

**DETERMINACION DEL RENDIMIENTO EN UN HÍBRIDO DE MAÍZ ANTIGUO Y DOS  
MODERNOS EN CONDICIONES DE AGUA CONTRASTANTE EN EL SUELO.**

**Nagore, María Luján**

**Trabajo de tesis para ser presentado como requisito parcial para optar al Título  
de DOCTOR en CIENCIAS AGRARIAS**

**Programa de Posgrado en Ciencias Agrarias**

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA**

**Balcarce, Argentina**

**Diciembre, 2018**

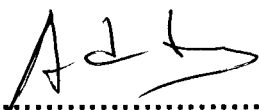
**DETERMINACION DEL RENDIMIENTO EN UN HÍBRIDO DE MAÍZ ANTIGUO  
Y DOS MODERNOS EN CONDICIONES DE AGUA CONTRASTANTE EN EL  
SUELO.**

**Nagore, María Luján**



.....  
**Dr. Laura Echarte**

**Directora de Tesis**



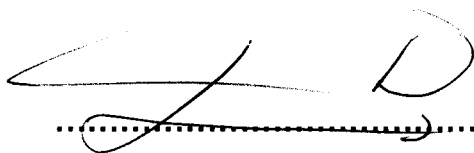
.....  
**Dr. Fernando H. Andrade**

**Co-Director de Tesis**

**DETERMINACION DEL RENDIMIENTO EN UN HÍBRIDO DE MAÍZ ANTIGUO  
Y DOS MODERNOS EN CONDICIONES DE AGUA CONTRASTANTE EN EL  
SUELO.**

**Nagore, María Luján**


**Aprobada por:**



**Aberto Daniel Golberg**

.....  
**Claudio Chimenti**

.....  
**Ignacio Ciampitti**

  
.....  
Prof. Mariana TRIARTE, Mag  
Secretaria de Posgrado  
Facultad de Ciencias Agrarias  
UNMDP

## **DEDICATORIA**

A Nico y a nuestros hijos.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a toda la gente que Dios puso en mi camino y me acompañó estos años:

... especialmente a mi esposo y a mis hijos, que son mis bases, me apoyaron siempre, hasta me acompañaron alguna navidad a regar,

...a mis padres, mis hermanos y a mis amigos,

...a mis compañeros en este viaje, fueron muchos, algunos siguen estando, otros han seguido otros rumbos, Lía, Aníbal, Marian, Javi, Matías, Juan, Juan Manuel, Lucas, el Negro, un agradecimiento especial a los que trabajaron codo a codo bajo el sol, a Seba, el Colo, Tuky, Emi, Diego, Pablo.

...un agradecimiento especial para Laura por su acompañamiento, su calidez humana, aprendí mucho junto a ella.

...también para Fernando y Aida un agradecimiento especial por su buena predisposición siempre.

...a mis compañeros de trabajo Miguel, José Luis y Dioni.

Muchas gracias

## INDICE GENERAL

RESUMEN.....	xvii
ABSTRACT .....	xix
1. CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL .....	1
2. CAPÍTULO 2: RENDIMIENTO EN GRANO DE UN HÍBRIDO DE MAÍZ ANTIGUO Y DOS MODERNOS, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO .....	10
2.1. Introducción .....	10
2.2. Materiales y métodos:.....	12
2.2.1. Sitio experimental y manejo del cultivo .....	12
2.2.2. Tratamientos y diseño experimental.....	14
2.2.3. Mediciones y análisis de datos.....	16
2.3. Resultados:.....	18
2.3.1. Disponibilidad de agua en el suelo.....	18
2.3.2. Rendimiento.....	18
2.3.3. Componentes numéricos del rendimiento .....	21
2.4. Discusión .....	23
2.5. Conclusiones .....	25
3. CAPÍTULO 3: DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DEL RENDIMIENTO EN UN HÍBRIDO DE MAÍZ ANTIGUO Y DOS MODERNOS, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO .....	26
3.1. Introducción .....	26
3.2. Materiales y métodos:.....	28
3.2.1. Mediciones, cálculos y análisis de datos .....	28
3.3. Resultados:.....	31
3.3.1. Disponibilidad de agua.....	31
3.3.2. Producción de biomasa e índice de cosecha .....	31
3.3.3 Radiación fotosintéticamente activa interceptada y eficiencia en el uso de la radiación para producir biomasa.....	33
3.3.3.1 Atributos morfo-fisiológicos que contribuyen a la RFAi y EURb en condiciones de agua contrastante en el suelo .....	35
3.4. Discusión .....	38
3.5. Conclusiones .....	40

4. CAPÍTULO 4: EVAPOTRANSPIRACIÓN EN HÍBRIDOS DE MAIZ ARGENTINOS LIBERADOS EN DISTINTAS DECADAS.....	41
4.1. Introducción: .....	41
4.2. Materiales y métodos.....	43
4.2.1. Sitio y manejo del cultivo.....	43
4.2.2. Híbridos y diseño experimental.....	45
4.2.3. Mediciones.....	45
4.2.4. Cálculos y análisis estadístico.....	47
4.3. Resultados.....	49
4.3.1. Agua disponible en el suelo, ET total del cultivo y producción de biomasa. ....	49
4.3.2. ET media diaria y evaporación.....	51
4.3.2. Perfil de extracción de agua.....	53
4.4. Discusión .....	55
4.5. Conclusiones .....	58
5. CAPÍTULO 5: EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA PARA RENDIMIENTO EN GRANO Y DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS EN HÍBRIDOS DE MAÍZ DE DISTINTO AÑO DE LIBERACIÓN EN EL MERCADO, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE AGUA EN EL SUELO.....	59
5.1. Introducción .....	59
5.2. Materiales y métodos:.....	62
5.2.1. Mediciones.....	62
5.2.2. Estimaciones y análisis de datos .....	63
5.3. Resultados:.....	66
5.3.1 Disponibilidad de agua y rendimiento.....	66
5.3.2. Biomasa y rendimiento en relación a la ET .....	67
5.3.3. Eficiencia de uso de agua para rendimiento.....	68
5.3.4. Relación NGP-TCPc, TCE y ETc.....	70
5.4. Discusión .....	76
5.5. Conclusiones: .....	79
6. CAPITULO 6: DETERMINACIÓN DEL PESO DE LOS GRANOS EN HÍBRIDOS DE MAÍZ DE DISTINTO AÑO DE LIBERACIÓN EN EL MERCADO, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE AGUA EN EL SUELO.....	80
6.1 Introducción .....	80
6.2. Materiales y métodos.....	83

6.3. Resultados.....	86
6.3.2. Llenado de los granos: tasa de crecimiento del grano y duración del llenado efectivo.....	89
6.3.4. Removilización de hidratos de carbono solubles del tallo.....	94
6.4. Discusión.....	96
6.5. Conclusiones.....	99
7. CAPITULO 7: CONCLUSIONES FNALES.....	100
7.1. Integracion final de los resultados.....	100
7.2. Temas pendientes de estudio.....	106
8. BIBLIOGRAFIA.....	108



## INDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Esquema de la determinación del rendimiento en grano en función de la evapotranspiración estacional y de la eficiencia en el uso del agua para producir grano (EUAg); donde IC es índice de cosecha, PG es peso de granos, NG es número de granos y EUAb es eficiencia en el uso del agua para producir biomasa. ....	2
Figura 2.1: Ajuste lineal del rendimiento de los híbridos DK682RR y DK690MG para una amplio rango de ambientes. Datos obtenidos en ensayos multiambientes de la empresa Monsanto (De Santa Eduvigis, com. per., 2009). ....	14
Figura 2.2: Evolución del rendimiento de maíz en Argentina según el año, datos del MAGYP (2017) y según el año de liberación en el mercado para los híbridos de la empresa MONSANTO (Mastronardi, et al, 2010). ....	15
Figura 2.3: Evolución del % de agua disponible en el suelo durante el ciclo del cultivo en los experimentos 1 a 5, para los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R; a), secano desde floración (SDF; b) y secano (S; c) en el experimento 1; R (d), secano durante el llenado de los granos (SLL; e) y durante el periodo crítico (SPC; f) para el experimento 2 y R y S para los experimentos 3 (g; h), 4 (i; j) y 5 (k; l); para el híbrido antiguo DK2F10 (círculos) y los modernos DK682RR (cuadrados) y DK690MG (triángulos). Las columnas indican el aporte de agua por precipitaciones (P) o de precipitaciones mas riego (P+R) según corresponda. Se indican además los estadios vegetativos tempranos (V1) y tardíos (V2), el período crítico centrado en floración (PC) y el llenado de los granos (LL). ....	19
Figura 2.4: Rendimiento en función del índice ambiental (IA) expresado como los kg ha <sup>-1</sup> promedio de cada ambiente (año por disponibilidad de agua) para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad en ambientes pobres, triángulos). Ajuste lineal para los híbridos modernos y antiguo. ....	21
Figura 2.5: Rendimiento en grano en función del número de granos por metro cuadrado y del peso de mil granos para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos). Ajuste lineal para los híbridos modernos y antiguo. ....	22
Figura 2.6: Rendimiento en grano en función del número de granos por metro cuadrado y del peso de mil granos para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos). Ajuste lineal para los híbridos modernos y antiguo. ....	22
Figura 3.1: Biomasa aérea (gr m <sup>-2</sup> ) en función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi; a; MJ m <sup>-2</sup> ) de los distintos tratamientos de disponibilidad hídrica; para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos). El ajuste lineal fue similar entre los híbridos antiguo y moderno de alta estabilidad (p>0,05) y distinto para el híbrido moderno de baja estabilidad (p<0,05). ....	34

- Figura 3.2: Reducción de la producción de biomasa aérea (%) en función de la reducción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi; a; %) y de la eficiencia de uso de la radiación para producir biomasa (EURb; b; %) de los distintos tratamientos de estrés hídrico versus los correspondientes tratamientos regados; para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos). Ajuste lineal para todos los híbridos ( $p < 0,05$ ). ..... 35
- Figura 3.3: Evolución de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi; %) a lo largo del ciclo del cultivo; en el experimento 2 para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos) promedio de los tres tratamientos de disponibilidad hídrica; y para los experimentos 3 y 4, para los tres híbridos en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R; línea continua) y secano (S; línea punteada). MF indica madurez fisiológica. .... 37
- Figura 3.8: Esquema de la arquitectura de las plantas de maíz en R1, con los valores de altura de planta, ángulo foliar con la vertical, largo total de la hoja y distancia desde la base de la lamina y hasta el punto donde se dobla la hoja realizados a escala; en los experimentos 3, 4 y 5; para los híbridos: DK2F10 (antiguo); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja estabilidad) en los tratamientos de disponibilidad de agua riego y secano..... 37
- Figura 4.1.: Evolución del agua disponible (%), precipitaciones (P) o precipitaciones mas riego (P+R; mm) a lo largo del ciclo, en los experimentos 1 y 3; para los híbridos antiguo (DK2F10; círculos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R) y secano durante todo el ciclo (S) o desde floración (SDF). Se indican etapas vegetativas tempranas (V1), tardías (V2), periodo crítico (PC) y de llenado de granos (LL) (Adaptada de Figura 2.3, Capítulo 2). ..... 49
- Figura 4.2.: Evapotranspiración acumulada (mm) a lo largo del ciclo, en los experimentos 1 y 3; para los híbridos antiguo (DK2F10; círculos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano durante todo el ciclo (S) y secano desde floración (SDF). Se indica emergencia de estigmas (R1). ..... 50
- Figura 4.3.: Producción de biomasa en función de la evapotranspiración total para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua, en los experimentos 1 y 3. .... 51
- Figura 4.4.: Contenido de agua del perfil de suelo, entre 0 a 140 cm de profundidad, al final del: i) período vegetativo temprano (a, g, j, n); ii) período vegetativo tardío (b, h, k, o); iii) período crítico para fijación de granos (c, e, i, l, p) y iv) período de llenado de granos (d, f, j, m, q); para los híbridos antiguo (DK2F10; círculos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos) en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: Riego, Secano y secano desde floración (SDF) en los experimentos 1 y 3. Se indican además el contenido de agua en el punto de marchitez

permanente (PMP) y a capacidad de campo (CC). \* y \*\* indican diferencias significativas entre híbridos a cada capa de suelo con un nivel de significancia de  $p < 0,1$  y  $p < 0,05$ , respectivamente..... 54

Figura 5.1.: Producción de biomasa (a) y rendimiento en grano (b) en función de la evapotranspiración estacional estandarizada (ET del cultivo dividido la ET de referencia;  $ET/ET_0$ ), para un híbrido antiguo (DK2F10; rombos) y dos modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), a través de los distintos tratamientos de disponibilidad..... 67

Figura 5.2: Eficiencia en el uso del agua para producción de granos (EUAg) en función de la evapotranspiración estacional estandarizada (ET del cultivo dividido la ET de referencia;  $ET/ET_0$ ), para un híbrido antiguo (DK2F10; rombos) y dos modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos) a través de los distintos tratamientos de disponibilidad de agua. Los ajustes polinómico de segundo orden fueron diferentes entre los híbridos antiguo (línea punteada) y modernos (línea continua;  $p < 0,05$ ). ..... 69

Figura 5.3: Número de granos por planta (NGP; a) y tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE; b) en función de la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico de determinación del rendimiento (TCPc) para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua en el suelo: regado (R) y seco (S), para los experimentos 1, 2, 3, 4 y 5, seco desde floración en el experimento 1 (SDF) y seco durante el período crítico (SPC) y durante el llenado de los granos (SLL) para el experimento 2. Una curva fue ajustada para todos los híbridos ( $p < 0,05$ ). ..... 72

Figura 5.4: Número de granos por planta (NGP) en función de la evapotranspiración estacional estandarizada ( $ET/ET_0$ ), para los para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos,) a través de los distintos tratamientos de disponibilidad de agua, en los experimentos 1, 3, 4 y 5. Un ajuste cuadrático fue significativamente distinto para los híbridos antiguo (línea punteada) y modernos (línea continua;  $p < 0,05$ ). ..... 73

Figura 5.5: Tasa de crecimiento de las plantas durante el período crítico (TCPc,  $g\ ^\circ C\ d^{-1}$ ) y agua disponible (AD) en función de la tasa de evapotranspiración durante el período crítico estandarizada por la  $ET_0$  durante el mismo período ( $ET/ET_0\ pc$ ), para los híbridos antiguo (línea punteada) y modernos (línea continua), en los experimentos 1, 3 y 5. Los ajustes lineales fueron diferentes entre híbridos de distintas épocas. Debajo se indica %AD para un híbrido antiguo y dos modernos en función de tres rangos de  $ET/ET_0\ pc$ , menor a 0,5; entre 0,5 y 1,3; y mayor a 1,3. .... 74

Figura 5.6: Tasa de intercambio de  $CO_2$  instantánea (CER,  $\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$ ) en función de la conductancia estomática ( $mol\ H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ ), medidas en floración (R1), para los híbridos antiguo (DK2F10) y modernos (DK682RR y DK690MG) bajo distintas condiciones de disponibilidad de agua en los experimentos 1 a 5. Una sola curva ajustó para todos los híbridos ( $p > 0,05$ ). ..... 75

Figura 6.1: Reducción en el número de granos por planta (NGP, %) y el peso de mil granos respecto al peso de granos máximo (PGmáx, %) para los híbridos antiguo

- (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en condiciones de disponibilidad agua contrastante en los Exp. 1 a 5. Los cuatro puntos con marcadas reducciones en NG y PG corresponden al Exp. 1 (dentro del círculo punteado) ..... 88
- Figura 6.2: Peso de mil granos (PG, g) en función del agua disponible durante período crítico y de llenado de granos (AD pc/II; %) en los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en condiciones de disponibilidad agua contrastante en los Exp. 1 a 5. Destacados en un círculo se encuentran los tratamientos S y SDF del Exp. 1, donde se generaron marcadas reducciones en NG y PG máx (Exp. 1). Los ajustes lineal-plateau son distintos entre híbridos modernos y antiguo ( $p < 0,05$ ). ..... 88
- Figura 6.3: Evolución del peso de granos (mg) en función del tiempo término desde floración ( $^{\circ}\text{C}$  día-1) para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los tratamientos de disponibilidad de agua riego, secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el periodo crítico (SPC) en el Exp. 2 (izquierda del lector) y riego y secano en el Exp. 3 (derecha). ..... 90
- Figura 6.4: Reducción de PG (%) en función de la reducción en la duración efectiva del llenado de granos (DE, %) ante disminuciones en el agua disponible promedio durante el llenado de granos, en los Experimentos 2 a 5. .... 91
- Figura 6.5: Tasa instantánea de intercambio de  $\text{CO}_2$  en función de los días desde floración; en los experimentos 1 (a), 2 (c y d) y 3 (b); para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R; línea continua) y secano durante todo el ciclo (S) o durante el llenado de granos (SLL) o en el período crítico (SPC; líneas punteadas). No se observó interacción híbrido\*tratamiento hídrico excepto 13 días previo a floración en el experimento 3 (int); diferencias entre híbridos al 0.05 (\*\*) o al 0.1 (\*) son indicadas en los gráficos ..... 92
- Figura 6.6: Índice de verdor (unidades de SPAD) en función de los días desde floración; en los experimentos 1 (a, b), 2 (c, d, e) y 3 (f, g, h); para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos) en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R; línea continua) y secano durante todo el ciclo (S) o durante el llenado de granos (SLL) o en el período crítico (SPC; líneas punteadas). ..... 93
- Figura 6.7: Tasa de fotosíntesis promedio del llenado de granos en función del AD promedio del período crítico y del llenado de granos; para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los experimentos 1 a 5. Destacados en un círculo se encuentran los tratamientos R y SDF del Exp. 1, donde se generaron marcadas reducciones en PG. .... 94
- Figura 6.8: Removilización de hidratos de carbono solubles en tallo (CHOs;  $\text{g m}^{-2}$ ) entre R1 y MF en función de la relación fuente/destino (F/D), para los híbridos antiguo

(DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos). Valores positivos del eje “y” indican removilización y valores negativos indican acumulación de azúcares en tallo..... 95

Figura 7.1: Componentes de la determinación del rendimiento que contribuyeron a altos rendimientos en dos híbridos modernos en comparación con un híbrido antiguo, en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo ..... 105

## INDICE DE TABLAS

<p>Tabla 2.1: Valores mensuales e históricos (H; últimos 30 años) de radiación fotosintéticamente activa media (PAR), temperatura media del aire, evapotranspiración de referencia acumulada (ET<sub>0</sub>) y mediana de precipitaciones para Balcarce, Argentina, durante las campañas 2008-09 (Exp. 1); 2009-10 (Exp. 2); 2010-11 (Exp. 3) y 2012-13 (Exps. 4 y 5). .....</p>	13
<p>Tabla 2.2: Características de los híbridos: año de liberación en el mercado, experimentos en los cuales fueron sembrados, tipo de cruzamiento y de endosperma, madurez relativa (MR) y duración de las etapas en grados días (GD, con temperatura base de 8°C) entre siembra y floración (S-F) y entre floración y madurez fisiológica (F-MF) promedio de los experimentos.....</p>	14
<p>Tabla 2.3: Láminas de riego (mm) aplicadas a los tratamientos de disponibilidad hídrica: regado (R), secano (S), secano desde floración (SDF), secano durante el llenado de los granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC) para los experimentos del 1 al 5.....</p>	16
<p>Tabla 2.4: Rendimiento de los híbridos DK2F10 (antiguo, 1980), DK682RR (moderno de alta adaptabilidad del rendimiento en ambientes pobres, 2004) y DK690MG (moderno de baja adaptabilidad, 2004), para los experimentos 1 a 5 y para los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego, secano, secano desde floración (SDF), secano durante el período crítico (SPC) y secado durante el llenado de los granos (SLL).....</p>	20
<p>Tabla 3.1: Producción de biomasa (gr m<sup>-2</sup>) en madurez fisiológica e índice de cosecha (IC), de los híbridos DK2F10 (antiguo); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja estabilidad); para los experimentos 1 a 5 y para los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano (S), secano desde floración (SDF), secano durante el período crítico (SPC) y secado durante el llenado de los granos (SLL).....</p>	32
<p>Tabla 3.2: Producción de biomasa a floración de los híbridos DK2F10 (antiguo); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja estabilidad); para los experimentos 1, 2, 3 y 5 y para los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano (S), secano desde floración (SDF), secano durante el período crítico (SPC) y secado durante el llenado de los granos (SLL). .....</p>	32
<p>Tabla 3.3: Radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi), eficiencia en el uso de la radiación para producir biomasa (EURb) y de los experimentos 1 a 5 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S), secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).....</p>	33
<p>Tabla 3.4: Índice de área foliar máximo logrado (IAF máx.), interceptación de radiación máxima (IR máx; %), coeficiente de extinción de luz en el canopeo a IAF máx e IR máx (k), para los experimentos 2 a 4 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado,</p>	

secano, secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).....	36
Tabla 4.1.: Valores promedios de radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire, evapotranspiración de referencia (ET <sub>0</sub> ), mediana de precipitaciones y riego acumulado en los tratamientos regado (R ) y secano desde floración (SDF) en los experimentos 1 y 3, para los meses desde octubre a marzo. También se computan valores históricos de cada variable climática, para Balcarce durante los últimos 30 años (Adaptada de Tabla 2.1). ....	44
Tabla 4.2.: Tasa de evapotranspiración (mm d <sup>-1</sup> ) y agua disponible (%) en los experimentos 1 y 3; para los híbridos antiguo (DK2F10) y modernos (DK682RR y DK690MG), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano durante todo el ciclo (S) y secano desde floración (SDF).....	52
Tabla 5.1.: Relación entre las variables morfométricas (dt = diametro del tallo en mm, de = diámetro de la espiga en mm) y i) la producción de biomasa al inicio (B <sub>0</sub> ) y al final (B <sub>1</sub> ) del periodo crítico de fijación de granos y ii) la materia seca de la espiga (E) para dos híbridos en el experimento 4. Todos los modelos fueron significativos al 0.05. ....	64
Tabla 5.2: Eficiencia en el uso del agua para producir granos (EUAg) en los experimentos 1, 3, 4 y 5, para los distintos niveles de disponibilidad de agua en el suelo: riego, secano desde floración (SDF) y secano, en los híbridos DK2F10 (antiguo), DK682RR (moderno de alta adaptabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja adaptabilidad). ....	68
Tabla 5.3.: Número de granos por planta (NGP), tasa de crecimiento de las plantas durante el período crítico de determinación del rendimiento (TCPc) y tasa de evapotranspiración durante el período crítico (ETpc) en los experimentos 1 a 5 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado, secano, secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC). ....	71
Tabla 6.1: Tasa diaria de evapotranspiración durante el llenado de los granos (ETII) y agua disponible durante etapas reproductivas (período crítico y de llenado de granos (ADpc/II; %) en los experimentos 1 a 5, para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10), en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S) y secano desde floración (SDF).....	86
Tabla 6.2: Peso de mil granos (PG) en los experimentos 1 a 5 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S), secano desde floración (SDF), secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC). ....	87
Tabla 6.3: Tasa de llenado de los granos (TCG; mgr grano °C <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> ) y duración del período efectivo de llenado de los granos (DE; °C día), en los experimentos 2 a 5, para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10), en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S), secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).....	90

Tabla 6.4: Fuente ( $\text{g m}^{-2}$ ) estimada como la biomasa entre R3 y MF, en función del agua disponible promedio durante el período crítico y de llenado de granos (ADII; %), para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10), en los Experimentos 1, 2, 3 y 5.....	91
---	----



## RESUMEN

La baja disponibilidad de agua es una de las principales limitantes a la producción del cultivo de maíz (*Zea Mays* L.) en secano en el mundo. Se conoce que el rendimiento de maíz se incrementó en las últimas décadas así como la tolerancia ante diversos estreses. A su vez, es sabido que híbridos actuales difieren en su capacidad de rendir ante reducciones en la disponibilidad de recursos (i.e. adaptabilidad). Sin embargo, se conoce poco acerca de los mecanismos ecofisiológicos involucrados en el mayor rendimiento de híbridos modernos de distinta adaptabilidad y en comparación con un híbrido antiguo ante reducciones en la disponibilidad de agua del suelo. Tres híbridos de maíz: DK2F10 (antiguo), DK682RR y DK690MG (modernos) fueron sembrados en cinco experimentos que incluyeron un amplio rango de disponibilidad de agua durante el ciclo de crecimiento. Se midió el contenido de agua del suelo semanalmente a través de las distintas capas del perfil del suelo, el rendimiento y sus componentes como número y peso de los granos; así como se realizaron muestreos de biomasa durante el ciclo y diversas determinaciones ecofisiológicas (i.e. índice de área foliar, interceptación de la radiación). Resultados de este trabajo destacaron la mayor capacidad de rendir de los híbridos modernos respecto del antiguo en condiciones de agua limitante; y sugirieron que genotipos actuales difieren en su tolerancia ante disminuciones en la disponibilidad de agua. Se demostró que el mayor rendimiento de híbridos modernos respecto del antiguo se asoció con un aumento en la eficiencia del uso del agua para producir grano (EUAg), mientras que la evapotranspiración (ET) estacional no fue modificada. La mayor EUAg fue mediada por un incremento de la partición a estructuras reproductivas (índice de cosecha, IC). El mayor IC en los híbridos modernos respecto del antiguo se atribuyó en gran medida a una mayor fijación de granos por unidad de ET y a una mayor ET diaria durante el período crítico. Esto habría sido favorecido por una mayor extracción de agua en la profundidad del suelo en conjunto con una mayor conductancia estomática durante el período crítico de determinación del número de granos (NG); que habrían resultado en una mayor tasa de crecimiento por planta en el período crítico y en consecuencia en un mayor NG. En conjunto con las reducciones en el NG debido a la menor disponibilidad de agua, el peso de los granos (PG) también disminuyó; los híbridos modernos presentaron mecanismos que evitaron grandes disminuciones del PG ante reducciones en la disponibilidad de recursos por planta, como un incremento en la removilización de carbohidratos solubles del tallo y el

mantenimiento de altas tasas de fotosíntesis, ante bajas disponibilidades de agua en el suelo durante el período reproductivo.

Palabras clave: evapotranspiración, eficiencia de uso del agua, índice de cosecha, biomasa.

## ABSTRACT

Low soil water availability is an important restriction to maize production (*Zea Mays* L.) around the world. It is known that maize grain yield increased in the last decades in combination with a greater tolerance to several stresses. Moreover, modern maize hybrids differ in their performance to produce grain at low resource availability. However, there is a lack of information about eco-physiological mechanisms underlying the greater maize grain yield of modern- relative to older-hybrids, under contrasting water supply. Three commercial maize hybrids: DK2F10 (old); DK682RR and DK690MG (modern), were sown in five experiments exploring wide ranges of soil water availability during the crop growing season. Soil water content in the soil profile was measured weekly. Grain yield, its numerical components and shoot biomass were determined at physiological maturity. Shoot biomass was also determined at two moments during the growing cycle around the critical period for kernel set. Other ecophysiological measurements were also executed within the maize growing season (photosynthetically active solar radiation interception, leaf area, leaf carbon exchange rate). Results of this work underlined the greater capacity to produce yield in modern hybrids under low soil water conditions. Greater yield in modern hybrids was related to greater water use efficiency to produce grain (WUEg), while seasonal evapotranspiration (ET) was similar between hybrids. At the same time, greater WUEg in modern hybrids was related to a greater harvest index (HI), and the latter plant trait was mainly related with increments in kernel number (KN) per unit of ET and with a greater daily ET during the critical period for kernel set. The larger daily ET was associated mainly with a greater water extraction capacity at deeper soil layers, and probably with a delayed stomata closure in modern than in older hybrids. This could result in a greater plant growth rate during critical period and then, in a larger KN. Kernel weight was also reduced along with kernel number reductions due to low water availability. Modern hybrids presented mechanisms that promoted low reductions in kernel weight under low soil water availability. In addition, during the grain filling period, daily crop ET was similar among hybrids in spite of the lower soil available water in the modern materials relative to the old maize hybrids.

Key words: evapotranspiration, water use efficiency, harvest index, biomass.

## CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL

La disponibilidad de agua es una de las principales limitantes a la producción del cultivo de maíz (*Zea Mays* L.) en seco, en el mundo; alcanzando, en regiones templadas, pérdidas anuales promedio del 12%, estimadas por métodos empíricos (Edmeades et al., 2001). Déficit hídricos en la zona núcleo de producción de maíz en Argentina reducen en un 15% a la producción anual de maíz en el 50% de los años (Ehyérabide et al., 1993). Para la región del sudeste bonaerense, Della Magiora et al. (2008) determinaron que los mayores déficit hídricos se producen entre los 80 y 120 días desde la siembra, presentando deficiencias entre 2 y 3 mm día<sup>-1</sup> en el 50% de los años analizados entre 1971 y 2007. Si se considera una respuesta del rendimiento en grano al consumo de agua de 18 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> (Andrade et al., 1996), las deficiencias mencionadas por Della Magiora et al., (2008) representarían pérdidas de rendimiento de entre 3000 y 6000 kg ha<sup>-1</sup>. Estas cifras denotan la importancia del estudio de la determinación del rendimiento ante una baja disponibilidad hídrica.

El rendimiento en grano de un cultivo se puede expresar en función del agua evapotranspirada (ET) y de la eficiencia del uso del agua para producir grano (EUAg; Howell et al., 1988), como:

$$\text{Rendimiento} = \text{ET} * \text{EUAg} \quad (\text{ec. 1})$$

Donde la EUAg representa el rendimiento en grano por unidad de agua consumida e integra la formación de biomasa y su partición al grano, de manera que resulta en un índice que involucra un mejor uso del agua para producir grano (Figura 1.1). El genotipo y la disponibilidad de agua pueden influenciar estos determinantes; entonces, genotipos con una mayor capacidad de rendimiento ante una baja disponibilidad de agua pueden presentar aumentos en la ET y/o en la EUAg (Figura 1.1).

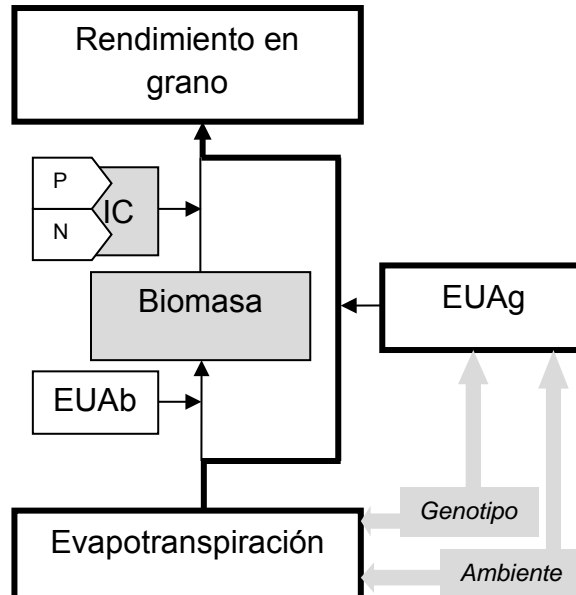


Figura 1.1: Esquema de la determinación del rendimiento en grano en función de la evapotranspiración estacional y de la eficiencia en el uso del agua para producir grano (EUAg); donde IC es índice de cosecha, PG es peso de granos, NG es número de granos y EUAb es eficiencia en el uso del agua para producir biomasa.

