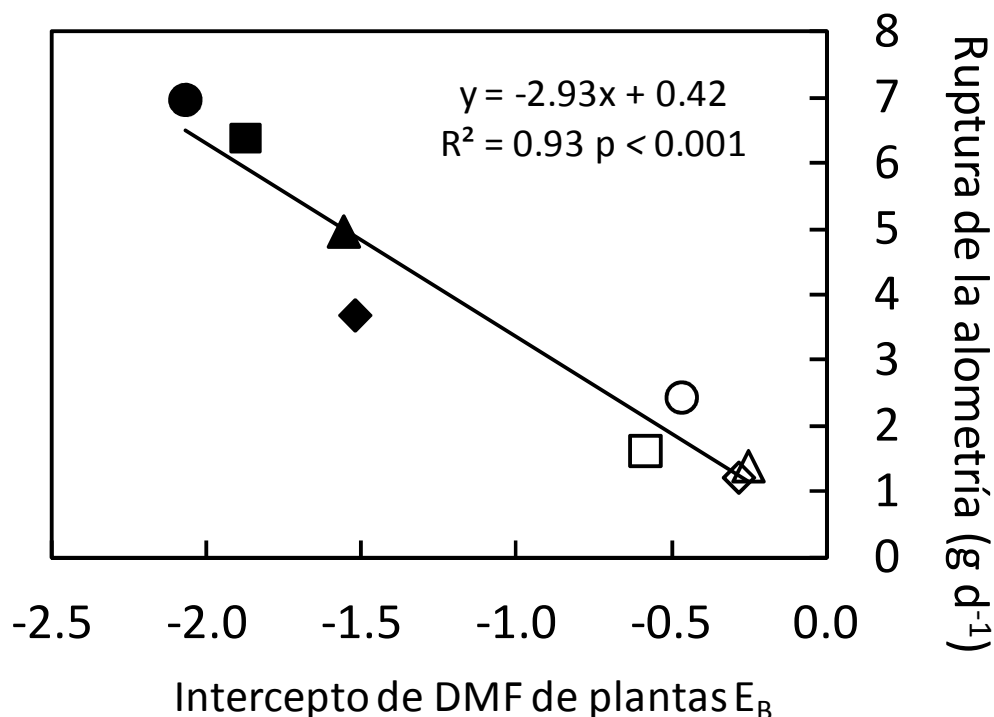


Figura 3.8. Relación entre la ruptura de la alometría en D16 (AB, g d⁻¹) y el intercepto de los modelos lineales ajustados para las relaciones de tamaño dependencia del crecimiento (DMF) en plantas de maíz con baja eficiencia de fijación de granos (plantas E_B; parámetros en Tabla 3.5). Genotipos de maíz, Ax820 y Xpa56029, cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻² durante los Exp2 (2010-11) y Exp3 (2011-12). La ruptura de la alometría indica la inhabilidad de las plantas con baja eficiencia de fijación de granos para crecer en proporción a su tamaño inicial BI (biomasa en prefloración; -100°C día de R1) (la forma de cálculo es presentada en el texto; AB, ecuación 3.1). Símbolos como en la Figura 3.6.

3.4. DISCUSIÓN

En el presente capítulo, se analizó la tamaño dependencia de la TCP_{PC} , la estructura resultante de la B_F al final del período crítico y la ruptura de la alometría entre el crecimiento de la espiga y el crecimiento de la planta, en poblaciones de individuos de maíz cultivadas a través de gradientes en la oferta de recursos que comúnmente modifican la competencia entre plantas, i.e. radiación solar por planta y disponibilidad de N edáfico. Desde una perspectiva agronómica, la maximización del rendimiento por unidad de área involucra incrementar la captura de recursos a nivel de canopeo, en desmedro del crecimiento individual de las plantas, pero sin afectar drásticamente la habilidad de los individuos del stand en fijar granos (Andrade *et al.*, 2005). Desde una perspectiva ecológica, sin embargo, maximizar el rendimiento a través de canopeos con altas capturas de radiación puede involucrar una respuesta del tipo “trade-off” puesto que los individuos pueden cambiar sus patrones de partición para optimizar su habilidad competitiva en la captura de recursos reduciendo la asignación de asimilados a otros órganos (Weiner, 2003) como los reproductivos y/o las raíces.

3.4.1. LAS RELACIONES DE TAMAÑO DEPENDENCIA DEL CRECIMIENTO MODULAN LOS PROCESOS DE ESTRUCTURACIÓN EN TAMAÑOS DE LA BIOMASA POR PLANTA HACIA EL FINAL DEL PERÍODO CRÍTICO

En una primera aproximación, se investigaron las funciones de tamaño dependencia del crecimiento ya que se conoce que el tipo de asociación entre el tamaño inicial y el crecimiento durante la etapa subsiguiente inmediata controla los patrones de desarrollo de jerarquías de plantas en una población (Westoby, 1982; Hara, 1984a; b; Vega y Sadras, 2003). En este estudio, se demostró una fuerte relación alométrica y lineal entre la TCP_{PC} y B_I en D9 y entre jerarquías de plantas en N0-D16 (Figura 3.4) que condujo al desarrollo de distribuciones poblacionales normales, menor variabilidad planta-planta y coeficientes de asimetría de la B_F cercanos a cero. Estos resultados son consistentes con modelos teóricos propuestos por varios autores (Westoby, 1982; Hara, 1984a; b; Weiner, 1990) y refuerzan el concepto de una predominante simetría en la competencia entre plantas o adquisición de recursos en cultivos de maíz en densidades cercanas a la óptima (i.e., D9), como fuera propuesto en trabajos previos (Vega y Sadras, 2003) y en ambientes no fertilizados a densidades supra-óptimas. A diferencia de lo mencionado, la combinación de menor radiación solar disponible por planta (D16) y el agregado de fertilizante nitrogenado

(N400) aumentó la proporción de plantas con una reducida ER en la población (Capítulo 2) e incrementó la variabilidad planta-planta de la ER a bajas TCE_{PC} (Figura 3.6). Sin embargo, es de destacar que las plantas E_B no necesariamente fueron las de menor B_I y B_F (Figura 3.2. y 3.4 G y H). Dichos individuos con moderada B_I pero baja TCP_{PC} en comparación con las plantas E_A , debieron ser modelados con una segunda función DMF de tipo plateau-lineal. La existencia de dos funciones DMF en la población con N400 en D16 es indicativa de una excesiva competencia intra-planta que altera los cambios en los patrones alométricos de partición de asimilados hacia órganos reproductivos (Figura 3.5) que no estuvieron necesariamente asociados con el tamaño inicial, sino probablemente con la estrategia de cada planta individual para mejorar la captura de luz en la prefloración. En este Capítulo, los esfuerzos para demostrar estadísticamente que la población puede dividirse en, al menos, dos grupos de individuos con diferentes DMF (Tabla 3.5) permitió respaldar la noción de los procesos que conducen a una fuerte ruptura de la alometría. Hasta el presente, múltiples DMF dentro de una misma población nunca habían sido reportadas, particularmente para cultivos de importancia agronómica. Aun cuando existen modelos ecológicos teóricos que proponen diferentes tipos de DMF (Westoby, 1982; Hara, 1984a; b; Weiner, 1990), nunca se había hipotetizado (ni demostrado) la coexistencia de individuos con diferentes trayectorias de crecimiento. En resumen, la existencia de diversos B_I umbrales (B_T) para el subsecuente crecimiento (Tabla 3.5 y Figura 3.4 G y H) y una fuerte ruptura de la alometría en N400-D16 (Figura 3.8) fueron procesos que en conjunto explicaron los incrementos en la desigualdad en tamaños entre los individuos de una misma población (i.e. altos coeficientes Gini de la B_F ; Tabla 3.4) y que, probablemente, resultaron de un cambio en la competencia por recursos de tipo simétrica (en N0) a asimétrica (N400) en densidades supra-óptimas. En consecuencia, los procesos modulados por la mayor disponibilidad de N descritos en este capítulo refuerzan y permiten explicar el incremento en la desigualdad entre plantas y desarrollo de bimodalidad del NGP y la mayor frecuencia de plantas E_B en la población, registrados en madurez fisiológica (Capítulo 2).

Estudios previos reportaron una alta variabilidad planta-planta de la biomasa aérea en floración y post-floración en híbridos de maíz cultivados en alta densidad de plantas y estrés por N (Boomsma *et al.*, 2009; Caviglia y Melchiori, 2011; Rossini *et al.*, 2011). Como fuera discutido en el Capítulo 2, la divergencia entre los estudios mencionados y los

resultados expuestos en esta tesis podrían explicarse por diferencias asociadas con el ambiente que el cultivo explora en siembras tardías (i.e., mayores temperaturas y mayor disponibilidad de N edáfico durante el PV) y la respuesta de la expansión foliar a la fertilización N, que cambia y/o modifica los procesos de competencia entre plantas por el recurso lumínico.

Un objetivo adicional de este Capítulo, fue establecer conexiones entre los parámetros de las funciones DMF y los descriptores del desarrollo de desigualdad en tamaños, tales como el coeficiente de asimetría (Figura 3.7) y la ruptura de la alometría (Figura 3.8), particularmente en las poblaciones de plantas cultivadas en D16. Se detectó que el intercepto de las DMF ajustadas para las plantas E_B en ambos niveles de N en D16 explicó la variabilidad de ambos descriptores de desigualdad. Cuando el intercepto fue más negativo, el coeficiente de asimetría también se hizo más negativo, aspecto que explicó el cambio de las distribuciones poblacionales de la B_F desde normales a fuertemente asimétricas (Figura 3.7) y el aumento del grado de ruptura de la alometría (Figura 3.8).

Aunque los genotipos Ax820 y Xpa56029 fueron caracterizados como contrastantes en su arquitectura del canopeo y en su respuesta a la densidad y al agregado de N, un único modelo pudo capturar variaciones en la asimetría de la B_F (Figura 3.7) y la ruptura de la alometría (Figura 3.8) en ambos niveles de N y experimentos, a partir de un parámetro de la DMF de las plantas de E_B .

3.4.2. FACTORES POTENCIALMENTE INVOLUCRADOS EN LA NATURALEZA DE LA COMPETENCIA

La competencia entre plantas modulada por la disponibilidad de luz y N edáfico generó un amplio rango de B_F , aunque distintivos patrones de variación entre plantas emergieron de acuerdo con la intensidad de la competencia. En D9, la desigualdad en tamaños fue baja, independientemente del nivel de N, probablemente por una mayor disponibilidad de radiación por planta y un menor grado de superposición foliar entre plantas vecinas (Schwinning y Weiner, 1998). En densidades supra-óptimas, los patrones de competencia encontrados sugieren que i) la competencia por recursos lumínicos y edáficos interactúa afectando el proceso global de competencia (Cahill Jr, 1999), y ii) la disponibilidad de N modula el grado de asimetría de la competencia por luz.

La simetría, o comparativamente reducida asimetría, en la competencia por luz observada en N0-D16 respalda con evidencia supuestos de estudios teóricos que sugieren que la competencia por luz no siempre es asimétrica (Yokozawa y Hara, 1992). Es ampliamente aceptado que la restricción de N actúa reduciendo el crecimiento, tamaño o altura de todas las plantas de un stand. Estos procesos limitarían las interacciones competitivas entre individuos, reduciendo la divergencia en tamaños y por lo tanto, aliviando el estrés por alta densidad (Morris y Myerscough, 1984, 1985; Reader, 1990; Weiner, 1990). En este estudio, la menor B_F de plantas E_A en N0-D16 comparado con las plantas E_A de N400 (Tabla 3.2) fue explicada principalmente por una reducción de la TCP_{PC} por unidad de B_I en las primeras (i.e., tasa de crecimiento relativa; Tabla 3.5), explicando la menor desigualdad en tamaños entre plantas en los tratamientos sin fertilizar de alta densidad.

Coefficientes de asimetría negativos en B_F , asociados con la presencia de individuos fuertemente suprimidos en N400-D16 (Figura 3.2 y Figura 3.4 G y H), sugieren que la mayor disponibilidad de N incrementó la competencia por luz desde estadios tempranos de crecimiento (i.e. V4 – V7; Maddonni y Otegui, 2004). Un segundo factor que acentuó la desigualdad en tamaños en N400-D16 fue la habilidad de las plantas E_A en incrementar la TCP_{PC} por unidad de B_I (pendientes de las funciones DMF; Tabla 3.5), posiblemente porque mejoraron la intercepción de luz por unidad de área foliar o biomasa (Anten y Hirose, 1998), i.e. competencia asimétrica por luz, lo que les da una ventaja comparativa en la absorción de N (Ciampitti y Vyn, 2011) y/o eficiencia en el uso de la radiación (Uhart y Andrade, 1995a).

3.4.3. CONSECUENCIAS DE LA COMPETENCIA POR RECURSOS SOBRE LA EFICIENCIA REPRODUCTIVA

En estudios previos, un valor umbral de TCP_{PC} cercano a $1 \text{ g p}^{-1} \text{ d}^{-1}$ fue fijado para distinguir plantas fértiles de estériles (Andrade *et al.*, 1999; Vega *et al.*, 2001a; Maddonni y Otegui, 2004). Este estudio agrega evidencias para demostrar que individuos con baja TCP_{PC} no son necesariamente los más pequeños en prefloración. Muchos individuos E_B alcanzaron en prefloración similares B_I que las plantas E_A pero tuvieron bajas TCP_{PC} . Asimismo, fue posible encontrar individuos que aun creciendo a tasas relativamente superiores ($\cong 2 \text{ g pl}^{-1} \text{ d}^{-1}$) al umbral de TCP_{PC} para fijación de granos también pueden

resultar estériles o tener una reducida eficiencia de fijación de granos (Figura 3.4 G y H). Ambos procesos demuestran la ruptura de la alometría del crecimiento reproductivo que fue al menos parcialmente, independiente de la biomasa al inicio del período crítico de fijación de granos. La ruptura de la alometría, que se asocia con disminuciones en la partición y/o en la eficiencia reproductiva durante el período crítico de fijación de granos podría originarse más tempranamente en respuesta a cambios en la calidad de luz (reducciones en la relación R/RL), involucrando incluso mecanismos de detección de plantas vecinas y síndromes de escape al sombreado en ambientes de alta competencia intra-específica. Es probable que, al menos en un cierto grupo de individuos, cambios en los patrones de crecimiento sean mecanismos para evitar el sombreado entre plantas (Ballaré *et al.*, 1987; 1990; Maddonni *et al.*, 2002). Es probable que estas plantas “grandes perdedoras” hayan modificado sus patrones de partición de carbono y/o N para dar soporte a la elongación de entrenudos y crecimiento en un aparente trade-off entre el crecimiento vegetativo y reproductivo (Uhart y Andrade, 1995b). A la fecha, aproximaciones para abordar estas conexiones son aún inexistentes en maíz.

En el Capítulo 2 de la presente tesis, se determinó una fuerte variabilidad genotípica en la eficiencia de las plantas E_A para fijar granos en los tratamientos de N400-D16, rasgo que explicó la distinta fijación de granos a nivel de cultivo y la tolerancia diferencial entre genotipos al incremento en la competencia intra-específica. Claramente el genotipo de hábito foliar erecto fue más tolerante al incremento de la densidad de plantas en N400 en términos de fijación de granos. Las principales diferencias de las plantas E_A entre genotipos erectos y planófilos estuvieron asociadas con su mayor tasa de crecimiento relativa (i.e., mayor TCP_{PC} por unidad de B_i) y su menor variabilidad planta-planta de la ER a TCE_{PC} cercanas a umbrales de inestabilidad (Figura 3.6; Vega *et al.*, 2001b; Rossini *et al.*, 2012).

3.5. CONCLUSIONES

La disponibilidad de N moduló la naturaleza (asimétrica o simétrica) de la competencia por luz, mientras que la intensidad del tipo de competencia dependió de la habilidad del genotipo en tolerar incrementos en la competencia por luz en alta densidad. En relación a esto, rasgos arquitecturales del canopeo como una estructura con hojas planófilas y mayor concentración del área foliar en los estratos superiores del canopeo

como en el Xpa56029 explicarían los procesos descritos en este Capítulo. Procesos de ruptura de alometría alrededor de floración explicarían las causas del incremento en la cantidad de plantas estériles o con una reducida eficiencia en la fijación de granos, los aumentos en la variabilidad poblacional y el desarrollo de bi-modalidad del NGP observadas en madurez fisiológica (Capítulo 2).

La inhabilidad de algunas plantas en crecer en proporción a su tamaño (i.e. ruptura de la alometría) durante el período crítico, y que fueron detectadas en N400-D16, podrían ser la consecuencia de una menor o mayor sensibilidad en la detección de plantas vecinas, mecanismo que posiblemente gobierna la partición de biomasa hacia estructuras reproductivas en etapas anteriores o cercanas al período crítico (rasgo importante a considerarse para el progreso de la mejora genética de la tolerancia al estrés por alta densidad). En el siguiente Capítulo, se indagará si cambios en la calidad de luz en estadios previos al período crítico promueven mecanismos de escape al sombreado diferencial en las distintas jerarquías de plantas con efectos negativos en la partición de foto-asimilados hacia las espigas.

3.6. BIBLIOGRAFIA CITADA

Andrade, F.H., Vega, C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M. and Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*, 39:453-459.

Andrade, F.H., Sadras, V.O., Vega, C.R.C. and Echarte, L. 2005. Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. Their application to crop management, modeling and breeding. *Journal of Crop Improvement*, 14:51-101.

Anten, N.P.R. and Hirose, T. 1998. Biomass allocation and light partitioning among dominant and subordinate individuals in *Xanthium canadense* stands. *Annals of Botany*, 82:665-673.

Anten, N.P.R. and Hirose, T. 2001. Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. *Oecologia*, 129:186-196.

Ballaré, C.L., Sánchez, R.A., Scopel, A.L., Casal, J.J. and Ghersa, C.M. 1987. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell & Environment*, 10:551-557.

Ballaré, C.L., Scopel, A.L. and Sánchez, R.A. 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: and early signal of competition in plant canopies. *Science*, 247:329-332.

Balzarini, M.G., Gonzales, L., Tablada, M., Casanoves, F., DiRienzo, J.A. y Robledo, C.W. 2008. *Infostat. Manual del Usuario*. Editorial Brujas. Córdoba, Argentina.

Berntson, G.M. and Wayne, P.M. 2000. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. *Ecology*, 81:1072-1085.

Boomsma, C.R., Santini, J.B., Tollenaar, M. and Vyn, T.J. 2009. Maize morphophysiological responses to intense crowding and low nitrogen availability: An analysis and review. *Agronomy Journal*, 101:1426-1452.

Cahill Jr, J.F. 1999. Fertilization effects on interactions between above-and belowground competition in an old field. *Ecology*, 80:466-480.

Casper, B. and Jackson, R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:545-570.

Caviglia, O.P. and Melchiori, R.J.M. 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Research*, 122:131-139.

Cerrudo A., Di Matteo J., Fernandez E., Robles M., Pico L.O. and Andrade F.H. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science*, 64:580-587.

Ciampitti, I.A. and Vyn, T.J., 2011. A comprehensive study of plant density consequences on nitrogen uptake dynamics of maize plants from vegetative to reproductive stages. *Field Crops Research*, 121:2-18.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M. y Robledo, C.W. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.

Hall A.J., Lemcoff J.H. and Trapani N. 1981. Water stress before and during flowering in maize and its effects on yield, its components, and their determinants. *Maydica*, 26:19-38.

Hara T. 1984a. Dynamics of stand structure in plant monocultures. *Journal of Theoretical Biology*, 110: 223-239.

Hara T. 1984b. A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, 109: 173-190.

Hara, T. 1986. Effects of density and extinction coefficient on size variability in plant populations. *Annals of Botany*, 57:885-892.

Jandel, S. 2000. TableCurve 2D automated curve fitting and equation discovery, version 5.0. SYSTAT Software San Jose, CA.

Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Andrieu, B., Chelle, M. and Casal, J.J. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology*, 130:1181-1189.

Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research*, 85:1-13.

Morris, E.C. and Myerscough, P.J. 1984. The interaction of density and resource levels in monospecific stands of plants: a review of hypotheses and evidence. *Australian Journal of Ecology*, 9:51-62.

Morris, E.C. and Myerscough, P.J. 1985. Effects of nutrient level on thinning and non-thinning crowding in even-aged populations of subterranean clover. *Australian Journal of Ecology*, 10:469-479.

Morris, E.C. and Myerscough, P.J. 1991. Self-thinning and competition intensity over a gradient of nutrient availability. *Journal of Ecology*, 79:903-923.

Otegui, M.E. and Bonhomme R. 1998. Grain yield components in maize. I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Research*, 56:247-256.

R Development Core Team, 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, ISBN 3-900051-07-0.

Reader, R.J. 1990. Competition Constrained by Low Nutrient Supply: An Example Involving *Hieracium floribundum* Wimm & Grab. (Compositae). *Functional Ecology*, 4: 573-577.

Ritchie, S.W. and Hanway, J.J., 1982. How a corn plant develops. Coop. Extension S., Iowa State University of Science and Technology, Ames, Iowa.

Rossini, M.A., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. *Field Crops Research*, 121:373-380.

- Rossini, M.A., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E., 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N x stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. *Field Crops Research*, 133:90-100.
- Schwinning, S. and Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 113:447-455.
- Sokal, R.R. and Rohlf, J.E. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- Uhart, S.A. and Andrade, F.H., 1995a. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science*, 35:1376-1383.
- Uhart, S.A. and Andrade, F.H., 1995b. Nitrogen deficiency in maize: II. Carbon-nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. *Crop Science*. 35, 1384-1389.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A. and Valentinuz, O.R. 2001a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science*, 41:748-754.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H. and Sadras, V.O. 2001b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research*, 72:163-175.
- Vega, C.R.C. and Sadras, V.O. 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Annals of Botany*, 91:795-805.
- Weiner, J. and Solbrig, O.T. 1984. The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61:334-336.
- Weiner, J. 1985. Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, 66:743-752.
- Weiner, J. and Thomas, S.C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 47:211-222.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 5:360-364.
- Weiner, J. 2003. "Ecology-the science of agriculture in the 21st century." *Journal of Agricultural Science*. 141, 371-377.
- Westoby, M. 1982. Frequency distributions of plant size during competitive growth of stands: the operation of distribution-modifying functions. *Annals of Botany*, 50:733-735.
- Yokozawa, M. and Hara, T. 1992. A canopy photosynthesis model for the dynamics of size structure and self thinning in plant populations. *Annals of Botany*, 70:305-316.

MECANISMOS QUE EXPLICAN EL ESTABLECIMIENTO TEMPRANO DE JERARQUÍAS DE PLANTAS EN MAÍZ: HABILIDAD COMPETITIVA Y RESPUESTAS DE ESCAPE AL SOMBREO

4.1. INTRODUCCIÓN

En el cultivo de maíz, la mayoría de los estudios conducentes a investigar la respuesta a estreses abióticos se han focalizado alrededor de la floración femenina o en el período de llenado de granos, debido a que en estas etapas fenológicas se definen los principales componentes del rendimiento (Aluko y Fischer, 1988; Cerrudo *et al.*, 2013). Múltiples estudios han demostrado que en este cultivo, la relación entre NGP y TCP_{PC} es curvilínea (Edmeades y Daynard, 1979; Andrade *et al.*, 1999; Vega *et al.*, 2001a) y este enfoque ha sido el marco utilizado para interpretar el impacto de factores como la disponibilidad de agua, nitrógeno y radiación por planta (e.g. impacto de la densidad poblacional) sobre la fijación de granos. Con alta disponibilidad de recursos por planta (i.e., altas TCP_{PC}), el número de flores por espiga o la prolificidad (capacidad de algunos genotipos en fijar granos en espigas sub-apicales) explican la variabilidad genotípica en el NGP potencial (Otegui, 1995; Luque *et al.*, 2006). Durante el período crítico, bajas TCP_{PC} se asocian con mecanismos como disminuciones en la partición de biomasa a la espiga ($TCE TCP_{PC}^{-1}$) y en la ER ($NGP TCP_{PC}^{-1}$). Disminuciones en la ER pueden ser atribuidas al bajo crecimiento y desarrollo de estructuras reproductivas como las flores (progreso o sincronía de su desarrollo, Otegui, 1997; Cárcova *et al.*, 2000) o al aumento en el aborto de flores polinizadas (Rossini *et al.*, 2012).

Sin embargo, la no linealidad en la relación NGP vs TCP_{PC} , la existencia de un umbral de TCP_{PC} por debajo del cual las plantas resultan estériles y la alta variabilidad de la partición de biomasa hacia la espiga a bajas TCP_{PC} (Vega *et al.*, 2000; Vega *et al.*, 2001a; b), sugieren que otros factores distintos a la TCP_{PC} estarían involucrados en la determinación del NGP. Maddonni y Otegui (2004) demostraron que, en ausencias de restricciones hídricas o nutricionales, las diferencias entre jerarquías de plantas se inician muy temprano en el ciclo del cultivo (i.e. V4) y se maximizan durante la fase reproductiva

temprana (en V7– V9). Basados en las diferencias en la altura de las plantas de un stand, Maddonni y Otegui (2004) sugirieron que el establecimiento temprano de jerarquías se produce por una mayor habilidad de ciertos individuos (plantas dominantes) en detectar la presencia de sus vecinas a través de cambios en la R/RL desencadenando respuestas foto-morfogénicas (i.e. reorientación de hojas y elongación de tallos) de manera más anticipada que los futuros individuos dominados del stand. Un aumento en la tasa de elongación de los tallos permitiría una mejor posición jerárquica de las hojas en los estratos superiores del canopy, incrementando la captura de luz por unidad de área foliar y, por ende, el crecimiento de las plantas dominantes del stand (i.e., competencia asimétrica por luz). Por otro lado, estudios recientes en la eco-fisiología de malezas demuestran que cambios en la calidad de luz debido a la presencia de malezas en estadios tempranos desencadenan mecanismos de respuesta de competencia entre plantas sin involucrar directamente potenciales limitantes por recursos edáficos (Liu *et al.*, 2009; Page *et al.*, 2010; 2011). Sin embargo, actualmente no existen estudios que hayan indagado en las causas del establecimiento temprano de jerarquías de plantas en maíz cuando ocurren variaciones en la disponibilidad de N y en la radiación por planta (debidas a cambios en la densidad poblacional). En este sentido, dos trabajos documentan una reducción de la variabilidad en el crecimiento de las plantas durante estadios reproductivos tempranos por la adición de N en canopeos de alta densidad de siembra y la menor capacidad de absorción de N de las plantas dominadas establecidas tempranamente (Rossini *et al.*, 2011; 2018). Estas respuestas, fueron variables según la tolerancia del genotipo al aumento en la densidad. Más estudios son necesarios para mejorar la comprensión de las causas que subyacen al establecimiento de jerarquías de plantas desde estadios tempranos de crecimiento, incluyendo i) la caracterización o modelado de las variaciones en los mecanismos de la habilidad competitiva de las plantas de maíz y en las respuestas de escape al sombreado entre las distintas jerarquías de plantas, y ii) el efecto de la interacción de recursos, como la variación simultánea en la disponibilidad de radiación solar y N por planta.

Las respuestas de escape al sombreado son consideradas como una forma de plasticidad fenotípica adaptativa. Debido a que tales respuestas anteceden al momento del inicio de la competencia por recursos (Ballaré *et al.*, 1987; 1990; Liu *et al.*, 2009; Page *et al.*, 2010; 2011), dichos mecanismos pueden conferir tolerancia diferencial al estrés por radiación pero también a otros estreses ambientales. Las clásicas respuestas de escape al

sombreo incluyen: aumentos de la tasa de elongación de entrenudos, cambios en el ángulo de inserción foliar en el tallo, reorientación de hojas en el plano horizontal (azimut), cambios en la partición de foto-asimilados, e incremento de la dominancia apical, entre otras respuestas (Smith y Whitelam, 1997). Existen múltiples estudios en distintas especies y un amplio consenso sobre la relación entre la calidad de luz y los mecanismos de escape al sombreado. En contraste, existe un amplio debate sobre los beneficios de la expresión del escape al sombreado en monocultivos (Ballaré *et al.*, 1997; Rajcan y Swanton 2001; Weiner, 2003). Mientras que estudios empíricos y teorías en el campo de la ecología predicen que las respuestas de escape al sombreado confieren un considerable beneficio a los individuos en ambientes competitivos de alta densidad (Schmitt y Wulff, 1993; Schmitt *et al.*, 2003; Franklin y Whitelam, 2005), otros sugieren que tales respuestas pueden incurrir en varios costos potenciales y límites de plasticidad (DeWitt *et al.*, 1998, Weiner, 2003). Por ejemplo, un incremento en la tasa de elongación de tallos disminuye la disponibilidad de luz en hojas ubicadas en estratos basales afectando los patrones de partición hacia hojas y raíces y posiblemente comprometiendo la captura de recursos edáficos.

Estos aspectos serían particularmente importantes en especies como maíz debido i) a su escasa regulación del área foliar por planta ante aumentos en la densidad y ii) a que la elongación de los entrenudos del tallo coincide con el desarrollo de la espiga, exacerbando la competencia simultánea por asimilados cuando éstos son escasos. Un estudio reciente ha relacionado la tasa de crecimiento de las plantas de maíz en las primeras etapas de la elongación de entrenudos con la tasa de desarrollo de flores en maíz (Rossini *et al.*, 2012). Otros estudios demuestran que la tasa de elongación de entrenudos está correlacionada negativamente con la prolificidad (Xu *et al.*, 2004). Interesantemente, Page *et al.* (2010) demostraron que tratamientos donde la R/RL fue baja debido a la presencia de malezas y en ausencia de competencia por recursos, se produjeron aumentos de la variabilidad planta-planta en los componentes del rendimiento. Las plantas que expresaron respuestas de escape al sombreado fijaron pocos granos y particionaron menos asimilados hacia la espiga.

En el Capítulo 2 de esta tesis, se demostró que el agregado de N aumentó la proporción de plantas con baja eficiencia en la fijación de granos (plantas E_B), la variabilidad planta-planta del NGP y el desarrollo de bi-modalidad en la distribución poblacional de este rasgo, aspectos que resultaron de mayor magnitud en el genotipo Xpa56029 caracterizado por su mayor sensibilidad a la competencia por recursos. En

estrecha asociación con estos resultados, en el Capítulo 3 se estableció que la disponibilidad de N fue el principal factor que moduló la naturaleza de la competencia por luz. El aumento en la desigualdad, la falta de normalidad del tamaño de las plantas durante la post-floración y la ruptura de la alometría entre la biomasa de la planta durante la prefloración y la TCP_{PC} fueron las principales consecuencias de una exacerbada competencia por luz promovidas por el agregado del fertilizante N. Adicionalmente, en el Capítulo 3 se pudo establecer que el tamaño de las plantas durante la prefloración no condiciona necesariamente el éxito reproductivo, como había sido sugerido por otros autores (Maddonni y Otegui, 2004); ya que plantas aún eficientes en la captura de luz y conversión en biomasa presentaron fuertes caídas de la partición hacia destinos reproductivos. Estos efectos fueron de mayor magnitud en el genotipo Xpa56029. Por consiguiente, resulta de interés investigar si las caídas en la partición de biomasa y la naturaleza de la competencia simétrica/asimétrica modulada por el N que resultan visibles y evidentes durante el periodo crítico, están asociadas a respuestas foto-morfogénicas que ocurren tempranamente en el ciclo del cultivo.