El rendimiento en grano de maíz se ha incrementado en las últimas décadas. En Argentina, el rendimiento promedio del cultivo se incrementó a razón de  $132 \text{ kg ha}^{-1}$  desde la década del '70 (MAGPYA, 2017). Similares incrementos en el rendimiento del cultivo de maíz han sido observados en otros países. En Canadá el rendimiento del maíz aumentó a una tasa de  $126 \text{ kg ha}^{-1}$  desde el año 1981 (OMAFRA, 2014), en USA se citan incrementos del orden de los  $90\text{-}110 \text{ kg ha}^{-1}$  entre los años 1930-2010 (Tollenaar y Lee, 2011), los incrementos en Francia fueron de  $133 \text{ kg ha}^{-1}$  entre los años 1952-2008 (Tollenaar y Lee, 2011). El aumento del rendimiento del maíz ha sido atribuido, entre otras causas, al mejoramiento genético, al uso de prácticas de manejo más apropiadas y/o a la interacción de estas variables (Andrade, 1998). Tollenaar y Wu (1999) asocian estos aumentos en el rendimiento de maíz principalmente con un incremento en la tolerancia a estreses diversos. En concordancia, Echarte (2003) demostró, para un set de híbridos de la empresa Monsanto liberados en Argentina entre 1965 y 1993, que los híbridos modernos de maíz rindieron más que los antiguos ante ambientes con distinta disponibilidad de recursos, caracterizados como el

rendimiento medio de los híbridos en cada ambiente. Del mismo modo, distintos trabajos demuestran que híbridos modernos de reciente liberación en el mercado son más tolerantes que híbridos antiguos ante diferentes tipos de estrés como: alta densidad de plantas (Duvick y Cassman, 1999; Echarte, et al, 2000; Tollenaar y Lee, 2002; Duvick et al., 2004), baja disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Rajcan y Tollenaar, 1999; Echarte et al., 2008), competencia con malezas (Tollenaar et al., 1997) y bajas temperaturas nocturnas (Dwyer y Tollenaar, 1989; Ying et al., 2000). Estos trabajos, a partir de la comparación de materiales de diferente año de liberación al mercado, aportaron al entendimiento de los procesos ecofisiológicos (i.e. producción de biomasa, partición de biomasa a estructuras reproductivas, otros) involucrados en una mayor capacidad de rendir ante los tipos de estrés mencionados. **Se conoce poco, sin embargo, acerca de la capacidad de rendimiento de los nuevos híbridos en comparación con los más antiguos en condiciones de baja disponibilidad de agua.** En este sentido, híbridos modernos de maíz de la empresa Pioneer rindieron más que los antiguos ante disminuciones en la disponibilidad hídrica del suelo durante el llenado de granos (Edmeades et al., 2003, citado por Campos et. al., 2004; Reyes et al., 2015); sin embargo no se ahondó en los procesos ecofisiológicos involucrados en esta respuesta. Nissanka et al., (1997) estudiaron un material antiguo en comparación a uno moderno ante estrés hídrico en un ensayo en macetas en invernáculos, el cual se limitó al estudio de la fotosíntesis instantánea ante estreses hídricos por períodos cortos.

Asimismo, no sólo la comparación de híbridos liberados en distintas décadas aporta un marco de estudio de materiales con una respuesta potencialmente contrastante ante el estrés hídrico, sino que híbridos de maíz contemporáneos de alto y similar potencial de rendimiento pueden también diferir en su capacidad de rendir ante una baja disponibilidad hídrica. De Santa Eduviges (2010) encontró diferencias en el comportamiento de los híbridos actuales evaluados bajo un amplio rango de ambientes, identificando materiales que combinan alto rendimiento con baja respuesta del mismo a variaciones en la calidad del ambiente (i.e. alta adaptabilidad). Es de suponer que los híbridos con estas características tienen una mayor capacidad de rendir ante deficiencias de agua que híbridos con una menor adaptabilidad del rendimiento ante variaciones en la calidad de ambiente; sin embargo, esto aún debe ser probado.

En cuanto a los determinantes ecofisiológicos del rendimiento: biomasa e índice de cosecha (i.e. IC, Figura 1.1), estudios previos demostraron que híbridos modernos en USA presentaron una mayor capacidad de producir biomasa cuando se redujo la disponibilidad de recursos del ambiente. Este incremento en biomasa se asoció con aumentos en la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) y en la eficiencia en el uso de la radiación (EURb; Duvick, 2005; Lee y Tollenaar, 2007); e involucraron, entre otros, mecanismos tales como: una mayor tasa de fotosíntesis en el período de llenado de granos ("stay green" funcional), un mantenimiento del área foliar verde por más tiempo, una mayor duración del período de llenado de granos y un incremento en el ángulo de las hojas permitiendo una mejor distribución de la luz en el canopeo. Trabajos realizados con híbridos de maíz liberados en Argentina coinciden en que el IC fue el determinante ecofisiológico que contribuyó a explicar en mayor medida el mayor rendimiento de los híbridos del '90 respecto de los del '60, en condiciones de baja disponibilidad de recursos (Echarte et al., 2000; Echarte y Andrade, 2003; Luque et al., 2006); esto permite suponer que una mayor capacidad de rendir en híbridos modernos respecto de antiguos en condiciones contrastantes de agua en el suelo se asociaría con un mayor IC. Entonces, es de interés **estudiar de manera comparada entre híbridos liberados en distintas décadas y entre materiales contemporáneos de distinta adaptabilidad, su capacidad de rendir en ambientes contrastantes en disponibilidad de agua así como aquellos determinantes del rendimiento que la influyen** (i.e. biomasa e IC; Figura 1.1). Estos aspectos se abordarán en los Capítulos 2 y 3 de esta tesis, cuyos objetivos son: estudiar la mayor capacidad de rendimiento de híbridos de maíz modernos, respecto de uno antiguo cuando están expuestos a condiciones contrastantes de agua en el suelo y evaluar si híbridos con mayor adaptabilidad a disminuciones en la calidad del ambiente en general, mantienen esta característica en ambientes contrastantes en disponibilidad de agua en particular (Objetivo 1); y estudiar de manera comparada, en híbridos de distinto año de liberación y en híbridos modernos, la respuesta de la biomasa y del IC ante condiciones de agua contrastantes (Objetivo 2). Así, en estos capítulos se testearán las siguientes hipótesis: "*El rendimiento en grano es mayor en el híbrido moderno de alta adaptabilidad versus el de baja adaptabilidad de rendimiento y que en el híbrido antiguo ante condiciones de baja disponibilidad hídrica en el suelo*" (Hipótesis 1, Capítulo 2); y "*El mayor rendimiento de híbridos modernos respecto de un híbrido antiguo, en condiciones de agua contrastante en el suelo, se asocia con un alto IC*" (Hipótesis 2, Capítulo 3).

Aún es poco conocida la influencia del progreso genético sobre la **ET** del cultivo de maíz a pesar de que diversos trabajos de investigación han estudiado el aumento del rendimiento y la tolerancia a estrés en híbridos de maíz liberados en distintas décadas (Tollenaar y Wu, 1999; Echarte et al., 2004; Duvick y Donald, 2005; Reyes et al., 2015). Hammer et al., (2009), mediante modelos de simulación de cultivos, indicaron que el aumento del rendimiento y la biomasa en los últimos 30 años en USA se asoció más con cambios en la arquitectura de las raíces, que con variaciones en la arquitectura del canopeo. Estos autores concluyeron que en los híbridos modernos se habría incrementado la capacidad de captar agua frente a condiciones de baja disponibilidad hídrica en el suelo. Sin embargo, estas simulaciones se realizaron bajo un supuesto donde se establecía que un aumento en la producción de biomasa manteniendo el índice de cosecha constante, sólo podía ser acompañado por aumentos en el consumo de agua y no por un aumento en la eficiencia en el uso de la misma. Este supuesto se argumentó con que existía muy poca evidencia acerca de un aumento en la eficiencia de uso del agua en especies C4. Otros argumentos teóricos a favor de un incremento del rendimiento asociado con consumo de agua fueron brindados por Blum (2009). Sin embargo, en Argentina, los híbridos modernos de maíz presentaron un incremento marcado de su IC y no tanto de su biomasa, respecto de híbridos antiguos (Echarte et al., 2000). Por lo que es de suponer que la ET no haya sido modificada en gran medida en híbridos de distinto año de liberación. Asimismo, no hay información detallada acerca de los mecanismos que influyen la ET asociados con la extracción de agua en el suelo (e.g. profundidad de enraizamiento, tasa y momento de extracción de agua) de manera comparada entre estos genotipos y en condiciones de agua contrastante en el suelo. Sólo ha sido sugerido que un híbrido antiguo extrajo agua en las capas superficiales del suelo a mayor tasa que un híbrido moderno (Campos et al., 2004) en una determinación puntual antes del período crítico de determinación del número de granos (30 días alrededor de floración). Es **de interés determinar la ET y los procesos asociados que influyen la extracción de agua, en híbridos maíz modernos y antiguos; y conocer si la ET es un determinante del rendimiento** (Figura 1.1) **asociado con una mayor capacidad de rendimiento en condiciones contrastantes de agua disponible en el suelo.** Estos aspectos serán abordados en el Capítulo 4, cuyo objetivo es el de determinar la ET estacional en híbridos modernos y antiguos de maíz, y caracterizar el perfil y el patrón de extracción de agua del suelo a lo largo de la estación de crecimiento, creciendo en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua (Objetivo 3). Así, en este capítulo se testeará



la hipótesis que indica que *"La evapotranspiración estacional es similar entre híbridos modernos respecto de un híbrido antiguo en condiciones de agua contrastante en el suelo"* (Hipótesis 3, Capítulo 4).

Por otra parte, una mayor capacidad de rendir en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua en el suelo, puede estar influenciada por un aumento en la **EUAg**, mediada por una mayor partición de biomasa a grano (i.e. IC; Figura 1.1); dado que el alto incremento en el IC en híbridos liberados entre 1965 y 1993 en un amplio rango de disponibilidad de recursos (Echarte y Andrade, 2003) sugiere una alta influencia de este determinante sobre el rendimiento (Capítulo 3). Por lo tanto, es de interés profundizar en el estudio de los procesos que influyen a un mayor IC y en consecuencia una mayor EUAg. La partición de biomasa a granos se encuentra condicionada por la capacidad de fijar granos (i.e. número de granos) y por la capacidad de llenarlos (i.e. peso de los granos).

El **número de granos (NG)** es el componente numérico del rendimiento que más se asocia con la variación del rendimiento (Claasen y Shaw, 1970; Hall et al., 1981; Fischer y Palmer, 1984; Tollenaar et al., 1992; Otegui et al., 1995; Bolaños and Edmeades; 1996). En maíz, el NG es determinado durante el período crítico de determinación del NG, que se extiende aproximadamente 30 días alrededor de floración (Tollenaar, 1977; Edmeades y Daynard, 1979; Fisher y Palmer, 1984; Uhart y Andrade, 1991; Cirilo y Andrade, 1994). Diversos estudios indican una relación curvilínea entre el número de granos fijados y la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico de determinación del NG (TCPc; Tollenaar et al., 1992; Vega et al., 2000; Echarte et al., 2004). Los híbridos modernos de maíz presentaron una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCPc que los híbridos antiguos, mientras que no se encontraron tendencias claras con el año de liberación del híbrido en la capacidad de incrementar la TCPc (Echarte et al., 2000 y 2004). A su vez una mayor tolerancia al estrés hídrico en dos híbridos respecto de sus líneas padres se asoció principalmente con una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCPc que con una mayor TCPc (Echarte y Tollenaar; 2006). **Es de interés conocer si una mayor capacidad de fijar granos ante baja disponibilidad de agua en el suelo durante el período crítico se relaciona con una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCPc y/o con la capacidad de mantener una alta TCPc, en híbridos modernos en comparación con materiales antiguos.** Estos aspectos de la determinación del NG que contribuyen a la EUAg se abordarán en el Capítulo 5 de

esta tesis, cuyo objetivo es el de caracterizar los procesos ecofisiológicos que contribuyen a una mayor fijación de granos en condiciones contrastantes de agua en el suelo. En este capítulo se testearán las hipótesis que indican: (i) *“La eficiencia en el uso del agua para rendimiento en grano es mayor en híbridos modernos que en un antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo”* (Hipótesis 4); y (ii) *“El mayor NG de los híbridos modernos respecto del antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo durante el período crítico se relaciona con una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCPc y con la capacidad de mantener altas TCPc* (Hipótesis 5).

El **peso de los granos (PG)** es el otro componente numérico que influye en el IC y en consecuencia contribuye a la EUAg (Figura 1.1). El PG es el resultado del crecimiento de los granos a partir de la fecundación del ovario y se reconocen 2 fases: en la primer fase de llenado de granos o fase “lag” (2 semanas posterior a floración) se define el número de células endospermatas y la cantidad de gránulos de almidón del grano determinando así el peso potencial del grano o peso máximo de grano a alcanzar por una planta aislada (Reddy y Daynard, 1983); un estrés hídrico en esta etapa puede reducir a ambos disminuyendo así el tamaño potencial de los granos (Jones et al, 1985; Borrás y Otegui, 2001). La segunda fase, o fase lineal de crecimiento del grano, donde el grano acumula el 90% de su peso, se caracteriza por su duración y tasa de crecimiento del grano. La duración es función directa de la capacidad de la fuente durante el llenado de granos (Cirilo y Andrade, 1996) y de la demanda de los destinos (i.e. número de granos). La capacidad de la fuente para llenar los granos, incluye a la fotosíntesis (e.g. Echarte et al., 2006) y a la capacidad de removilizar carbohidratos solubles desde el tallo (e.g. Uhart y Andrade, 1991). Una baja disponibilidad de agua durante la etapa reproductiva (período crítico y llenado de granos) que disminuya en mayor medida la capacidad de la fuente en relación a la demanda de asimilados por los granos (i.e. reducción en la relación Fuente/Destino), pueden promover acortamientos en la duración del llenado de granos y, en consecuencia, reducciones en el PG. Echarte et al. (2006) demostraron que la demanda diaria conjunta de los granos de la espiga (i.e. número de granos x tasa de crecimiento por grano) aumentó con el año de liberación de los híbridos y que un estrés por defoliación sólo durante el llenado de granos redujo en mayor medida el peso del grano de los híbridos modernos. Híbridos modernos tuvieron una alta removilización de carbohidratos solubles desde el tallo respecto de antiguos, ante estreses de corta duración en el llenado de granos (Di Matteo, 2018) o mantuvieron

una alta y sostenida fotosíntesis ante disminuciones en la oferta de N durante el período reproductivo (Echarte et al., 2008). Es de esperar que disminuciones en el agua disponible en el suelo, que redujeron el NG y la demanda de la espiga en híbridos modernos (sección anterior), promuevan mecanismos para evitar reducciones significativas del PG (i.e. removilización de carbohidratos solubles desde el tallo y/o mantenimiento de altas tasas fotosintéticas). En el Capítulo 6 se estudiará la influencia de una baja disponibilidad de agua durante el período crítico de determinación del NG y/o durante el llenado de granos (i.e. período reproductivo) sobre el PG en dos híbridos modernos y en uno antiguo; a través del estudio de (i) la tasa y la duración del crecimiento del grano, y (ii) la capacidad de la fuente y la removilización de CHOs del tallo. Se pondrá a prueba la hipótesis que *“Los híbridos modernos presentan mecanismos (i.e. removilización de CHOs desde el tallo y/o mantenimiento de altas tasas fotosintéticas) para mantener altos PG en condiciones de agua contrastante en el suelo durante el período reproductivo”* (Hipótesis 6).

En resumen, en esta tesis se abordará el estudio detallado de los mecanismos ecofisiológicos que pueden estar involucrados en una mayor capacidad de producir rendimiento ante condiciones contrastantes de agua en el suelo, en híbridos modernos de distinta adaptabilidad del rendimiento y en un híbrido antiguo. Una mayor capacidad de rendir ante una baja disponibilidad de agua en el suelo, podría implicar el logro de un uso más eficiente del agua para producir grano (EUAg; Figura 1); por lo que el conocimiento de los mecanismos ecofisiológicos involucrados en mayor medida en una alta EUAg tiene el potencial de orientar al mejoramiento genético de este cultivo, así como al desarrollo de prácticas de manejo que favorezcan la EUAg. Este hallazgo tendría considerables connotaciones, entre ellas: (i) la disminución de la huella hídrica, el cual es un indicador del uso consuntivo del agua (Hoekstra y Hung, 2002) dado que la producción de cultivos tiene un promedio mundial de huella hídrica de  $6390 \text{ Gm}^3 \text{ año}^{-1}$ , del cual el 9% está representado por el cultivo de maíz (Hoekstra y Chapagain, 2007); y (ii) la capacidad de abastecer la demanda de alimentos futura ante un escenario donde se espera que la demanda de alimentos se incremente por un aumento de la población (FAO, 2006; 2008) y que el cambio climático produzca un aumento en la temperatura del planeta (IPCC, 2014) incrementando la ocurrencia de eventos secos más frecuentes y difíciles de predecir.

En este marco, el **objetivo general** de este trabajo es identificar los mecanismos ecofisiológicos más asociados con una alta capacidad de producir rendimiento en

grano (i.e. ET y EUAg) en dos híbridos modernos y en uno antiguo, en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua en el suelo.

Las **Hipótesis** que se pondrán a prueba en esta tesis, se listan a continuación:

1. que el rendimiento en grano es mayor en el híbrido moderno de alta adaptabilidad versus el de baja adaptabilidad de rendimiento y que en el híbrido antiguo ante condiciones de baja disponibilidad hídrica en el suelo (Capítulo 2).
2. El mayor rendimiento de híbridos modernos respecto de un antiguo, en diferentes condiciones hídricas en el suelo, se asocia con un alto índice de cosecha (Capítulo 3).
3. La evapotranspiración estacional es similar entre híbridos modernos respecto de un material antiguo en condiciones de agua contrastante en el suelo (Capítulo 4).
4. La eficiencia en el uso del agua para rendimiento en grano es mayor en híbridos modernos que en uno antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo (Capítulo 5).
5. El mayor número de granos de los híbridos modernos respecto del antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo durante el período crítico se relaciona con una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCPc y con la capacidad de mantener altas TCPc (Capítulo 5).
6. Los híbridos modernos presentan mecanismos (i.e. removilización de carbohidratos solubles desde el tallo y/o mantenimiento de altas tasas fotosintéticas) para mantener altos PG en condiciones de agua contrastante en el suelo (Capítulo 6).

## **CAPÍTULO 2: RENDIMIENTO EN GRANO DE UN HÍBRIDO DE MAÍZ ANTIGUO Y DOS MODERNOS, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO**

### **2.1. Introducción**

El rendimiento del cultivo de maíz se incrementó a razón de 132 kg ha<sup>-1</sup> en Argentina desde la década del '70 (MAGYP, 2017; Figura 2.2). Similares incrementos han sido reportados en otros países, tales como USA, Canadá, Francia (OMAFRA, 2014; Tollenaar y Lee, 2011). El aumento del rendimiento del maíz ha sido atribuido, entre otras causas, al mejoramiento genético, al uso de prácticas de manejo más apropiadas y/o a la interacción de estas variables (Andrade, 1998; Tollenaar y Lee 2002; Duvick; 2005).

Los híbridos modernos han incrementado su tolerancia a estreses diversos (Tollenaar y Wu, 1999). Varios trabajos indican un mayor rendimiento de los híbridos más recientes bajo distintos tipos de estrés, por ejemplo, alta densidad, baja disponibilidad de nitrógeno, competencia con malezas, bajas temperaturas nocturnas (Dwyer y Tollenaar, 1989; Tollenaar et al., 1997; Duvick y Cassman, 1999; Rajcan y Tollenaar, 1999; Echarte, et al, 2000; Ying et al., 2000; Tollenaar y Lee, 2002; Echarte, 2003; Duvick et al., 2004; Echarte et al., 2008). Sin embargo, son escasos los trabajos en la literatura que estudian el rendimiento y los mecanismos ecofisiológicos involucrados en la mayor capacidad de rendir en condiciones de baja disponibilidad de agua, en híbridos de maíz de reciente liberación en el mercado comparado con híbridos más antiguos. Híbridos modernos de maíz rindieron más que los híbridos antiguos ante disminuciones en la disponibilidad hídrica del suelo durante el llenado de granos (Edmeades et al., 2003 citado por Campos et. al., 2004); sin embargo, en ese estudio no se ahondó en los procesos ecofisiológicos involucrados en esta respuesta. Nissanka et al., (1997) estudiaron un material antiguo en comparación a uno moderno ante estrés hídrico en un ensayo en macetas en invernáculos, el cual se limitó al estudio de la fotosíntesis instantánea ante estreses hídricos por períodos cortos. ***Es de interés estudiar y confirmar que los híbridos modernos de maíz rinden más que los antiguos en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo.***

A su vez, híbridos de maíz contemporáneos, de alto potencial de rendimiento, pueden diferir en su comportamiento cuando crecen en ambientes con baja disponibilidad de recursos; siendo posible identificar materiales que combinan alto rendimiento con baja respuesta del mismo frente a una reducción en la calidad del

ambiente (i.e. híbridos de alta adaptabilidad; De Santa Eduvigis, 2010). Es de interés: conocer si las diferencias en la capacidad de rendir entre híbridos contemporáneos ocurren frente a variaciones en la disponibilidad de agua en el suelo y que puedan mejorar la comprensión de los procesos involucrados en la respuesta del rendimiento ante disminuciones en la disponibilidad de agua cuando se comparan híbridos modernos con híbridos antiguos.

Los componentes numéricos, número de granos (NG) y peso de mil granos (PMG) contribuyen a explicar la respuesta del rendimiento ante variaciones en la disponibilidad de recursos por planta. El mayor rendimiento de los híbridos liberados en Argentina en 1993 respecto de híbridos más antiguos se explicó principalmente por un mayor NG en condiciones contrastantes de disponibilidad de recursos debidas a variaciones en la densidad de plantas (Echarte et al., 2004). En cambio, el PG no presentó una tendencia clara con el año de liberación del híbrido en condiciones normales de crecimiento; sin embargo, las reducciones en el PG fueron mayores en los híbridos modernos que en los antiguos ante defoliaciones en el llenado de granos (Echarte et al., 2006). Pero nuevos estudios demuestran que híbridos más recientes presentan mecanismos que contribuirían a mantener su PG (Echarte et al., 2008; Di Matteo, 2018). ***Esta información indica que el NG en los híbridos modernos supera al de los antiguos en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua en el suelo; pero el PG no presentaría una tendencia clara entre híbridos modernos y antiguos en condiciones de agua contrastante en el suelo.***

En resumen, en este capítulo se estudiará la capacidad de rendir de los nuevos materiales en comparación con los antiguos cuando están expuestos a condiciones contrastantes de agua en el suelo; y se evaluará si híbridos con mayor adaptabilidad a disminuciones en la calidad del ambiente en general, mantienen esta característica en ambientes contrastantes en disponibilidad de agua en particular. Se testeará la hipótesis que indica que *el rendimiento en grano es mayor en el híbrido moderno de alta adaptabilidad versus el de baja adaptabilidad de rendimiento y que en el híbrido antiguo ante condiciones de baja disponibilidad hídrica en el suelo* (Hipótesis 1).

## 2.2. Materiales y métodos:

### 2.2.1. Sitio experimental y manejo del cultivo

Cinco experimentos fueron llevados a cabo en la Unidad Integrada Balcarce (Estación Experimental Agropecuaria INTA Balcarce - Facultad de Ciencias Agrarias, UNMdP), Buenos Aires, Argentina (37°45'S, 58°18'O y 130 m.s.n.m.) durante cuatro campañas; 2008-09 (Exp. 1), 2009-10 (Exp. 2), 2010-11 (Exp. 3) y 2012-13 (Exps. 4 y 5). Las fechas de siembra fueron: 23-10-08, 21-10-09, 20-10-10 y 25-10-12, respectivamente; estando comprendidas dentro de la fecha de siembra recomendada para la Balcarce (Andrade y Cirilo, 2000). Los experimentos fueron realizados en un suelo argiudol típico fino, mixto, térmico (Soil Survey Staff, 2014), serie Mar del Plata, de textura franca para el horizonte A y franco arcillosa para el horizonte B, con una profundidad de entre los 140 y los 160 cm limitada por la presencia de un horizonte petrocálcico (Calviño et al., 2003), con un contenido de materia orgánica de la capa superior de 5,5% y un pH de 5,8. La siembra se realizó de forma manual y la densidad de plantas se ajustó mediante raleo en el estado de desarrollo de tres hojas (V3; Ritchie y Hanway, 1982). Se utilizó una densidad de plantas normal para la zona (7-8 plantas m<sup>2</sup>). Los cultivos fueron fertilizados de manera que no hubiese limitaciones nutricionales, con 45 kg P ha<sup>-1</sup> a la siembra y con 150 kg N ha<sup>-1</sup> en el estado de seis hojas (V6) de acuerdo con Echeverría y Sainz Rozas, 2001 (paper Mariano). Malezas e insectos fueron adecuadamente controlados.

En la Tabla 2.1 se resumen las condiciones meteorológicas de los cinco experimentos y los valores históricos de radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire, evapotranspiración de referencia (ET<sub>0</sub>; representa la pérdida de agua desde una superficie cultivada estándar de pasto, con máxima cobertura, en activo crecimiento sin restricciones hídricas y representa la demanda de agua de la atmósfera) y precipitaciones. Los datos fueron recolectados de la Estación Meteorológica de la EEA INTA Balcarce, Argentina, distanciada en línea recta a 600 m de los experimentos. El mes de enero, el cual coincide prácticamente con el período crítico de determinación del rendimiento en nuestra zona (que se extiende desde mediados de diciembre hacia fines de enero), presentó mayores demandas de vapor de agua (i.e. ET<sub>0</sub>) y menores valores de precipitación, con respecto al valor histórico en los Exps. 1 y 3 (Tabla 2.1); en el Exp. 3 en particular, las precipitaciones fueron escasas durante diciembre y hasta mediados de enero. El Exp. 2 tuvo lugar durante una campaña de temperaturas frescas, con una demanda atmosférica y

precipitaciones cercanas a los valores históricos. Los Exps. 4 y 5 (desarrollados durante la misma campaña) tuvieron condiciones de RFA,  $ET_0$  y temperatura también cercanas a la histórica, mientras que las precipitaciones fueron muy abundantes en los meses de diciembre (239 mm) y enero (152 mm).



Tabla 2.1: Valores mensuales e históricos (H; últimos 30 años) de radiación fotosintéticamente activa media (PAR), temperatura media del aire, evapotranspiración de referencia acumulada ( $ET_0$ ) y mediana de precipitaciones para Balcarce, Argentina, durante las campañas 2008-09 (Exp. 1); 2009-10 (Exp. 2); 2010-11 (Exp. 3) y 2012-13 (Exps. 4 y 5).

Exp.	PAR (MJ m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )					Temperatura media del aire (°C)					ET <sub>0</sub> (mm)					Precipitaciones (mm)				
	1	2	3	4-5	H	1	2	3	4-5	H	1	2	3	4-5	H	1	2	3	5	H
Octubre	8,8	9,0	7,7	8,3	<b>8,0</b>	13,9	13,9	13,5	14,9	<b>13,6</b>	92	109	92	96	<b>88</b>	29	30	45	51	<b>86</b>
Noviembre	10,7	10,2	10,1	10,8	<b>10,0</b>	19,8	17,2	16,3	17,8	<b>16,5</b>	136	132	120	137	<b>116</b>	53	70	116	64	<b>85</b>
Diciembre	11,6	10,9	12,5	11,2	<b>11,2</b>	20,7	19,2	20,9	20,2	<b>19,2</b>	162	151	175	165	<b>145</b>	31	121	33	239	<b>86</b>
Enero	12,3	11,1	11,4	10,3	<b>11,0</b>	22,5	22,9	22,3	21,1	<b>21,1</b>	188	170	159	143	<b>148</b>	25	84	185	152	<b>119</b>
Febrero	10,2	9,7	10,2	10,6	<b>9,7</b>	22,2	20,4	20,1	21,1	<b>20,2</b>	138	114	116	133	<b>115</b>	64	108	33	33	<b>66</b>
Marzo	7,2	6,8	8,2	7,7	<b>7,5</b>	20,5	18,5	19,9	16,4	<b>18,3</b>	105	86	111	90	<b>93</b>	66	203	22	114	<b>78</b>

### 2.2.2. Tratamientos y diseño experimental

Los tratamientos incluyeron una combinación de híbridos de maíz y condiciones de disponibilidad de agua contrastante en el suelo.

*Híbridos de maíz:* Se utilizaron tres híbridos de maíz simple con diferente año de liberación en el mercado. El híbrido antiguo DK2F10 liberado en 1980 y dos híbridos modernos liberados en 2004; DK682RR y DK690MG. El híbrido DK2F10 corresponde al híbrido simple más antiguo que disponía la empresa Monsanto. Los híbridos modernos, a su vez, fueron seleccionados por poseer alto potencial de rendimiento y diferencias en adaptabilidad del rendimiento ante disminuciones en la calidad de la ambiente (caracterizando a la calidad del ambiente como el rendimiento medio de todos los genotipos en ese ambiente) en ensayos multiambientes bajo condiciones de secano (De Santa Eduvigis, com. per., 2009). Las reducciones en el rendimiento al disminuir la calidad del ambiente fueron mayores en el híbrido DK690MG (baja adaptabilidad) que en el híbrido DK682RR (alta adaptabilidad; Figura 2.1).

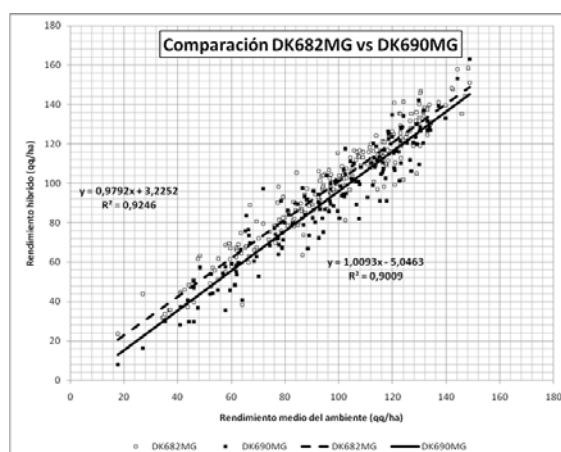


Figura 2.1: Ajuste lineal del rendimiento de los híbridos DK682RR y DK690MG para un amplio rango de ambientes. Datos obtenidos en ensayos multiambientes de la empresa Monsanto (De Santa Eduvigis, com. per., 2009).