4.1.1. Hipótesis

En base a los antecedentes planteados, la hipótesis a probar en el presente capítulo es:

Hipótesis 4. Entre individuos de una misma población de maíz, existe variabilidad en los rasgos foto-morfogénicos asociados con el síndrome de escape al sombreado que modulan las interacciones no competitivas al inicio del establecimiento de jerarquías de plantas que determinan su éxito reproductivo alrededor del período crítico para la fijación de granos.

4.1.2. Objetivos específicos

- 4. Caracterizar el ambiente lumínico percibido por las plantas de maíz en estadios tempranos de crecimiento en densidades de siembra contrastantes (cercanas a la óptima y supra-óptimas) bajo ofertas contrastantes de N edáfico.*
- 5. Determinar si las distintas jerarquías de plantas exhiben diferencias en las respuestas al síndrome de escape al sombreado y como éstas determinan su*

crecimiento, la partición de foto-asimilados hacia la espiga y la fijación de granos establecidos en el período crítico de determinación del NGP.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

En el presente capítulo, se analizan datos provenientes del Exp3 donde se evaluaron los dos genotipos más contrastantes en su respuesta en los Exp1 y Exp2 (Ax820 y Xpa56029). El diseño experimental y los diferentes tratamientos fueron detallados en el Capítulo 2.

4.2.2. CARACTERIZACIÓN DE LA CALIDAD DEL AMBIENTE LUMÍNICO

La calidad de luz del espectro lumínico estimada en base a las bandas del R (660 nm) y RL (730 nm) dentro del canopeo fue cuantificada durante estadios vegetativos tempranos (i.e., V6 y V9). Se utilizaron sensores de dos canales con filtros de banda estrecha centrados en los 660 nm y 730 nm (Sky instruments). La R/RL fue cuantificada como el cociente de la lectura entre ambas bandas. Se construyeron unidades de medición compuestas por cuatro sensores de los cuales i) dos sensores R/RL, distanciados a 60 cm, estuvieron orientados de manera vertical para medir la calidad del espectro lumínico proveniente del ingreso de la radiación a través del canopeo, i.e., calidad de la luz transmitida (R/RL_T) y ii) los dos sensores R/RL restantes, distanciados a 60 cm, estuvieron orientados hacia las plantas para cuantificar la calidad de luz reflejada por las plantas de la hilera adyacente (R/RL_R). Cada grupo de sensores fue colocado en los surcos centrales de cada unidad experimental, posicionada a una distancia de 0.35 m del surco adyacente (i.e. mitad del entresurco) y a una altura de 10 cm del suelo.

Las mediciones de calidad de luz fueron realizadas en días soleados alrededor del mediodía (entre las 11:00 am y 13:00 pm) cuando el cultivo alcanzó el estadio fenológico de V6. Adicionalmente, en el estadio de V9/V10 se cuantificó la calidad de la luz a lo largo de un día completo (desde las 9:00 am a 20:00 pm) ubicando los sensores en los estratos basales del canopeo.

4.2.3. CARACTERIZACIÓN DE JERARQUÍAS DE PLANTAS

Las jerarquías de plantas fueron establecidas en base a la eficiencia de los individuos para fijar granos, según lo detallado en Capítulo 2. Según el N disponible en suelo, las plantas E_B difirieron en su biomasa al inicio del período crítico y en su crecimiento tamaño-dependiente (Capítulo 3; Figura 3.4). Por ello, entre dos (E_B y E_A) y tres (E_A , EB_{ZL} y EB_{ZP}) jerarquías fueron distinguidas, respectivamente en N0 y N400. En N400, el umbral B_T de las relaciones de tamaño dependencia de la TCP_{PC} a la B_I (funciones DMF; Capítulo 3) fue utilizado para clasificar plantas como EB_{ZP} a aquellas plantas con B_I menores a B_T (en la zona del plateau de respuesta), y EB_{ZL} a las plantas con $B_I > B_T$, ubicadas en la zona de respuesta lineal de la DMF.

4.2.4. MEDICIÓN DE RESPUESTAS ASOCIADAS CON EL ESCAPE AL SOMBREO

4.2.4.1.- Altura y diámetro de tallo. Se midió la longitud del tallo hasta la lígula de la última hoja totalmente expandida y los diámetros máximos y mínimos a la altura de la base del tallo para la cuantificación de la relación altura/diámetro del tallo (A/D). Las mediciones fueron realizadas durante los estadios fenológicos de V6, V9, V15 y R1 en plantas individuales identificadas en el estadio fenológico de V2-V3 (Capítulo 3).

Para analizar los parámetros que definen la dinámica de la elongación de tallos en el tiempo (Figura 4.1), se ajustó para cada individuo una función de tipo logística (Ec. 1) entre su altura y el tiempo térmico acumulado hasta cada estadio mencionado.

$$\text{Altura (cm)} = \frac{A_F}{1 + \exp[\mu A(\mathcal{T} - t)]} \quad (\text{Ec. 1})$$

donde A_F es la altura final, μA es la máxima tasa de elongación específica en la fase de crecimiento exponencial ($^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), t el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo y \mathcal{T} es el tiempo requerido para alcanzar el 50% de la A_F .

Además de los parámetros de la Ec. 1, se calcularon dos parámetros adicionales que permiten cuantificar la máxima tasa de elongación de tallos en el punto de inflexión de la curva (TE_{MAX}) y la duración de la fase exponencial (T_0) (Figura 4.1).

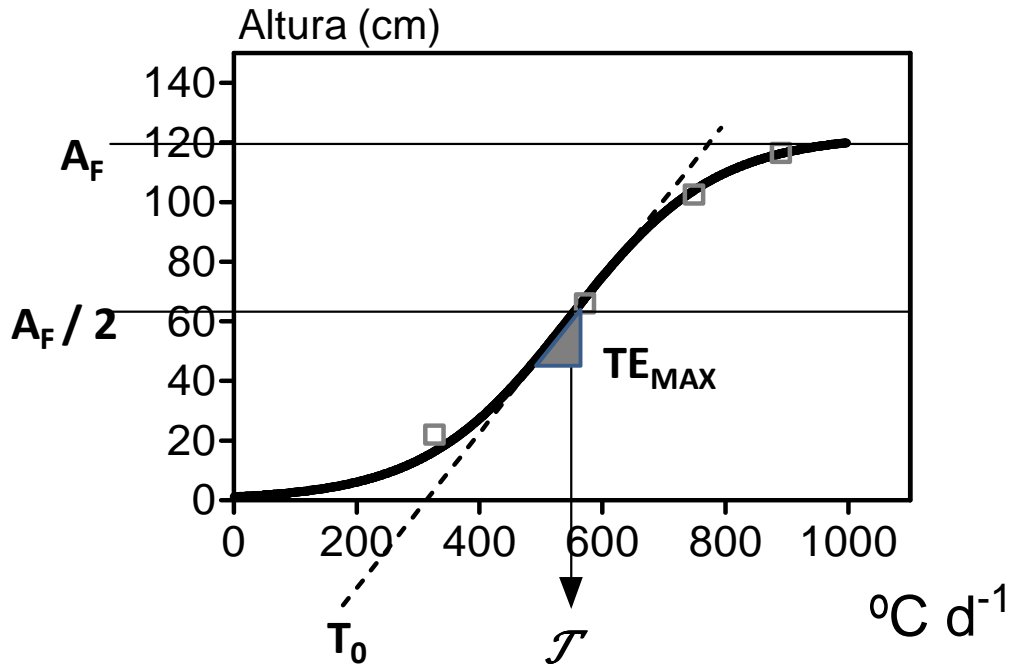


Figura 4.1: Representación gráfica de los parámetros ajustados a la dinámica de la altura en función del tiempo térmico desde la emergencia del cultivo. Los símbolos representan la altura medida en una planta individual.

La TE_{MAX} se calculó a partir de la primera derivada de la Ec. 1 (Ec. 2), mientras que T_0 como el punto de intersección entre la línea tangente al punto de inflexión de la curva y el eje de las abscisas (Ec. 3).

$$TE_{MAX} (\text{cm } ^\circ\text{C d}^{-1}) = \frac{A_F * \mu A}{4} \quad (\text{Ec. 2})$$

$$T_0 (^\circ\text{C d}) = T - \frac{2}{\mu A} \quad (\text{Ec. 3})$$

Adicionalmente, la tasa de elongación de tallos entre los estadios de V9-V15 (TE_{V9-V15}) fue calculada como la pendiente de la relación entre la altura de la planta y el tiempo térmico transcurrido entre el inicio y el fin de cada período y fue relacionada con la altura de planta en V9 (Alt_{V9}). Finalmente, se evaluó la tasa de elongación relativa ($TE_R; \text{cm } ^\circ\text{C d}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) como el cociente entre la TE_{V9-V15} y la Alt_{V9} .

4.2.4.2 Orientación azimutal de las hojas. A partir de V4 y semanalmente, se midió en las plantas individuales identificadas en V2-V3 (Capítulo 3) el azimut de las hojas 4 a 12 (con lígula y aurícula visible) siguiendo la técnica descrita por Maddonni *et al.* (2001b). Brevemente, sobre un círculo de plástico se marcaron 16 sectores ($22^\circ 30'$ por sector) radiales (Figura 4.2). Para facilitar las mediciones se hicieron escotaduras hasta el

centro del círculo plástico a lo largo de la línea comprendida entre 0 y 180° (que representan la hilera de siembra; Figura 4.2) para ubicar el círculo por debajo de la base de la lámina de cada hoja a medir.

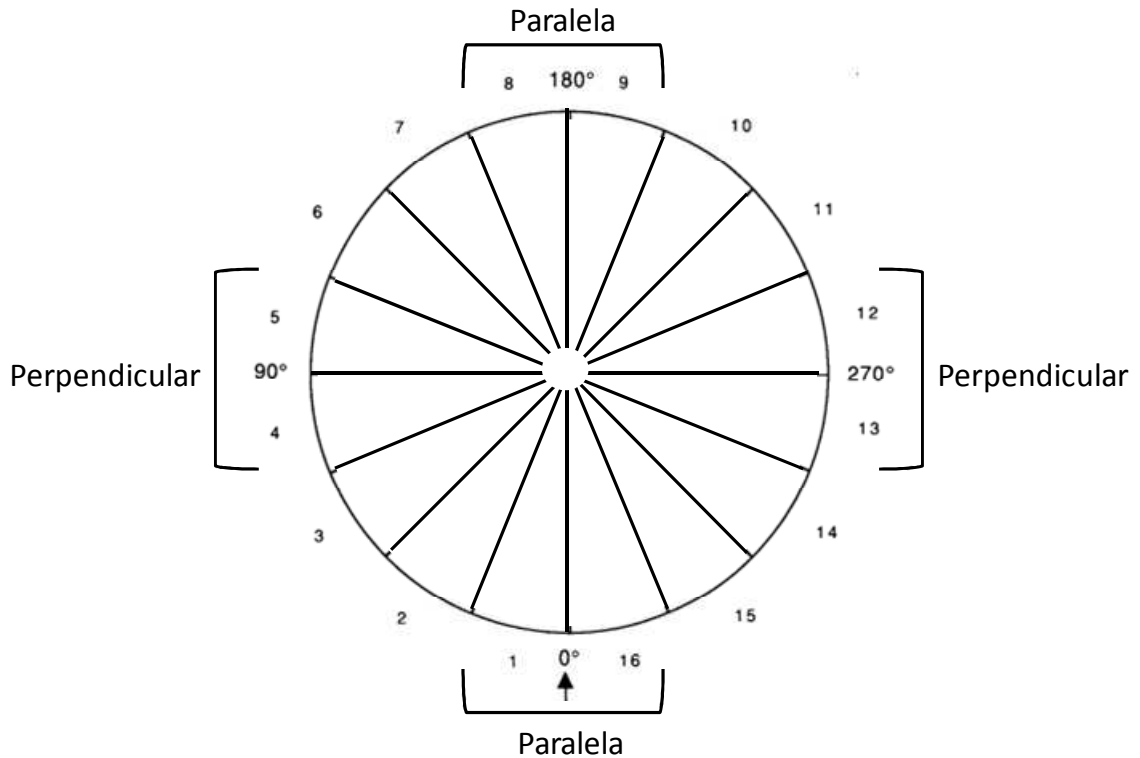


Figura 4.2. Esquema representativo del círculo plástico utilizado para la cuantificación del azimut foliar. Cada sección indica un sector de 22° 30' de longitud. La flecha muestra cómo se ubicó dicho círculo sobre la hilera de siembra. Los sectores 1, 16, 8 y 9 representaron la orientación de las hojas paralela a la línea de siembra y los sectores 4, 5, 12 y 13 la orientación de las hojas perpendiculares a la línea de siembra.

Para el análisis de datos, los 16 sectores se agruparon en 4 sectores de acuerdo a la orientación de las hojas en el plano horizontal. La proporción de plantas de cada jerarquía que ubicaron cada una de sus hojas en los sectores 8-9 y/o 1-16 fueron caracterizadas como paralelas y las ubicadas en los sectores 4-5 y/o 12-13 como perpendiculares dado su patrón de ubicación con respecto a la hilera de siembra y entresurco, respectivamente (Figura 4.2). Los demás sectores conformaron los dos grupos restantes.

4.2.5. ANÁLISIS DE DATOS

El promedio de los rasgos asociados con respuestas de escape al sombreado: parámetros que describen la dinámica temporal de la elongación de tallos (Ec. 1, Ec. 2 y

Ec.3), Alt_{V9} , TE_R , A/D (en cada estadio fenológico) y azimut foliar de cada hoja fueron obtenidos para cada jerarquía de planta identificada en cada tratamiento.

El efecto de los tratamientos N, densidad y genotipo y entre jerarquías de plantas sobre las variables de respuesta al escape al sombreado (con la excepción del azimut foliar) y la R/RL_T y R/RL_R en V6 y para cada momento a lo largo del día en V9 fueron realizados a través de ANOVA.

Para la R/RL_T y R/RL_R en V6 y para cada momento a lo largo del día en V9, el modelo lineal contempló al experimento, la disponibilidad de N, la densidad de plantas y los genotipos como efectos fijos.

Debido a que la cantidad de jerarquías varió entre niveles de N, los ANOVA se realizaron considerando i) los efectos de los tratamientos (i.e. N, densidad y genotipo) sobre las plantas E_A y ii) las diferencias entre genotipos y jerarquías de plantas en cada nivel de N. Para el primer caso, los factores disponibilidad de N, densidad de plantas y genotipo fueron considerados como efectos fijos. Para el segundo, el modelo lineal para cada nivel de N contempló al genotipo, las jerarquías de plantas y la interacción genotipo por jerarquía como un efecto fijo. En todos los casos, la repetición fue considerada como un efecto aleatorio. La dinámica de la A/D fue analizada a través de medidas repetidas en el tiempo.

En todos los casos el ANOVA fue realizado utilizando análisis GLS (generalized least squares, en sus siglas en inglés) de la librería nlme de R version 2.2.11 (R Development Core Team, 2010) para el ajuste de modelos lineales y mixtos con el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011). La comparación de medias fue realizada a través del test LSD de Fisher con un alfa de 0.05.

Para determinar si la proporción con la que cada jerarquía de plantas ubica cada hoja comprende una distribución distinta del azar se utilizó el test chi-cuadrado con un alfa de 0.05 (3 grados de libertad).

La relación entre la TE_{V9-V15} y la Alt_{V9} fue analizada para cada combinación N*D*G a través del ajuste de regresiones lineales y no lineales utilizando el software TABLECURVE (Jandel, 2000). Por último, se analizó la existencia y magnitud de relaciones a través de tratamientos y jerarquías entre la TCP_{PC} e IP (cuantificados y analizados en Capítulo 3) con los parámetros de la dinámica de elongación de tallos de

plantas. Se ajustó más de una función para cada relación cuando la pendiente y/o intercepto entre dos tratamientos difirió significativamente a $p < 0.05$. Para esto, se realizaron análisis de regresión con variables auxiliares dummy (Balzarini *et al.*, 2008) utilizando el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2011).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. DINÁMICA DE LOS CAMBIOS EN LA CALIDAD DE LA LUZ DURANTE ESTADIOS TEMPRANOS

En V6, el ambiente lumínico percibido por las plantas medido al mediodía, no mostró diferencias entre tratamientos en términos de R/RL_T (ca. 0.93) o R/RL_R (ca. 0.39) (Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Calidad de luz transmitida (R/RL_T) y reflejada (R/RL_R) en el estadio de V6 para los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos densidades de siembra, 9 (D9) y 16 (D16) $pl\ m^{-2}$ y dos niveles de N aplicados en post-emergencia, N0 y 400 $kg\ N\ ha^{-1}$.