Tabla 2.2: Características de los híbridos: año de liberación en el mercado, experimentos en los cuales fueron sembrados, tipo de cruzamiento y de endosperma, madurez relativa (MR) y duración de las etapas en grados días (GD, con temperatura base de 8°C) entre siembra y floración (S-F) y entre floración y madurez fisiológica (F-MF) promedio de los experimentos.

Híbridos	Año	Exp.	Cruzamiento	Tipo de endosperma	MR	GD (°C día-1)	
						S-F	F-MF
DK2F10	1980	1, 2, 3, 4, 5	Simple	Flint	117	893	672
DK682RR	2004	1, 2, 3, 4, 5	Simple	Semidentado	118	872	685
DK690MG	2004	2, 3	Simple	Semidentado	119	902	727

En la Tabla 2.2 se presentan las características de cada híbrido y los experimentos en que fueron evaluados.

La Figura 2.2 muestra la tendencia del rendimiento del cultivo de maíz en Argentina a través de los años (MAGPYA, 2017); esta tendencia es copiada por datos de los híbridos de la empresa Monsanto, en seco con un manejo de alta productividad, donde se incluyen los híbridos evaluados en este trabajo (Mastronardi et al., 2010). Esto indica, en cierta medida, la representatividad de las conclusiones a las que se arribará en este trabajo.

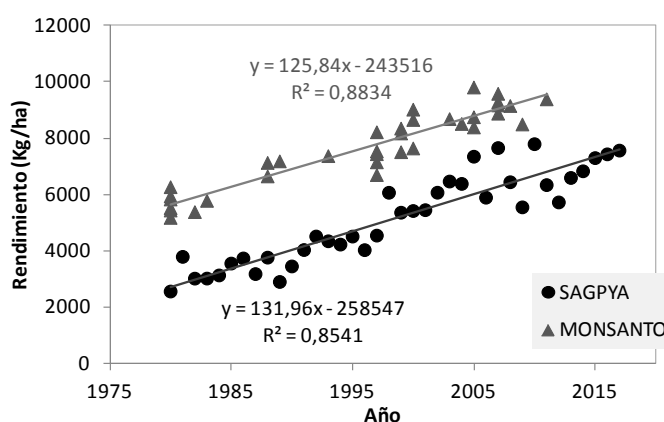


Figura 2.2: Evolución del rendimiento de maíz en Argentina según el año, datos del MAGYP (2017) y según el año de liberación en el mercado para los híbridos de la empresa MONSANTO (Mastronardi, et al, 2010).

*Disponibilidad de agua:* los tratamientos de disponibilidad de agua incluyeron:

(i) Riego (**R**) todo el ciclo, con el objetivo de mantener el contenido de agua en el suelo por encima del 55% del agua disponible (AD) durante el período crítico en que se determina el rendimiento (30 días alrededor de floración).

(ii) Baja disponibilidad de agua en el suelo en algún momento del ciclo. Esto último se logró de manera diferente en cada experimento según:

Exp. 1: sin riego durante todo el ciclo (**S**, seco) o suspensión del riego desde 15 días previo a R1 (**SDF**, seco desde floración).

Exp. 2: suspensión del riego desde 23 días previo a R1 y hasta 15 días después (**SPC**, seco en el período crítico) o suspensión del riego desde 2 días posteriores a R1 y hasta madurez fisiológica (**SLL**, seco durante el llenado de granos). Además, aproximadamente 20 días previos a la floración se colocaron coberturas plásticas en

los entresurcos de todos los tratamientos para evitar o disminuir el ingreso de precipitaciones.

Exp. 3: sin riego durante todo el ciclo (**S**, seco).

Exp. 4: sin riego durante todo el ciclo (**S**, seco). El ensayo se sembró debajo de una estructura fija o “shelter” (tipo invernáculo) con techo de polietileno transparente y sin paredes laterales, de manera de evitar el ingreso de las precipitaciones y mantener las condiciones de temperatura, humedad, radiación y viento aproximadas a las naturales.

Exp. 5: sin riego durante todo el ciclo (**S**, seco).

Se utilizó un diseño en bloques completos aleatorizados con arreglo en parcelas divididas, donde los niveles de disponibilidad hídrica se asignaron a la parcela principal y los híbridos a las subparcelas. Se utilizaron 3 repeticiones, excepto en los experimentos 4 y 5 que contaron con dos repeticiones debido a que se realizaron en un espacio reducido. Cada unidad experimental incluyó 6 (Exps. 1 a 3) ó 4 (Exps. 4 y 5) surcos de 7 m de largo espaciados a 0,7 m. Los distintos tratamientos de disponibilidad hídrica se lograron mediante un sistema de riego por goteo. En la Tabla 2.3 se presenta la lámina de agua que se adicionó en cada tratamiento.

Tabla 2.3: Láminas de riego (mm) aplicadas a los tratamientos de disponibilidad hídrica: regado (R), seco (S), seco desde floración (SDF), seco durante el llenado de los granos (SLL) y seco durante el período crítico (SPC) para los experimentos del 1 al 5.

	Riego (mm)								
	<b>Exp. 1</b>		<b>Exp. 2</b>			<b>Exp. 3</b>	<b>Exp. 4</b>		<b>Exp. 5</b>
	R	SDF	R	SLL	SPC	R	R	S	R
Noviembre	-	-	-	-	-	-	51	16	27
Diciembre	121	121	21	21	-	153	134	11	53
Enero	72	-	140	36	-	51	53	-	22
Febrero	24	-	159	-	159	58	144	-	133
Marzo	-	-	64	-	64	19	17	-	8

### 2.2.3. Mediciones y análisis de datos

El estado fenológico del maíz se registró según la clave de Ritchie y Hanway (1982). La humedad del suelo se determinó con una frecuencia semanal, empleando una combinación del método gravimétrico (0-0,10 m de profundidad) extrayendo dos submuestras por parcela y el método de atenuación de neutrones (0,10-1,6 m), realizando mediciones cada 0,10 m de profundidad hasta 0,4 m y cada 0,2 m en el resto del perfil. La sonda que se utilizó contiene una fuente radioactiva que emite

neutrones rápidos; durante las mediciones la sonda fue bajada a través de un tubo de acceso de aluminio que se considera “transparente” a los neutrones rápidos, los cuales son dispersados hasta una distancia de 30 a 50 cm de la fuente, colisionan con los átomos de H, pierden energía y se vuelven lentos; luego estos datos fueron expresados en humedad volumétrica de acuerdo a un ecuación de calibración adecuada al tipo de suelo (Suero y Travasso, 1988).

En madurez fisiológica (MF) se determinó el rendimiento en grano y sus componentes numéricos a partir de la cosecha de espigas de plantas en los 10 metros lineales de los surcos centrales de cada parcela. Las espigas se secaron en estufa a 60°C hasta alcanzar peso constante y se trillaron. El peso de mil granos (PMG) se obtuvo a partir de contar y pesar 1000 granos. El NG promedio de cada unidad experimental se determinó a partir del cociente entre rendimiento y el peso por grano.

Se calculó un índice ambiental (IA) que caracteriza al ambiente en general, como la media del rendimiento de los híbridos en cada tratamiento de cada experimento.

La estabilidad de los híbridos se calculó según el método paramétrico univariado de coeficientes de variación de los genotipos, que considera la estabilidad desde el concepto agronómico pero es sesgado a seleccionar materiales por alto rendimiento a través de los ambientes (Francis y Kannenberg, 1978), se grafican los rendimientos de los híbridos en función de los coeficientes de variación (CV) y separan los genotipos de acuerdo al grupo al que pertenecen. Los grupos superiores (I y II) contienen a los híbridos de alto rendimiento y los inferiores los de menor rinde (III y IV), a su vez, los híbridos a la izquierda del lector (cuadrantes I y III) son los de menor variación del rendimiento, mientras que los de la derecha (II y IV) presentan alta variabilidad del rinde. Por lo tanto en el grupo I se encuentran los híbridos que combinan alto rendimiento y estabilidad de los mismos. Los efectos de los tratamientos sobre el rendimiento y sus componentes fueron evaluados por el análisis de la varianza con el software estadístico R 3.1.0. Cuando el análisis de varianza de los efectos principales fue significativo ( $p < 0,05$ ) y no existían interacciones significativas ( $p > 0,05$ ), se analizaron dichos efectos con el test de diferencia mínima significativa (LSD, del inglés least significant difference). Asimismo, cuando se registraron interacciones significativas entre los factores de tratamiento, se analizó la apertura de tal interacción.

Se ajustaron ecuaciones entre el rendimiento y el índice ambiental y se realizó el análisis de parámetros con el programa GraphPad Prism 5.0 (GraphPad Software Inc., San Diego, CA) con un nivel de significancia del 5%.

## 2.3. Resultados:

### 2.3.1. Disponibilidad de agua en el suelo

Los tratamientos de suministro de agua generaron diferentes niveles de agua disponible (AD) en el suelo. En la Figura 2.3 se muestra la evolución de AD en el suelo para los híbridos modernos y para el antiguo en todos los tratamientos de disponibilidad hídrica evaluados. En los Exps. 1 y 3 ocurrieron deficiencias hídricas marcadas (i.e.  $AD < 55\%$ ) desde etapas vegetativas y durante la mayor parte del ciclo. En los Exps. 4 y 5 las deficiencias hídricas ocurrieron durante el llenado de granos; en particular, en el Exp. 5 la deficiencia fue leve y ocurrió durante un período corto. En el Exp. 2 se lograron deficiencias de agua controladas según su momento de ocurrencia (i.e. durante el período crítico o durante el llenado de granos).

### 2.3.2. Rendimiento

Los híbridos modernos rindieron más que el antiguo en los cinco experimentos ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.4). La interacción híbrido x disponibilidad hídrica fue no significativa para rendimiento en grano ( $p > 0,05$ ). Las reducciones en el rendimiento debidas a deficiencias hídricas fueron acordes a la disponibilidad de agua lograda en el suelo (sección anterior). Así, las mayores reducciones del rendimiento promedio de híbridos ocurrieron en los Exp. 1 (52%) y Exp. 3 (22%) en condiciones de secano respecto de riego; mientras que las reducciones fueron moderadas en los Exp. 2 (12%; cuando se suspendió riego en el PC) y Exp. 4 (15%; en condiciones de secano respecto de riego). En el Exp. 5, las deficiencias de agua logradas por un muy corto período de tiempo y hacia fines de llenado de granos no promovieron reducciones del rendimiento.

El rendimiento de los híbridos modernos de alta adaptabilidad (DK682RR) y de baja adaptabilidad (DK690MG) ante ambientes de pobre calidad, fue similar en los dos experimentos (i.e. Exps. 2 y 3) donde ambos híbridos fueron evaluados ( $p > 0,05$ ; Tabla 2.4). Sin embargo, las reducciones del rendimiento, al disminuir la disponibilidad de agua (promedio de los Exps. 2 y 3), tendieron a ser mayores en el híbrido de baja adaptabilidad (15%) versus el de alta adaptabilidad (10%). Asimismo, en las mismas situaciones, la reducción promedio del rendimiento para el híbrido antiguo fue similar (16%) al de baja adaptabilidad (Tabla 2.4).

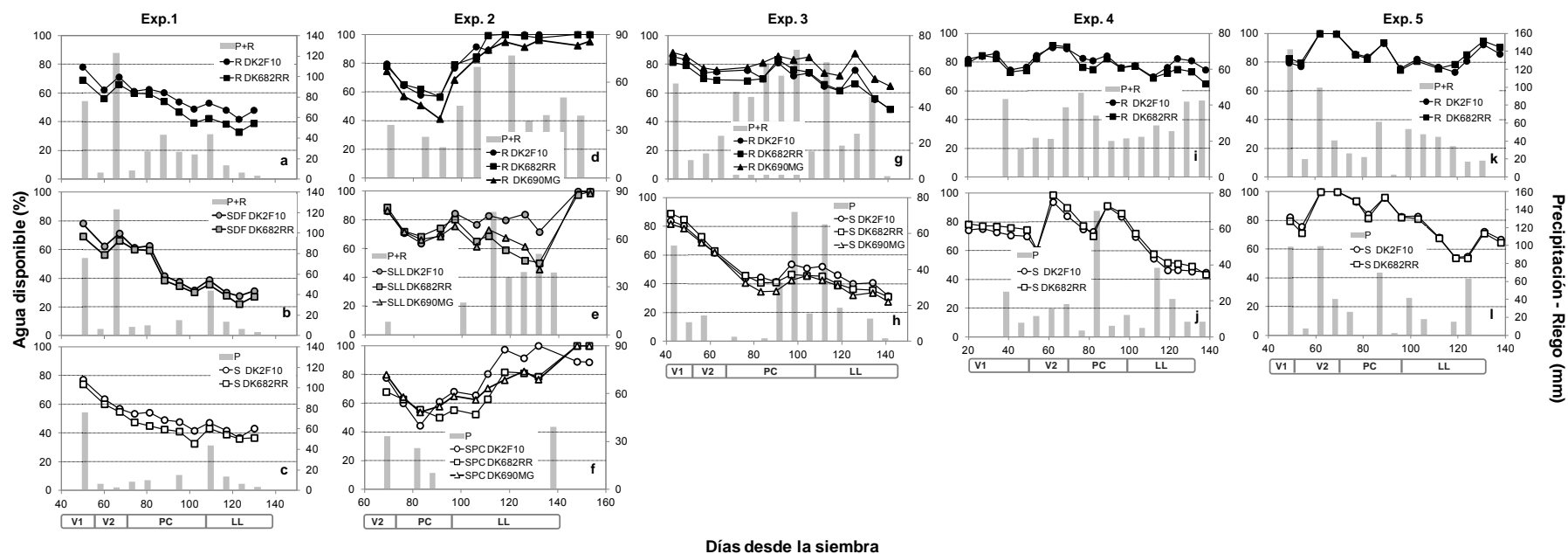


Figura 2.3: Evolución del % de agua disponible en el suelo durante el ciclo del cultivo en los experimentos 1 a 5, para los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R; a), secano desde floración (SDF; b) y secano (S; c) en el experimento 1; R (d), secano durante el llenado de los granos (SLL; e) y durante el periodo crítico (SPC; f) para el experimento 2 y R y S para los experimentos 3 (g; h), 4 (i; j) y 5 (k; l); para el híbrido antiguo DK2F10 (círculos) y los modernos DK682RR (cuadrados) y DK690MG (triángulos). Las columnas indican el aporte de agua por precipitaciones (P) o de precipitaciones mas riego (P+R) según corresponda. Se indican además los estadios vegetativos tempranos (V1) y tardíos (V2), el período crítico centrado en floración (PC) y el llenado de los granos (LL).

Tabla 2.4: Rendimiento de los híbridos DK2F10 (antiguo, 1980), DK682RR (moderno de alta adaptabilidad del rendimiento en ambientes pobres, 2004) y DK690MG (moderno de baja adaptabilidad, 2004), para los experimentos 1 a 5 y para los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego, secano, secano desde floración (SDF), secano durante el período crítico (SPC) y secado durante el llenado de los granos (SLL).

	Tratamiento hídrico	Rendimiento (kg.ha <sup>-1</sup> )			
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	
Exp.1	Riego	7891	9266		<b>A</b>
	SDF	5223	6665		<b>B</b>
	Secano	3227	5093		<b>C</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>		
Exp.2	Riego	9989	10899	11844	<b>A</b>
	SLL	8900	10940	10648	<b>AB</b>
	SPC	8514	9725	10568	<b>B</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.3	Riego	11897	13738	13385	<b>A</b>
	Secano	9354	10953	10215	<b>B</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.4	Riego	12434	14195		<b>A</b>
	Secano	10704	11902		<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>		
Exp.5	Riego	12135	13559		<b>A</b>
	Secano	12105	13609		<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>		

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD).

Con los tratamientos de disponibilidad de agua se logró explorar un rango de índices ambientales (IA) de entre 4100 a 13300 kg ha<sup>-1</sup> para los híbridos de alta adaptabilidad y antiguo; mientras que el rango de IA explorado por el híbrido de baja adaptabilidad fue menor (entre 9600 y 13000 kg ha<sup>-1</sup>) debido a que este híbrido se evaluó solo en los experimentos 2 y 3, donde no ocurrieron grandes deficiencias de agua como en el Exp. 1 (Figura 2.4). El rendimiento en grano de los híbridos se relacionó de manera lineal con el índice ambiental (Figura 2.4); y fue superior en los híbridos modernos que en el antiguo en el rango de ambientes explorado (Figura 2.4). Las regresiones ajustadas difirieron entre híbridos antiguo y modernos en su intercepto ( $p < 0,05$ ) pero no en la pendiente ( $p > 0,05$ ).



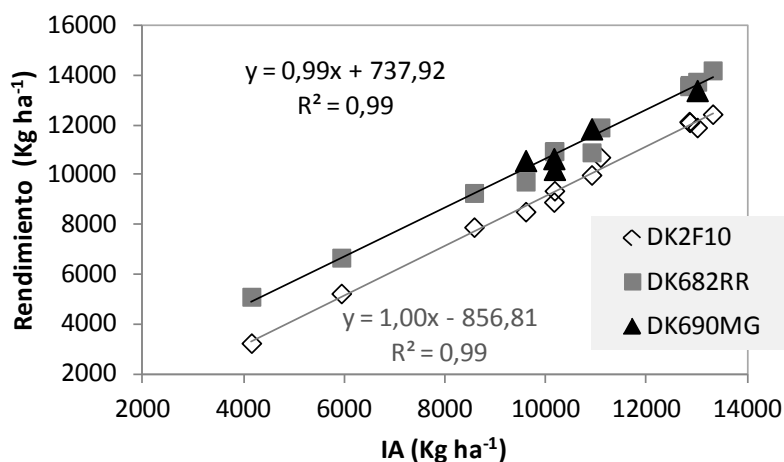


Figura 2.4: Rendimiento en función del índice ambiental (IA) expresado como los kg ha<sup>-1</sup> promedio de cada ambiente (año por disponibilidad de agua) para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad en ambientes pobres, triángulos). Ajuste lineal para los híbridos modernos y antiguo.

El híbrido moderno DK682RR presentó un mayor rendimiento con menor variación a través de todos los experimentos que el híbrido antiguo (Figura 2.5); no se incorporó al híbrido DK690 en este análisis, dado que no se contaba con este híbrido en todos los experimentos.

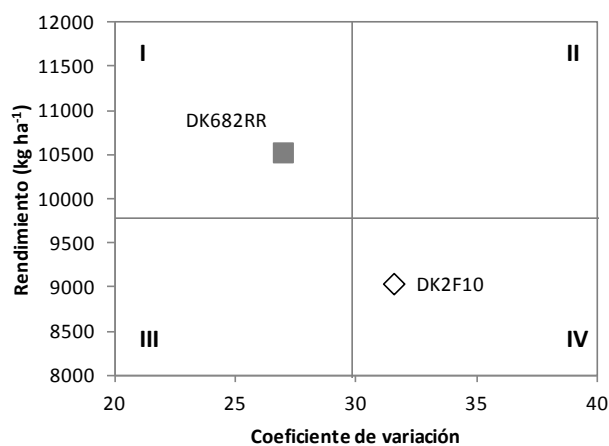


Figura 2.5: Rendimiento en función del coeficiente de variación a través de todos los experimentos, según Francis y Kannenberg (1978).

### 2.3.3. Componentes numéricos del rendimiento

Las variaciones en el rendimiento a través de los experimentos se asociaron con ambos componentes numéricos ( $p < 0,05$ ; Figura 2.6); el componente que mejor explicó estas variaciones fue el NG ( $R^2$  entre 0,87 y 0,93), mientras que el PG explicó en

menor medida ( $R^2$  entre 0,57 y 0,64). La contribución relativa de cada componente a la disminución del rendimiento debido a deficiencias de agua fue diferente entre híbridos. En este sentido, a través de los cinco experimentos, reducciones en ambos componentes numéricos (i.e. PG y NG) contribuyeron a explicar las disminuciones en rendimiento en el híbrido moderno de alta adaptabilidad ( $p < 0.05$ ; no mostrado); pero las mismas se atribuyeron principalmente a disminuciones en el NG en el híbrido antiguo ( $p < 0.05$ ; no mostrado). Por ejemplo, en las condiciones de secano del Exp. 1 reducciones del rendimiento del 59% se asociaron con reducciones del 56% en NG y del 5% en PMG en el híbrido antiguo; mientras que en el mismo tratamiento, reducciones del rendimiento del 45% se asociaron con reducciones del 31% en NG y del 21% en PMG, en el híbrido moderno.

En los Exps. 2 y 3 (que incluyen los tres híbridos) la reducción promedio del rendimiento en condiciones de baja disponibilidad de agua respecto al regado, fue 15% para el híbrido antiguo y del 16% para el híbrido moderno de baja adaptabilidad; principalmente asociado con reducciones en el NG (13% de reducción en este componente en ambos materiales). Mientras que en los mismos tratamientos, la reducción promedio del rendimiento en el híbrido moderno de alta adaptabilidad tendió a ser levemente menor (10%) y se asoció tanto con reducciones en el NG (7%) y en el PMG (4%).

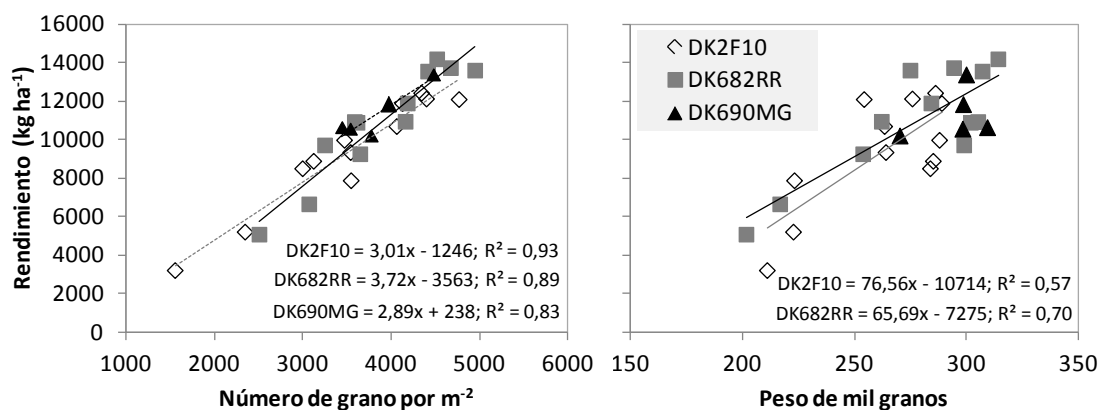


Figura 2.6: Rendimiento en grano en función del número de granos por metro cuadrado y del peso de mil granos para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos). Ajuste lineal para los híbridos modernos y antiguo.

## 2.4. Discusión

**Los híbridos modernos rindieron más que el híbrido antiguo, a través de todos los ambientes generados por las distintas condiciones de disponibilidad de agua** (Tabla 2.4). Esto fue confirmado, además, con la variación del rendimiento en respuesta al índice ambiental (Figura 2.4). Asimismo, según el método paramétrico univariado de coeficientes de variación de los genotipos, que considera la estabilidad desde el concepto agronómico pero es sesgado a seleccionar materiales por alto rendimiento a través de los ambientes (Francis y Kannenberg, 1978); se comprobó que el híbrido moderno DK682RR se ubicó dentro del grupo que contiene a los híbridos de alto rendimiento y baja variación (grupo I, Figura 2.5) y que el híbrido antiguo se ubicó en el grupo IV que contiene a híbridos de bajo rendimiento y alta variación. Estos resultados concuerdan con conclusiones de Di Matteo et al. (2016) que demostraron una mayor estabilidad del rendimiento de los híbridos modernos respecto de los antiguos liberados en los últimos 45 años y para una amplia variedad de ambientes; pero en este estudio se estudió en particular el comportamiento de híbridos de distintas décadas en condiciones de agua disponible contrastante. Asimismo, resultados de este trabajo confirmaron conclusiones de estudios previos que modificaron la disponibilidad de agua en el suelo (Edmeades et al., 2003, citado por Campos et al., 2004; Presello et al., 1997). En particular, para híbridos liberados en Argentina, Presello et al., (1997) indicaron que híbridos liberados en los años 90´ rindieron más que híbridos de los años 80´ en ensayos de sequía simulada y riego.

Variaciones en el rendimiento a través de experimentos y tratamientos hídricos se asociaron con ambos componentes numéricos, en los tres híbridos (Figura 2.6); pero en mayor medida con variaciones en el NG (Figura 2.6). En concordancia, varios reportes en la bibliografía destacan la estrecha asociación entre el rendimiento y el componente NG ante variaciones en la disponibilidad de agua, en el cultivo de maíz (Claasen y Shaw, 1970; Hall et al., 1981; Fischer y Palmer, 1984; Tollenaar 1992; Otegui et al., 1995; Bolaños and Edmeades; 1996). Cuando las diferencias en rendimiento entre híbridos antiguos y modernos fueron logradas a través de variaciones en la densidad de planta, disponibilidad de N o la combinación de ambas, también se observó una estrecha relación entre el rendimiento y el NG (Echarte, 2003; Duvick et al., 2004; Echarte et al., 2004; Di Matteo, 2012; Ferreyra, 2015; Robles, 2014). Por otra parte, la contribución relativa del PG al rendimiento fue mayor en uno de los híbridos modernos (i.e. DK682RR) que en el resto de los híbridos. Los mecanismos que contribuyen a la determinación del NG y aquellos que contribuyen a su crecimiento y definición del PG, en híbridos modernos y antiguos, en condiciones

de agua contrastante en el suelo serán abordados en el Capítulo 5 y 6, respectivamente.

Los híbridos modernos de alto potencial de rendimiento presentaron altos y similares rendimientos en condiciones de buena disponibilidad de agua en los dos experimentos en que fueron evaluados al mismo tiempo (i.e. Exps. 2 y 3). Sin embargo, se encontró una tendencia a una mayor reducción del rendimiento al disminuir la disponibilidad de agua en el híbrido DK690MG (baja adaptabilidad; 16%) que en el DK682RR (alta adaptabilidad; 10%). Esto confirmó la caracterización previa de los materiales (De Santa Eduvigis, com. per., 2009); e indicó que **hay discrepancia entre genotipos actuales en su tolerancia al estrés y en particular a la disponibilidad de agua en el suelo**. Si bien las reducciones porcentuales del rendimiento al disminuir la disponibilidad de agua fueron similares entre el híbrido de baja adaptabilidad y el híbrido antiguo (15 y 16% respectivamente); los rendimientos absolutos siempre fueron mayores en el híbrido moderno dado su alto potencial de rendimiento (Tabla 2.4). El híbrido moderno de alta adaptabilidad (DK682RR) combinó un alto potencial de rendimiento con menores reducciones del mismo al disminuir la disponibilidad de agua en el suelo. En concordancia, otros autores demostraron que dentro de los híbridos modernos de alto potencial de rendimiento, existen variaciones en la susceptibilidad a estrés hídrico (Bruce et al, 2002; de Santa Eduvigis, 2010). Una alta capacidad de producir rendimiento en grano en condiciones de baja disponibilidad de agua en los híbridos modernos se asociaría al testeo de materiales en varios ambientes y en densidades de plantas cada vez mayores. Así, varios autores indicaron que los programas actuales de mejoramiento genético se basan en la selección de materiales en altas densidades y en ensayos multi-ambiente a diferencia de los antiguos que utilizaban condiciones de potencialidad o leve estrés; esto habría resultado en mejoras en la tolerancia a estrés (Troyer, 1996; Reeder, 1997; Bänziger et al., 2002; Fasoula, 2002). Tollenar y Lee (2011) concluyeron que el incremento del rendimiento del cultivo de maíz se debió fundamentalmente a las mejoras en la tolerancia a estreses diversos.

## 2.5. Conclusiones

Resultados de este capítulo mostraron que el rendimiento de los híbridos modernos fue similar entre sí, pero mayor que el del híbrido antiguo en todas las condiciones de agua disponible en el suelo. En consecuencia, **se rechaza parcialmente la hipótesis 1** que indicaba que *“el rendimiento en grano es mayor en el híbrido moderno de alta adaptabilidad versus el de baja adaptabilidad de rendimiento y que en el híbrido antiguo ante condiciones de baja disponibilidad hídrica en el suelo”*. Sin embargo, la tendencia a una mayor reducción del rendimiento al disminuir el agua disponible en el suelo en el híbrido moderno de baja adaptabilidad que en el de alta adaptabilidad sugiere que esta hipótesis podría no ser rechazada en condiciones más estresantes por agua. Futuros trabajos deberían dilucidar el comportamiento de híbridos modernos en condiciones de muy reducida disponibilidad de agua, similares a la ocurrida en el secano del Exp. 1. No obstante, resultados de este capítulo destacan la mayor capacidad de rendir de los híbridos modernos respecto de los antiguos en condiciones de agua limitante; e indican que genotipos actuales difieren en su tolerancia ante disminuciones en la baja disponibilidad de agua. Asimismo, se señaló que el NG fue el componente numérico del rendimiento que se asoció en mayor medida con las reducciones en rendimiento ante disminuciones en la disponibilidad de agua en todos los híbridos.

### **CAPÍTULO 3: DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DEL RENDIMIENTO EN UN HÍBRIDO DE MAÍZ ANTIGUO Y DOS MODERNOS, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE DISPONIBILIDAD DE AGUA EN EL SUELO**

#### **3.1. Introducción**

El entendimiento de la influencia de deficiencias de agua sobre el rendimiento de híbridos de maíz liberados en distintas décadas o con distinta adaptabilidad, puede ser profundizado a partir de la evaluación de los determinantes ecofisiológicos del rendimiento: producción de biomasa y partición de biomasa a estructuras reproductivas (IC, índice de cosecha). En este sentido, deficiencias de agua pueden disminuir la producción de biomasa como resultado de (i) reducciones en la radiación fotosintéticamente activa interceptada durante el ciclo del cultivo (RFAi), asociado con una menor expansión foliar, a marchitamientos temporarios, a enrollamientos foliares y/o una senescencia más acelerada (Earl y Davis, 2003; Edmeades et al., 2003; Barker et al., 2005; Duvick 2005); (ii) reducciones en la eficiencia en el uso de la radiación para producir biomasa (EURb), debido principalmente a disminuciones en la tasa fotosintética (Sinclair y Muchow, 1999) posiblemente asociada al cierre de estomas. Además, deficiencias de agua podrían reducir el rendimiento a partir de reducciones marcadas del IC si las deficiencias ocurren durante etapas reproductivas (Bolaños y Edmeades, 1993a; Echarte y Andrade, 2003).