Nitrógeno (N)	Densidad (D)	Genotipo (G)	R/RL_T	R/RL_R
N0	D9	Ax820	0.98	0.39
		Xpa56029	0.97	0.42
	D16	Ax820	0.98	0.48
		Xpa56029	0.91	0.35
N400	D9	Ax820	0.96	0.46
		Xpa56029	0.85	0.39
	D16	Ax820	0.91	0.28
		Xpa56029	0.92	0.33
N			ns	ns
D			ns	ns
G			ns	ns
N*D			ns	ns
N*G			ns	ns
D*G			ns	ns
N*D*G			ns	ns

ns indica diferencias no significativas ($p>0.05$).

Al momento del estadio fenológico V9-V10, las dinámicas temporales de R/RL a lo largo del día mostraron diferencias entre tratamientos (Tabla 4.2). En primer lugar, y en todos los casos, R/RL_T siguió la misma trayectoria del movimiento del sol (i.e., los valores más altos fueron registrados en la posición cenital solar; momento 3; Figura 4.3 A y B), mientras que R/RL_R fue más constante a lo largo del día (Figura 4.3 C y D) y de menor magnitud que R/RL_T .

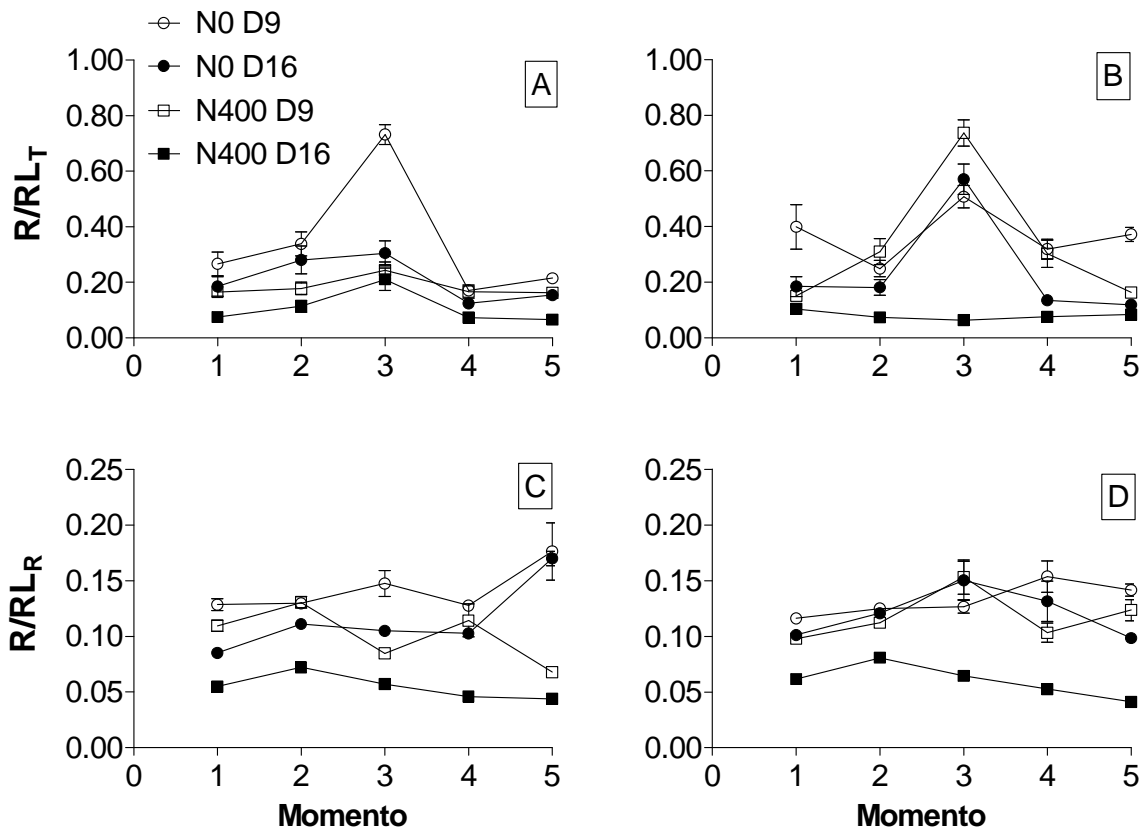


Figura 4.3. Evolución de la calidad de la luz en términos de R/RL transmitida (R/RL_T; A y B) y reflejada (R/RL_R; C y D) a lo largo de un día en el estadio de V9-V10 de los genotipos de maíz Ax820 (A y C) y Xpa56029 (B y D) cultivados en dos densidades de siembra y niveles de N contrastantes, 0 y 400 kg N ha⁻¹. Momentos del 1 al 5 (1 y 2 previos al mediodía, 3 altura máxima solar, 4 y 5 posteriores al mediodía) indican horarios de muestreos a partir de 9:00 am a 20:00 pm.

En general, el aumento en la densidad ($p < 0.001$) y el agregado de N ($p < 0.001$) redujeron $\cong 43\%$ la R/RL_T y $\cong 30\%$ la R/RL_R en todos los momentos evaluados. Los valores más bajos de R/RL_T y R/RL_R fueron registrados bajo la combinación de N400 y D16, en forma similar para ambos genotipos (Figura 4.3). El rango de R/RL_T generado por los tratamientos en el momento 3 (mediodía solar) fue de 0.74 a 0.06. En este momento del día, tanto el agregado de N en D16 como el aumento en la densidad en N400 provocaron la máxima reducción (ca. 89 y 91%; respectivamente) de la R/RL_T en el genotipo Xpa56029 (Figura 4.3B). Para Ax820, en cambio, sólo se registraron reducciones significativas del 57% de la R/RL_T ante el aumento en la densidad en N0 (interacción N*D*G; $p < 0.001$) (Tabla 4.2). Hacia la mañana y la tarde (momentos 1 y 2 y 4 y 5), los efectos de los tratamientos tendieron a ser menores y de menor magnitud que en el momento 3 (Figura 4.3A y B).

Comparado con la R/RL_T, la R/RL_R presentó menor variación entre tratamientos (ca. de 0.05 a 0.13). Para el momento 1 (primera horas de la mañana) el aumento en la densidad generó una mayor disminución de R/RL_R en N400 que en N0 (ca. 25 vs 40% para N0 y N400, respectivamente) (interacción N*D; p<0.01), y en el genotipo Ax820 respecto a Xpa56029 (ca. 27 vs 41% para Xpa56029 y Ax820, respectivamente; interacción D*G; p<0.001). Los efectos de los tratamientos sobre R/RL_R en el momento 2 (media mañana) fueron similares a los del momento 1. Durante el momento 3 (mediodía) y momento 4 (primeras horas de la tarde), la R/RL_R en Xpa56029 fue mayor que en Ax820 en N400-D9 (ca. 0.08 vs 0.15 para Ax820 y Xpa56029, respectivamente) y en D16-N0 (ca. 0.11 vs 0.15 para Ax820 y Xpa56029, respectivamente). En N400-D16, ambos genotipos presentaron similares valores de R/RL_R (ca. 0.06). Consecuentemente, para N400, aumentos en la densidad de siembra registraron mayores reducciones de la R/RL_R al mediodía en Xpa56029 que en Ax820 (ca. 60 vs 25% para Xpa56029 y Ax820, respectivamente en momento 3; interacción N*D*G, p<0.001, y 77 vs 54% para Xpa56029 y Ax820, respectivamente en momento 4; interacción N*D*G, p<0.05) (Tabla 2.4 y Figura 4.3 C y D). Por último, en el momento 5 (últimas horas de la tarde), sólo el aumento en la densidad redujo un 56% la R/RL_R en el Xpa56029 (ca. 0.16 a 0.07 para D9 y D16, respectivamente) (interacción D*G; p<0.05).

Tabla 4.2. ANOVA de la calidad de la luz (R/RL_R y R/RL_T) en diferentes momentos a lo largo de un día (9:00 am a 20:00 pm; momentos 1 al 5) en cultivos de maíz en estadio V9-V10.

Efectos principales e interacciones	R/RL _R					R/RL _T				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
N	***	***	***	†	***	***	***	***	***	***
D	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
G	ns	ns	***	***	ns	ns	ns	***	***	**
N*D	**	***	**	***	ns	ns	ns	**	ns	**
N*G	ns	ns	*	ns	ns	ns	**	**	*	*
D*G	***	***	ns	*	*	ns	*	ns	***	***
N*D*G	ns	ns	***	*	ns	ns	ns	***	ns	***

ns, *, ** y *** indican un nivel de significancia de p>0.05, p<0.05, p<0.01 y p<0.001, respectivamente.

4.3.2. MODIFICACIONES DEL AZIMUT FOLIAR EN DISTINTAS JERARQUÍAS DE PLANTAS

En la densidad de 9 pl m⁻², las plantas de Xpa56029 presentaron casi todas sus hojas dispuestas al azar, independientemente de la condición de N (Figura 4.4), es decir, no

exhibieron una orientación definida hacia el surco o entresurco en 7 de las nueve hojas analizadas. Por el contrario, para el Ax820 se observó en D9-N0 que el 50% de las hojas presentaron una orientación preferentemente perpendicular a la hilera de siembra, con un cambio hacia esta orientación desde la hoja 8. En D9-N400 las plantas del Ax820 presentaron las hojas basales paralelas a la hilera de siembra.

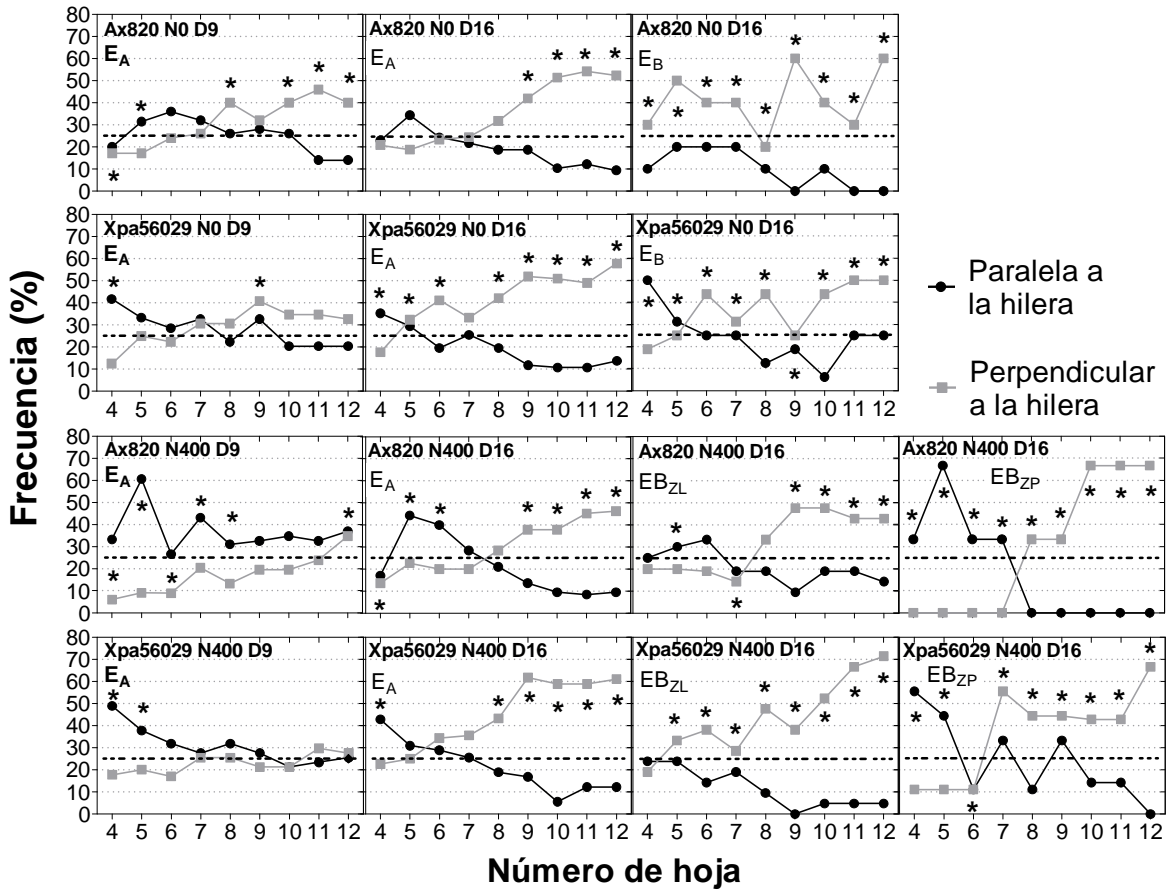


Figura 4.4: Frecuencia de hojas ubicadas en las posiciones 4 a 12 (ésta última hoja es la más próxima a la espiga) a lo largo del tallo orientadas de forma paralela (círculos) y perpendicular (cuadrados) a la hilera de siembra, respectivamente para distintas jerarquías de plantas de los genotipos Ax820 y Xpa56029 cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻². El símbolo * indica diferencias significativas a p<0.05 de una distribución Chi-cuadrado (grados de libertad = 3) para evaluar si las hojas del canopeo se disponen en una distribución distinta del azar. La línea punteada representa la frecuencia del 25% que indica que la distribución de hojas en el plano horizontal se dispone aleatoriamente.

Ante el aumento en la densidad, todas las jerarquías de plantas (E_A, E_B, EB_{ZP} y EB_{ZL}) tendieron a ubicar la mayor proporción de las hojas hacia el entresurco (i.e., disposición perpendicular a la hilera). Sin embargo, las distintas jerarquías exhibieron

diferencias en la cantidad de hojas con re-orientación, siendo esta respuesta dependiente de la sensibilidad del genotipo a cambios en la disponibilidad de N. En ambos genotipos, las plantas E_A en N400-D16 presentaron una orientación perpendicular a la hilera de siembra a partir de la hoja 8 o 9. En contraste, se observó en N0-D16 que las plantas E_A de Xpa56029 presentaron una orientación hacia el entresurco a partir de la hoja 4, mientras que las de Ax820 lo hicieron más tardíamente (i.e. a partir de hoja 9).

Las jerarquías de plantas restantes (i.e. E_B en N0 y EB_{ZP} y EB_{ZL} en N400) difirieron marcadamente en su respuesta respecto a las plantas E_A , ya que registraron cambios en el azimut foliar en casi todas sus hojas. En ambos niveles de N, las jerarquías más suprimidas del stand (i.e plantas E_B en D16-N0 y plantas EB_{ZP} y EB_{ZL} en D16-N400) difirieron en dos aspectos particularmente interesantes: i) las plantas EB_{ZP} de ambos genotipos tendieron a ubicar las hojas hacia la hilera a partir de la hoja 4 a la hoja 6 o 7 (Figura 4.4) cambiando la orientación hacia el entresurco a partir de hoja 6 o 7 a la hoja 12. En contraste, las plantas E_B en N0 de ambos genotipos ubicaron la mayoría de sus hojas hacia el entresurco comparado con las plantas EB_{ZP} de N400 (Figura 4.4) y ii) las plantas EB_{ZL} de Xpa56029 orientaron sus hojas hacia el entresurco de manera más anticipada (i.e., a partir de la hoja 4) que las plantas E_A y EB_{ZP} (i.e., orientación perpendicular a partir de la hoja 7 o 8), en cambio, las plantas EB_{ZL} de Ax820 presentaron un patrón de orientación similar al de las plantas E_A de N400-D16. En resumen, y en función de la cantidad de hojas con cambios en el azimut foliar, las jerarquías de plantas podrían clasificarse en orden de mayor a menor sensibilidad tal como sigue, EB_{ZP} D16-N400 > EB_{ZL} D16-N400 > E_A D16-N400 > E_B D16-N0 > E_A D9-N0 = E_A D9-N400, siendo estas respuestas más acentuadas en Xpa56029 que en Ax820.