Algunos trabajos indicaron que los híbridos modernos de USA tienen una mayor capacidad de mantener su producción de biomasa al disminuir la disponibilidad de recursos del ambiente (Duvick, 2005; Lee y Tollenaar, 2007). En estos estudios se determinó que los cambios que han acompañado al incremento en la producción de biomasa se asociaron con diferencias en RFAi y en EURb (Duvick, 2005; Lee y Tollenaar, 2007); e involucran, entre otros: una mayor tasa de fotosíntesis en el período de llenado de granos ("stay green" funcional), un mantenimiento del área foliar verde por más tiempo, una mayor duración del período de llenado de granos y un incremento en el ángulo de las hojas con la horizontal permitiendo una mejor distribución de la luz en el canopeo. En híbridos tropicales con mayor tolerancia a sequía luego de ocho ciclos de selección, un estrés hídrico extremo en floración promovió reducciones leves de la interceptación de la radiación solar e incrementos moderados en EURb (Bolaños y Edmeades; 1993). Por el contrario, trabajos realizados con híbridos de maíz liberados en Argentina entre los años 1965 y 1993 coinciden en que el índice de cosecha fue el determinante ecofisiológico que contribuyó a explicar en mayor medida el mayor rendimiento de los híbridos del '90 respecto de los del '60, en condiciones de baja disponibilidad de recursos debido a

alta densidad de plantas (Echarte et al., 2000; Echarte y Andrade, 2003; Luque et al., 2006). Sin embargo, estudios más recientes con híbridos liberados en Argentina hasta 2010 indicaron que, en condiciones potenciales de crecimiento, la producción de biomasa aumentó sostenidamente desde 1965; mientras que el IC aumentó solamente en el período 80' a 90' (Di Matteo et al., 2016). Resta conocer la respuesta de los determinantes ecofisiológicos del rendimiento ante disminuciones en la disponibilidad de agua en híbridos liberados en distintas décadas.

En resumen, no se conoce la respuesta de la biomasa y del IC ante condiciones de agua contrastante en el suelo de manera comparada en híbridos modernos y en uno antiguo liberados en Argentina. Se brindaron argumentos a favor de ventajas en el IC en híbridos liberados en Argentina, pero también se indicó que en otros países las ventajas de híbridos modernos o más tolerantes ante una baja disponibilidad de recursos se asociaron con aumentos en biomasa, a través de una mayor EURb. En función a lo expuesto, en este capítulo se pondrá a prueba la hipótesis que indica *que el mayor rendimiento de híbridos modernos respecto de uno antiguo en condiciones de agua contrastante en el suelo, se asocia con un alto IC* (Hipótesis 2). Asimismo, se estudiarán de manera comparada los determinantes ecofisiológicos (i.e. EURb y RFAi) y los atributos morfo-fisiológicos, que podrían promover ventajas en biomasa en condiciones de baja disponibilidad de agua.

### 3.2. Materiales y métodos:

Para este estudio se utilizaron los Exps. 1 a 5, cuyo sitio, manejo agronómico, tratamientos y diseño experimental fueron descritos en el capítulo anterior.

#### 3.2.1. Mediciones, cálculos y análisis de datos

La humedad del suelo se determinó semanalmente mediante la combinación de muestreos gravimétricos y por atenuación de neutrones, como ya fue descrito en el capítulo 2. La evolución del estado fenológico del maíz se registró según la clave de Ritchie y Hanway (1982).

La producción de biomasa fue determinada en floración y en madurez fisiológica cortando al ras del suelo 10 plantas por parcela, las cuales fueron separadas en espigas y el resto de las plantas y colocados en estufa a 60°C hasta peso constante. Las espigas fueron trilladas y se determinó el peso de los granos. El índice de cosecha (IC) de cada unidad experimental se calculó a partir del cociente entre el peso de granos y la biomasa de planta. En madurez fisiológica (MF), además, se determinó el rendimiento en grano en los 10 metros lineales de los surcos centrales de cada parcela.

La radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo (RFAi), se registró desde el inicio del ciclo de los cultivos y de manera semanal con un radiómetro CAVADEVICES, en los Exps. 2 a 5. Las mediciones fueron realizadas alrededor del mediodía solar, entre las 11:00 y las 14:00 hs, en días despejados, siguiendo el método descrito por Gallo y Daughtry (1986). El porcentaje de RFAi en cada momento de medición se obtuvo mediante la ecuación:

$$\text{RFAi (\%)} = 100 - (\text{RFA}_1 / \text{RFA}_0) * 100 \quad (\text{Ec.3.1})$$

Donde  $\text{RFA}_1$  y  $\text{RFA}_0$  representan la radiación fotosintéticamente activa medida por debajo y por encima del canopeo, respectivamente. La RFAi (%) de cada día durante el ciclo del cultivo se estimó a partir de interpolaciones lineales de RFAi (%) entre fechas de medición sucesivas. La cantidad de RFAi diaria ( $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) se estimó como:

$$\text{RFAi (MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}) = \text{RGinc} * 0.48 * \text{RFAi (\%)} \quad (\text{Ec. 3.2})$$

Donde RGinc representa la radiación global diaria incidente, obtenida en la estación meteorológica de la EEA Balcarce y 0,48 es la fracción de la RGi correspondiente a la radiación fotosintéticamente activa. La RFAi ( $\text{MJ m}^{-2}$ ) acumulada se obtuvo acumulando los valores diarios de RFAi ( $\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) para los períodos de interés.



La eficiencia de uso de la radiación para producir biomasa (EURb) se calculó como el cociente entre la biomasa aérea y la RFAi acumulada.

El área foliar de las plantas se determinó semanalmente desde el inicio del periodo crítico de fijación de granos (aproximadamente 10 días previo a floración) y hasta después de madurez fisiológica, por dos métodos: i) destructivo, tomando dos plantas por parcela y midiendo el área de hoja verde con un integrador de área foliar (LI-3100; LICOR, Lincoln, Nebraska, USA) y ii) no destructivo, siguiendo la evolución del área foliar verde por medio de un integrador de área foliar portátil LICOR 3000. El índice de área foliar (IAF) se calculó mediante el cociente superficie de hoja/superficie de suelo.

El índice de área foliar máximo (IAF máx) y el máximo porcentaje de RFAi (%IR máx) fueron calculados a partir del ajuste de un modelo plateau-lineal o lineal-plateau, respectivamente, entre cada variable y los días desde floración. El máximo valor para cada variable se determinó en el punto donde cambiaron las pendientes y se estableció un valor por unidad experimental.

El coeficiente de extinción de luz en el canopeo (k) se calculó a partir de su despeje en la ecuación propuesta por Gardner (1985), cuando el IAF fue el máximo (alrededor de floración):

$$I_i / I_0 = e^{-k \cdot \text{IAF}} \quad (\text{Ec. 3.3})$$

Donde  $I_i$  es la radiación fotosintéticamente activa (RFA) sobre el canopeo,  $I_0$  es la RFA por debajo del canopeo, IAF es el índice de área foliar, k es el coeficiente de extinción del canopeo y e es la base del logaritmo natural (2,71828).

Las siguientes variables fueron determinadas en los Exps. 3 a 5, seleccionando tres plantas de los surcos centrales de cada parcela alrededor de floración (R1), con el fin de definir la arquitectura del cultivo: i) altura de planta desde el ras del suelo y hasta la base de la panoja, ii) largo total de cada hoja verde desde la base hasta el extremo de la lamina, iii) la distancia desde la inserción de la hoja y hasta el punto de quiebre de la misma (i.e., donde se dobla la hoja); y iv) el ángulo de inclinación de la hoja con respecto a la vertical.

Los efectos de los tratamientos para las variables bajo estudio fueron evaluados por el análisis de la varianza utilizando el software estadístico R 3.1.0. La diferencia entre medias, cuando el análisis de varianza no presentó interacciones significativas ( $p > 0,05$ ) y los efectos principales fueron significativos ( $p < 0,05$ ), se analizaron con el test de diferencia mínima significativa (LSD, del inglés least significant difference).

Las funciones ajustadas (lineal simple o doble) entre las distintas variables se realizaron mediante el uso del programa GraphPad Prism 5.0 (GraphPad Software Inc., San Diego, CA) con un nivel de significancia del 5%.

### 3.3. Resultados:

#### 3.3.1. Disponibilidad de agua

La disponibilidad de agua en el suelo lograda con los tratamientos hídricos se describió en el capítulo anterior (Figura 2.3). Brevemente, los tratamientos regados mantuvieron el agua disponible por encima del 50% durante el período crítico; mientras que los tratamientos en secano presentaron baja disponibilidad de agua (i.e.  $AD < 50\%$ ) en algún momento del ciclo, en todos los casos. Las deficiencias fueron más marcadas y ocurrieron desde inicios del período crítico y durante el llenado de granos en los Exps. 1 y 3; mientras que las deficiencias fueron moderadas y ocurrieron sólo durante el período crítico (SPC) o sólo durante el llenado de granos (SLL) en el Exp. 2. En los Exps. 4 y 5 las deficiencias fueron leves y durante un corto período de tiempo durante el llenado de granos (más leve en Exp. 5 que en Exp. 4).

#### 3.3.2. Producción de biomasa e índice de cosecha

La producción de biomasa en madurez fisiológica fue similar entre híbridos en cuatro de los cinco experimentos ( $p > 0,05$ ; Tabla 3.1) y no presentó interacción híbrido por disponibilidad de agua ( $p > 0,05$ ; Tabla 3.1). En general, disminuciones en la disponibilidad de agua redujeron la producción de biomasa ( $p < 0,06$ ; Tabla 3.1), excepto en el Exp. 5 en coincidencia con el bajo nivel de deficiencia logrado (Figura 2.3).

El IC fue mayor en los híbridos modernos que en el híbrido antiguo en todos los experimentos (significativo en cuatro de cinco experimentos,  $p < 0,05$ ; Tabla 3.1) y no presentó interacción entre disponibilidad de agua e híbrido ( $p > 0,05$ ; Tabla 3.1). El valor medio de IC en los dos experimentos donde se evaluaron los tres híbridos fue de 0,43 para el híbrido antiguo, de 0,49 para el híbrido de baja adaptabilidad (DK690MG) y de 0,52 para el híbrido de alta adaptabilidad (DK682RR). El sentido de la respuesta del IC ante disminuciones en la disponibilidad de agua, fue diferente según el experimento: disminuyó en el Exp. 1, no se modificó en el Exp. 2 y mostró un aumento en los Exps. 3 a 5 ( $p < 0,08$ ; Tabla 3.1). En este sentido, reducciones del rendimiento marcadas ( $> 28\%$ ; Exp. 1; Tabla 2.4) se asociaron con reducciones significativas de la biomasa y del IC; y las reducciones del IC tendieron a ser mayores en el híbrido antiguo (33%) que en el híbrido moderno (16%). Reducciones moderadas ( $< 24\%$ ) en el rendimiento (i.e. Exp. 2 a 4; Tabla 2.4), se asociaron principalmente con disminuciones en la producción de biomasa en todos los híbridos (Tabla 3.1), mientras que el IC se

mantuvo prácticamente constante (reducciones del rendimiento del orden del 10-11%) o fue incrementado (reducción del rinde entre el 14 y el 24%).

Tabla 3.1: Producción de biomasa ( $\text{gr m}^{-2}$ ) en madurez fisiológica e índice de cosecha (IC), de los híbridos DK2F10 (antiguo); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja estabilidad); para los experimentos 1 a 5 y para los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano (S), secano desde floración (SDF), secano durante el período crítico (SPC) y secano durante el llenado de los granos (SLL).

		Biomasa ( $\text{kg ha}^{-1}$ )			IC				
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	DK2F10	DK682RR	DK690MG		
Exp.1	R	16882	15929		A	0,47	0,58		A
	SDF	15156	12833		B	0,35	0,53		AB
	S	11678	11441		C	0,28	0,44		B
		<b>a</b>	<b>a</b>			<b>b</b>	<b>a</b>		
Exp.2	R	21359	20411	22448	A	0,47	0,53	0,53	A
	SLL	20574	20332	21632	AB	0,44	0,54	0,49	A
	SPC	18058	18386	21035	B	0,47	0,53	0,50	A
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>		<b>c</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	
Exp.3	R	28917	29396	31377	A	0,41	0,47	0,43	B
	S	21691	20266	21126	B(*)	0,43	0,54	0,49	A(*)
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>		<b>b</b>	<b>a</b>	<b>ab</b>	
Exp.4	R	28811	27227		A	0,43	0,52		B
	S	22580	20582		B	0,47	0,58		A(*)
		<b>a</b>	<b>b</b>			<b>b</b>	<b>a</b>		
Exp.5	R	28454	28481		A	0,43	0,48		B
	S	24670	25364		A	0,49	0,54		A
		<b>a</b>	<b>a</b>			<b>a</b>	<b>a</b>		

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD); (\*) diferencias a  $p < 0,1$ .

Tabla 3.2: Producción de biomasa a floración de los híbridos DK2F10 (antiguo); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja estabilidad); para los experimentos 1, 2, 3 y 5 y para los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano (S), secano desde floración (SDF), secano durante el período crítico (SPC) y secado durante el llenado de los granos (SLL).

		Materia seca en floración ( $\text{g m}^{-2}$ )			
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	
Exp. 1	R	743	745		A
	SDF	639	744		A
	S	541	586		B
		<b>a</b>	<b>a</b>		
Exp. 2	R	928	677	708	A
	SLL	779	822	846	A
	SPC	775	899	699	A
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp. 3	R	804	817	782	A
	S	529	571	550	B
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp. 5	R	1031	1025		A
	S	890	956		B(*)
		<b>a</b>	<b>a</b>		

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD); (\*) diferencias a  $p < 0,1$ .

La producción de biomasa hasta floración no difirió entre híbridos de distinto año de liberación ( $p > 0,05$ ; Tabla 3.2) y fue menor en los tratamientos de secano (S) respecto de los regados, en los Exp. 1, 3 y 5 ( $p < 0,07$ ; Tabla 3.2).

### 3.3.3 Radiación fotosintéticamente activa interceptada y eficiencia en el uso de la radiación para producir biomasa

La RFAi acumulada varió entre híbridos y tendió a ser menor en los híbridos modernos a través de los experimentos y tratamientos (Tabla 3.3); a su vez, tendió a disminuir ante reducciones en la disponibilidad de agua en la mayoría de los experimentos (significativo en los Exp. 3 y 5;  $p < 0,05$ ; Tabla 3.3). La interacción híbrido x disponibilidad de agua fue no significativa para ambas variables ( $p > 0,05$ ). La EURb tendió a ser superior en uno de los híbridos modernos (DK690), aunque no se encontró una tendencia clara de esta variable (interacción híbrido x disponibilidad de agua no significativa  $p > 0,05$ ; Tabla 3.3) y se redujo al disminuir el agua disponible en el suelo, en todos los experimentos (Tabla 3.3).

Tabla 3.3: Radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi), eficiencia en el uso de la radiación para producir biomasa (EURb) y de los experimentos 1 a 5 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S), secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).

		RFAi (MJ m <sup>-2</sup> )				EURb (g MJ <sup>-1</sup> )			
		DK2F10	DK682RR	DK690MG		DK2F10	DK682RR	DK690MG	
Exp.2	R	755	725	693	<b>A</b>	2.8	2.8	3.2	<b>A</b>
	SLL	759	737	709	<b>A</b>	2.7	2.8	3.1	<b>A</b>
	SPC	760	765	668	<b>A</b>	2.4	2.4	3.1	<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>b</b>		<b>b</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	
Exp.3	R	897	859	864	<b>A</b>	3.2	3.4	3.6	<b>A</b>
	S	789	755	745	<b>B</b>	2.7	2.7	2.8	<b>B(*)</b>
		<b>a</b>	<b>b</b>	<b>b</b>		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.4	R	895	877		<b>A</b>	3.2	3.1		<b>A</b>
	S	786	765		<b>A</b>	2.9	2.7		<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>			<b>a</b>	<b>a</b>		
Exp.5	R	870	865		<b>A</b>	3.3	3.3		<b>A</b>
	S	841	829		<b>B</b>	2.9	3.1		<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>			<b>a</b>	<b>a</b>		

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD); (\*) diferencias a  $p < 0,1$ . Estas variables no fueron registradas en el Exp. 1.

La producción de biomasa se asoció estrechamente con la RFAi a través de los 4 experimentos donde fue evaluada (Exps. 2 a 5; Figura 3.1). Este comportamiento fue similar en los tres híbridos ( $p > 0,05$ ); sin embargo, se destacó la mayor producción de biomasa del híbrido DK690MG ante similar RFAi y en consecuencia una mayor EURb a través de los 4 experimentos en comparación con el resto de los híbridos (Figura 3.1).

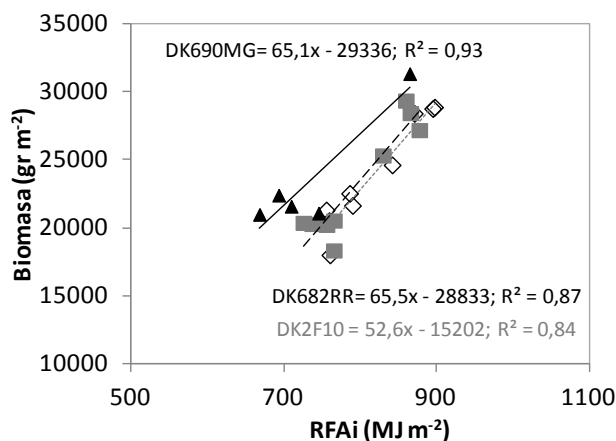


Figura 3.1: Biomasa aérea ( $\text{gr m}^{-2}$ ) en función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi;  $\text{MJ m}^{-2}$ ) de los distintos tratamientos de disponibilidad hídrica; para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos). El ajuste lineal fue similar entre los híbridos antiguo y moderno de alta estabilidad ( $p > 0,05$ ) y distinto para el híbrido moderno de baja estabilidad ( $p < 0,05$ ).

Asimismo, reducciones en RFAi y en EURb asociadas con limitaciones en la disponibilidad de agua, contribuyeron a explicar las reducciones en biomasa de manera similar en los tres híbridos (Figura 3.2;  $p < 0,05$ ).

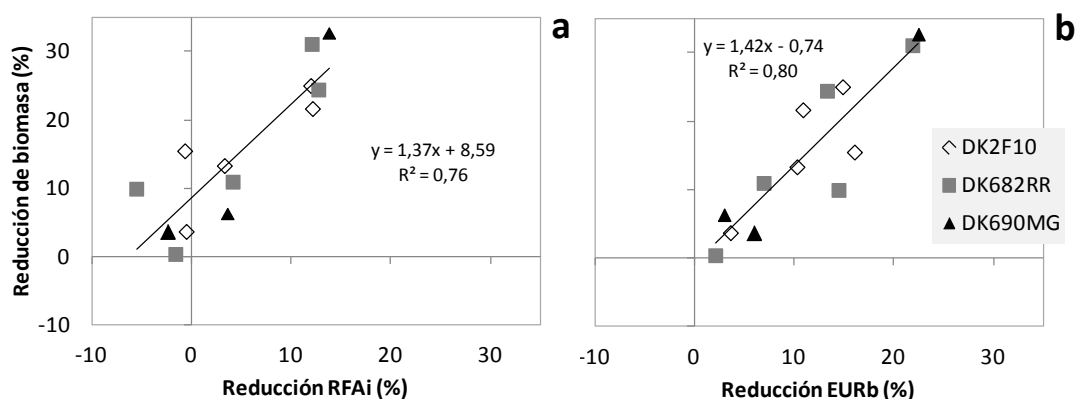


Figura 3.2: Reducción de la producción de biomasa aérea (%) en función de la reducción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi; a; %) y de la eficiencia de uso de la radiación para producir biomasa (EURb; b; %) de los distintos tratamientos de estrés hídrico versus los correspondientes tratamientos regados; para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos).

rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos). Ajuste lineal para todos los híbridos ( $p < 0,05$ ).

### 3.3.3.1 Atributos morfo-fisiológicos que contribuyen a la RFAi y EURb en condiciones de agua contrastante en el suelo

En condiciones de alta disponibilidad de agua en el suelo (i.e. tratamientos regados) la fracción máxima de intercepción de RFA (%IR máx) fue similar entre híbridos liberados en distintas décadas (Tabla 3.4); y se redujo ante disminuciones en la disponibilidad de agua en dos de los tres experimentos evaluados de manera similar entre híbridos (Exps. 3 y 4; Tabla 3.2; interacción híbrido x régimen hídrico no significativa). Las mayores reducciones en %IR máx ocurrieron en el Exp. 3, el cual se caracterizó por un marcado déficit hídrico vegetativo (Figura 2.3) y presentó reducciones en 10 puntos porcentuales de la RFAi (%) ante disminuciones en la disponibilidad de agua (Tabla 3.4). El %IR máx se asoció con la altura de la plantas ( $R^2 = 0,52$ ;  $p < 0,05$ ), con el largo de la hoja ( $R^2 = 0,51$ ;  $p < 0,05$ ) y con el IAF máximo (IAF máx;  $R^2 = 0,34$ ;  $p < 0,05$ ; no mostrado) a través de los tres híbridos y en los dos experimentos donde fue evaluado (Exps. 3 y 4). El IAF máx fue mayor en los dos híbridos modernos que en el antiguo en condiciones de riego, en todos los experimentos (Tabla 3.4;  $p < 0,05$ ) y se redujo ante disminuciones en la disponibilidad de agua en el suelo (Tabla 3.4; interacción híbrido x régimen hídrico no significativa). Reducciones en el IAF debidas a disminución en el agua disponible, se asociaron con reducciones en el largo de las hojas ( $R^2 = 0,38$ ;  $p < 0,06$ ) a través de los tres híbridos y en los dos experimentos donde fue evaluado (Exps. 3 y 4; no mostrado).

La RFAi% se redujo ante disminuciones en el agua del suelo alrededor de la floración en el Exp. 3 ( $p < 0,05$ ; Figura 3.3) pero desde estadíos anteriores en el Exp. 4 (i.e. 40 y 20 días antes de floración,  $p < 0,05$ ; Figura 3.3). En condiciones de secano, el híbrido antiguo interceptó mayor proporción de RFA que los modernos, aproximadamente desde 15 días antes de floración en el Exp. 3 y alrededor de floración en el Exp. 4 (Figura 3.3;  $p < 0,05$ ). En el tratamiento de secano del Exp. 3 se observaron diferencias entre híbridos en el grado de acartuchamiento de las hojas en el momento de máxima demanda del ambiente (i.e. mediodía solar; Figura 3.4) previo a floración, cuando la disponibilidad de agua fue baja. Para dicho momento (15 días pre floración), la relación %RFAi/IAF fue mayor en el híbrido antiguo que en los modernos, en el tratamiento de secano (i.e. 39 vs 24 y 25, para el híbrido antiguo y los modernos, respectivamente); mientras que la relación %RFAi/IAF fue similar entre

híbridos en condiciones de riego (i.e. 24 vs 22 y 23, para el híbrido antiguo y los modernos, respectivamente).

Tabla 3.4: Índice de área foliar máximo logrado (IAF máx.), intercepción de radiación máxima (IR máx; %), coeficiente de extinción de luz en el canopeo a IAF máx e IR máx (k), para los experimentos 2 a 4 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado, secano, secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).

	Tratamiento	Híbrido	IAF máx	%IR máx	k	
Exp. 2	Riego	DK2F10	4,0	92	0,63	
		DK682RR	4,2	89	0,52	
		DK690MG	4,5	89	0,50	
	SLL	DK2F10	3,9	89	0,57	
		DK682RR	4,3	88	0,49	
		DK690MG	4,4	89	0,53	
	SPC	DK2F10	3,7	87	0,56	
		DK682RR	4,0	89	0,56	
		DK690MG	4,2	90	0,56	
<b>Tratamiento hídrico</b>			<b>** (0,061)</b>	<b>ns (3,16)</b>	<b>ns (0,073)</b>	
<b>Híbrido</b>			<b>** (0,229)</b>	<b>ns (2,69)</b>	<b>* (0,072)</b>	
<b>Interacción</b>			<b>ns (0,397)</b>	<b>ns (4,65)</b>	<b>ns (0,125)</b>	
Exp. 3	Riego	DK2F10	4,9	94	0,59	
		DK682RR	5,3	92	0,47	
		DK690MG	5,8	95	0,52	
	Secano	DK2F10	4,1	86	0,49	
		DK682RR	4,2	83	0,43	
		DK690MG	4,7	86	0,40	
	<b>Tratamiento hídrico</b>			<b>** (0,441)</b>	<b>** (2,380)</b>	<b>* (0,119)</b>
	<b>Híbrido</b>			<b>** (0,141)</b>	<b>ns (3,132)</b>	<b>** (0,051)</b>
	<b>Interacción</b>			<b>ns (0,200)</b>	<b>ns (4,464)</b>	<b>ns (0,073)</b>
Exp. 4	Riego	DK2F10	4,5	92	0,57	
		DK682RR	5,1	92	0,51	
	Secano	DK2F10	4,1	90	0,56	
		DK682RR	4,7	88	0,45	
	<b>Tratamiento hídrico</b>			<b>ns (1,8)</b>	<b>** (1,10)</b>	<b>ns (0,044)</b>
	<b>Híbrido</b>			<b>* (0,8)</b>	<b>ns (1,52)</b>	<b>** (0,079)</b>
<b>Interacción</b>			<b>ns (1,2)</b>	<b>ns (2,15)</b>	<b>ns (0,112)</b>	

(\*) y (\*\*) indican diferencias significativas  $p < 0,1$  y  $p < 0,05$ , respectivamente, entre tratamientos de disponibilidad hídrica, entre híbridos y de la interacción entre ambos. Entre paréntesis se indica el valor mínimo significativo de diferencias entre medias (LSD; al 0,05)

En condiciones sin limitación de agua (i.e. tratamientos regados) el coeficiente de extinción de la luz a través de la canopia (k) fue menor en los híbridos modernos que en el antiguo (Tabla 3.4;  $p < 0,05$ ); y disminuciones en la disponibilidad de agua redujeron el k en uno de los tres experimentos (Exp. 3;  $p < 0,09$ ; Tabla 3.4). El k tendió a disminuir asociado con reducciones en el ángulo foliar formado entre la lámina de la hoja y la vertical ( $p = 0,1$ ; no mostrado) a través de híbridos y en los dos experimentos en que fue evaluado. En condiciones de baja disponibilidad hídrica se afectó tanto el



largo de las hojas como la altura de la planta en todos los híbridos ( $p < 0,05$ ; Figura 3.5). En general, el híbrido antiguo presentó una mayor altura que los modernos ( $p < 0,05$ ), sus hojas se doblaron con mayor frecuencia ( $p < 0,05$ ; Figura 3.5) y tendieron a un porte menor erectófilo (i.e. mayor ángulo foliar con la vertical).

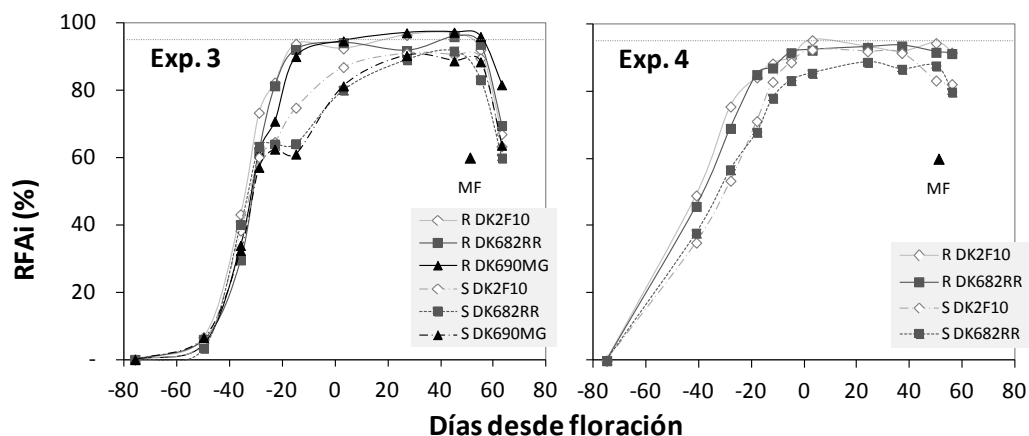


Figura 3.3: Evolución de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi; %) a lo largo del ciclo del cultivo; en el experimento 2 para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos) promedio de los tres tratamientos de disponibilidad hídrica; y para los experimentos 3 y 4, para los tres híbridos en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R; línea continua) y secano (S; línea punteada). MF indica madurez fisiológica.



Figura 3.4: Foto de los híbridos de maíz antiguo DK682RR (derecha del lector, intenso acartuchamiento) y del moderno DK2F10 (izquierda; leve acartuchamiento), 7 días previo a floración, en el Exp. 3, en condiciones de secano.

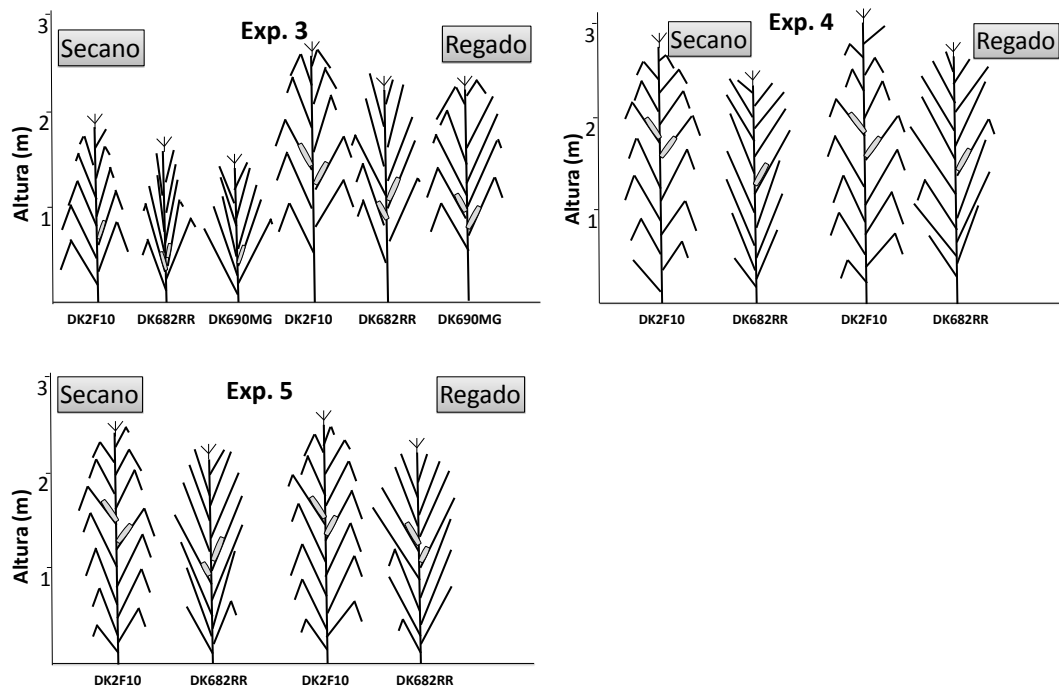


Figura 3.5: Esquema de la arquitectura de las plantas de maíz en R1, realizados a escala (altura de planta, ángulo foliar, largo total de la hoja, etc); en los experimentos 3, 4 y 5; para los híbridos: DK2F10 (antiguo); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja estabilidad) en los tratamientos de disponibilidad de agua riego y secano.