4.3.3. RELACIÓN ENTRE LA TASA DE ELONGACIÓN DE TALLOS Y LA ALTURA INICIAL DE LAS PLANTAS

La Figura 4.5 muestra la relación entre la tasa de elongación de tallos durante el período comprendido entre V9 y V15 (TE_{V9-V15}) y la altura al inicio de dicha etapa (i.e. V9; Alt_{V9}) en las poblaciones de plantas cultivadas en alta densidad. En general, los patrones de elongación de tallos fueron alterados por la disponibilidad de N en ambos genotipos. En N0, no existió relación entre las variables mencionadas en ninguna de las dos jerarquías de plantas (Figura 4.5A y D). En N400, la relación TE_{V9-V15} vs Alt_{V9} fue

descripta por una única función polinómica de segundo orden para cada genotipo (Figura 4.5B y C).

Tanto los rangos de Alt_{V9} como los de TE_{V9-V15} explorados fueron distintos entre niveles de N, genotipos y jerarquías de plantas, indicando incrementos en la variabilidad poblacional de ambos rasgos en N400 con respecto a N0 y en Xpa56029 con respecto a Ax820. Dichos cambios fueron más notables en Xpa56029 que en Ax820, y consistieron principalmente en: i) una menor ($p < 0.001$) Alt_{V9} de la jerarquía EB_{ZP} en N400 en comparación con la jerarquía E_B en N0 de Xpa56029 (Figura 4.5C y D), y ii) una mayor ($p < 0.01$) Alt_{V9} de las plantas E_A en Xpa56029 que en Ax820 (Figura 4.5B y D). Interesantemente, existieron variaciones planta-planta en la tasa de elongación relativa ($TE_R = TE_{V9-V15} / Alt_{V9}$) entre jerarquías de plantas, aunque de diferente magnitud según la disponibilidad de N.

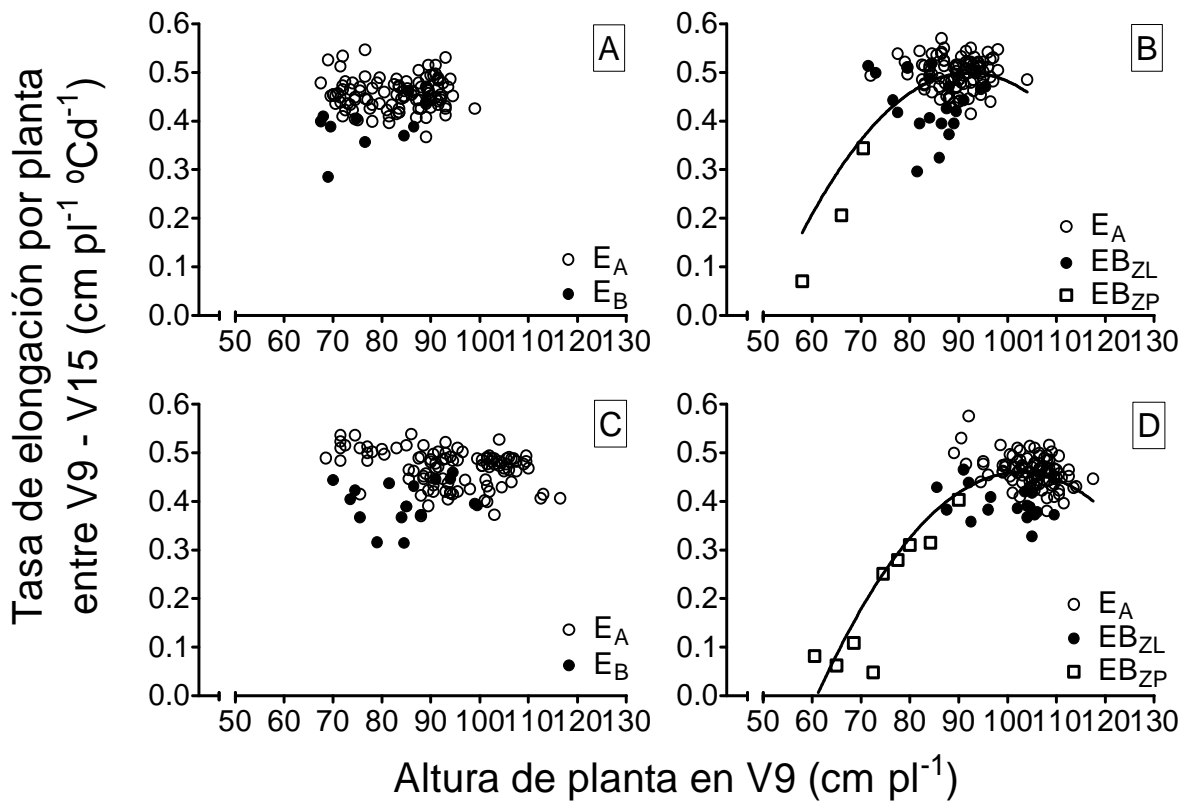


Figura 4.5: Relación entre la tasa de elongación por planta ($cm\ pl^{-1}\ ^{\circ}Cd^{-1}$) entre los estadios fenológicos de V9 y V15 y la altura de cada planta en V9 ($cm\ pl^{-1}$) para distintas jerarquías de planta de dos genotipos de maíz, Ax820 (A y B) y Xpa56029 (C y D) para densidades de $16\ pl\ m^{-2}$ y dos niveles de N contrastantes (A y C: N0, sin aplicación y B y D: N400, $400\ kg\ de\ N\ ha^{-1}$). Líneas sólidas indican el ajuste cuadrático para Ax820 (B) $y = -1.97 + 0.053x - 0.00027x^2$, $r^2 = 0.38$, $p < 0.0001$ y Xpa56029 (D) $y = -2.38 + 0.055x - 0.00027x^2$, $r^2 = 0.70$, $p < 0.0001$.

En N0, ambas jerarquías de plantas exhibieron similares valores de Alt_{V9} y diferentes TE_{V9-V15} , que se tradujo en una TE_R menor ($p < 0.001$) de las plantas E_B (ca. $0.0047 \text{ cm } ^\circ\text{Cd}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) con respecto a las plantas E_A (ca. $0.0053 \text{ cm } ^\circ\text{Cd}^{-1} \text{ cm}^{-1}$). En contraste, las jerarquías EB_{ZP} fueron las de menor Alt_{V9} y TE_R en ambos genotipos (ca. $\sim 0.0027 \text{ cm } ^\circ\text{Cd}^{-1} \text{ cm}^{-1}$). Por otro lado, existió una alta proporción de plantas EB_{ZL} de ambos genotipos (ca. 47 y 52% para Xpa56029 y Ax820, respectivamente) que presentaron una menor Alt_{V9} que la mayoría (ca. $\sim 70\%$) de las plantas E_A (ca. 82.5 vs 91.4 cm pl^{-1} para Ax820 y 99.5 vs 108 cm pl^{-1} para Xpa56029; respectivamente) pero tuvieron similar TE_{V9-V15} que las E_A (ca. 0.48 vs 0.49 $\text{cm pl}^{-1} ^\circ\text{Cd}^{-1}$ para Ax820 y 0.43 vs 0.44 $\text{cm pl}^{-1} ^\circ\text{Cd}^{-1}$ para Xpa56029; respectivamente), por lo que su TE_R fue un ca. $\sim 8\%$ mayor ($p < 0.05$). Este tipo de patrón explicó la curvilinealidad de la relación entre la TE_{V9-V15} y la Alt_{V9} en N400 para ambos genotipos (Figura 4.5B y D).

4.3.4. DINÁMICA DE LA ELONGACIÓN DE TALLOS Y CAMBIOS EN LA ALOMETRÍA DE LA RELACIÓN ALTURA Y DIÁMETRO DEL TALLO

La relación A/D en D16 varió en el tiempo ($p < 0.001$), tendiendo a ser siempre mayor en los estadíos de crecimiento más avanzados (Tabla 4.3) y difirió de acuerdo al genotipo, el tipo de jerarquía y la interacción G*tiempo y Jerarquías*tiempo.

En ambos niveles de N y para cada jerarquía de planta, la relación A/D siempre fue mayor en Xpa56029 que en Ax820 a partir de V9 hasta R1 (interacción G*tiempo; $p < 0.001$).

En N0, las plantas E_B de ambos genotipos presentaron una mayor A/D que las plantas E_A (incrementos de ca. 8-18 %) a partir de V9 (interacción jerarquía*T; $p < 0.001$). En N400, en cambio, las plantas EB_{ZP} de ambos genotipos presentaron una mayor A/D en V6 (promedios de ca. 11.8, 8.8 y 8 cm cm^{-2} para EB_{ZP} , EB_{ZL} y E_A , respectivamente) y una menor A/D en V15 y R1 que las plantas E_A y EB_{ZL} (reducción de A/D promedio de ca. 9 y 19% para V15 y R1, respectivamente) (interacción Jerarquías*tiempo; $p < 0.001$). Las plantas E_A y EB_{ZL} presentaron similares valores de A/D en todos los estadíos.

Tabla 4.3. Evolución en el tiempo (estadios fenológicos de V6, V9, V15 y R1) de la relación entre la altura de planta hasta la lígula de la última hoja expandida y el diámetro en la base del tallo en los genotipos de maíz Ax820 y Xpa56029 cultivados en alta densidad (D16; 16 pl m⁻²) y dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) para distintas jerarquías de plantas.

NN	Densidad	Genotipo	Jerarquías	Relación altura/diámetro			
				V6	V9	V15	R1
N0	D16	Ax820	E _B	11.2	25	56.3	69.8
			E _A	8.5	20.5	51.9	66.9
		Xpa56029	E _B	10	27.3	61.5	81.5
			E _A	8.4	24	56.8	77.4
N400	D16	Ax820	EB _{ZL}	8.7	21.9	50.5	63.8
			EB _{ZP}	11.1	21.7	42.1	50.5
			E _A	7.8	21.1	51.9	66.1
		Xpa56029	EB _{ZL}	8.8	28.7	58.6	76.4
			EB _{ZP}	12.5	30.5	56.4	64.4
			E _A	8.1	26.1	56.8	76.1
				N0	N400		
G				***	***		
Jerarquías				***	***		
Tiempo (T)				***	***		
G* Jerarquías				ns	ns		
G*T				***	***		
Jerarquías*T				***	***		
G*jerarquías*T				ns	ns		

*** indica un nivel de significancia de $p < 0.001$ y ns, no significativo a $p > 0.05$.

La dinámica de la elongación de tallos de las plantas E_A varió entre genotipos y fue afectada principalmente por la densidad de plantas y, en menor medida, por la disponibilidad de N. El incremento de la densidad redujo μA (6%, $p < 0.1$), T (631.7 vs 615.7 °Cd; $p < 0.01$), T_0 (411 vs 382 °Cd; $p < 0.001$), TE_{MAX} de 0.55 a 0.51 cm °Cd⁻¹ ($p < 0.01$). A_F fue menor en D16 que en D9 sólo en Xpa56029 (D*G; $p < 0.1$; Tabla 4.4). A_F de las plantas E_A fue menor (ca ~9 cm) en N0-D16 comparado con N0-D9 y N400-D16 (N*D; $p > 0.1$) y TE_{MAX} fue levemente reducida ($p < 0.1$) en los tratamientos no fertilizados (0.52 vs 0.54 cm °Cd⁻¹ en N0 y N400, respectivamente). Las plantas E_A del genotipo Xpa56029 exhibieron, con respecto a las plantas E_A de Ax820, mayor A_F (ca. 254.7 vs 225 cm, respectivamente) y T (ca. 628.5 vs 618.9 °Cd) y menor μA (0.0084 vs 0.0093 °Cd⁻¹) y T_0 (389 vs 404 °C d⁻¹).

Tabla 4.4. Parámetros de la función logística ajustada a la relación entre la altura de planta y el tiempo térmico desde la emergencia del cultivo para distintas jerarquías de plantas de dos genotipos de maíz (Ax820 y Xpa56029) cultivados en dos niveles de N contrastantes (N0, sin aplicación y N400, 400 kg de N ha⁻¹) y dos densidades de plantas, 9 (D9) y 16 (D16) pl m⁻².

Nitrógeno (N)	Densidad (D)	Genotipo (G)	Jerarquías	A _F	μA	T	T ₀	TE _{MAX}	
N0	9	Ax820	E _A	226.4	0.0095	627.4	416.2	0.54	
		Xpa56029		257.3	0.0085	635.6	399.2	0.55	
N400	16	Ax820	E _B	220.4	0.0088	610.7	384	0.49	
		Xpa56029		246.8	0.0082	627.2	381.8	0.5	
	9	Ax820		224.6	0.0098	628.4	423.5	0.55	
		Xpa56029		258.4	0.0087	635.4	403.5	0.56	
N400	16	Ax820	E _B _{ZL}	228.6	0.0092	608.7	391.7	0.53	
		Xpa56029		256.4	0.0082	616.8	371.8	0.52	
	16	Ax820		E _B _{ZP}	178.8	0.0089	590.3	363.8	0.39
		Xpa56029			211.2	0.0081	611.1	364.9	0.43
N400	16	Ax820	EB _{ZL}	205.7	0.009	599.3	377.1	0.46	
			EB _{ZP}	121.2	0.0095	534.8	319.9	0.28	
		Xpa56029	EB _{ZL}	230.1	0.0083	592	352	0.48	
			EB _{ZP}	119.1	0.0096	510.5	297.4	0.28	
ANOVA ¹		N		ns	ns	ns	ns	†	
		D		ns	†	**	***	**	
		G		***	**	**	**	ns	
		N*D		†	ns	ns	ns	ns	
		N*G		ns	ns	ns	ns	ns	
		D*G		†	ns	ns	ns	ns	
		N*D*G		ns	ns	ns	ns	ns	
ANOVA ²		G		***	***	***	ns	***	
		Jerarquías		***	ns	***	***	***	
		G*Jerarquías		ns	ns	ns	ns	ns	
ANOVA ³		G		*	***	ns	***	ns	
		Jerarquías		***	***	***	***	***	
		G*Jerarquías		ns	***	***	ns	ns	

¹ANOVA para determinar efecto de los tratamientos sobre la plantas E_A

²ANOVA para determinar diferencias entre jerarquías de plantas de los dos genotipos en N0-D16

³ANOVA para determinar diferencias entre jerarquías de plantas de los dos genotipos en N400-D16

Los símbolos †, *, ** y *** indican un nivel de significancia de p<0.1, p<0.05, p<0.01 y p<0.001, respectivamente. ns indica diferencias no significativas a p>0.1.

Interesantemente, todas las jerarquías de plantas exhibieron fuertes variaciones de la dinámica de elongación de tallos. En ambos genotipos, las plantas E_B exhibieron con respecto a las plantas E_A una menor (p<0.001) A_F, T, T₀ y TE_{MAX} en ambos niveles de N

edáfico, aunque la magnitud de la diferencias entre jerarquías fue mayor en N400-D16 que N0-D16 (Tabla 4.4). El parámetro μ_A fue mayor en las plantas E_A que las plantas EB_{ZL} y EB_{ZP} sólo en Xpa56029 (interacción $G*Jerarquías$; $p<0.001$).

Entre genotipos, todas las jerarquías de plantas de Xpa56029 exhibieron con respecto a las de Ax820: i) una mayor A_F en ambos niveles de N edáfico, ii) una menor μ_A , mayor T y TE_{MAX} en N0 y iii) menor T_0 en N400. Sólo las plantas E_A y EB_{ZL} de Xpa56029 exhibieron menor μ_A que las mismas jerarquías de Ax820 (interacción $G*Jerarquías$; $p<0.001$) y solo las plantas E_A de Xpa56029 presentaron un mayor T que las plantas E_A de Ax820.