### 3.4. Discusión

La producción de biomasa aérea en madurez fisiológica fue similar entre híbridos; mientras que el IC fue mayor en los híbridos modernos que en el antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo (Tabla 3.1). En consecuencia, un mayor IC contribuyó a explicar el elevado rendimiento de los híbridos modernos respecto del antiguo, en condiciones contrastantes de agua en el suelo. Trabajos previos realizados con híbridos liberados en Argentina en distintas décadas (e.g. Echarte et al., 2000; Echarte y Andrade, 2003; Luque 2006) indicaron que los mayores rendimientos de los híbridos liberados en 1993 respecto de antiguos se asociaron con incrementos en la partición a grano, en condiciones variables de disponibilidad de recursos asociados a cambios en la densidad de plantas. De modo similar, en estudios con poblaciones de maíz mexicanas, seleccionadas por alto rendimiento en condiciones de sequía, el mejoramiento del rendimiento se asoció con incrementos en el IC (Edmeades y Bolaños, 1993; Edmeades et al., 1999). Asimismo, estudios más recientes con híbridos liberados en Argentina hasta 2010 indicaron que en condiciones potenciales de crecimiento, la producción de biomasa aumentó sostenidamente desde 1965, mientras que el IC aumentó de manera marcada sólo en el período 80 a 90, y luego no presentó variaciones (Di Matteo et al., 2016). Por otro lado, el incremento en el rendimiento en híbridos de USA en condiciones de estrés por alta densidad de plantas, se asoció con mayores producciones de biomasa mientras que el IC se mantuvo estable (Duvick, et al., 2004; Tollenaar y Lee, 2011). Las discrepancias entre trabajos pueden ser el resultado de diferencias en el set de híbridos así como a diferencias en los ambientes explorados.

Reducciones marcadas del rendimiento (i.e. >28%; Capítulo 2) ante reducciones en la disponibilidad de agua, se correspondieron con disminuciones de la biomasa y del IC, en híbridos de distintas décadas (Tabla 3.1). Por el contrario, reducciones moderadas del rendimiento (i.e. <21%; Capítulo 2) debidas a deficiencias de agua se asociaron con disminuciones en la producción de biomasa solamente (Tabla 3.1). La biomasa pre y post floración se redujo de forma similar entre los híbridos, siendo la biomasa post-floración la que mejor explicó las diferencias en biomasa total (Tabla 3.1).

La RFAi y la EURb no presentaron una tendencia clara con el año de liberación del híbrido (Tabla 3.3) y tendieron a disminuir ante reducciones en la disponibilidad de agua (Tabla 3.3). Ambos determinantes ecofisiológicos contribuyeron a explicar las reducciones en biomasa asociadas con deficiencias de agua (Figura 3.1). Reducciones de biomasa que variaron entre 0 y 33% se correspondieron con

reducciones de la EURb entre 2 y 22 % y de RFAi en el orden de -6 a 14%. Un efecto similar del estrés hídrico sobre la EURb (entre 21-61%) y sobre la RFAi (entre 5-20%) fue observado por Bolaños y Edmeades (1993a) y por Earl y Davies (2003) en híbridos de maíz sometidos a estrés por falta de agua. El efecto de la deficiencia de agua sobre la RFAi fue mayor cuando el estrés ocurrió en etapas tempranas, como por ejemplo en el Exp.3 (Tabla 3.3).

Altas RFAi se asociaron con una mayor altura de planta y un mayor IAF máximos (Tabla 3.4), y de manera similar entre híbridos de distintas décadas. Los híbridos modernos presentaron un menor coeficiente de extinción ( $k$ ), que se asoció con una disposición más erecta de las hojas. Esto promovería un mejor estatus hídrico foliar en condiciones de estrés por falta de agua (Innes and Blackwell, 1983; Ludlow and Bjorkman, 1984). Además, en las horas de máxima demanda atmosférica (i.e. horas del mediodía solar), los híbridos modernos enrollaron sus hojas en los tratamientos con deficiencia de agua. A pesar de que el enrollamiento reduce la RFAi es considerado un mecanismo importante que evita la deshidratación, reduce la radiación neta recibida por las hojas, protege la funcionalidad del fotosistema II y reduce la transpiración (O'Toole et al., 1979; Nar et al., 2009). Esta respuesta de enrollamiento de las hojas ha sido observada con mayor frecuencia en híbridos modernos (Barker et al., 2005) y es controlada por la presencia de células bulliformes sensibles a la deshidratación y es función de la capacidad de extracción de agua de los híbridos. Estos atributos, junto con un menor tamaño de panoja (Duvick y Cassman, 1999), afectarían la penetración y distribución de la radiación en el canopy mejorando la eficiencia fotosintética del cultivo y el estatus hídrico de las plantas (Duvick, et al., 2004; Tollenaar y Lee, 2011; Lambert et al., 2014). Así, el menor  $k$  en conjunto con una mayor tasa fotosintética serían atributos que le conferirían al híbrido moderno DK690MG la mayor EURb (Figura 3.1).

### 3.5. Conclusiones

Resultados de este capítulo demostraron que una alta partición de biomasa a granos (i.e. IC) fue el principal mecanismo que contribuyó a explicar el mayor rendimiento de los híbridos modernos respecto del antiguo, en condiciones de agua contrastante en el suelo. **En consecuencia, no se rechaza la Hipótesis 2 que indica que “el mayor rendimiento de híbridos modernos respecto de un híbrido antiguo en condiciones de agua contrastante en el suelo se asocia con un alto índice de cosecha”.** En el capítulo 5 se abordará el estudio de la fijación de granos y en el capítulo 6 el estudio del llenado de granos, como promotores de una alta partición de biomasa a espiga que contribuya a explicar el mayor IC de los híbridos modernos en cualquier condición de agua disponible en el suelo.

Reducciones en la biomasa debidas a limitaciones por agua se asociaron con reducciones en la EURb y en la RFAi. A pesar de que la producción de biomasa no difirió entre los híbridos de distinto año de liberación, en cualquier disponibilidad de agua en el suelo, la producción de biomasa se atribuyó a diferentes mecanismos. En particular, se destacó una alta producción de biomasa mediada por altas EURb en uno de los híbridos modernos.

## **CAPÍTULO 4: EVAPOTRANSPIRACIÓN EN HÍBRIDOS DE MAÍZ ARGENTINOS LIBERADOS EN DISTINTAS DÉCADAS<sup>1</sup>**

### **4.1. Introducción:**

La evapotranspiración (ET) de los cultivos es uno de los principales mecanismos que determinan el rendimiento en ambientes con limitantes hídricas (Passioura, 1996; Blum, 2009). A pesar de que en diversos trabajos se ha estudiado el aumento del rendimiento y la tolerancia a estrés en híbridos de maíz liberados en distintas décadas (Tollenaar y Wu, 1999; Echarte et al., 2004; Duvick y Donald, 2005), aún es poco conocida la influencia del mejoramiento genético sobre la ET en el cultivo de maíz. Edmeades et al., (2003; citado por Campos et al., 2004) observaron que híbridos modernos de maíz rindieron más que híbridos antiguos bajo condiciones de baja disponibilidad de agua durante el llenado de los granos; sin embargo, en ese trabajo solo se midió el rendimiento y no se ahondó en mecanismos como el consumo de agua de los cultivos. Dada la estrecha relación entre biomasa y evapotranspiración; Hammer, et al., (2009) en un trabajo realizado con modelos de simulación asumieron que la evapotranspiración se incrementó junto con el rendimiento en granos y con la biomasa en híbridos de maíz liberados en USA durante los últimos 40 años; asimismo, en ese trabajo sugirieron que un incremento en la evapotranspiración expondría a los híbridos modernos a condiciones de estrés hídrico más frecuentemente que a los antiguos. Sin embargo, en Argentina los mayores incrementos en rendimiento resultaron de marcados incrementos en el IC pero moderados aumentos en la biomasa en los últimos 45 años (Echarte et al., 2000; Di Matteo et al., 2016), por lo que es de esperar pocos cambios en la evapotranspiración estacional en híbridos liberados en distintas décadas.

Además de la escasa información relacionada con evapotranspiración de híbridos de maíz liberados en diferentes décadas, se conoce poco acerca del patrón del perfil de extracción de agua en el suelo de manera comparada en híbridos modernos y antiguos. Diferencias en evapotranspiración en híbridos liberados en distintas décadas pueden ser explicadas a través de mecanismos tales como profundidad de enraizamiento, tasa de extracción y momento en que el agua del suelo es consumida. La extracción de agua del suelo ocurrió a mayores tasas en las capas superiores del suelo en un híbrido de maíz antiguo que en uno moderno, antes del período crítico de determinación del número de granos (i.e. 30 días alrededor de floración; Campos et

---

<sup>1</sup> Capítulo correspondiente al manuscrito "Crop evapotranspiration in Argentinean maize hybrids released in different decades" Nagore, M.L.; Echarte, L.; Andrade, F.H.; Della Maggiora, A. Field Crops Res. 155: 23-29. 2014.

al., 2004); así, cambios en la arquitectura del sistema radicular que favorezcan un rápido y profundo crecimiento de las raíces habrían contribuido al incremento del rendimiento en los híbridos modernos de maíz de Estados Unidos (Hammer et al., 2009).

Los objetivos de este capítulo fueron: i) cuantificar la evapotranspiración estacional en dos híbridos modernos y uno antiguo de maíz, y ii) caracterizar el perfil de agua del suelo y el patrón de extracción a lo largo de la estación de crecimiento en híbridos de maíz liberados en distintas décadas. Se pondrá a prueba la hipótesis que indica que *“El consumo de agua durante el ciclo del cultivo es similar entre híbridos modernos respecto de un híbrido antiguo, en condiciones de agua contrastante en el suelo”* (Hipótesis 3).

## 4.2. Materiales y métodos

### 4.2.1. Sitio y manejo del cultivo

Para este estudio se utilizaron los Experimentos 1 y 3, descriptos en el Capítulo 2. Los ensayos fueron realizados en un suelo argiudol típico (USDA Taxonomy), con una profundidad de entre los 140 y los 160 cm, con la presencia de un horizonte petrocálcico (Calviño et al., 2003) y con un contenido de materia orgánica de la capa superior de 5,5%. La presencia de un horizonte arcilloso (Bt) es frecuente en estos suelos entre los 40 y los 90 cm de profundidad.

El contenido de agua del suelo a capacidad de campo o límite máximo fue determinado de acuerdo a Cassel y Nielsen (1986) a 140 cm de profundidad, arrojando un valor de 511 mm. Brevemente, una parcela de suelo, libre de cultivo y malezas, fue cubierta con polietileno luego de humedecerlo completamente; el contenido de agua del suelo fue monitoreado diariamente desde 2 días antes de humedecerlo y hasta que la tasa de cambio de contenido de agua del suelo fue nula (i.e. drenaje nulo). El punto de marchitez permanente o límite mínimo fue determinado mediante un plato de presión a 1500 kPa de vacío (Richards and Weaver, 1943) con muestras recolectadas hasta los 140 cm de profundidad, estimando un valor de 279 mm.

Los experimentos fueron realizados bajo sistema de labranza convencional, se fertilizaron a la siembra con 45 kg P ha<sup>-1</sup> y en V6 (Ritchie and Hanway, 1982) con 150 kg N ha<sup>-1</sup>. Malezas e insectos fueron debidamente controlados. Las condiciones climáticas y el riego de ambos experimentos se resumen en la Tabla 4.1. Las variables radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura media del aire y evapotranspiración de referencia (ET<sub>0</sub>) fueron, en general, mayores que los valores históricos (Tabla 4.1). La precipitación durante el ciclo del cultivo (desde siembra a madurez fisiológica) fue un 47% y un 14% menor que el valor mediano histórico para el Exp. 1 y 3, respectivamente. Además, el patrón de distribución de las lluvias fue distinto entre los experimentos (Tabla 4.1); en este sentido, las precipitaciones durante enero, el cual es considerado el mes más crítico para la determinación del número de granos en el sudeste bonaerense, Argentina (Andrade et al., 1996), fue 76% menor que el valor mediano histórico en el Exp. 1 y 80% mayor en el Exp. 3 (cabe aclarar que la primera lluvia de enero ocurrió en coincidencia con R1).



Tabla 4.1.: Valores promedios de radiación fotosintéticamente activa (RFA), temperatura del aire, evapotranspiración de referencia (ET0), mediana de precipitaciones y riego acumulado en los tratamientos regado (R ) y secano desde floración (SDF) en los experimentos 1 y 3, para los meses desde octubre a marzo. También se computan valores históricos de cada variable climática, para Balcarce durante los últimos 30 años (Adaptada de Tabla 2.1).

Meses	RFA (MJ m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )			T media del aire (°C)			ET0 (mm)			Precipitaciones (mm)			Riegos (mm)		
	Exp.1	Exp.3	Hist.	Exp.1	Exp.3	Hist.	Exp.1	Exp.3	Hist.	Exp.1	Exp.3	Hist.	Exp.1	Exp.1	Exp.3
<b>Octubre</b>	8,8	7,7	7,6	13,9	13,5	13,1	92	92	90	29	45	91	R	SDF	R
<b>Noviembre</b>	10,7	10,1	9,4	19,8	16,3	15,8	136	120	116	53	116	63			
<b>Diciembre</b>	11,5	12,5	10,2	20,7	20,9	18,6	157	175	145	31	33	100	121	121	153
<b>Enero</b>	12,3	11,4	10,3	22,5	22,3	20,3	188	159	151	25	185	103	72		51
<b>Febrero</b>	10,2	10,2	9,3	22,2	20,1	19,5	138	116	117	64	33	71	24		58
<b>Marzo</b>	7,2	8,2	7,2	20,5	19,9	17,8	105	111	95	66	22	75			19

#### *4.2.2. Híbridos y diseño experimental*

Los híbridos de maíz DK2F10 (antiguo, liberado en el año 1980) y DK682RR (moderno, liberado en 2004) fueron sembrados en los Exp. 1 y 3; mientras que el híbrido DK690MG (moderno, liberado en 2004) fue sembrado sólo en el Exp. 3. Estos híbridos fueron seleccionados por ser híbridos de tipo simple y por haber sido ampliamente utilizados por los productores en el momento en que fueron liberados al mercado. Los híbridos fueron sembrados en la fecha recomendada para esta zona, el 23 y el 20 de octubre, respectivamente para los Exp. 1 y 3; a una densidad de plantas promedio de 7,5 pl m<sup>-2</sup>, la cual ha sido demostrada ser una densidad adecuada (i.e. que no reduce el rendimiento de híbridos antiguos en condiciones sin limitantes) para los híbridos de distinto año de liberación (Echarte et al., 2000). Las parcelas fueron resembradas y raleadas para lograr la densidad deseada en V3.

Los tratamientos de disponibilidad se explicaron en el Capítulo 2. Brevemente: los tratamientos de agua incluyeron: secano (S) y riego (R) en los Exp. 1 y 3; secano desde floración (SDF) en el Exp. 1. El riego se realizó mediante un sistema de riego por goteo, y comenzó en V10 y V8 en los Exp. 1 y 3, respectivamente. La suspensión del riego se realizó en madurez fisiológica en los tratamientos R y aproximadamente 15 días previos a floración (R1) en el tratamiento SDF. El riego fue realizado de tal manera que se aseguró un contenido de agua disponible por encima del 50% durante el periodo crítico de fijación de granos en los tratamientos R (Figura 4.1). En la Tabla 4.1 se indican los momentos y la cantidad de riego aplicados en cada uno de los tratamientos.

El diseño experimental fue en bloques completos aleatorizados, con arreglo en parcelas divididas, con tres repeticiones, la parcela principal fue el régimen hídrico y las subparcelas formadas por los híbridos. La unidad experimental constó de 7 hileras, distanciadas a 0,7 m y con una longitud de 14 m.

#### *4.2.3. Mediciones*

El contenido de agua inicial del suelo fue medido a la siembra, de forma gravimétrica y hasta 140 cm de profundidad, en 6 unidades experimentales. El contenido de agua del suelo se determinó durante el ciclo del cultivo, en cada unidad experimental, desde 40 a 50 días después de la siembra y hasta madurez fisiológica. El método utilizado combinó mediciones gravimétricas entre los 0 y 10 cm de

profundidad y el uso de la sonda de neutrones (Troxler 103 A, Troxler Electronic Lab, NC) entre los 10 y 140 cm de profundidad, con intervalos de mediciones de 10 cm hasta los 40 cm de profundidad y de 20 cm desde los 40 y hasta los 140 cm de profundidad. Para ello, cada unidad experimental constó de un tubo de acceso, colocado en medio de dos hileras centrales. El contenido de agua fue medido semanalmente, comenzando 50 (Exp. 1) o 42 días (Exp. 3) desde la siembra.

La producción de biomasa fue determinada a madurez fisiológica, en 10 plantas por parcela. Las muestras fueron tomadas de los surcos centrales de cada parcela, secadas en estufa (aire forzado a 60°C) hasta peso constante y pesadas.

Los datos de precipitación y las variables meteorológicas necesarias para estimar la evapotranspiración de referencia ( $ET_0$ ) fueron tomados de la estación meteorológica ubicada en el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, situado a menos de 1 km de distancia del campo experimental. La  $ET_0$  es definida como la tasa de ET de un cultivo hipotético de referencia de gramínea, con características específicas y sin déficit hídrico, y se calculó de acuerdo a Allen et al., (1998) como:

$$ET_0 = (0.408 \Delta (R_n - G) + \gamma (900/(T+273)) u_2 (e_s - e_a)) / (\Delta + \gamma(1+0.34 u_2)) \quad (\text{ec. 1})$$

Donde  $ET_0$  es la evapotranspiración de referencia ( $\text{mm día}^{-1}$ ),  $R_n$  es la radiación neta en la superficie del cultivo ( $\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ );  $G$  es la densidad del flujo de calor del suelo ( $\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ),  $T$  es la temperatura media del aire a 2 m de altura ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $u_2$  es la velocidad del viento a 2 m de altura ( $\text{m s}^{-1}$ ),  $e_s$  es la presión de vapor a saturación (kPa),  $e_a$  es la presión de vapor actual (kPa),  $e_s - e_a$  es el déficit de presión de vapor (kPa),  $\Delta$  es la pendiente de la curva de presión de vapor ( $\text{kPa } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ ),  $\gamma$  es la constante psicométrica ( $\text{kPa } ^{\circ}\text{C}^{-1}$ ).

La evaporación de agua del suelo se midió en el Exp. 3 (a 51, 62, 89, 99, 110 y 128 días después de la siembra) usando microlisímetros. Los microlisímetros consistieron de tubos plásticos (diámetro interno 0,1 m y longitud 0,15 m con una malla de alambre en la base) los cuales fueron rellenos con una columna de suelo no disturbada, tomada del entresurco. Los microlisímetros fueron pesados y colocados en el mismo lugar donde se extrajo el suelo y vuelto a pesar luego de 48 hs. Estudios previos de evaporación utilizando esta metodología indican que el suelo dentro del microlisímetro fue representativo de la evaporación real medido a las 48 hs (Valenzuela, 2000). El período de tiempo utilizado es acorde con Boast and Robertson (1982) y Allen (1990).

#### 4.2.4. Cálculos y análisis estadístico

El contenido de agua del suelo en cada unidad experimental fue expresado en mm o como un porcentaje del agua disponible del suelo (AD), la cual fue calculada como:

$$AD (\%) = (AS - PMP) / ADS * 100 \quad (\text{ec. 2})$$

Donde AS es el contenido de agua del suelo (i.e. la suma del contenido de agua de todas las capas para cada momento de medición expresado en mm), PMP (mm) es el punto de marchitez permanente o límite mínimo y ADS es el agua disponible total del suelo (i.e: diferencia entre el agua a capacidad de campo o límite máximo y el punto de marchitez permanente, expresados en mm).

La ET (mm) fue calculada como la suma de precipitación y riego, menos la variación de almacenaje de agua del suelo entre dos observaciones, menos el drenaje. La primera estimación de ET se realizó entre la siembra y los 40 y 50 días posteriores a la misma. El drenaje se estimó usando el modelo local de balance de agua del suelo calibrado para maíz (Della Maggiora et al., 2002). Brevemente, las variables de entrada del modelo son precipitación, riego,  $ET_0$ , coeficiente de cultivo ( $K_c$ ), profundidad del suelo, agua a capacidad de campo, en punto de marchitez permanente y el contenido de agua inicial del suelo. El modelo calcula la ET máxima (i.e. producto entre  $ET_0$  y  $K_c$ ) cuando el agua del suelo es fácilmente disponible, y asume una reducción lineal desde el valor de ET máximo cuando la fracción de agua del suelo se encuentra por debajo de un valor crítico. Se determinó drenaje de agua cuando el contenido de agua del suelo menos la ET más precipitaciones y riego se encontraban por encima del agua a capacidad de campo.

La tasa diaria de ET y el AD fueron calculados para distintos períodos de crecimiento: i) vegetativo temprano (V1; desde siembra a 50 días posterior a la siembra), ii) vegetativo tardío (V2; desde 50 días posterior a la siembra y hasta 15 días previo a floración), iii) período crítico de fijación de granos (PC; 15 días pre y pos floración), y iv) período de llenado de granos (LL; desde 15 días pos floración y hasta madurez fisiológica).

La eficiencia de uso del agua para producir biomasa se obtuvo como la relación entre la biomasa total aérea y la ET del cultivo.

La evaporación de agua del suelo se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Evaporación (mm día}^{-1}\text{)} = \Delta P * V_s * 150 \text{ mm} / p_b * 2 \quad (\text{ec. 3})$$

Donde  $\Delta P$  es la diferencia entre el peso del microlisímetro al inicio y al final de cada medición,  $V_s$  es el volumen de suelo, 150 mm es la longitud del tubo,  $p_b$  es la

densidad aparente del agua ( $1,0 \text{ gr cm}^{-3}$ ) y 2 son los días transcurridos entre ambas pesadas.

El análisis de la varianza se realizó utilizando el procedimiento proc mixed (SAS v9) y se analizó el efecto del régimen hídrico, de los híbridos y de la interacción sobre la ET total, la tasa media diaria de ET y el agua disponible del suelo en los distintos periodos de la estación de crecimiento. Para determinar diferencia entre medias se utilizó el test de diferencia mínima significativa (LSD, least significant difference).

### 4.3. Resultados

#### 4.3.1. Agua disponible en el suelo, ET total del cultivo y producción de biomasa.

Los tratamientos de disponibilidad de agua afectaron el agua disponible del suelo (AD; Figura 4.1). El promedio estacional de AD fue 57% (Exp. 1) y 75% (Exp. 3) para los tratamiento regados, mientras que oscilaron desde 50% para el tratamiento SDF (secano desde floración) a 52% (Exp. 1) y 56% (Exp. 3) para los tratamientos de secano. El AD al final de la estación de crecimiento alcanzó valores tan bajos como 40-30% para los tratamientos en secano (para los Exp. 1 y 3; Figura 4.1 c y e) y del orden del 29% en el tratamiento SDF (Figura 4.1 b). El híbrido moderno tuvo menores valores de AD que el antiguo en el Exp. 1 (Figura 4.1 y Tabla 4.2).

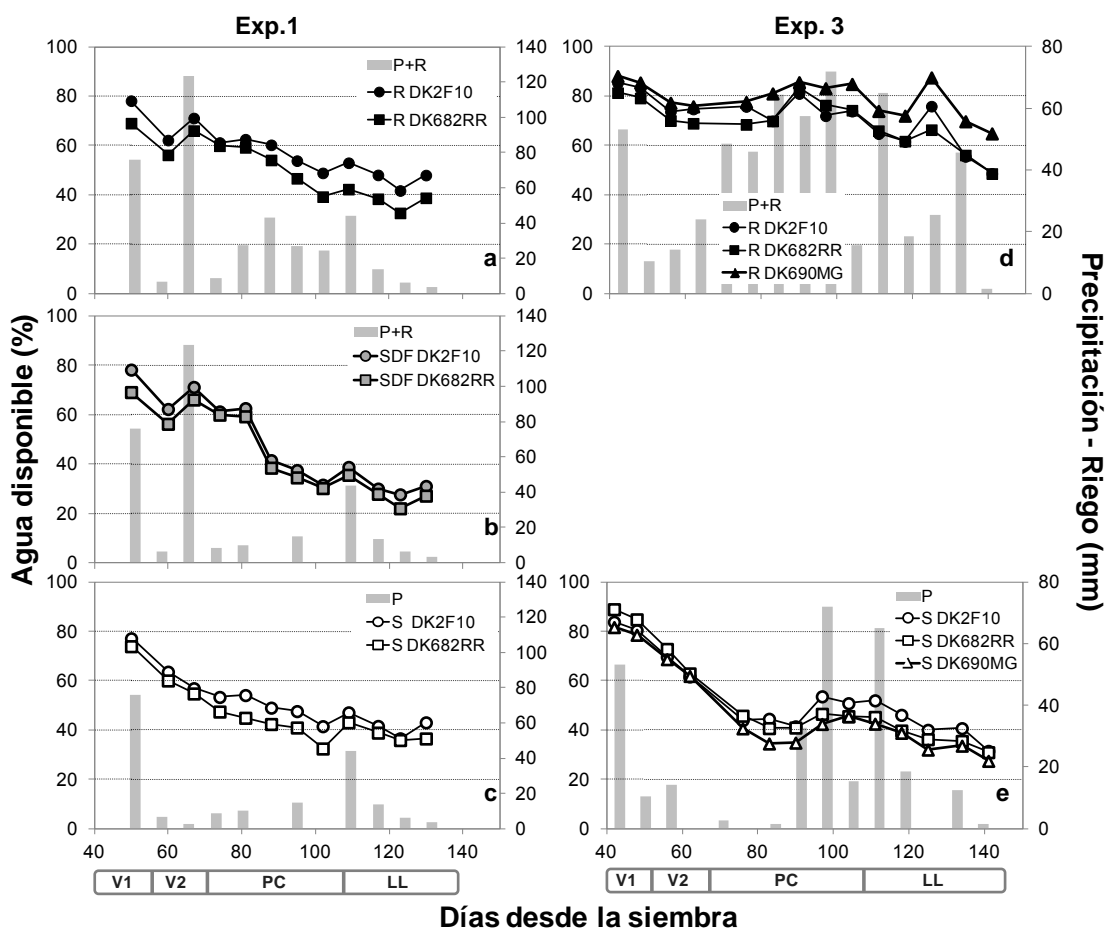


Figura 4.1.: Evolución del agua disponible (%), precipitaciones (P) o precipitaciones mas riego (P+R; mm) a lo largo del ciclo, en los experimentos 1 y 3; para los híbridos antiguo (DK2F10; círculos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R) y secano durante todo el ciclo (S) o desde floración (SDF). Se indican etapas vegetativas tempranas (V1), tardías (V2), periodo crítico (PC) y de llenado de granos (LL) (Adaptada de Figura 2.3, Capítulo 2).

La ET total del cultivo fue mayor en tratamientos bajo riego que en los de secano en ambos experimentos ( $p < 0,05$ ; Figura 4.2). Los valores de ET acumulada en el Exp. 3 fueron superiores a los del Exp. 1 (Figura 4.2), lo cual se atribuyó principalmente a un mayor aporte de agua en el Exp. 3 (i.e. riego más precipitación; Tabla 4.1); y además, se relacionó con una mayor duración del ciclo (i.e. 14 días mayor en el Exp. 3 que en el 1). La ET total del cultivo no difirió entre híbridos modernos y antiguo en ninguno de los tratamientos de disponibilidad de agua, en ambos experimentos ( $p < 0,05$ ; Figura 4.2); en concordancia, los híbridos no difirieron en la duración del ciclo. La madurez fisiológica ocurrió 123 (Exp. 1) y 137 (Exp. 3) días después de la siembra en los tratamiento en secano y a los 127 (Exp. 1) y 139 (Exp. 3) días después de la siembra en los tratamiento bajo riego ( $p < 0,05$ ; promedio de híbridos antiguo y modernos).

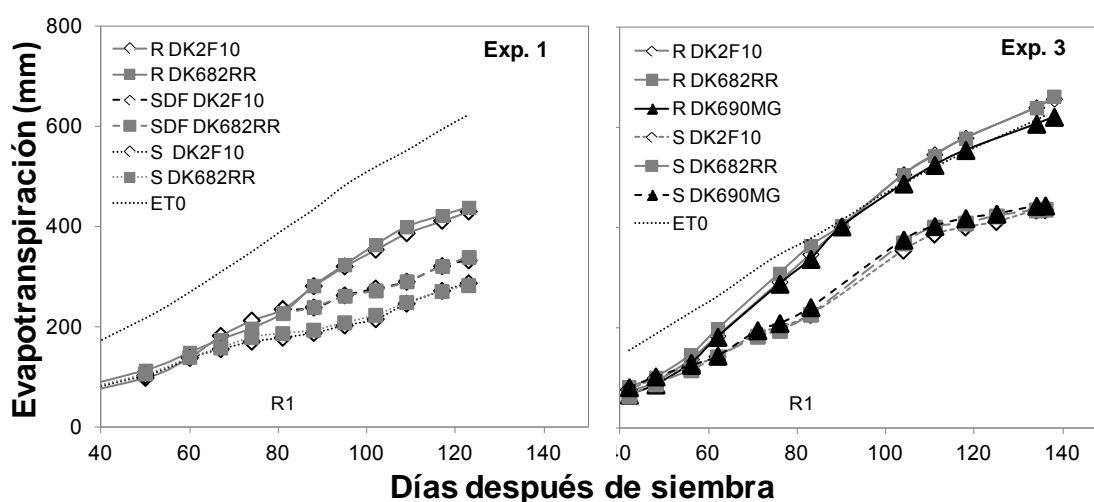


Figura 4.2.: Evapotranspiración acumulada (mm) a lo largo del ciclo, en los experimentos 1 y 3; para los híbridos antiguo (DK2F10; círculos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano durante todo el ciclo (S) y secano desde floración (SDF). Se indica emergencia de estigmas (R1).

La producción total de biomasa fue similar entre híbridos en ambos experimentos ( $p > 0,05$ ; Tabla 3.1) y fue mayor en los tratamientos regados que en los de secano ( $p < 0,05$  y  $p < 0,06$  para los Exp. 1 y 3, respectivamente; Capítulo 2). La producción de biomasa promedio a través de los híbridos fue 16405, 13994 y 11559  $\text{kg ha}^{-1}$  para los tratamientos R, SDF y S, respectivamente en el Exp. 1; y de 29897 y 21028  $\text{kg ha}^{-1}$  para los tratamientos R y S, respectivamente en el Exp. 3. La producción de biomasa estuvo estrechamente asociada con la ET total a través de híbridos y experimentos ( $R^2 = 0,92$ ;  $p < 0,05$ ; Figura 4.3) con una pendiente de  $44,6 \text{ kg mm}^{-1}$ .

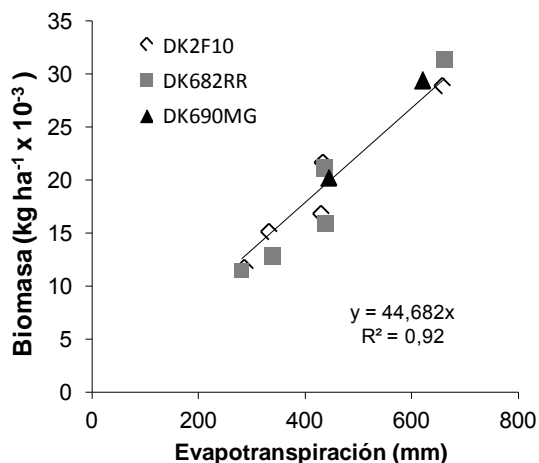


Figura 4.3.: Producción de biomasa en función de la evapotranspiración total para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua, en los experimentos 1 y 3.

#### 4.3.2. ET media diaria y evaporación.

La tasa de ET diaria, durante etapas vegetativas (V1 y V2), no presentó una tendencia clara con el año de liberación de los híbridos (Tabla 4.2). Sin embargo, durante el período crítico de fijación de granos (PC), la ET diaria fue mayor en los híbridos modernos que en el antiguo cuando el AD fue baja (i.e. AD < 57%; R, S y SDF del Ex.p 1 y S del Exp. 3; Tabla 4.2). Durante este mismo período y con altos valores de AD (i.e. AD > 75%; Tabla 4.2), la ET diaria no evidenció una clara tendencia con el año de liberación del híbrido. Durante el llenado de granos, la ET diaria fue similar entre los híbridos en ambos experimentos ( $p > 0,05$ ; Tabla 4.2); sin embargo, el AD fue menor en los híbridos modernos que en el antiguo (significativo en el Exp. 1;  $p < 0,05$ ).

La evaporación desde el suelo varió desde 0,39 a 1,07 mm d<sup>-1</sup> entre los híbridos, regímenes hídricos y estado de crecimiento del cultivo (datos no mostrados). Estos valores son similares a los reportados en estudios previos para maíz (Fernandez et al., 1996; Liu et al., 2002; Sharratt and McWilliams, 2005). La evaporación fue similar entre híbridos en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua ( $p > 0,05$ ).



Tabla 4.2.: Tasa de evapotranspiración ( $\text{mm d}^{-1}$ ) y agua disponible (%) en los experimentos 1 y 3; para los híbridos antiguo (DK2F10) y modernos (DK682RR y DK690MG), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R), secano durante todo el ciclo (S) y secano desde floración (SDF).

			Evapotranspiración ( $\text{mm d}^{-1}$ )				Agua disponible (%)			
			V1	V2	PC	LL	V1	V2	PC	LL
Exp. 1	R	DK2F10	1,9	4,9	4,9	3,6	87	67	57	48
		DK682RR	2,3	3,6	5,4	3,6	82	61	52	38
	SDF	DK2F10	1,9	4,9	2,5	2,7	87	67	45	34
		DK682RR	2,3	3,6	2,7	2,9	82	61	42	28
	S	DK2F10	2,0	3,1	1,7	3,4	86	60	49	42
		DK682RR	2,1	3,1	1,9	2,7	84	57	42	39
	Híbrido (H)		*		*	ns	*	*	*	*
	Rég. Hídrico (RH)		ns		*	*	ns	ns	ns	ns
H*RH		ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
Exp. 3	R	DK2F10	2,4	7,0	7,7	4,3	88	74	75	63
		DK682RR	2,6	7,3	7,2	4,5	85	70	75	62
		DK690MG	2,3	7,1	7,2	3,8	90	77	82	75
	S	DK2F10	2,6	3,9	5,0	2,7	86	66	47	42
		DK682RR	2,4	4,1	5,6	2,2	90	68	44	38
		DK690MG	2,7	4,0	5,5	2,3	85	65	40	35
	Híbrido (H)		ns	* (0,09)	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Rég. Hídrico (RH)		ns	*	*	*	ns	ns	*	*
H*RH		ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	

ns: indica diferencias no significativas; \* diferencias significativas ( $p < 0,1$ ); \*\* diferencias significativas ( $p < 0,05$ ); entre híbridos, regímenes hídricos y para la interacción (H\*RH).

#### 4.3.2. Perfil de extracción de agua.

Los híbridos difirieron en el perfil de extracción de agua en 15 de 18 situaciones evaluadas, que combinaron etapas de crecimiento, régimen hídrico y experimento (Figura 4.4); la mayor parte de las diferencias entre híbridos ocurrieron por debajo de los 80 cm de profundidad. Además, las diferencias en el contenido de agua entre los híbridos fueron más claras durante períodos con bajo aporte de agua. Los híbridos modernos tuvieron menores contenidos de agua en el suelo en capas por debajo de los 80 cm de profundidad que el antiguo, en todos los tratamientos de disponibilidad de agua en el Exp. 1 y en el tratamiento de secano en el Exp. 3 ( $p < 0,05$ ; Figura 4.4). El contenido de agua del suelo entre los 80 y 140 cm de profundidad fue un 8% menor en el híbrido moderno que en el antiguo hacia el final del período vegetativo ( $p < 0,05$ ; Figura 4.4 b); incrementándose las diferencias hacia el final del período crítico de fijación de granos (i.e. el contenido de agua del suelo fue un 14% menor en el híbrido moderno que en el antiguo;  $p < 0,05$ ; Figura 4.4 c), para los tratamientos regados, en el Exp. 1. Similares tendencias fueron observadas, para los períodos de crecimiento vegetativo y reproductivo, a una profundidad entre 80 y 120 cm, en el tratamiento de secano en el Exp. 1 ( $p < 0,05$ ; Figura 4.4, h). En el Exp. 3, no se observaron diferencias claras en el contenido de agua del perfil del suelo, asociadas probablemente con un alto aporte de agua durante la estación, mayor que en el Exp. 1 (Figura 4.1). El menor contenido de agua del suelo en los híbridos modernos ocurrió temprano, ya desde los 50 días desde la siembra a una profundidad entre 80 y 100 cm en el tratamiento regado en el Exp. 1 ( $p < 0,05$ ; Figura 4.4 a); una tendencia similar ocurrió en capas más profundas (100-120 cm) en el tratamiento de secano en el mismo experimento (Figura 4.4 g).

La contribución relativa de las distintas capas de suelo al total de la reducción de agua fue analizada para intervalos secos (i.e. sin registro de lluvias entre dos mediciones consecutivas de contenido de agua del suelo) durante el período crítico de determinación del rendimiento en el Exp. 1 (datos no mostrados). Este análisis se realizó en un intervalo seco para minimizar la redistribución de agua en la zona de influencia radical (Kirkham et al., 1998). La contribución de las capas profundas (80-140 cm) a la reducción total de agua fue mayor para los híbridos modernos (49%) que para el antiguo (20%), en el tratamiento SDF ( $p < 0,05$ ). Una tendencia similar fue encontrada en el mismo período en el tratamiento de secano.

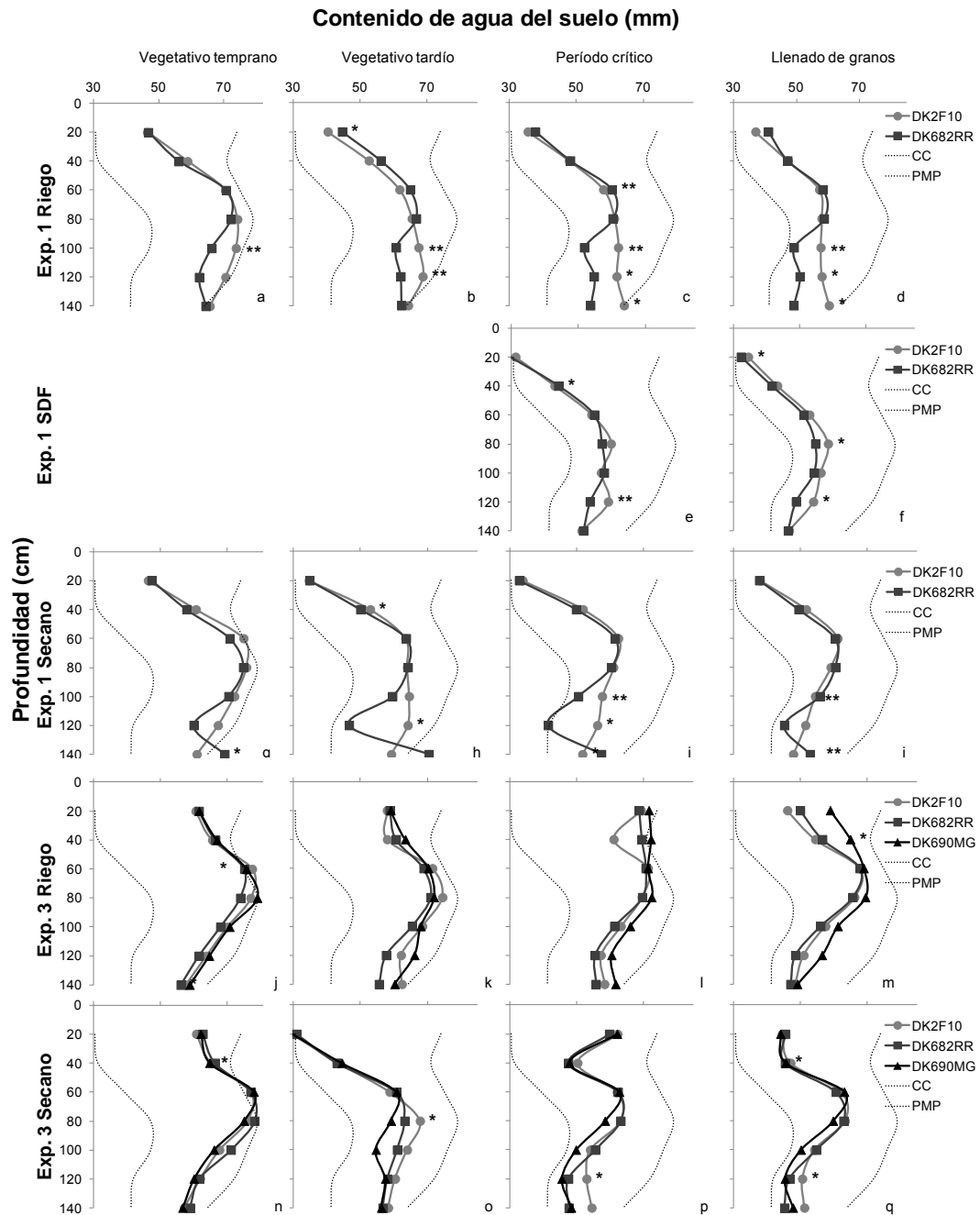


Figura 4.4.: Contenido de agua del perfil de suelo, entre 0 a 140 cm de profundidad, al final del: i) período vegetativo temprano (a, g, j, n); ii) período vegetativo tardío (b, h, k, o); iii) período crítico para fijación de granos (c, e, i, l, p) y iv) período de llenado de granos (d, f, j, m, q); para los híbridos antiguo (DK2F10; círculos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos) en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: Riego, Secano y secano desde floración (SDF) en los experimentos 1 y 3. Se indican además el contenido de agua en el punto de marchitez permanente (PMP) y a capacidad de campo (CC). \* y \*\* indican diferencias significativas entre híbridos a cada capa de suelo con un nivel de significancia de  $p < 0,1$  y  $p < 0,05$ , respectivamente.

#### 4.4. Discusión

La combinación de la cantidad y distribución de las lluvias y el aporte por riego resultaron en una variedad de situaciones contrastantes de disponibilidad de agua (Figura 4.1). La ET acumulada durante el ciclo del cultivo se incrementó con el agua disponible y fue similar entre los híbridos liberados en distintas décadas para cada régimen hídrico (Figura 4.2). La eficiencia en el uso del agua para producción de biomasa fue también similar entre híbridos modernos y antiguo (Figura 4.3). En contraste, Hammer et al. (2009) asumieron para el uso de modelos de simulación, que la ET se incrementó con el año de liberación del híbrido. Este supuesto fue basado en el aumento en la producción de biomasa a través de las décadas (ej., Duvick and Donald, 2005; Tollenaar and Lee, 2011) y en una similar eficiencia en el uso del agua en especies C4 (Tanner and Sinclair, 1983; Hammer et al., 1997). Sin embargo, en este trabajo, la producción de biomasa fue similar entre híbridos modernos y antiguo. En relación con esta observación, Echarte y Andrade (2003), Luque et al. (2006), Echarte et al. (2013) no encontraron una clara tendencia en la producción de biomasa en híbridos de maíz argentinos liberados entre 1965 y 1993.

A pesar de que la ET total de los cultivos fue similar entre los híbridos de maíz, resultados presentados en este trabajo demuestran que la tasa de ET diaria de los híbridos modernos fue mayor que la del antiguo durante el período crítico de fijación de granos a baja agua disponible (i.e. AD <57%; Tablas 4.2). La distinta capacidad de extraer agua desde el suelo puede contribuir a explicar diferencias en ET diaria entre híbridos en este período. Las mayores reducciones en el contenido de agua del perfil ocurrieron en capas profundas, por debajo de los 80 cm (Figura 4.4). Los híbridos modernos presentaron un menor contenido de agua del suelo en profundidad que el híbrido antiguo, esta diferencia en contenido de agua se amplió durante el período crítico de fijación de granos (Figura 4.4). La contribución de capas profundas (80-140 cm) a la reducción total de agua fue mayor en los híbridos modernos que en el antiguo. Un sistema radical profundo más denso y/o con una mayor tasa de crecimiento en los híbridos modernos pueden estar implicados en la mayor capacidad de extracción de agua en profundidad. Cabe destacar que el menor contenido de agua del suelo en capas profundas en los híbridos modernos fue observado temprano en la estación de crecimiento (Figura 4.4 a, g); lo cual estaría indicando una mayor tasa de crecimiento inicial de las raíces de los híbridos modernos. El incremento en la reducción del contenido de agua del suelo con el

año de liberación en etapas tempranas es opuesto a lo observado por Campos et al., (2004), quienes indican una mayor reducción del agua del suelo en un híbrido antiguo que en uno moderno antes de floración. El efecto del híbrido puede estar asociado con las diferencias entre los trabajos en el patrón de extracción de agua del suelo.

La mayor ET diaria de los híbridos modernos respecto del antiguo, durante el periodo crítico de fijación de granos, podría estar asociada con diferencias en el área foliar y/o en la función estomática de los híbridos. Sin embargo, el área foliar a floración no presentó una clara tendencia con el año de liberación del híbrido; el índice de área foliar en floración fue mayor en el híbrido DK690MG (5,47) que en los híbridos DK682RR (4,91) y DK2F10 (4,91) durante el Exp. 3 ( $p < 0,05$ ; Capítulo 3). El cierre estomático, sin embargo, podría haber sido retrasado en los híbridos modernos en respuesta al estrés hídrico, en concordancia con una mayor capacidad de extracción de agua por las raíces (Figura 4.4); se observó, además, un enrollamiento foliar en ambos híbridos modernos pero no en el antiguo (Capítulo 3). En un estudio previo, las tasas instantáneas de transpiración y fotosíntesis fueron mayores en un híbrido moderno que en uno antiguo cuando ambos fueron sometidos a cortos periodos de estrés hídrico en panojamiento, en un estudio en invernáculo (Nissanka et al., 1997). La tasa de evaporación durante el periodo crítico tuvo valores esperados y no constituyó un factor adicional que influyera en los valores de ET. Las diferencias entre híbridos en ET diaria durante el periodo crítico fueron diluidas a lo largo de la estación (Tabla 4.2) resultando en valores similares de ET total (Figura 4.2).

La ET diaria está influenciada por el agua disponible del suelo; la ET se reduce cuando el agua disponible del suelo se encuentra por debajo del 50-55% en maíz (Allen et al., 1998). De manera similar, como se discutió previamente, la ET diaria fue mayor en los híbridos modernos que en el antiguo durante el periodo crítico de fijación de granos cuando el agua disponible del suelo fue baja (i.e. AD < 57%). Además, en estas condiciones, el promedio de AD a través de los regímenes hídricos fue menor en los híbridos modernos (44%) que en el antiguo (50%; Tabla 4.2). Durante el periodo de llenado de granos, el AD en el Exp.1, fue también menor en el híbrido moderno (36%) que en el antiguo (42%), siendo la ET diaria similar entre los híbridos. Una tendencia similar fue observada en el Exp. 3 en el tratamiento de secano (Tablas 4.2). Por lo tanto, una mayor (periodo crítico) o similar (llenado de granos) ET diaria, en condiciones de baja AD,

probablemente indiquen un menor umbral de AD debajo del cual la ET es reducida respecto de su máximo en los híbridos modernos comparado con el híbrido antiguo.

#### 4.5. Conclusiones

La ET total fue similar entre híbridos de maíz modernos y uno antiguo en todos los niveles de agua disponible en el suelo. Sin embargo, una mayor ET diaria fue observada en los híbridos modernos durante el período crítico de determinación del NG y en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo. La mayor ET diaria fue asociada principalmente con una mayor capacidad de extraer agua en capas profundas y probablemente con un retraso en el cierre estomático en los híbridos modernos respecto del antiguo. Además, la ET diaria fue similar entre híbridos durante el período de llenado de granos, aún cuando el agua disponible en el suelo fue menor en los híbridos modernos que en el antiguo. Por lo tanto, la ET diaria de los híbridos modernos durante periodos reproductivos fue menos sensible a la baja disponibilidad de agua en el suelo que la del híbrido antiguo. En función de estos resultados no se rechaza la Hipótesis 3 que indica que *“El consumo de agua durante el ciclo del cultivo no presenta diferencias entre híbridos modernos respecto de uno antiguo en condiciones de agua contrastante en el suelo”*.

## **CAPÍTULO 5: EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA PARA RENDIMIENTO EN GRANO Y DETERMINACIÓN DEL NÚMERO DE GRANOS EN HÍBRIDOS DE MAÍZ DE DISTINTO AÑO DE LIBERACIÓN EN EL MERCADO, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE AGUA EN EL SUELO.<sup>2</sup>**

### **5.1. Introducción**

La eficiencia de uso del agua para producir granos (EUAg) se define como la relación entre el rendimiento en grano y la evapotranspiración estacional del cultivo ( $EUAg = \text{Rendimiento}/ET$ ; Passioura, 1996). El entendimiento de los mecanismos fisiológicos subyacentes a la EUAg ofrecería herramientas para mejorar la orientación del mejoramiento genético, también contribuirían en el uso de modelos y en el manejo agronómico, orientado a una mayor estabilidad del rendimiento en un contexto de incremento en la variabilidad climática (IPCC, 2014). Es conocido que el componente rendimiento de la EUAg, se ha ido incrementando en las últimas década para maíz (Echarte et al., 2000; Tollenaar y Lee, 2011; Di Matteo et al., 2016) y en los capítulos anteriores se destacó el incremento en rendimiento de los híbridos modernos respecto de los antiguos en condiciones de agua disponible contrastante (Capítulo 2). Sin embargo, los procesos que contribuyen al mayor rendimiento ante deficiencias hídricas han sido poco estudiados en híbridos de distintas épocas. Estudios previos, focalizados en el efecto del déficit hídrico, han asociado el mayor rendimiento en granos de maíz, bajo condiciones limitante de agua, con una reducción en el intervalo anthesis-silking y con un menor aborto de granos (Bolaños et al., 1993; Edmeades, 2013; Campos et al., 2006); en estos estudios, sin embargo, la EUAg no fue cuantificada. Asimismo, en el Capítulo anterior se destacó que el componente ET de la EUA del cultivo es similar entre híbridos liberados en distintas décadas, en condiciones de alta y baja disponibilidad de agua (Capítulo 4). En el mismo sentido, el contenido de agua del suelo a través de la estación de crecimiento no difirió entre cultivares de maíz tropicales de diferentes ciclos de selección (Bolaños et al., 1993). Estas evidencias sugieren una mayor EUAg en los híbridos más recientes que en los híbridos antiguos; sin embargo, se conoce poco acerca

---

<sup>2</sup> Capítulo correspondiente al manuscrito: "Water use efficiency for grain yield in an old and two modern maize hybrids" Nagore, M.L.; Della Maggiora, A.; Andrade, F.H.; Echarte, L. *Field Crops Research*, 214: 185-193. 2017.



de los procesos involucrados en la mayor EUAg de híbridos modernos que antiguos en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua en el suelo.

Una mayor EUAg en los híbridos modernos estaría relacionada con un incremento en el número de granos fijados (Di Matteo et al., 2016). Sin embargo, cabe destacar que no hay estudios previos que se focalicen en el entendimiento de los mecanismos relacionados con la fijación de granos en conjunto con la ET del cultivo, en condiciones variables de disponibilidad de agua y en híbridos liberados en distintas épocas. El número de granos por planta (NGP) en maíz es determinado durante el denominado período crítico, que se extiende aproximadamente 30 días alrededor de floración y se encuentra asociado con la tasa de crecimiento de las plantas durante ese período (TCPc; Tollenaar and Daynard, 1978b; Fischer y Palmer, 1984; Kiniry y Ritchie, 1985; Aluko y Fischer, 1988; Andrade et al., 1999). La relación NGP-TCPc en maíz ha sido descrita por dos curvas sucesivas que corresponden a la primer y segunda espiga en plantas prolíficas, o con una curva simple en plantas no prolíficas (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999; Vega et al., 2001; Echarte et al., 2004). La relación NGP-TCPc presenta un umbral de TCPc para comenzar a fijar granos a bajos valores de TCPc y un plateau, a altos valores de TCPc, que representan el NGP potencial (Tollenaar y Aguilera, 1992; Andrade et al., 1999; Vega et al., 2001; Echarte et al., 2004; Echarte y Tollenaar, 2006). Un mayor NGP a diferentes disponibilidades de agua en el suelo, puede estar asociados con mayores TCPc y/o con mayor NGP por unidad de TCPc (NGP/TCPc; Echarte y Tollenaar, 2006). A pesar de que la ET estacional fue similar entre híbridos de distintas décadas, la tasa de ET diaria durante el período crítico para la fijación de granos (ETpc) fue mayor en los híbridos más reciente en condiciones de baja disponibilidad de agua (Capítulo 4). Por consiguiente, una mayor TCPc podría contribuir a un mayor NGP en los híbridos modernos respecto de los antiguos en condiciones de déficit hídrico. Una mayor relación NGP/TCPc, asociada a un incremento en la partición de asimilados a espigas durante el período crítico para fijación de granos (tasa de crecimiento de la espiga en el período crítico, TCE), también podría contribuir a explicar un aumento en el NGP como fue sugerido por Bolaños et al., (1993) y Reyes et al., (2015). Un mayor relación NGP/TCPc podría estar influenciada también por una mayor relación NGP/TCE en los híbridos modernos.

En función a lo expuesto, en este capítulo se pondrán a prueba las hipótesis que indican que (i) *la eficiencia en el uso del agua para rendimiento en grano es mayor en híbridos modernos que en un híbrido antiguo en cualquier condición de agua en el suelo* (Hipótesis 4) y (ii) *el mayor NG de los híbridos modernos respecto del antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo durante el período crítico se relaciona con una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCPc y con la capacidad de mantener altas TCPc* (Hipótesis 5). Además, en este capítulo se profundizará en posibles procesos que puedan explicar variaciones en TCPc o en NGP/TCPc (e.g. tasa de crecimiento de espiga durante el período crítico o TCE, intervalo antesis-floración o IAS).

## 5.2. Materiales y métodos:

Para este estudio se utilizaron los Exps. 1 a 5 cuyo sitio, manejo agronómico, tratamientos y diseño experimental fueron descritos en el capítulo anterior. Por lo que a continuación sólo se detallarán las mediciones, estimaciones y análisis realizados para probar la hipótesis propuesta en este capítulo.

### 5.2.1. Mediciones

El estado fenológico del maíz se registró según la clave de Ritchie y Hanway (1982). La floración femenina (R1) se determinó cuando el 50% de las plantas de la parcela poseían espigas con estigmas visibles en 20 plantas en las hileras centrales de cada parcela. El período crítico de determinación del rendimiento se estimó como 30 días alrededor de R1 ( $\pm 15$  días).

El contenido de agua del suelo fue determinado para cada unidad experimental, semanalmente, por el método combinado gravimétrico y de atenuación de neutrones, como ya fue descrito en detalle en los Capítulos 2 y 4.

La producción de biomasa fue determinada para cada unidad experimental alrededor de 15 días previos a floración y 15 días posteriores, mediante la cosecha de 10 plantas de los surcos centrales de las parcelas, dejando una bordura mínima de 1 m entre sucesivas cosechas. Las plantas fueron separadas en tallos, hojas y espigas y fueron colocadas en estufa de aire forzado a 60°C, llevadas a peso constante y pesadas. Las variables morfométricas (diámetro basal del tallo y diámetro y longitud de la espiga) fueron medidas en 10 plantas por parcela, las cuales permanecieron en el campo hasta madurez fisiológica y en 5 plantas que fueron cosechadas en el momento de medición, sólo en el Exp. 4.

El rendimiento fue determinado luego de madurez fisiológica por la cosecha de los surcos centrales de cada parcela. Las espigas fueron secadas a peso constante y trilladas. El peso de los granos fue obtenido por el conteo y pesada de muestras de 500 granos.

La tasa de intercambio de carbono (fotosíntesis) y la conductancia estomática a nivel de hoja se determinaron al mediodía solar, mediante un medidor de fotosíntesis en la hoja que sostiene la espiga y que se encontraba adaptada a la luz (es decir, totalmente

iluminada por la radiación solar desde la mañana), con una frecuencia semanal a partir de una semana antes de floración, en 3 plantas por parcela. La tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática fueron medidas con un sistema de intercambio de gas portable LI-6400 (LI-COR, Lincoln, NE) a una densidad de flujo de fotones (PPFD) de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en la superficie foliar usando como fuente de luz el 3400-02 LED (LI-COR). La concentración de  $\text{CO}_2$  en la cámara fue ajustada a  $400 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$  aire usando el sistema de inyección de  $\text{CO}_2$  modelo 6400-01 (LI-COR).

### 5.2.2. Estimaciones y análisis de datos

Las estimaciones del agua disponible del suelo (AD) y de evapotranspiración (ET) fueron detalladas en el capítulo anterior. Brevemente, el AD fue calculada como  $\text{AD} (\%) = (\text{AS} - \text{PMP}) / \text{ADS} * 100$ ; donde AS es el contenido de agua del suelo (i.e. la suma del contenido de agua de todas las capas para cada momento de medición expresado en mm), PMP (mm) es el punto de marchitez permanente o límite mínimo y ADS es el agua disponible total del suelo (i.e. diferencia entre el agua a capacidad de campo o límite máximo y el punto de marchitez permanente, expresados en mm). El agua a capacidad de campo fue determinado de acuerdo con Cassel y Nielsen (1986) y el punto de marchitez permanente se determinó de acuerdo a Richards y Weaver (1943). La ET estacional del cultivo se obtuvo como la lluvia más el riego menos la variación de almacenaje, a intervalos semanales.

La ET durante el periodo crítico (ETc) fue calculada en  $R1 \pm 15$  días. Las ET y ETc no fueron estimadas en el Exp. 2 debido a que no fue posible cuantificar las entradas de agua de lluvias producidas, debido a que los plásticos cobertores no evitaron completamente la entrada de agua de precipitaciones.

La biomasa de plantas y espigas de cada parcela en el Exp. 4 fueron determinadas mediante relaciones entre variables morfométricas (Tabla 5.1) según Echarte et al., (2004).

La tasa de crecimiento de las plantas durante el período crítico de determinación del rendimiento (TCPc) se estimó como el cociente entre la materia seca acumulada entre dos muestreos sucesivos y el tiempo cronológico o el tiempo térmico. El tiempo térmico fue calculado utilizando las temperaturas medias por encima de  $8^\circ\text{C}$  (Ritchie y NeSmith,

1991; Cirilo y Andrade, 1996) y acumuladas durante el periodo crítico para la determinación del número de granos.

La tasa de crecimiento de las espigas (TCE) se estimó como el cociente entre la biomasa de espigas acumulada 15 días pos anthesis y el tiempo transcurrido entre panojamiento y el muestreo. El estado Vt (panojamiento) se consideró como el promedio de ocurrencia de cada experimento, lo que ayuda a poner en evidencia el efecto de un estrés en la fecha de panojamiento sobre la TCE; en éste momento se consideró que la materia seca de la espiga es igual a cero.

El número de granos por unidad de área fue calculado como el cociente entre el rendimiento y el peso individual de los granos. El número de granos por planta (NGP) se obtuvo al dividir el número de granos por unidad de área por la densidad de plantas.

La eficiencia en el uso de agua para rendimiento (EUAg) se calculó como el cociente entre el rendimiento de grano y la ET total del cultivo.

Las reducciones del rendimiento y del NGP fueron calculadas para cada híbrido en cada uno de sus tratamientos de secano respecto del regado, en todos los experimentos.

Los efectos de los tratamientos híbridos, regímenes hídricos y su interacción sobre las distintas variables analizadas (rendimiento, ET total, ETpc, EUAg, NGP, TCPc, TCE) fueron evaluados por el análisis de la varianza con el software estadístico R 3.1.0 (2014-04-10). Análisis de regresión fueron utilizados incluyendo todos los experimentos para analizar diferencias entre híbridos, en función de la  $ET/ET_0$  (evapotranspiración de referencia), TCPc o conductancia estomática. El análisis de regresión fue realizado por el método de mínimos cuadrados y los coeficientes fueron analizados por el test de t (Steel, y Torrie, 1980), con un nivel de significancia de 0,05.