De los parámetros que describen la dinámica de elongación de tallos, TE_{MAX} y T_0 fueron los que exhibieron los mayores coeficientes de variación a través de niveles de N edáfico, densidades, genotipos y jerarquías de plantas (ca. 20 y 9%, respectivamente) y ambos explicaron más del 75 y hasta un 88% de las variaciones registradas para la TCP_{PC} y partición de biomasa hacia la espiga apical ante cambios en la disponibilidad de recursos por planta modulados por la disponibilidad de N edáfico y la densidad poblacional (i.e., cuantificadas en el Capítulo 3) (Figura 4.6).

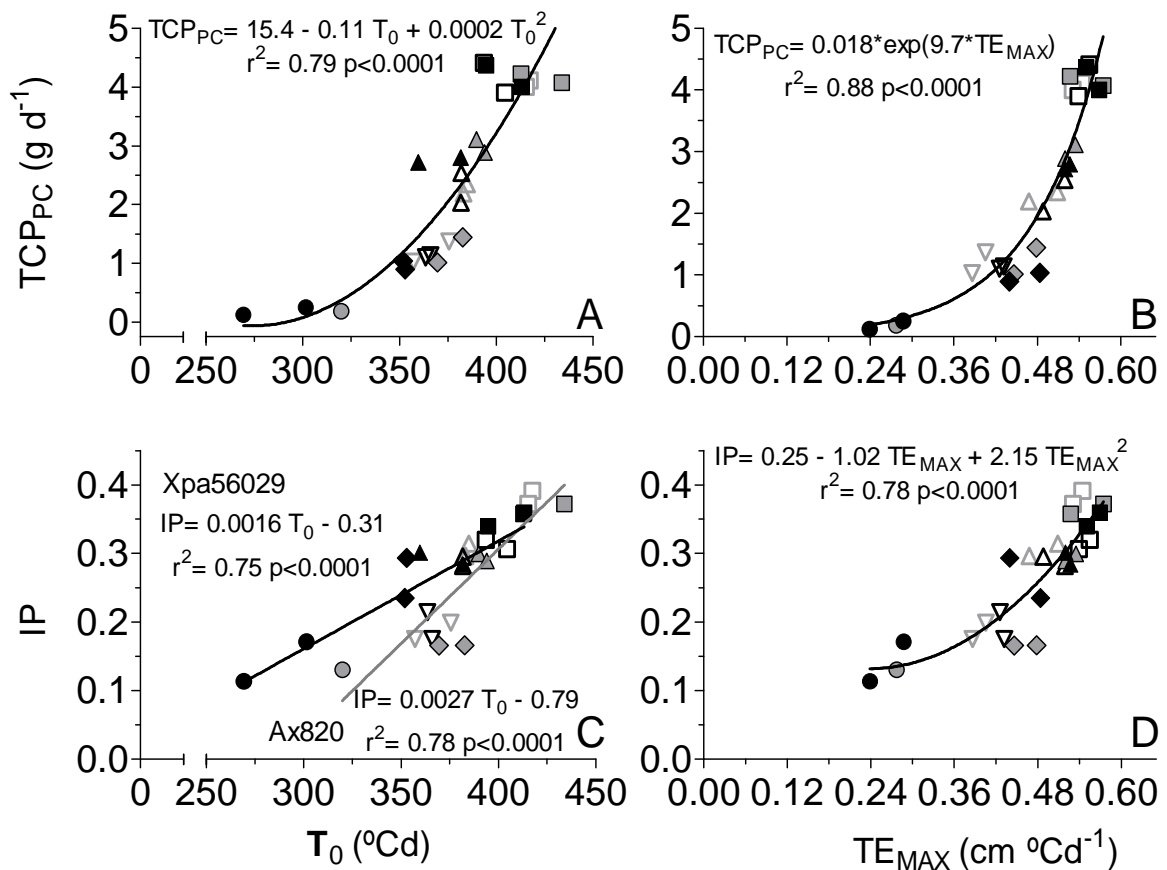


Figura 4.6. Tasa de crecimiento por planta (TCP_{PC}) e índice de partición de biomasa hacia la espiga (IP) alrededor de periodo crítico para la determinación del número de granos por planta en función de la duración de la fase exponencial (T₀) de la elongación de tallos y máxima tasa de elongación de tallos (TE_{MAX}) (parámetros de la relación altura y tiempo térmico desde emergencia) para distintas jerarquías de plantas de los genotipos Ax820 (símbolos grises) y Xpa56029 (símbolos negros) cultivados en dos niveles de N contrastantes N0 (sin aplicación de N; símbolos vacíos) y N400 (400 kg de N ha⁻¹; símbolo llenos) y dos densidades de plantas, 9 y 16 pl m⁻² en el Exp3 (campaña 2011-12). Símbolos para distintas jerarquías de plantas: en 16 pl m⁻², E_B (▼), E_A (▲), E_{B_{ZP}} (●) y E_{B_{ZL}} (◇) y para 9 pl m⁻², E_A (■). En C, se ajustaron distintas ($p < 0.05$) funciones lineales a Ax820 (línea gris) y Xpa56029 (línea negra) según análisis de regresión con variables auxiliares dummy.

4.4. DISCUSIÓN

En el presente Capítulo, se analizaron diversas respuestas morfo-fisiológicas desencadenadas por cambios en la calidad de la luz (R/RL) durante estadios tempranos (e.g. V9-V10) previos al inicio del período crítico. El enfoque de este capítulo resulta original ya que el objeto de estudio fueron las distintas jerarquías de plantas de una población, discriminadas según la distinta eficiencia en la fijación de granos y no por su biomasa total a madurez (como en Maddonni y Otegui, 2004). Estos resultados complementan a los de estudios previos (Maddonni y Otegui, 2004), y estuvieron enfocados en valorar el impacto de las interacciones competitivas y no competitivas entre plantas y sus desencadenantes (oferta de recursos y calidad de luz; respectivamente) sobre la estrategia reproductiva de los individuos de una población genéticamente homogénea (i.e., híbridos simples).

La calidad de luz percibida por las plantas (R/RL) fue modificada a través de variaciones en la disponibilidad de recursos edáficos (N) y de la radiación solar por planta. Las distintas combinaciones de oferta de recursos modificaron el ambiente lumínico y los patrones de competencia entre plantas desde estadios tempranos (Maddonni *et al.*, 2001a; b). En el tiempo, dichos efectos perduraron o se intensificaron. El enfoque basado en la cuantificación de las respuestas foto-morfogénicas permitió evaluar mecanismos poco conocidos y relacionados con la prioridad en la asignación de foto-asimilados para optimizar la captura de recursos limitantes (e.g. re-orientación de hojas, elongación de tallos, relación altura/diámetro) que podrían no sólo afectar el crecimiento de las plantas sino también el desarrollo o crecimiento de sus estructuras reproductivas (Pagano *et al.*, 2007; Rossini *et al.*, 2012). La particular característica de la posición axilar de la espiga en maíz agrega complejidad para conectar las respuestas foto-morfogénicas con el éxito reproductivo de una planta (i.e., la eficiencia en la fijación de granos), ya que las respuestas descritas en el síndrome de evasión de sombra sólo mencionan una mayor dominancia apical en individuos de una comunidad bajo presión de competencia (Smith y Whitelam, 1997). Sin embargo, una mayor dominancia apical podría exacerbar la asincronía floral de las plantas y con ello reducir la fijación de granos (Rossini *et al.*, 2012).

4.4.1. ORIGEN DEL ESTABLECIMIENTO TEMPRANO DE JERARQUÍAS DE PLANTAS CON DISTINTA FIJACIÓN DE GRANOS: EFECTOS DE LA DISPONIBILIDAD DE N EDÁFICO Y LUZ SOBRE LAS RESPUESTAS DE ESCAPE AL SOMBREO

Hasta el estadio fenológico de V6, momento previo a la aplicación de N como fuente de variación, no existieron diferencias originadas por la densidad de siembra y el genotipo sobre la R/RL percibida por las plantas. No obstante, las mismas percibían bajas R/RL_R pero R/RL_T ligeramente menores a los valores de la atmósfera (1.2) (Tabla 4.1), producto de la reflexión diferencial de las bandas del espectro visible originadas por la absorción del R por los tejidos verdes de las plantas y la reflexión del RL y la cobertura incompleta de los canopeos; respectivamente (Kasperbauer y Karlen, 1994). A medida que las plantas expandieron su área foliar y alcanzaron mayor cobertura (i.e., en V9-V10), se registró una fuerte disminución de ambos flujos de R/RL. Este proceso de empobrecimiento en la calidad de la luz generó ambientes altamente inductivos para desencadenar las respuestas de escape al sombreado (i.e. los fitocromos involucrados en estos procesos se encontrarían preponderantemente en su forma inactiva por el enriquecimiento de RL, Casal *et al.*, 1996). Las reducciones más fuertes de R/RL se evidenciaron en aquellos tratamientos que impactaron en la cantidad de área foliar por unidad de superficie, como la fertilización N y la alta densidad de siembra. Entre genotipos, dicha reducción resultó de mayor magnitud en el genotipo Xpa56029. Como consecuencia, y para una misma densidad de siembra, las plantas respondieron con diferentes patrones de elongación de sus tallos en la etapa siguiente (V9 a V15) según la oferta de N. Sin embargo, también existieron diferencias en los patrones de elongación de tallos entre jerarquías de plantas para ambos niveles nutricionales (Figura 4.5). Adicionalmente, la dinámica temporal de la relación A/D presentó interacciones N*tiempo y jerarquía*tiempo, destacando distintos patrones entre jerarquías de plantas (Tabla 4.3).

Las plantas E_A , que fueron las de mayor Alt_{V9} entre las jerarquías de plantas de ambos niveles de N y genotipos, presentaron las mayores tasas de elongación de sus tallos en la etapa siguiente (Figura 4.5) y orientaron sus hojas hacia el entresurco más tardíamente que las plantas E_B (Figura 4.4). Estas respuestas probablemente permitieron a las plantas E_A posicionar las hojas por encima de las E_B desde etapas tempranas anteriores al comienzo de elongación de los tallos (i.e. antes de V9) para luego ubicarlas en estratos más competitivos en términos de captura de la radiación (Ballaré y Scopel, 1997) a través

de una mayor elongación de entrenudos y de un menor sombreado mutuo respecto a las plantas vecinas en la misma hilera (Maddonni *et al.*, 2002). Claramente, estos mecanismos permitieron no sólo alcanzar altas B_I y TCP_{PC} sino también una mayor partición de asimilados a la espiga (Figura 4.6) y eficiencia reproductiva (Capítulo 3) que se tradujeron en una mayor fijación de granos respecto a otras jerarquías de plantas.

En ambos genotipos y niveles de N, las plantas más suprimidas del stand (plantas EB_{ZP} en N400 y E_B en N0) presentaron una temprana ruptura (desde V6) de la alometría entre el crecimiento en altura y la expansión radial del tallo (mayores A/D, principalmente por tener tallos más finos), menor Alt_{V9} , bajas TE_{V9-V15} y A_F , pero respuestas más tempranas en términos de un menor T_0 y reorientación de hojas, modificando el patrón de orientación azimutal desde el surco hacia el entresurco a partir de la hoja 6 o 7. Todas estas respuestas indicarían que estas plantas fueron las que habrían percibido señales lumínicas más fuertes (i.e. menores R/RL) desde etapas más tempranas dentro del stand.

Mediciones más precisas de la calidad de luz percibida por las hojas en expansión o los entrenudos de las plantas de un stand serían necesarias para explicar los distintos mecanismos registrados en plantas genéticamente homogéneas, ya que al menos para la orientación de las hojas se ha documentado que ésta es una respuesta localizada y no sistémica al estímulo lumínico (Maddonni *et al.*, 2002). Probablemente las plantas más altas dentro del stand (E_A) hayan transmitido y/o reflejado señales lumínicas más intensas (i.e. menor R/RL) a las jerarquías más suprimidas (De Kroon *et al.*, 2005). Interesantemente, las plantas EB_{ZL} , de altura intermedia entre las plantas EB_{ZP} y E_A , presentaron una TE_R mayor que las plantas E_A (Figura 4.5B y D), aspecto que describe su mayor respuesta de escape al sombreado (i.e. mayor sensibilidad a bajos R/RL) en términos de elongación de entrenudos a partir de V9. Estos resultados coinciden con conceptos teóricos desarrollados por Hara (1984), quien sugirió que son las plantas de mediana altura en un canopeo las que crecen en una condición moderada de calidad de luz (i.e., no se ubican en los estratos más altos pero tampoco son sombreadas en exceso), exhibiendo por ende, mayores tasas de elongación que las plantas de mayor altura inicial. Consecuentemente, existieron diferentes estrategias manifiestas en las plantas de un stand para evitar el sombreado que pudieron afectar la fijación de granos. En este estudio, no se analizó la eficiencia de la fijación de granos en términos de TCP_{PC} o de tasa de crecimiento de la espiga, como fuera reportado por otros estudios (Vega *et al.*, 2001a; b; Laserna *et al.*,

2012). Tampoco se realizaron mediciones del desarrollo morfogénico de sus espigas (i.e. evolución de los distintos estados florales, número total de flores completamente desarrolladas), del tiempo a floración de cada una de estas jerarquías de plantas, de la dinámica de emergencia de sus estigmas, que podrían explicar cambios en la proporción de flores fecundadas/granos abortados entre jerarquías de plantas (Cárcova y Otegui, 2001; Pagano *et al.*, 2007, Rossini *et al.*, 2012). Estas mediciones permitirían avanzar con los estudios que relacionen diferentes respuestas para la evasión de sombra con los cambios por ejemplo en la partición de asimilados hacia los destinos reproductivos y su impacto sobre la morfogénesis de la espiga y las dinámicas de floración (Borrás *et al.*, 2007).

4.5. CONCLUSIONES

Los tratamientos de fertilización y densidad de siembra originaron fuertes variaciones temporales en la calidad de luz percibida por las plantas de un canopeo de maíz. Las diferentes jerarquías de plantas en términos de su eficiencia en la fijación de granos exhibieron diferentes patrones temporales en variables morfo-fisiológicas asociadas con el escape al sombreado, sugiriendo que algunas de estas respuestas de escape al sombreado podrían ajustar la cantidad de semillas fijadas por un individuo de una población (i.e. fitness poblacional en función del ambiente percibido por la planta madre, Sadras 2007). Las mayores respuestas diferenciales entre jerarquías fueron detectadas con el agregado de N en D16, y serían debidas a fuertes reducciones de la calidad de luz desde estadíos tempranos como V6. Este estudio provee evidencias sobre el origen del establecimiento temprano de jerarquías de plantas en maíz, conectando algunas respuestas foto-morfogénicas con el éxito reproductivo de las plantas de un canopeo.

4.6. BIBLIOGRAFIA CITADA

Aluko, G.K. and Fischer, K.S. 1988. The effect of changes of assimilate supply around flowering on grain sink size and yield of maize (*Zea mays* L.) cultivars of tropical and temperate adaptation. *Australian Journal of Agricultural Research*, 39:153-161.

Andrade, F.H., Vega, C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M. and Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*, 39:453-459.

Ballaré, C.L., Sánchez, R.A., Scopel, A.L., Casal, J.J. and Ghersa, C.M. 1987. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant, Cell & Environment*, 10:551-557.

Ballaré, C.L., Scopel, A.L. and Sánchez, R.A. 1990. Far-red radiation reflected from adjacent leaves: and early signal of competition in plant canopies. *Science*, 247:329-332.

Ballaré, C.L. and Scopel, A.L. 1997. Phytochrome signalling in plant canopies: testing its population-level implications with photoreceptor mutants of *Arabidopsis*. *Functional Ecology*, 11:441-450.

Balzarini, M.G., Gonzales, L., Tablada, M., Casanoves, F., DiRienzo, J.A. y Robledo, C.W. 2008. *Infostat. Manual del Usuario*. Editorial Brujas. Córdoba, Argentina.