Tabla 5.1.: Relación entre las variables morfométricas (dt = diametro del tallo en mm, de = diámetro de la espiga en mm) y i) la producción de biomasa al inicio (B0) y al final (B1) del periodo crítico de fijación de granos y ii) la materia seca de la espiga (E) para dos híbridos en el experimento 4. Todos los modelos fueron significativos al 0.05.

Híbrido	Biomasa	Biomasa de la espiga
DK2F10	B0 = 8,828 * dt – 108,04 B1 = 11,28 * dt – 67,33	E = 0,01588 * de – 7,38
DK682RR	B0 = 7,095 * dt – 79,238 B1 = 13,43 * dt – 110,69	E = 1.1437 * de – 21,98

Cuando el análisis de varianza de los efectos principales fue significativo ( $p < 0,05$ ) y no existieron interacciones significativas ( $p > 0,05$ ), se analizaron dichos efectos con el test de diferencia mínima significativa (LSD, del inglés least significant difference).

### 5.3. Resultados:

#### 5.3.1 Disponibilidad de agua y rendimiento<sup>3</sup>

Con los distintos tratamientos hídricos se logró un amplio rango de condiciones de agua contrastantes en el suelo, en los 5 experimentos (Figura 2.3). Una detallada descripción de los experimentos fue realizada en capítulos previos. Brevemente, deficiencias de agua en el suelo ( $AD < 50\%$ ; Doorenbos y Kassman, 1979) ocurrieron durante periodos reproductivos en los Exp. 1 y en el tratamiento seco del Exp. 3, las deficiencias hídricas fueron mayores en Exp. 1 (Figura 2.3). En los Exps. 4 y 5 ocurrieron déficits hídricos moderados, principalmente durante el periodo de llenado de granos. Mientras que en Exp. 2 las deficiencia también fueron moderadas, pero ocurrieron durante el periodo crítico o durante el llenado de granos. Los tratamientos regados mantuvieron el AD por encima de 50% durante el período crítico de definición del número de granos, siendo en promedio de los híbridos, de 50 y 52 % en los Exp. 1 y 2 respectivamente, mientras que en los Exp. 3,4 y 5 varió entre 74 y 76% (Figura 2.3).

Los híbridos modernos rindieron más que el antiguo en los 5 experimentos ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.4), como ya fue detallado en el Capítulo 2. Las reducciones en el rendimiento debido a baja disponibilidad de agua fueron de un 52 y 22% en los Exps. 1 y 3 respectivamente ( $p < 0,05$ ; Tabla 2.4), en el Exp. 2 las reducciones fueron moderadas (12% en SPC;  $p < 0,05$ ) y variaron entre 0 y 15% en los Exp. 4 y 5 ( $p > 0,05$ ). En la situación de mayor estrés hídrico (Exp. 1), la reducción del rendimiento fue mayor para el híbrido antiguo (59%) que para el moderno (45%). Reducciones del rendimiento en grano fueron asociadas con reducciones en ambos componentes del rendimiento, número y peso de los granos ( $p < 0,05$ ) en los híbridos modernos, mientras que solo se asociaron con número de granos en el híbrido antiguo. Por ejemplo, reducciones del rendimiento del orden del 59 % en el Exp. 1 fueron asociadas con reducciones de un 56% en el número de granos y de solo 5% en el peso, en el híbrido antiguo, mientras que en los híbridos modernos, reducciones del rinde del 45% se asociaron con reducciones del 21 y 31 % del número y peso de los granos respectivamente, cuando se compararon situaciones de seco respecto de riego.

---

<sup>3</sup> Los datos de rendimiento fueron presentados en el capítulo 2, se retoman en este capítulo como parte de la publicación realizada.

### 5.3.2. Biomasa y rendimiento en relación a la ET

La ET de los cultivos varió entre 282 y 662 (Capítulo 4) a través de los distintos tratamientos de disponibilidad de agua. La  $ET_0$  difirió entre experimentos, siendo de 672 en el Exp. 1, 636 en el Exp. 3 y 609 mm en los Exps. 4 y 5; la ET del cultivo fue relativizada con la  $ET_0$  a fin de comparar los híbridos a través de las estaciones de crecimiento ( $ET/ET_0$ ).

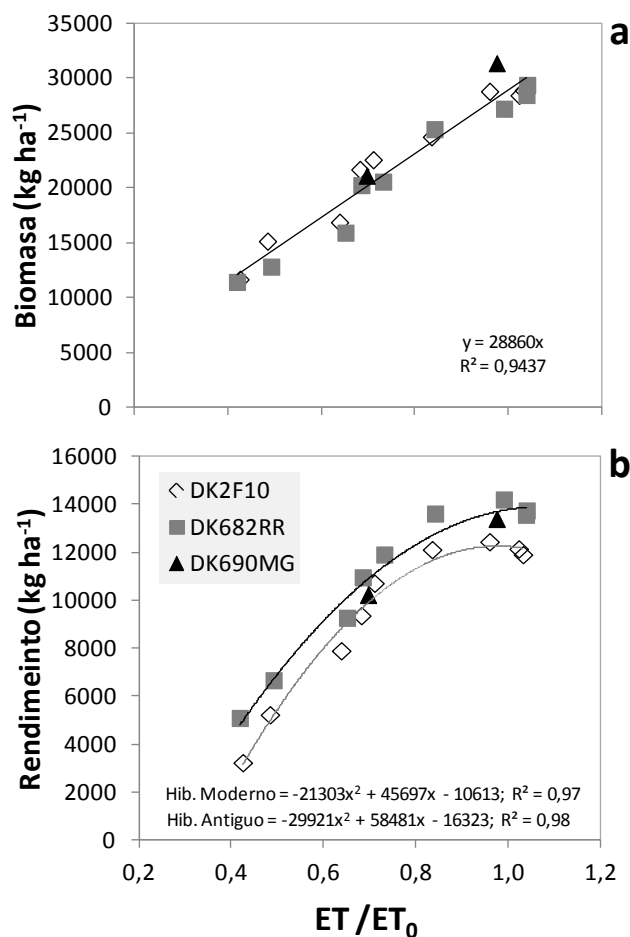


Figura 5.1.: Producción de biomasa (a) y rendimiento en grano (b) en función de la evapotranspiración estacional estandarizada ( $ET$  del cultivo dividido la  $ET$  de referencia;  $ET/ET_0$ ), para un híbrido antiguo (DK2F10; rombos) y dos modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), a través de los distintos tratamientos de disponibilidad de agua, en los 5 experimentos. Una función lineal ajustó para todos los híbridos para biomasa ( $p > 0,05$ ; a) y dos polinómicas de segundo orden para los híbridos modernos (línea continua;  $p < 0,05$ ; b) y antiguo (línea punteada).



Incrementos en la producción de biomasa y en el rendimiento fueron asociados con aumentos en la  $ET/ET_0$  a través de los experimentos ( $p>0,05$ ; Figura 5.1). La respuesta de la biomasa fue de tipo lineal y similar entre híbridos, mientras que la del rendimiento fue curvilínea y diferente entre híbridos, siendo mayor para los modernos a un dado valor de  $ET/ET_0$ .

### 5.3.3. Eficiencia de uso de agua para rendimiento

La EUAg varió entre 11 y 27  $kg\ ha^{-1}\ mm^{-1}$ , dependiendo del híbrido, el tratamiento de disponibilidad de agua y el experimento (Tabla 5.2). La EUAg no presentó interacción híbrido por tratamiento hídrico ( $p>0,05$ ).

Tabla 5.2: Eficiencia en el uso del agua para producir granos (EUAg) en los experimentos 1, 3, 4 y 5, para los distintos niveles de disponibilidad de agua en el suelo: riego, secano desde floración (SDF) y secano, en los híbridos DK2F10 (antiguo), DK682RR (moderno de alta adaptabilidad del rendimiento en ambientes pobres) y DK690MG (moderno de baja adaptabilidad).

	Tratamiento hídrico	EUAg ( $kg\ ha^{-1}\ mm^{-1}$ )			
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	
Exp.1	Riego	19	21		<b>A</b>
	SDF	16	20		<b>AB</b>
	Secano	11	18		<b>B</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>		
Exp.3	Riego	18	21	22	<b>A</b>
	Secano	22	25	23	<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.4	Riego	21	24		<b>B</b>
	Secano	25	27		<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>		
Exp.5	Riego	20	21		<b>A</b>
	Secano	24	27		<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>		

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p<0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p<0,05$ ; LSD).

La EUAg fue mayor en los híbridos modernos que en el antiguo a través de todo el rango de ambientes explorados ( $p < 0.05$ ; Figura 5.2), caracterizado como la ET estacional estandarizada por la  $ET_0$ . Las máximas EUAg, ajustadas desde la función cuadrática (Figura 5.2), tendieron a ser mayores en los híbridos modernos ( $25,1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ mm}^{-1}$ ) que en el antiguo ( $23,1 \text{ kg ha}^{-1} \text{ mm}^{-1}$ ) y ocurrieron a similares valores de  $ET/ET_0$  (0,8 para el híbrido antiguo y 0,79 para los modernos) los cuales se correspondieron con una ET alrededor de 400 mm. Cuando las deficiencias de agua fueron marcadas (i.e.  $ET/ET_0 < 0,8$ ) la EUAg disminuyó en todos los híbridos; sin embargo, la reducción en EUAg fue mayor en el híbrido antiguo (49%) que en el híbrido moderno (31%); estas caídas se observaron cuando la relación  $ET/ET_0 = 0,43$ . Cuando las condiciones hídricas fueron más favorables para los cultivos, con una valores de  $ET/ET_0$  por encima de 0,8 ( $ET/ET_0 = 1,03$ ), la EUAg se redujo en un 13 y 18 % para los híbridos moderno y antiguo, respectivamente (Figura 5.2).

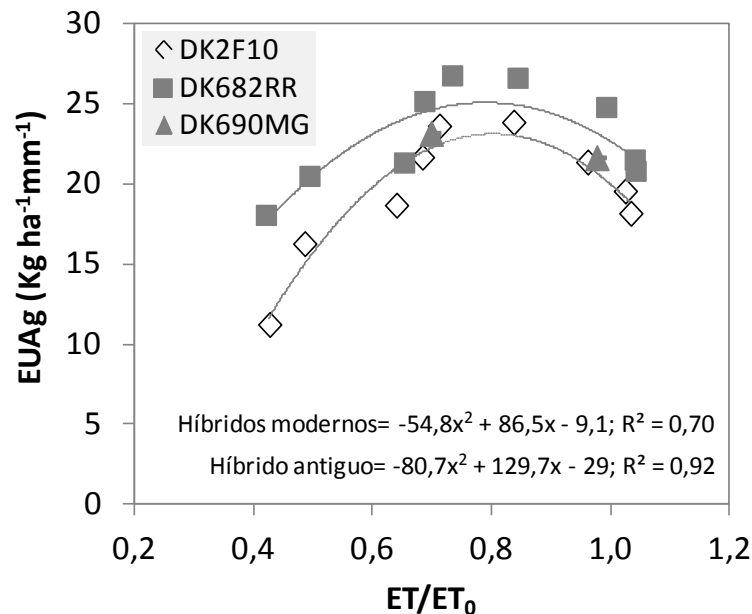


Figura 5.2: Eficiencia en el uso del agua para producción de granos (EUAg) en función de la evapotranspiración estandarizada (ET del cultivo dividido la ET de referencia;  $ET/ET_0$ ), para un híbrido antiguo (DK2F10; rombos) y dos modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos) a través de los distintos tratamientos de disponibilidad de agua. Los ajustes polinómico de segundo orden fueron diferentes entre los híbridos antiguo (línea punteada) y modernos (línea continua;  $p < 0,05$ ).

#### 5.3.4. Relación NGP-TCPc, TCE y ETc.

Los distintos tratamientos de disponibilidad hídrica logrados a través de los cinco experimentos permitieron explorar un amplio rango de valores de TCPc y NGP (Tabla 5.3) La interacción híbrido x disponibilidad de agua fue no significativa para ambas variables ( $p > 0,05$ ). El NGP se redujo en un 18% en el híbrido antiguo y 10% en los modernos, cuando se comparó los tratamientos secano con los regados. Déficit hídricos severos durante el período crítico de fijación de granos (Secano, Exp. 1) produjeron reducciones mayores en el NGP del híbrido antiguo (56-33%; S y SDF en Exp 1 respectivamente) que en los modernos (31-15%; S y SDF; Tabla 5.3). La TCPc fue consistentemente mayor en los híbridos modernos que en el antiguo (significativo en dos de los cinco experimentos;  $p < 0,05$ ; Tabla 5.3) y tendió a disminuir ante deficiencias de agua en el suelo (significativo en uno de los experimentos; Tabla 5.3). El NGP/TCPc no presentó diferencias entre los distintos tratamientos de disponibilidad de agua ( $p > 0,05$ ; datos no mostrados) y no se observó una tendencia clara entre híbridos modernos y antiguo (no mostrado). La ETpc fue consistentemente mayor en los híbridos modernos que en el antiguo en los distintos regímenes hídricos (significativa en 2 de 4 experimentos). Estas diferencias fueron mayores a baja disponibilidad hídrica (Exps. 1 y 3; Capítulo 4).

Una única ecuación curvilínea ajustó la relación entre NGP y la TCPc para híbridos de distinta antigüedad ( $p < 0,05$ ; Figura 5.3.a). Además, variaciones en la TCE estuvieron positivamente relacionadas con las variaciones en la TCPc a través de los distintos experimentos e híbridos (Figura 5.3.b). La TCPc fue expresada en tiempo térmico con el fin de incluir todos los experimentos en la misma relación. Similares resultados fueron obtenidos cuando la TCPc fue relativizada a  $ET_0$  durante el periodo crítico (datos no mostrados).

Sin embargo, la respuesta del NGP a la ET del período crítico estandarizada ( $ET/ET_0$  pc) difirieron entre los híbridos (Figura 5.4); entonces, los híbridos modernos fijaron más NGP a baja que a alta  $ET/ET_0$  pc, que el híbrido antiguo (Figura 5.4).

Tabla 5.3.: Número de granos por planta (NGP) y tasa de crecimiento de las plantas durante el período crítico de determinación del rendimiento (TCPc) en los experimentos 1 a 5 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado, secano, secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).

		NGP			TCPc (gr día <sup>-1</sup> )				
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	DK2F10	DK682RR	DK690MG		
Exp.1	R	500	514		<b>A</b>	3,1	4,5	<b>A</b>	
	SDF	331	433		<b>B</b>	2,0	2,8	<b>B</b>	
	S	219	353		<b>C</b>	1,7	2,4	<b>B</b>	
		<b>b</b>	<b>a</b>			<b>b</b>	<b>a</b>		
Exp.2	R	490	511	560	<b>A</b>	2,6	5,3	4,1	<b>A</b>
	SLL	441	507	487	<b>AB</b>	3,6	4,5	4,2	<b>A</b>
	SPC	423	459	500	<b>B</b>	2,3	4,2	3,5	<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>	<b>a</b>		<b>b</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.3	R	597	656	655	<b>A</b>	4,3	4,8	4,4	<b>A</b>
	S	518	610	552	<b>A</b>	2,8	3,6	2,9	<b>A</b>
			<b>b</b>	<b>a</b>	<b>ab</b>		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>
Exp.4	R	537	558		<b>A</b>	5,1	5,5		<b>A</b>
	S	502	517		<b>B</b>	4,9	5,2		<b>A</b>
			<b>a</b>	<b>a</b>			<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.5	R	543	546		<b>A</b>	3,8	4,1		<b>A</b>
	S	589	611		<b>A</b>	4,0	4,5		<b>A</b>
			<b>a</b>	<b>a</b>			<b>a</b>	<b>a</b>	

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD).

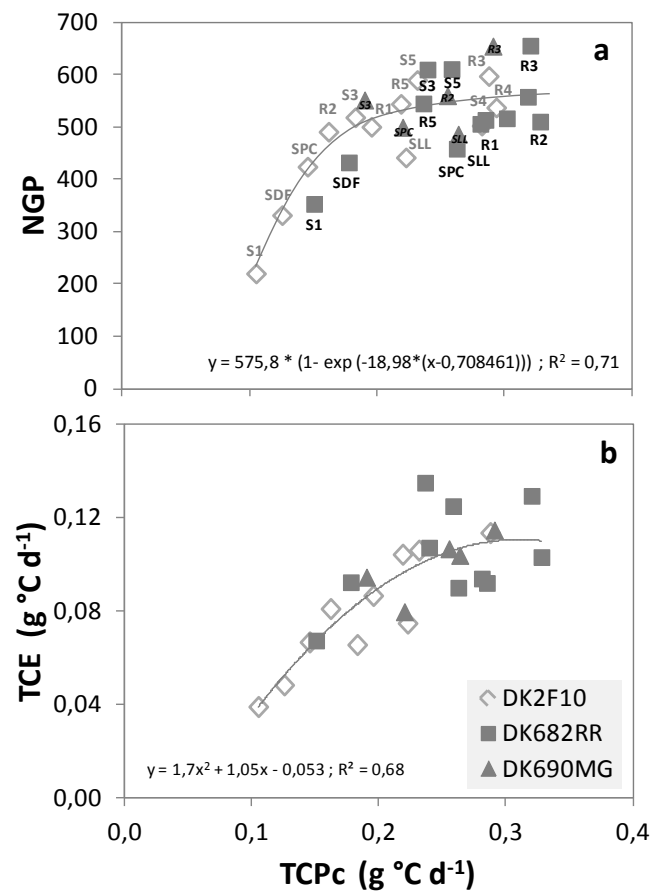


Figura 5.3: Número de granos por planta (NGP; a) y tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico (TCE; b) en función de la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico de determinación del rendimiento (TCPc) para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua en el suelo: regado (R) y secano (S), para los experimentos 1, 2, 3, 4 y 5, secano desde floración en el experimento 1 (SDF) y secano durante el período crítico (SPC) y durante el llenado de los granos (SLL) para el experimento 2. Una curva fue ajustada para todos los híbridos ( $p < 0,05$ ).

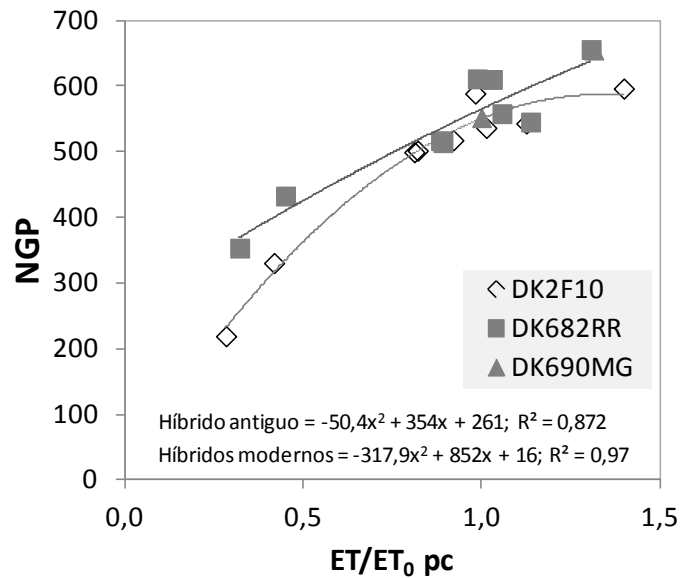


Figura 5.4: Número de granos por planta (NGP) en función de la evapotranspiración estacional estandarizada ( $ET/ET_0$ ), para los para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos,) a través de los distintos tratamientos de disponibilidad de agua, en los experimentos 1, 3, 4 y 5. Un ajuste cuadrático fue significativamente distinto para los híbridos antiguo (línea punteada) y modernos (línea continua;  $p < 0,05$ ).

La TCPc y la  $ET/ET_0$  cp estuvieron lineal y positivamente relacionadas a través de los experimentos (Figura 5.5) y en general, la TCPc de los híbridos modernos fue mayor que la del híbrido antiguo para un amplio rango de  $ET/ET_0$  pc explorado ( $p < 0,05$ ; Figura 5.5); incluso los híbridos modernos mantuvieron altas TCPc ante menores AD que el antiguo.

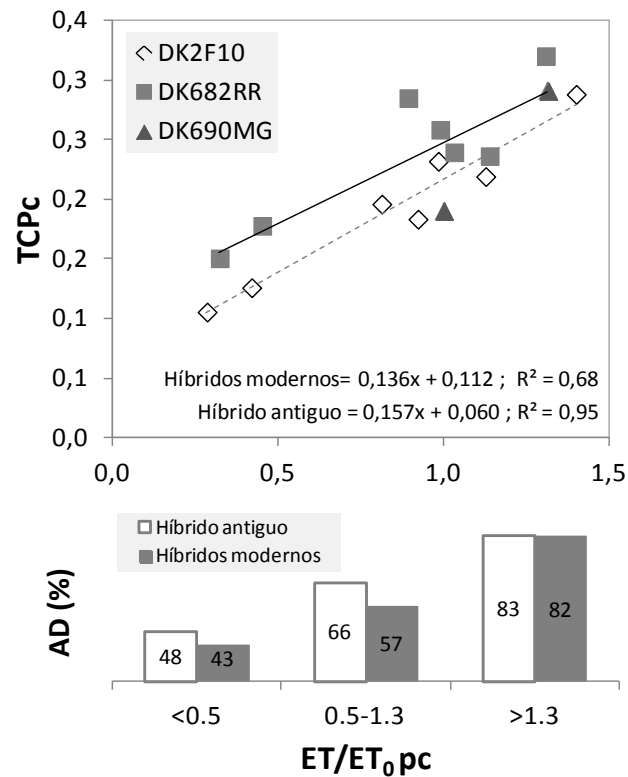


Figura 5.5: Tasa de crecimiento de las plantas durante el período crítico (TCPc,  $g^{\circ}Cd^{-1}$ ) y agua disponible (AD) en función de la tasa de evapotranspiración durante el período crítico estandarizada por la  $ET_0$  durante el mismo período ( $ET/ET_0$  pc), para los híbridos antiguo (línea punteada) y modernos (línea continua), en los experimentos 1, 3 y 5. Los ajustes lineales fueron diferentes entre híbridos de distintas épocas. Debajo se indica %AD para un híbrido antiguo y dos modernos en función de tres rangos de  $ET/ET_0$  pc, menor a 0,5; entre 0,5 y 1,3; y mayor a 1,3.

Además, la relación entre la tasa de fotosíntesis y la conductancia estomática durante el período crítico de fijación de granos fue curvilínea y única para los híbridos de distintas épocas (Figura 5.6). La conductancia estomática media fue de  $0,14 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para el híbrido antiguo y de  $0,20 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para los modernos, en los tratamientos SDF y S del Exp. 1; los cuales son caracterizados por una baja disponibilidad de agua durante el período crítico (i.e., promedio de AD de 51 y 47% para híbridos antiguo y moderno, respectivamente).

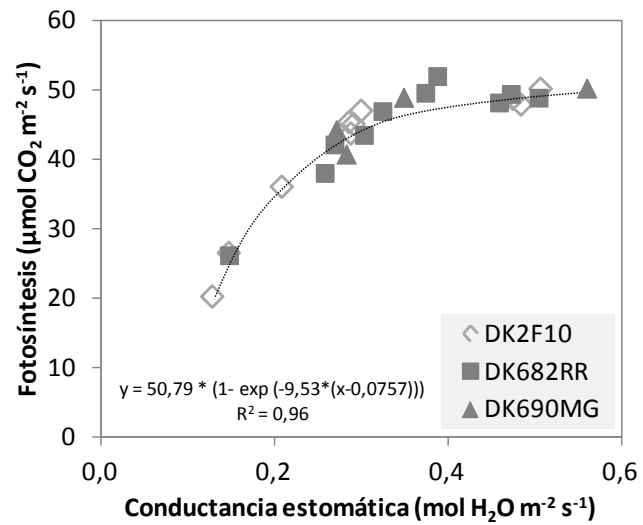


Figura 5.6: Tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> instantánea (CER, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) en función de la conductancia estomática (mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), medidas en floración (R1), para los híbridos antiguo (DK2F10) y modernos (DK682RR y DK690MG) bajo distintas condiciones de disponibilidad de agua en los experimentos 1 a 5. Una sola curva ajustó para todos los híbridos ( $p > 0,05$ ).



#### 5.4. Discusión

El rendimiento de los híbridos se incrementó ante aumentos en la disponibilidad de agua a través de todos los experimentos (Figura 5.1); y el incremento en el rendimiento tendió a disminuir en todos los híbridos, en las condiciones de disponibilidad de agua que permitieron la mayor evapotranspiración (Figura 5.1). Esta respuesta curvilineal del rendimiento ante la ET se asociaría con la presencia de otras limitaciones distintas de agua, como por ejemplo, disponibilidad de nutrientes o radiación solar. La eficiencia de uso del agua para producir granos varió entre 11 y 27 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> entre híbridos, regímenes hídricos y experimentos (Tabla 5.2). Valores similares de EUAg han sido reportados en trabajos previos para maíz creciendo bajo condiciones variables de disponibilidad de agua y/o de nitrógeno (Howell et al., 1998; Ogola et al., 2002; Barbieri et al., 2012; Hernandez et al., 2015, Tolk., et al., 2016). El máximo valor de EUAg tendió a ser mayor en los híbridos modernos (25,1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>) que en el antiguo (23,1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>; Figura 5.2); los cuales se encontraron por debajo de los valores reportados como límite superior (37 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>), estimados por Grassini et al., (2009) a través del uso de modelos de simulación. Estos valores por debajo del límite máximo podrían estar relacionados con pérdidas de agua por evaporación y/o drenaje desde el suelo, además de diferencias en el potencial de producción del ambiente (radiación y temperatura) y de las diferencias genotípicas.

La EUAg fue mayor en los híbridos modernos que en el antiguo a través de un amplio rango de ambientes que difirieron en la disponibilidad de agua (Figura 5.2), sobre todo esta ventaja fue más amplia en ambientes de baja disponibilidad hídrica. Además, una mayor EUAg en los híbridos modernos se relacionó principalmente con un mayor rendimiento en granos (figura 5.1.b), ya que la relación entre ET y producción de biomasa no difirió entre los híbridos (Figura 5.1.a). Los resultados presentados en el presente capítulo acerca de la similar ET entre híbridos liberados en distintas épocas para los Exps. 4 y 5, confirma lo observado en el capítulo 4 para los demás experimentos y lo observado más recientemente por otros autores (Reyes et al., 2015). Además de esto, los rendimientos de los híbridos modernos fueron mayores que el del híbrido antiguo a través de todo el rango de disponibilidad hídrica (Figura 5.1.b), y son concordantes con lo observado en estudios previos (Edmeades et al., 2003, citado por Campos et al., 2004;

Reyes et al., 2015) y dan sustento a la mayor tolerancia a estrés en general de los híbridos modernos respecto de los antiguos (Tollenaar and Wu, 1999; Di Matteo et al., 2016). La similar producción de biomasa pero mayor rendimiento de híbridos de distintas décadas bajo condiciones contrastantes de disponibilidad de agua (Figura 5.1) indican que una mayor EUAg de los híbridos de reciente liberación (Figura 5.2) se encuentra principalmente relacionada con una mayor partición de biomasa a destinos reproductivos (índice de cosecha). A pesar de que el número de híbridos utilizado en el presente estudio fue reducido para inferir sobre tendencias generales en relaciones con el agua y evolución de los mecanismos, resultados del presente trabajo demuestran detalladamente los mecanismos que contribuyeron a explicar la mayor EUAg en dos híbridos modernos en comparación con uno antiguo. Cabe destacar que estos híbridos fueron ampliamente utilizados en la época de su liberación en el mercado y siguieron la misma tendencia de incremento del rendimiento a través de los años del cultivo de maíz en Argentina (Mastronardi, 2008).

Los mayores rendimientos de los híbridos modernos estuvieron asociados con un mayor NGP en cada régimen hídrico (Tabla 5.3). El NGP fue el principal componente del rendimiento que contribuyó a explicar las marcadas reducciones del rinde causadas por deficiencias hídricas en el híbrido antiguo (Capítulo 2). Mientras que la reducción de ambos componentes del rendimiento (número y peso de granos) contribuyeron a explicar la reducción del rendimiento en los híbridos modernos (Figura 2.5, Capítulo 2). Trabajos previos sugieren una limitación en la fuente en híbridos de más reciente liberación cuando el NG no es afectado (Echarte et al., 2006; Di Matteo et al., 2016).

La relación entre NGP y TCPc fue curvilínea cuando las variaciones de TCPc se debieron a distintos regímenes hídricos (Figura 5.3.a), y la relación fue única para híbridos antiguo y modernos. Estudios previos (e.g. Echarte et al., 2004) demostraron diferencias en el umbral de TCPc para fijar granos y en el máximo número de granos en híbridos liberados en distintas décadas. Sin embargo, la metodología usada en el presente trabajo fue menos exhaustiva (i.e. promedio de plantas por parcela) que la utilizada por Echarte et al., (2004; i.e. dato de planta individual); además, la reducción de los recursos por planta lograda a través de disminución en la disponibilidad de agua no fue suficiente como para distinguir diferencias en el umbral de TCPc para fijar granos. No obstante, fue evidente en

este trabajo que a similar tratamiento de disponibilidad de agua: i) la TCPc tendió a ser mayor en los híbridos modernos (significativa en 2 experimentos; Tabla 5.3), y ii) no hay tendencias evidente entre híbridos de distinta antigüedad en la relación NGP/TCPc, ni en TCE (Figura 5.3.b).

En este capítulo se demostró una estrecha asociación entre ETpc y TCPc (Figura 5.5) y se observaron dos características distintivas de los híbridos modernos respecto del híbrido antiguo, que pueden explicar su capacidad de fijar un mayor número de granos en condiciones de baja disponibilidad de agua. Primero, la TCPc de los híbridos modernos fue mayor que la del antiguo a similar ETpc; y segundo la ETpc de los híbridos modernos fue mayor que la del antiguo en similares regímenes hídricos. La mayor ETpc en los híbridos modernos comparado con uno antiguo ya fue confirmando en el Capítulo 4. Además, durante la floración, la conductancia estomática de los híbridos modernos fue mayor que la del antiguo (Figura 5.6). En niveles bajos de conductancia estomática, un pequeño aumento en la conductancia puede resultar en importantes incrementos de la tasa de fotosíntesis debido a la forma curvilínea de la relación (Figura 5.6); observando una significativamente mayor ETpc y mucho mayor TCPc en similares tratamientos de disponibilidad de agua, en los híbridos modernos respecto del antiguo. De modo similar, estudios a nivel de hoja, donde se compararon híbridos de distintas décadas, concluyen que los híbridos modernos fueron capaces de mantener altas tasas de fotosíntesis y conductancia alrededor de floración cuando fueron expuestos a periodos cortos de estrés bajo condiciones controladas en invernadero (Nissanka et al., 1997). En el presente trabajo, el mantenimiento de una mayor conductancia estomática en los híbridos modernos que en el antiguo, bajo similares condiciones de régimen hídrico, puede estar asociado con mecanismos como un mayor enrollamiento foliar (Capítulo 3), una mayor capacidad de exploración radical (Capítulo 4), y o bien mecanismos de ajuste osmótico bajo condiciones de déficit hídrico (Chimenti et al., 2006; Zinselmeier et al., 1999).