Borrás, L., Westgate, M.E., Astini, J.P. and Echarte, L. 2007. Coupling time to silking with plant growth rate in maize. *Field Crops Research*, 102:73-85

Cárcova, J., Uribelarrea, M., Borrás, L., Otegui, M.E. and Westgate, M.E., 2000. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Science*, 40:1056-1061.

Cárcova, J. and Otegui, M.E., 2001. Ear temperature and pollination timing effects on maize kernel set. *Crop Science*, 41:1809–1815

Casal, J.J., Clough, R.C. and Vierstra, R.D., 1996. High-irradiance responses induced by far-red light in grass seedlings of the wild type or overexpressing phytochrome A. *Planta*, 200:132-137.

Cerrudo A., Di Matteo J., Fernandez E., Robles M., Pico L.O. and Andrade F.H. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science*, 64:580-587.

De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J.F. and Van Groenendael, J.M., 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166:73-82.

DeWitt, T.J. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity: tests with predator-induced morphology and life history in a freshwater snail. *Journal of Evolutionary Biology*, 11:465-480.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M. y Robledo, C.W. 2011. *InfoStat versión 2011*. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.

- Edmeades, G.O. and Daynard, T.B., 1979. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. *Canadian Journal of Plant Sciences*, 59:585-601.
- Franklin, K.A. and Whitelam, G.C. 2005. Phytochromes and Shade-avoidance Responses in Plants. *Annals of Botany*, 96:169-175.
- Hara T. 1984. Dynamics of stand structure in plant monocultures. *Journal of Theoretical Biology*, 110:223-239.
- Jandel, S. 2000. TableCurve 2D automated curve fitting and equation discovery, version 5.0. SYSTAT Software San Jose, CA.
- Kasperbauer, M.J. and Karlen, D.L. 1994. Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in corn seedlings. *Crop Science*, 34:1564-1569.
- Laserna, M.P., Maddonni, G.A. and Lopez, C.G. 2012. Phenotypic variations between non-transgenic and transgenic maize hybrids. *Field Crops Research*, 134:175-184.
- Liu, J.G., Mahoney, K.J., Sikkema, P.H. and Swanton, C.J. 2009. The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Science*, 49:217-224.
- Luque, S.F., Cirilo, A.G. and Otegui, M.E. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research*, 95:383-397.
- Maddonni, G.A., Otegui, M.E. and Cirilo, A.G. 2001a. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Research*, 71:183-193.
- Maddonni, G.A., Chelle, M., Drouet, J.L. and Andrieu, B., 2001b. 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., Otegui, M.E., Andrieu, B., Chelle, M. and Casal, J.J. 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology*, 130:1181-1189.
- Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research*, 85:1-13.
- 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.
- Pagano, E., Cela, S., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 2007. Intra-specific competition in maize: Ear development, flowering dynamics and kernel set of early-established plant hierarchies. *Field Crops Research*, 102:198-209.
- Page, E.R., Tollenaar, M., Lee, E.A., Lukens, L. and Swanton, C.J. 2010. Shade avoidance: An integral component of crop-weed competition. *Weed Research*, 50:281-288.

- Page, E.R., Liu, W., Cerrudo, D., Lee, E.A. and Swanton, C.J. 2011. Shade Avoidance Influences Stress Tolerance. in Maize. *Weed Science*, 59:326-334.
- R Development Core Team, 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, ISBN 3-900051-07-0.
- Rajcan, I., Swanton, C.J. 2001. Understanding maize-weed competition: Resource competition, light quality and the whole plant. *Field Crops Research*, 71:139-150.
- Rossini, M.A., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E. 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. *Field Crops Research*, 121:373-380.
- Rossini, M.A., Maddonni, G.A. and Otegui, M.E., 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N x stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. *Field Crops Research*, 133:90-100.
- Rossini, M.A., Otegui, M.E., Martínez, E.L., Maddonni, G.A. 2018. Contribution of the early-established plant hierarchies to maize crop responses to N fertilization. *Field Crops Research*, 216, 141-149.
- Sadras, V.O., 2007. Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research*, 100:125-138.
- Schmitt, J. and Wulff, R.D. 1993. Light spectral quality phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology & Evolution*, 8:47-51.
- Smith, H. and Whitelam, G.C., 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell & Environment*, 20:840-844.
- Schmitt, J., Stinchcombe, J.R., Shane Heschel, M. and Huber, H. 2003. The Adaptive Evolution of Plasticity: Phytochrome-Mediated Shade Avoidance responses. *Integrative and Comparative Biology*, 43:459-469.
- Vega, C.R.C., Sadras, V.O., Andrade, F.H. and Uhart, S.A. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany*, 85:461-468.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A. and Valentinuz, O.R. 2001a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science*, 41:748-754.
- Vega, C.R.C., Andrade, F.H. and Sadras, V.O. 2001b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research*, 72:163-175.
- Weiner, J. 2003. "Ecology-the science of agriculture in the 21st century." *Journal of Agricultural Science*, 141:371-377.
- Xu, N., York, K., Miller, P. and Cheikh, N. 2004. Co-regulation Of ear growth and internode elongation in corn. *Plant Growth Regulation*, 44:231-241.

DISCUSIÓN GENERAL

La región maicera argentina cubre una vasta superficie incluyendo a áreas agroecológicas (i.e. pampa arenosa, litoral sur, centro y norte de Córdoba y NOA) donde la oferta de recursos es poco predecible, aspecto que genera riesgos e incertidumbre en la respuesta a prácticas de manejo, tales como la densidad de siembra y la fertilización N. En los actuales sistemas de producción, la utilización de mayores densidades de plantas que las utilizadas en el pasado y la variabilidad climática y nutricional generan fuertes incrementos de la competencia intra-específica por recursos (lumínico y nutricional) desde estadios tempranos de crecimiento que impactan sobre la determinación del rendimiento a nivel de superficie. La asociación entre el número de granos y rendimiento es afectada sensiblemente por el genotipo, el ambiente y los factores de manejo, siendo por ende un aspecto central a tener en cuenta para mejorar la comprensión de la fisiología reproductiva en maíz.

Este trabajo de tesis se ha focalizado en varios de los procesos que subyacen en la compleja determinación del número de granos por planta y superficie, particularmente en aquellos relacionados con la competencia entre plantas y que conducen al desarrollo de jerarquías provocando caídas en la partición de asimilados hacia espigas en parte de la población de plantas del cultivo. Se hizo especial énfasis en entender las causas que determinan el establecimiento temprano de jerarquías de plantas que se sostienen durante el ciclo de crecimiento del cultivo. Para ello, el trabajo se basó en un análisis combinado para cuantificar cómo la interacción entre la disponibilidad de recursos (entre la radiación solar disponible por planta y el nitrógeno disponible en el suelo) modula la competencia entre plantas y su consecuencia sobre el rendimiento a nivel de cultivo. Se seleccionaron genotipos previamente conocidos por su tolerancia a estreses abióticos o por poseer caracteres destacables, como su contrastante respuesta de la fotosíntesis de hoja a cambios en la radiación fotosintéticamente activa.

Este capítulo presenta una síntesis de los principales resultados obtenidos en el marco de los objetivos e hipótesis planteados. Finalmente, se incluye un análisis de las

contribuciones al conocimiento e implicancias para futuras investigaciones en eco-fisiología del maíz.

5.1. MARCO TEÓRICO Y APROXIMACIÓN EXPERIMENTAL

En el presente trabajo, el empleo de la relativamente reciente visión de considerar al cultivo de maíz como una población de individuos que compiten por recursos ha permitido ampliar las fronteras del conocimiento acerca de las bases eco-fisiológicas de la determinación del número de granos en cultivos sometidos a una amplia combinación de estreses abióticos. La mayoría de los trabajos previos que han usado dicho enfoque se han centrado en el estudio de la relación entre el NGP y la TCP_{PC} . Dicho marco ha permitido analizar i) los efectos de múltiples prácticas de manejo y de diferentes tipos de estrés abiótico (i.e. lumínico, hídrico, nutricional, térmico; Vega *et al.*, 2000; Vega *et al.*, 2001a; b; Andrade *et al.*, 2002; Maddonni y Otegui, 2004; Rossini *et al.*, 2011; 2018; Rattalino Edreira y Otegui, 2013), y ii) la variabilidad genotípica (Echarte *et al.*, 2004; 2006; Ciancio *et al.*, 2016). La naturaleza curvilínea de la relación entre el NGP y la TCP_{PC} (Andrade *et al.*, 1999; Vega *et al.*, 2000) indica que la pérdida de éxito reproductivo de los individuos no es necesariamente proporcional a la disminución de su crecimiento (Vega *et al.*, 2001a). Las causas que explican la respuesta curvilínea de la relación NGP- TCP_{PC} ante diferentes estreses, ya sean directos (Below *et al.*, 2000) o indirectos (Uhart y Andrade, 1995) están relacionadas con reducciones en la partición de foto-asimilados hacia estructuras reproductivas durante el período crítico para la fijación de granos (Vega *et al.*, 2001b; Andrade *et al.*, 2002; Pagano y Maddonni, 2007; Rossini *et al.*, 2011). A la fecha, sin embargo, aún existe incertidumbre respecto a los procesos que gobiernan la fijación de granos. El fracaso de muchos modelos de simulación para estimar con mayor precisión el rendimiento en grano en respuesta al incremento simultáneo de la oferta de N y la densidad de plantas demuestra, de alguna manera, la aún existente inhabilidad para simular la variabilidad poblacional del NGP (Ritchie *et al.*, 2000; Ritchie y Alagarwamy, 2003; Lizaso *et al.*, 2011).

En esta tesis, se optó por usar una aproximación interdisciplinaria que integra principios de la Ecología y la Fisiología de cultivos, como una visión alternativa para comprender la regulación del NGP ante estreses abióticos. Se incorporaron, asimismo, herramientas estadísticas potentes y nuevos algoritmos matemáticos para cuantificar el

desarrollo de bi-modalidad en maíz, un aspecto crucial pero nunca antes abordado en estudios de cultivos de granos. Como punto de partida, en el Capítulo 2, se analizaron las interacciones entre la competencia por recursos aéreos (radiación solar) y edáficos (disponibilidad del N) en distintos genotipos de maíz sobre la variabilidad poblacional y desarrollo de bi-modalidad del NGP y su impacto sobre la determinación del número de granos y rendimiento a nivel de cultivo (Objetivo específico 1) y se caracterizó el ángulo de inserción foliar, el índice de área foliar en floración y su distribución vertical a través de los estratos del canopeo en distintos genotipos ante cambios en la densidad de plantas y N disponible para analizar la relación entre dichas modificaciones y la variabilidad poblacional del NGP y la esterilidad de las planta (Objetivo específico 2). En ese capítulo se demostró que:

- El agregado de N incrementó i) la proporción de plantas con baja eficiencia en la fijación de granos y la variabilidad planta-planta en NGP (Tabla 2.4) y ii) la tendencia al desarrollo de bimodalidad en las distribuciones del NGP (Tabla 2.5 y Figura 2.2) cuando los cultivos crecieron en alta densidad. Estos resultados demostraron claramente el rol del N como principal factor modulador de la intensidad de la competencia entre plantas bajo estrés por alta densidad (Hipótesis 1, no rechazada). Estos resultados contribuyen a la discusión de un tema actualmente debatido y que genera discrepancias de concepto entre Eco-fisiólogos y Ecólogos (ver introducción del Capítulo 3).
- La variabilidad genotípica en el grado de respuesta al aumento de la competencia por recursos estuvo asociada con rasgos arquitecturales del canopeo. Los genotipos de estructura de canopeo planófilo y una mayor proporción de área foliar concentrada en los estratos superiores del canopeo (Xpa56029 y Ax892) resultaron ser los de mayor proporción de plantas E_B y variabilidad planta-planta en el NGP, aspectos que estuvieron fuertemente asociadas con el IAF_{R1} (Figura 2.4). Estos resultados presentan evidencias para no rechazar la Hipótesis 2 de esta tesis.

Por primera vez, se presentaron evidencias experimentales directas del desarrollo de bi-modalidad de las distribuciones del NGP ante aumentos en la densidad de plantas, proceso que resultó dependiente del genotipo y de su respuesta a la competencia por luz exacerbada por la disponibilidad de N. En todos los casos, la bi-modalidad no sólo demostró la emergencia de plantas con baja eficiencia reproductiva, sino también destacó

la importancia de la plasticidad de los individuos de ciertos genotipos. Así, mejoras en el NG a nivel de cultivo cuando las distribuciones del NGP fueron bi-modales fueron explicadas por la mayor fijación de granos de los individuos más competitivos y/o exitosos en la competencia (i.e., los que componen la segunda moda de las distribuciones del NGP) (Figura 2.2 y Tabla 2.5) que pudieron compensar la mayor frecuencia de plantas E_B en la población. Claramente, tales mecanismos compensatorios permitieron explicar el mayor NG en los genotipos de hábito foliar electrófilo (Ax820 y Ax877) cuando fueron cultivados en ambientes con alta disponibilidad de N edáfico y densidades supra-óptimas. La menor disponibilidad de N en D16 generó una menor desigualdad entre plantas y proporción de plantas E_B pero limitó fuertemente la expresión de las plantas más competitivas en fijar granos. De esta manera, el análisis de la bi-modalidad permitió explicar el grado de respuesta a la combinación de nitrógeno edáfico disponible y densidad de plantas de genotipos con distinta estructura de canopy brindando un nuevo marco y herramienta adicional para entender mejor la interacción genotipo por ambiente en la tolerancia al efecto combinado de determinados estreses abióticos.

A pesar del aporte y significancia de los resultados abordados en el Capítulo 2 de esta tesis, el análisis estático de una determinada variable, como la variabilidad planta – planta y/o el desarrollo de bi-modalidad de un cierto rasgo, por ejemplo la biomasa de planta a madurez fisiológica, puede confundir u ocultar los mecanismos que subyacen a la determinación del desarrollo de jerarquías y las causas que la generan (Vega y Sadras, 2003). Por ello, se optó por profundizar el análisis de la competencia por recursos y el crecimiento de cada planta desde una perspectiva dinámica, analizando la contribución de cada jerarquía al establecimiento de la estructura de la población desde etapas tempranas. En este sentido, el análisis de relaciones de tamaño dependencia del crecimiento o funciones DMF (casi inexistente en estudios agronómicos) permite comprender la conexión entre el tamaño inicial y la consecuente capacidad de crecimiento, aspecto central que controla el desarrollo de jerarquías en una población de plantas (Westoby, 1982; Hara, 1984a; b; Vega y Sadras, 2003). El objetivo específico 3 abordado en el Capítulo 3, por consiguiente, estuvo orientado a analizar las interacciones entre la competencia por recursos aéreos (radiación solar) y edáficos (disponibilidad del N) en genotipos de maíz contrastantes en su arquitectura de planta sobre: i) la estructura de la población en términos de la biomasa aérea por planta al final del período crítico (en términos de medidas de

distribución y desigualdad en tamaños de fijación de granos), momento crucial durante el ciclo del cultivo donde se determina el NGP final, ii) la relación entre la biomasa por planta durante la prefloración y la TCP_{PC} durante el período crítico de fijación de granos (i.e. funciones DMF) y iii) la partición de foto-asimilados hacia la espiga y la eficiencia reproductiva en diferentes jerarquías de plantas que surgen en respuesta al incremento de la competencia intra-específica.

Los resultados de este capítulo demostraron que:

- La disponibilidad de N fue el principal factor en modular la naturaleza (simétrica o asimétrica) de la competencia por luz. La falta de normalidad de la estructura de la población y el aumento en la desigualdad entre plantas de la biomasa acumulada en post-floración estuvieron fuertemente asociados con la ruptura de la alometría entre la biomasa de planta durante la prefloración y posterior crecimiento. Estos procesos fueron visibles cuando ocurrió una exacerbada competencia por luz promovida por el agregado de fertilizante nitrogenado en alta densidad. Estos resultados proveen otras evidencias para no rechazar la Hipótesis 3 de este trabajo, y demuestran que aumentos en la disponibilidad de N incrementan el grado de asimetría en la competencia por luz entre las plantas del stand, como ha sido reportado por otros autores (ver discusión del Capítulo 3).
- Se pudo establecer que genotipos, aún de contrastante arquitectura de canopeo, no difirieron en las funciones de tamaño dependencia del crecimiento alrededor del periodo crítico, aunque sí lo hicieron en los parámetros de tales funciones. El tamaño de las plantas durante la prefloración no condicionó necesariamente el éxito reproductivo, como ha sido sugerido por otros autores (Maddonni y Otegui, 2004). Esto fue observado a través de las relaciones de tamaño dependencia donde parte de los individuos con baja eficiencia reproductiva alcanzaron una biomasa área en prefloración similar a la de plantas eficientes (E_A ; i.e. con biomasa cercana a la media poblacional) y TCP_{PC} de hasta $2 \text{ g pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (individuos que fueron caracterizados como EB_{ZL}). Sin embargo, este tipo de planta exhibió fuertes caídas en el IP (Figura 3.5) y ER (Figura 3.6) con respecto a las plantas E_A .

Este último aspecto da sustento al concepto de que las caídas en la partición de biomasa en jerarquías de plantas con baja eficiencia de fijación de granos o estériles y la

naturaleza de la competencia simétrica/asimétrica modulada por el N que resultaron visibles y evidentes durante el periodo crítico, están asociadas o responderían a cambios foto-morfogénicos que ocurren tempranamente en el ciclo del cultivo (Maddonni y Otegui, 2004). En consecuencia, en el Capítulo 4 de esta tesis, se estudiaron las causas del origen del establecimiento temprano de jerarquías y se analizaron distintos mecanismos de habilidad competitiva y respuestas de escape al sombreado discriminando a los individuos en distintas jerarquías de eficiencia reproductiva. Se caracterizó el ambiente lumínico percibido por las plantas de maíz durante estadios tempranos de crecimiento en densidades de siembra contrastantes bajo ofertas contrastantes de N (Objetivo específico 4) y se determinó si distintas jerarquías de plantas exhiben diferencias en las respuestas al síndrome de escape al sombreado y como éstas determinan su crecimiento, la partición de foto-asimilados hacia espiga y la fijación de granos establecidos en el periodo crítico de determinación del NGP (Objetivo específico 5).

Los resultados de este capítulo demostraron que:

- Ambientes con alto contenido de N edáfico promovieron una mayor reducción de la calidad de luz, cuantificada a través de disminuciones de la relación R/RL transmitida y reflejada por las plantas de la hilera. Estos efectos fueron más acentuados en alta densidad.
- Existieron diferencias entre jerarquías de plantas en términos de respuestas al escape al sombreado, que fueron exacerbadas en los tratamientos con agregado de N. Comparado con plantas de alta eficiencia reproductiva, la dinámica temporal del ángulo foliar, los parámetros que determinan la dinámica de elongación de tallos (particularmente T_0) y la alometría del crecimiento en altura y grosor del tallo (cociente entre ambas variables) de las plantas de menor eficiencia reproductiva estuvieron alteradas desde etapas tempranas (i.e. 200 – 400 °C día; alrededor de V4-V7). Estos procesos serían evidencias de un incremento en el grado de asimetría en la competencia por luz entre individuos. Estos resultados demuestran la habilidad competitiva diferencial de distintas jerarquías de plantas del stand y su conexión con la TCP_{PC} el IP (Figura 4.6) que determinan el éxito reproductivo en el período crítico de fijación de granos, brindando nuevas evidencias acerca de procesos de competencia por recursos, que nunca antes habían sido reportadas para maíz. Tales resultados permiten no rechazar la Hipótesis 4 de este estudio.

5.2. CONTRIBUCIÓN AL AVANCE DEL CONOCIMIENTO EN EL TEMA DE LA REGULACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS EN MAÍZ

En forma colectiva, esta tesis presenta evidencias de que alejamientos del crecimiento tamaño-dependiente (e.g. funciones DMF) pueden acentuarse cuando la competencia por radiación solar es exacerbada por la fertilización nitrogenada en altas dosis. Los nuevos modelos propuestos (funciones DMF, aproximaciones para detectar bimodalidad) pueden contribuir a comprender mejor las causas de la alta inestabilidad en la partición reproductiva, típicamente observada en plantas de maíz que crecen cerca de los llamados umbrales de fijación de granos (Tollenaar *et al.*, 1992; Vega *et al.*, 2001a; b; Echarte *et al.*, 2004; Luque *et al.*, 2006), y que conducen a pérdidas en el número de granos y rendimiento. Estos mecanismos pueden ser tenidos especialmente en cuenta para la selección de germoplasma por mayor rendimiento potencial (Russel, 1991; Evans, 1993) y para mejorar rutinas en modelos de simulación como herramienta para la predicción de la variación del NGP (Ritchie y Alagarswamy, 2003; Lizaso *et al.*, 2011).

Este estudio pudo claramente demostrar el mejor comportamiento de genotipos con estructura de hojas erectas vs los genotipos con una estructura de hojas planófilas en los estratos superiores del canopeo, particularmente, en ambientes donde la disponibilidad de N edáfico es alta. Investigaciones recientes discuten acerca de la importancia del ideotipo de planta en el cultivo de maíz, especialmente en ambientes que difieren en la disponibilidad de N (Cirilo *et al.*, 2009), y en cultivos con altas densidades de siembra (Sangoi *et al.*, 2002). Es factible que un ideotipo de maíz ideal para ambientes como los anteriormente mencionados debería contar con una estructura de canopeo con hojas superiores erectas, una distribución del IAF con mayor proporción en los estratos alrededor de la espiga y una mayor plasticidad reproductiva de los individuos más competitivos de la población. En este estudio, la dinámica de la elongación de tallos fue distinta entre jerarquías de plantas, y los parámetros T_0 y TE_{MAX} emergieron como rasgos de escape al sombreado que explicaron fuertemente las variaciones en la TCP_{PC} e IP en el período crítico para determinación del número de granos. Dichos rasgos podrían ser utilizados como método de screening para la selección de genotipos contrastantes en su respuesta al aumento en la densidad de plantas.

5.3. IMPLICANCIAS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES

En este estudio, reducciones del NGP y NG fueron atribuidas al efecto conjunto de un estrés por radiación solar y cambios tempranos en la calidad de luz que fueron exacerbados por el agregado de N, más acentuadamente en genotipos planófilos con una mayor proporción de área foliar concentrada en los estratos superiores del canopeo. Por otro lado, los genotipos erectos tuvieron una mejor performance en ambientes altamente competitivos, como los generados por alta densidad y N.

Este estudio asimismo, tuvo la característica de basarse en maíces sembrados tardíamente, típico manejo de los ambientes de la zona centro de Argentina. En manejos de fechas de siembra tardías, cocientes foto-termales similares a los de fechas tempranas (Vega *et al.*, 2017) combinados con una relativamente buena disponibilidad inicial de N (Caviglia *et al.*, 2014) y menores limitantes hídricas permiten una buena fijación de granos en genotipos modernos. Los ambientes con menor disponibilidad de N en alta densidad generaron una menor variabilidad entre plantas y una menor proporción de plantas con baja eficiencia de fijación de granos en contraste con los ambientes de alto N. El impacto final de estos procesos sobre el rendimiento en granos a nivel de superficie dependieron, sin embargo, de limitaciones de fuente durante el llenado de granos que redujeron el PG evidenciando claramente el trade-off entre el NG y el PG (Borrás y Otegui, 2001; Borrás y Gambín, 2010; Page *et al.*, 2010). Cuando el N no fue limitante (N400), estos efectos se manifestaron en mayor medida en los genotipos erectos debido a su alta habilidad para fijar granos en altas densidades. Disminuciones del PG en genotipos erectos dan evidencia de una comparativamente menor relación fuente-destino durante el período de llenado de granos. Nuevos estudios incluyendo mayor cantidad de genotipos y ambientes deberían ser realizados para confirmar estos hallazgos y detectar caracteres de potencial interés para aumentar la relación fuente-destino en los genotipos modernos de alta capacidad de fijación de granos.

Futuras líneas de investigación deberían abordar diferentes momentos de aplicación de fertilizante nitrogenado, particularmente en etapas avanzadas del ciclo del cultivo, cuando ya está establecida la estructura de la población, e.g. al inicio del período crítico. Esta estrategia de manejo permitiría i) retrasar el inicio temprano de instalación de

jerarquías y el empobrecimiento en términos de calidad de la luz, y ii) balancear la relación fuente/destino durante el período crítico de fijación de granos y llenado de granos.

La variabilidad genotípica en términos de rasgos arquitecturales permitió diferenciar a los genotipos evaluados en esta tesis como tolerantes o intolerantes al efecto combinado de N y densidad. Es probable que también hayan existido diferencias en la distribución de N foliar en el perfil del canopeo, debido a que una estructura planófila altera en mayor medida que la erecta el ingreso de luz en el perfil del canopeo. Más estudios son necesarios para evaluar si genotipos con distinto ángulo foliar difieren en la distribución del N foliar. El paralelismo entre variaciones en el contenido de N foliar en floración y las respuestas foto-morfogénicas durante estadios tempranos sugiere que la intensidad en la competencia por luz afecta la dinámica de la absorción y partición de N dentro de cada planta, aún en cultivos fertilizados (Yan *et al.*, 2017). Estudios en alfalfa (*Medicago sativa* L.) indican que la competencia por luz y las adaptaciones foto-morfogénicas dentro de canopeos densos conduce a diferencias en la partición de N entre plantas individuales según su posición jerárquica (Lemaire *et al.*, 2005). Enfoques similares no han sido usados en maíz y por ello, un área de conocimiento a mejorar es la relacionada con los efectos de la competencia intra-específica por recursos lumínicos sobre la dinámica de la captura, partición y eficiencia de uso del N en plantas que difieren en su eficiencia reproductiva (i.e. cantidad granos fijados por unidad de tasa de crecimiento reproductiva).

5.4. BIBLIOGRAFÍA CITADA

Andrade, F.H., Vega, C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M. and Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*, 39:453-459.

Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R., Della Maggiora, A. and Casanovas, M. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science*, 42:1173-1179.

Below, F.E., Cazzetta, J.O. and Seebauer, J.R. 2000. Carbon/nitrogen interactions during ear and kernel development of maize. In: Westgate M, Boote K, eds. *Physiology and modeling kernel set in maize*. CSSA Special Publication Number 29. Madison, WI.

Borrás, L. and Otegui, M.E., 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. *Crop Science*, 41:1816-1822.

Borrás, L. and Gambín, B.L., 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *Field Crops Research*, 118:1-12.

Caviglia, O.P., Melchiori, R.J.M. and Sadras, V.O., 2014. Nitrogen utilization efficiency in maize as affected by hybrid and N rate in late-sown crops. *Field Crops Research*, 168:27-37.

Ciancio, N., Parco, M., Incognito, S.J.P., Maddonni, G.A., 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Research*, 191:101-110.

Cirilo, A.G., Dardanelli, J., Balzarini, M., Andrade, F.H., Cantarero, M., Luque, S. and Pedrol, H.M. 2009. Morpho-physiological traits associated with maize crop adaptations to environments differing in nitrogen availability. *Field Crops Research*, 113:116-124.

Echarte, L., Andrade, F.H., Vega, C.R.C. and Tollenaar, M. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science*, 44:1654-1661.

Echarte, L., Andrade, F.H., Sadras, V.O. and Abbate, P., 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Research* 96, 307-312.

Evans, L.T. 1993. Processes, genes, and yield potential. In: Buxton, D.R., Shibles, R., Forsberg, R.A., Blad, B.L., Asay, K.H., Paulsen, G.M., Wilson, R.F. (Eds.), *International Crop Science, I*. Crop Science Society of America, Madison, WI, pp. 687-696.

Hara T. 1984a. Dynamics of stand structure in plant monocultures. *Journal of Theoretical Biology*, 110:223-239.

Hara T. 1984b. A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, 109:173-190.

Lemaire, G., Avice, J.C., Kim, T.H. and Ourry, A. 2005. Developmental changes in shoot N dynamics of lucerne (*Medicago sativa* L.) in relation to leaf growth dynamics as a function of plant density and hierarchical position within the canopy. *Journal of Experimental Botany*, 56:935-943

Lizaso, J.I., Boote, K.J., Jones, J.W., Porter, C.H., Echarte, L., Westgate, M.E. and Sonohat, G. 2011. CSM-IXIM: A new maize simulation model for DSSAT version 4.5. *Agronomy Journal*, 103:766-779.

Luque, S.F., Cirilo, A.G. and Otegui, M.E. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research*, 95:383-397.

Maddoni, G.A. and Otegui, M.E. 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research*, 85:1-13.

Pagano, E. and Maddoni, G.A. 2007. Intra-specific competition in maize: Early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Research*, 101:306-320.

Page, E.R., Tollenaar, M., Lee, E.A., Lukens, L. and Swanton, C.J. 2010. Shade avoidance: An integral component of crop-weed competition. *Weed Research*, 50:281-288.

Rattalino Edreira, J.I. and Otegui, M.E., 2013. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: A novel approach for assessing sources of kernel loss in field conditions. *Field Crops Research*, 142:58-67.

Ritchie, J.T., Wei, J., Westgate, M.E. and Boote, K.J. 2000. Models of kernel number in maize. *Physiology and modeling kernel set in maize. Proceedings of a symposium of the CSSA and ASA held in Baltimore, Maryland, USA, 18-22 October, 1998.* 2000, 75:88; 35 ref.: Crop Science Society of America; Madison; USA.

Ritchie, J.T. and Alagarwamy, G., 2003. Model concepts to express genetic differences in maize yield components. *Agronomy Journal*, 95:4-9

Rossini, M.A., Maddoni, G.A. and Otegui, M.E. 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. *Field Crops Research*, 121:373-380.

Rossini, M.A., Otegui, M.E., Martínez, E.L., Maddoni, G.A. 2018. Contribution of the early-established plant hierarchies to maize crop responses to N fertilization. *Field Crops Research*, 216, 141-149.

Russel, W.A. 1991. Genetic improvement of maize yields. *Advances in Agronomy*, 46:245-298.

Sangoi, L., Gracietti, M.A., Rampazzo, C. and Bianchetti, P. 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Research*, 79:39-51.

Tollenaar, M., Dwyer, L.M. and Stewart, D.W. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science*, 32:432-438.

Uhart, S.A. and Andrade, F.H., 1995. Nitrogen and carbon accumulation and remobilization during grain filling in maize under different source/sink ratios. *Crop Science*, 35:183-190.

Vega, C.R.C., Sadras, V.O., Andrade, F.H. and Uhart, S.A. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany*, 85:461-468.

Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Uhart, S.A. and Valentinuz, O.R. 2001a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science*, 41:748-754.

Vega, C.R.C., Andrade, F.H. and Sadras, V.O. 2001b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research*, 72:163-175.

Vega, C.R.C. and Sadras, V.O. 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Annals of Botany*, 91:795-805.

Vega, C.R.C., Razquin, C.J., Hatala, C.A.S. y Ogando, F.A., 2017. Marco conceptual para la interpretación eco-fisiológica de la respuesta del maíz a la fecha de siembra. In: Borrás, L., Uhart, S.A. (Eds.), *El mismo maíz, un nuevo desafío: Compendio primer congreso de maíz tardío*. Dow Agrosiences Argentina, San Isidro.

Westoby, M. 1982. Frequency distributions of plant size during competitive growth of stands: the operation of distribution-modifying functions. *Annals of Botany*, 50:733-735.

Yan, P., Pan, J., Zhang, W., Shi, J., Chen, X. and Cui, Z. 2017. A high plant density reduces the ability of maize to use soil nitrogen. *PLOS ONE* 12, e0172717.