### 5.5. Conclusiones:

En este capítulo se demostró que los híbridos modernos poseen una mayor EUAg que un híbrido antiguo, en condiciones de baja disponibilidad de agua. La mayor EUAg de los híbridos modernos está asociada con un mayor rendimiento y con similares consumos de agua. El mayor rendimiento de los híbridos modernos en todos los niveles de disponibilidad de agua fue el resultado de un mayor NGP. Además, el mayor NGP de los híbridos más recientes, en condiciones de baja disponibilidad hídrica, se relacionó con mayores TCPc y mayores ETpc, asociado con un incremento de la conductancia estomática medida a nivel de hoja. Por lo tanto, no se rechaza la Hipótesis 4 que indica que *la eficiencia en el uso del agua para rendimiento en grano es mayor en híbridos modernos que en un híbrido antiguo en cualquier condición de agua en el suelo*, mientras que se rechaza parcialmente la Hipótesis 5 que indica que *el mayor NG de los híbridos modernos respecto del antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo durante el período crítico se relaciona con ambos una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCPc y con la capacidad de mantener altas TCPc*.

## **CAPITULO 6: DETERMINACIÓN DEL PESO DE LOS GRANOS EN HÍBRIDOS DE MAÍZ DE DISTINTO AÑO DE LIBERACIÓN EN EL MERCADO, EN CONDICIONES CONTRASTANTES DE AGUA EN EL SUELO.**

### **6.1 Introducción**

Los híbridos modernos rindieron más que el híbrido antiguo a través de todos los ambientes generados por variaciones en la disponibilidad del agua del suelo (Capítulo 2). Su mayor capacidad de rendir se asoció principalmente con una mayor capacidad de fijar granos en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo (Capítulo 5). Sin embargo, un alto NG en los híbridos modernos en condiciones de baja disponibilidad de agua, podría promover mecanismos para mantener un alto PG y contribuir también a su mayor rendimiento respecto del híbrido antiguo en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo (Capítulo 2). En el presente capítulo se analizarán los mecanismos involucrados en la determinación del PG ante una baja disponibilidad de agua en el suelo y que están en estrecha relación con la respuesta del NG descrita en el capítulo anterior (Capítulo 5).

El PG es el resultado del crecimiento de los granos a partir de la fecundación del ovario y se reconocen 2 fases. En la primera fase de llenado de granos o fase “lag”, que transcurre aproximadamente durante dos semanas luego de la floración, se define el número de células endospermáticas y la cantidad de gránulos de almidón del grano. En esta fase se determina el peso potencial del grano o peso máximo de grano posible de alcanzar por una planta aislada (Reddy y Daynard, 1983); un estrés hídrico en esta etapa puede resultar en reducciones del mismo (Jones et al, 1985). La segunda fase, es de crecimiento lineal o crecimiento efectivo del grano y se acumula el 90% del PG. Esta fase se caracteriza por su duración y por la tasa de crecimiento del grano (TCG).

La TCG se ha asociado de manera estrecha con el tamaño potencial del grano (Jones et al., 1985); y, en general, no se modifica ante reducciones en la disponibilidad de recursos durante el llenado efectivo (Andrade y Ferreiro, 1996). Esto sucede por la capacidad del maíz de removilizar reservas de azúcares desde el tallo hacia los granos (Daynard et al., 1969; Uhart y Andrade, 1991). Echarte et al. (2006) demostraron mayores TCG en híbridos con mayor tamaño potencial del grano, pero no encontraron una

tendencia clara con el año de liberación del híbrido para híbridos liberados entre 1965 y 1993.

La duración del período efectivo de llenado de granos puede ser afectada por la capacidad de la fuente (Tollenaar, 1977; Cirilo y Andrade, 1996; Borrás y Otegui, 2001). La capacidad de la fuente incluye: (i) los asimilados disponibles a partir de la fotosíntesis durante el llenado de granos y puede ser estimada como la biomasa producida en ese período (Tollenaar, 1977; Echarte et al., 2006), es decir que está estrechamente vinculada a la capacidad fotosintética; y (ii) los carbohidratos solubles (CHOs) acumulados en tallo entre R1-R3, que son removilizados cuando la fotosíntesis foliar disminuye ante reducciones en la capacidad de la fuente en este período o cuando la demanda de los destinos supera a la capacidad fotosintética (baja relación fuente/destino; Tollenaar, 1977; Tollenaar y Daynard, 1978a; Uhart y Andrade, 1991; Egli, 1998; Pommel et al., 2006; Olmedo Pico, 2014). La capacidad de la fuente medida de esta manera se encuentra afectada por la capacidad de los destinos (Tollenaar, 1977), por lo que depende estrechamente de los granos fijados durante el período crítico (Capítulo 5). La demanda de los destinos está relacionada con la cantidad (Uhart y Andrade, 1995; Maddonni et al., 1998; Borrás y Otegui, 2001; Borrás et al., 2004; Sala et al., 2007) y el tamaño potencial de los destinos, el cual a su vez está en estrecha relación con la TCG (Jones et al., 1985, 1996); así, el producto entre el NG y la TCG, denominado demanda conjunta de la espiga permite comparar la capacidad de los destinos reproductivos en aquellos híbridos que difieren en su tamaño potencial del grano o en TCG (Echarte et al., 2006; Capristo et al., 2007). Se han establecido relaciones lineal+plateau entre el PG y la relación fuente/destino (i.e. F/D), para un mismo híbrido en distintas densidades de plantas y con tratamientos de modificación de número de destinos (Borrás y Otegui, 2001); pero esta relación es débil cuando se considera a distintos genotipos y donde variaciones en la relación F/D de cada genotipo respondieron al ambiente (Gambín et al., 2006).

El aumento del rendimiento del maíz ha sido asociado principalmente con aumentos en el NG (Echarte et al., 2000; Echarte y Andrade, 2003; Otegui y Slafer, 2004; Luque et al., 2006, Capítulos 2 y 5), indicando una importante limitación del rendimiento del cultivo por la capacidad de los destinos reproductivos más que por la capacidad de la fuente de asimilados durante el llenado de los granos (Borrás, et al., 2004). El alto incremento en el IC mediado por aumentos en el NG en híbridos liberados entre 1965 y 1993, habría

resultado en una mayor susceptibilidad del PG ante disminuciones en la disponibilidad de recursos durante el llenado de granos (Echarte et al., 2006). Sin embargo, recientemente Di Matteo (2018) demostró una alta relevancia del aporte de las reservas de hidratos de carbono del tallo al llenado de los granos en los híbridos modernos respecto de antiguos, que contribuiría a evitar grandes reducciones en PG ante estreses de corta duración durante el llenado de granos. Asimismo, se comprobó una alta fotosíntesis que fue sostenida por más tiempo ante una limitada oferta de N, en un híbrido moderno que en uno antiguo (Echarte et al., 2008). Es de esperar que un alto NG en híbridos modernos, en condiciones de agua contrastante en el suelo (Capítulo anterior) promuevan mecanismos para mantener altos PG (i.e. removilización de carbohidratos solubles desde el tallo y/o mantenimiento de altas tasas fotosintéticas) en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo durante el período reproductivo.

En función de lo expuesto, en este capítulo se caracterizará la determinación del PG en dos híbridos modernos y en uno antiguo, en condiciones de agua contrastante en el suelo; a través del estudio de la influencia de la disponibilidad de agua durante el llenado de granos sobre (i) la tasa y la duración del crecimiento del grano, y sobre (ii) la capacidad de la fuente (fotosíntesis y removilización). Se pondrá a prueba la hipótesis que “Los híbridos modernos presentan mecanismos (i.e. removilización de carbohidratos solubles desde el tallo y/o mantenimiento de altas tasas fotosintéticas) para mantener altos PG en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo durante el período reproductivo” (Hipótesis 6).

## 6.2. Materiales y métodos

Se utilizaron datos de los Exps. 1 a 5, cuyos detalles de sitio, manejo agronómico, tratamientos y diseño experimental fueron descritos en el capítulo 2.

### 6.2.1. Mediciones

La humedad del suelo se determinó de manera semanal por una combinación de los métodos gravimétricos y de atenuación de neutrones, como fue descrito en el Capítulo 2. La fenología del cultivo fue registrada según la clave de Ritchie y Hanway (1982) a lo largo de todo el ciclo del cultivo.

El rendimiento en granos se obtuvo por la cosecha de espigas en 10 metros lineales de los surcos centrales de cada parcela. El peso de los granos (PG) se determinó contando 1000 granos por parcela, obtenidos a partir de las muestras de rendimiento, y pesando los mismos. El NG fue determinado como el cociente entre el rendimiento y el peso de los granos.

La producción de biomasa se determinó en floración (R1), 15 días después de floración (R3) y en madurez fisiológica (R6), por medio de la cosecha de 10 plantas en los surcos centrales de las parcelas; las cuales fueron cortadas al ras del suelo, separadas en hojas, tallos y espigas. Se determinó el peso de las muestras luego de ser colocadas en estufa a 65°C hasta peso constante.

La evolución del PG se determinó en los experimentos 2 a 5, a partir de inicio de llenado de granos (R3) y hasta cosecha, a intervalos de 7 días, tomando un total de 15 granos del centro de las espigas en 3 plantas por parcela. Los granos fueron pesados luego de ser colocados en estufa a 100°C.

En floración y en madurez fisiológica se determinó la concentración de carbohidratos solubles en los tallos (CHOs) a través de la cosecha de dos plantas por parcela. Los tallos de ambas plantas fueron separados de los demás órganos, cortados en secciones pequeñas y colocados en estufa con circulación forzada de aire a 65°C, para minimizar el consumo de azúcares solubles por respiración. Las muestras fueron llevadas a peso constante y molidas (molino Arthur H. Thomas Co. Estándar model N° 3 Wiley Mill, USA). La determinación de los CHOs en tallos se realizó a partir de una submuestra de 50 mg de los tallos molidos; luego de adicionar 5 ml de agua destilada, la muestra fue calentada



en agua durante 10 minutos a 100°C, en baño maría. Posteriormente fue centrifugada durante 5 minutos a 2500 rpm y a 16°C. El procedimiento de calentado y centrifugado se repitió en total 3 veces. En el último centrifugado se extrajo una alícuota del sobrenadante, la cual se utilizó para determinar los CHOs mediante el método del fenol-sulfuro (Dubois et al., 1956). Se efectuaron dos determinaciones de CHOs por muestra. Paralelamente, se realizaron mediciones de absorbancia en soluciones patrón (de concentraciones conocidas de azúcares), a través de las cuales se determinó una curva estándar que luego fue utilizada para determinar la concentración de azúcares en las muestras. La siguiente ecuación fue determinada por medio de un ajuste lineal:

$$\text{Absorbancia} = 0,0084 * \text{micro gr de glucosa/ml} + 0,0066 \quad (R^2 = 0,98) \quad \text{Ec. 6.1}$$

Las lecturas de absorbancia, obtenidas con espectrofotómetro digital (Schimatzu UV, 2014), se expresaron en concentración de CHS mediante interpolaciones de la curva estándar realizada con soluciones patrones (Ec. 6.1).

La tasa de fotosíntesis se determinó mediante un medidor de fotosíntesis LICOR 6400 en todos los experimentos. Las determinaciones se realizaron al mediodía solar, a partir de floración y con una frecuencia semanal; en tres plantas por parcela en la hoja que sostiene la espiga y que se encontraba adaptada a la luz.

El índice de área foliar (IAF) se determinó a partir de la medición del área foliar verde de tres plantas, de manera semanal, por método destructivo en los mismos momentos en que se tomaron muestras de biomasa (LICOR 3100, Lincoln, Nebraska, USA) y mediante el uso de un integrador de área foliar portátil (LICOR 3000).

El índice de verdor se registró mediante muestreos no destructivos usando el medidor de clorofila (SPAD-502, Minolta, Ramsey, New Jersey) en la misma hoja donde se midió fotosíntesis, a partir de floración de forma semanal, en 3 plantas por parcela. El valor registrado para cada planta fue el promedio de 6 mediciones en cada hoja, tres a cada lado de la nervadura y a lo largo de toda la hoja.

### 6.2.2. Estimaciones y análisis de datos

La TCG durante la fase lineal del período de llenado de granos se determinó por análisis de regresión; ajustando un modelo lineal + plateau (GraphPad Prism 5.0;

Ecuaciones 6.1 y 6.2) entre PG y la suma térmica en cada momento de muestreo ( $t_b = 8^\circ\text{C}$ ; Maddonni et al., 1998; Borrás y Otegui, 2001).

$$PG = a + b X_0 \quad \text{si } X_0 \leq c \quad \text{Ec. 6.2}$$

$$PG = a + b c \quad \text{si } X_0 > c \quad \text{Ec. 6.3}$$

Donde PG (mg) es el peso de los granos,  $X_0$  es la suma térmica acumulada desde R1 ( $^\circ\text{C}$  días),  $a$  es la ordenada al origen,  $b$  indica la tasa de llenado efectivo del grano o TCG ( $\text{mg } ^\circ\text{C}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) y  $c$  representa el tiempo acumulado después de floración hasta alcanzar el máximo PG a partir del cual el crecimiento de los granos prácticamente es nulo (plateau). Ese momento se consideró madurez fisiológica (MF). Los parámetros así estimados se compararon entre tratamientos mediante intervalos de confianza al 95% (Graph Pad Prism 5.0)

La duración del período de llenado efectivo del grano (o de la fase lineal) se estimó como el cociente entre PG final y la TCG (Daynard et al., 1971; Poneleit y Egli, 1979), determinados a partir de la ecuación 6.2.

La capacidad de la fuente se estimó como la biomasa total acumulada durante el llenado de los granos, entre R3 y R6 (fase lineal de crecimiento de los granos).

La relación fuente/destino (F/D) se calculó como el cociente entre la biomasa acumulada entre R3 y R6 (fuente) y los destinos reproductivos (número de granos) o la demanda conjunta ( $\text{NG} \times \text{TCG}$ ).

Diferencias entre variables se determinaron mediante análisis de la varianza, con el programa estadístico R, con un nivel de significancia  $p = 0,05$ . Las diferencias entre medias se realizaron por el test de diferencia mínima significativa (LSD)

### 6.3. Resultados

#### 6.3.1. Disponibilidad hídrica

Los tratamientos hídricos y los diferentes experimentos resultaron en condiciones de disponibilidad de agua en el suelo contrastantes durante el período crítico y durante el llenado de granos (ADpc/II; período desde 15 días pos floración y hasta madurez fisiológica; Figura 2.3, Capítulo 2; Tabla 6.1). Condiciones limitantes de agua en el suelo durante el llenado de los granos (reducciones de ADpc/II por debajo del 50%) ocurrieron en casi la totalidad de los tratamientos hídricos del Exp. 1 y en el tratamiento de secano en el Exp. 3 (Figura 2.3; Capítulo 2; Tabla 6.1). En concordancia, la tasa diaria de ET durante el llenado de granos se redujo en estos tratamientos ( $p < 0,05$ ; interacción híbrido x disponibilidad de agua no significativa; Tabla 6.1).

Tabla 6.1: Tasa diaria de evapotranspiración durante el llenado de los granos (ETII) y agua disponible durante etapas reproductivas (período crítico y de llenado de granos (ADpc/II; %) en los experimentos 1 a 5, para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10), en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S) y secano desde floración (SDF).

		ET II (mm d <sup>-1</sup> )				ADpc/II (%)			
		DK2F10	DK682RR	DK690MG		DK2F10	DK682RR	DK690MG	
Exp.1	R	3,6	3,6		<b>A</b>	53	46	<b>A</b>	
	SDF	2,7	2,9		<b>B</b>	40	36	<b>B</b>	
	S	3,4	2,7		<b>AB</b>	46	41	<b>AB</b>	
		<b>a</b>	<b>a</b>			<b>a</b>	<b>b</b>		
Exp.2	R					86	86	79	<b>A</b>
	SLL					82	75	75	<b>B</b>
	SPC					77	73	76	<b>AB</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>		
Exp.3	R	4,3	4,5	3,8	<b>A</b>	68	67	78	<b>A</b>
	S	2,7	2,2	2,3	<b>B</b>	45	41	37	<b>B</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.4	R	4,7	5,1		<b>A</b>	80	76		<b>A</b>
	S	3,2	3,4		<b>A</b>	65	67		<b>B</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>		<b>a</b>	<b>a</b>			
Exp.5	R	4,4	4,5		<b>A</b>	84	85		<b>A</b>
	S	3,5	3,6		<b>A</b>	78	77		<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>		<b>a</b>	<b>a</b>			

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD).

Los tratamientos con menor disponibilidad de agua generaron reducciones en ambos componentes numéricos del rendimiento (Tabla 5.3; Tabla 6.2). Las mayores reducciones en PG máximo, expresadas en función del PG máximo a través de los 5 experimentos, fueron acompañadas con significativas reducciones en NGP en el Exp. 1 (Tabla 5.3; Figura 6.1).

Tabla 6.2: Peso de mil granos (PG) en los experimentos 1 a 5 para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10) en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S), secano desde floración (SDF), secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).

		PG (gr)			
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	
Exp.1	R	223	254		<b>A</b>
	SDF	223	217		<b>AB</b>
	S	211	202		<b>B</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>		
Exp.2	R	288	302	299	<b>A</b>
	SLL	285	305	309	<b>A</b>
	SPC	284	299	298	<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.3	R	289	294	300	<b>A</b>
	S	264	262	270	<b>B</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.4	R	286	314		<b>A</b>
	S	263	284		<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>		
Exp.5	R	276	307		<b>A</b>
	S	254	275		<b>A</b>
		<b>b</b>	<b>a</b>		

El PG tendió a ser mayor en los híbridos modernos que en el antiguo (significativo en tres de los cinco experimentos con menores limitantes hídricas;  $p < 0,05$ ; Tabla 6.2). Las disminuciones en PG asociadas con la menor disponibilidad de agua en cada experimento, fueron similares entre híbridos liberados en distintas décadas (reducciones de alrededor del 20%). Sin embargo, los híbridos modernos mantuvieron el PG hasta valores de AD en etapas reproductivas de 74%, mientras que el híbrido antiguo comenzó a afectar el PG desde valores de AD del 81%(Figura 6.2).

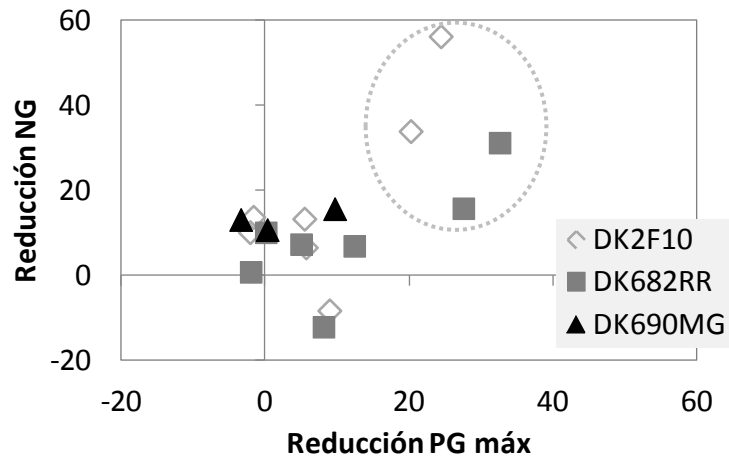


Figura 6.1: Reducción en el número de granos por planta (NGP, %) y el peso de mil granos respecto al peso de granos máximo (PGmáx, %) para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en condiciones de disponibilidad agua contrastante en los Exp. 1 a 5. Los cuatro puntos con marcadas reducciones en NG y PG corresponden al Exp. 1 (dentro del círculo punteado)

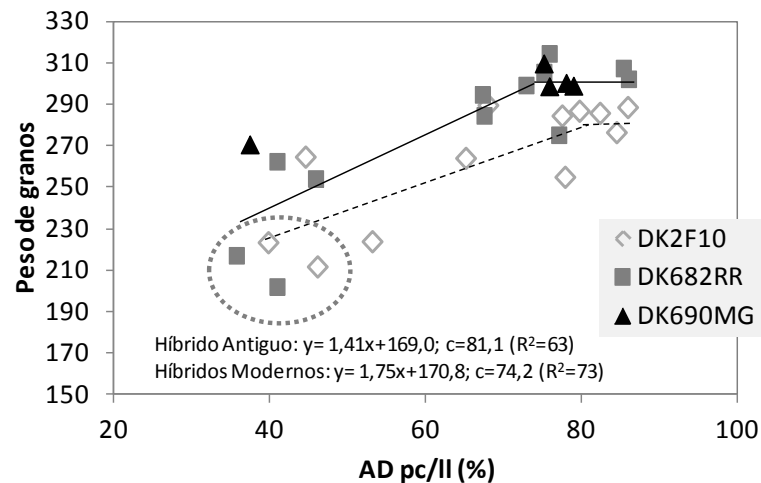


Figura 6.2: Peso de mil granos (PG, g) en función del agua disponible durante período crítico y de llenado de granos (AD pc/II; %) en los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en condiciones de disponibilidad agua contrastante en los Exp. 1 a 5. Destacados en un círculo se encuentran los tratamientos S y SDF del Exp. 1, donde se generaron marcadas reducciones en NG y PG máx (Exp. 1). Los ajustes lineal-plateau son distintos entre híbridos modernos y antiguo ( $p < 0,05$ ).

6.3.2. Llenado de los granos: tasa de crecimiento del grano y duración del llenado efectivo.

Se caracterizó la evolución del crecimiento de los granos en los experimentos 2 a 4. En la Figura 6.3 se presentan los datos de dos experimentos.

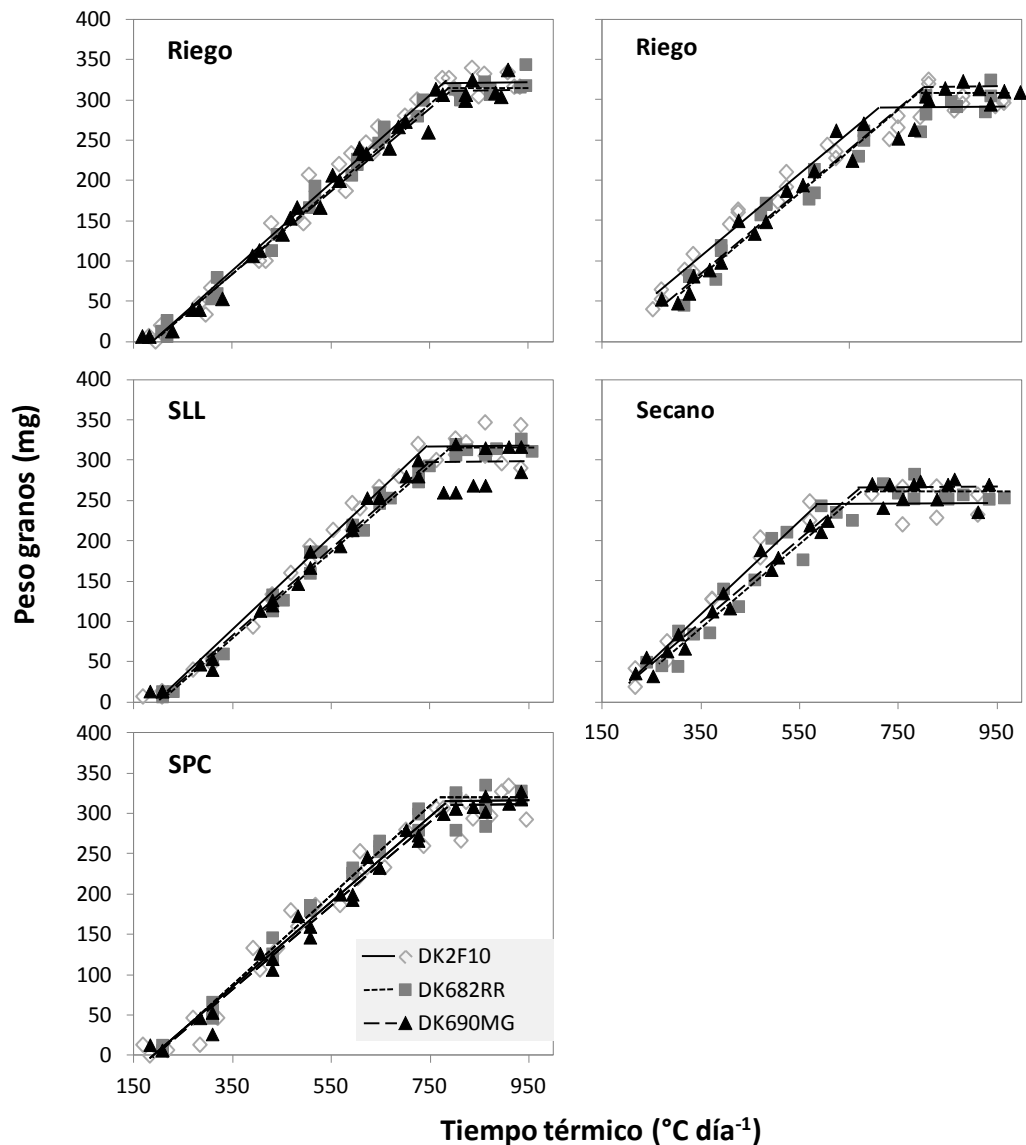


Figura 6.3: Evolución del peso de granos (mg) en función del tiempo término desde floración ( $^{\circ}\text{C día}^{-1}$ ) para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los tratamientos de disponibilidad de agua riego,

secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el periodo crítico (SPC) en el Exp. 2 (izquierda del lector) y riego y secano en el Exp. 3 (derecha).

La TCG presentó valores entre 0,495 y 0,616 mg grano °C<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> a través de los experimentos; además, los valores fueron similares entre híbridos y entre tratamientos de disponibilidad de agua, en cada experimento ( $p > 0,05$ ; Tabla 6.3).

Tabla 6.3: Tasa de llenado de los granos (TCG; mgr grano °C<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) y duración del período efectivo de llenado de los granos (DE; °C día), en los experimentos 2 a 5, para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10), en los tratamientos de disponibilidad hídrica regado (R), secano (S), secano durante el llenado de granos (SLL) y secano durante el período crítico (SPC).

	Trat	TCG (mgr grano °C <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )			DE (°C días)				
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	DK2F10	DK682RR	DK690MG		
Exp.2	R	0,562	0,542	0,525	A	513	557	568	A
	SLL	0,574	0,546	0,553	A	497	560	559	A
	SPC	0,550	0,581	0,526	A	518	516	567	A
		a	a	a		c	b	a	
Exp.3	R	0,535	0,493	0,549	A	548	601	560	A
	S	0,593	0,557	0,553	A	418	475	488	B
		a	a	a		a	a	a	
Exp.4	R	0,521	0,554		A	551	567		A
	S	0,511	0,594		A	517	478		A
		a	a			a	a		
Exp.5	R	0,517	0,523		A	534	588		A
	S	0,495	0,519		A	515	530		A
		a	a			b	a		

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD).

La duración del llenado efectivo del grano tendió a ser mayor en los híbridos modernos que en el antiguo (significativo en 2 de 4 experimentos,  $p < 0,05$ ; Tabla 6.3; Figura 6.4). A su vez, la duración del llenado efectivo tendió a disminuir ante reducciones en el AD ( $p < 0,05$  en Exp. 3; Tabla 6.3) y reducciones en la duración del llenado se asociaron con disminuciones en el PG (Figura 6.4). Las reducciones en la duración del llenado promedio de todos los experimentos, debidas a la disminución en la disponibilidad de agua, promediaron 10,7% para el híbrido moderno DK682RR; 7,2% para el híbrido antiguo DK2F10 y 4,9% para el híbrido moderno DK690MG (Tabla 6.3).

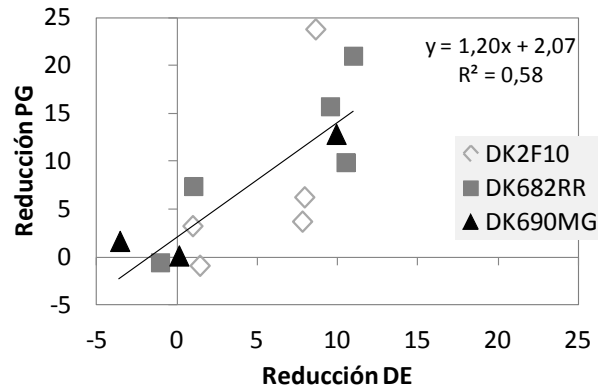


Figura 6.4: Reducción de PG (%) en función de la reducción en la duración efectiva del llenado de granos (DE, %) ante disminuciones en el agua disponible promedio durante el llenado de granos, en los Experimentos 2 a 5.

### 6.3.3. Fuente

La fuente (F) durante el llenado de granos, estimada como la diferencia en biomasa entre MF y R3 tendió a disminuir ante reducciones en el AD durante etapas reproductivas ( $p > 0,05$ ; Tabla 6.4) y esta respuesta fue similar entre híbridos ( $p > 0,05$ ).

Tabla 6.4: Fuente ( $\text{g m}^{-2}$ ) estimada como la biomasa entre R3 y MF, en función del agua disponible promedio durante el período crítico y de llenado de granos (ADII; %), para los híbridos modernos (DK682RR y DK690MG) y el híbrido antiguo (DK2F10), en los Experimentos 1, 2, 3 y 5.

		Fuente (gr)			
		DK2F10	DK682RR	DK690MG	
Exp.1	R	552	434		<b>A</b>
	SDF	482	229		<b>A</b>
	S	367	385		<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>		
Exp.2	R	1089	927	1114	<b>A</b>
	SLL	1114	800	1354	<b>A</b>
	SPC	893	1039	1310	<b>A</b>
		<b>ab</b>	<b>b</b>	<b>a</b>	
Exp.3	R	1332	1415	1652	<b>A</b>
	S	1144	964	1122	<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>	<b>a</b>	
Exp.5	R	1296	1296		<b>A</b>
	S	787	956		<b>A</b>
		<b>a</b>	<b>a</b>		

Letras minúsculas distintas indican diferencias estadísticas entre los híbridos ( $p < 0,05$ ; LSD); letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticas entre tratamientos de disponibilidad de agua ( $p < 0,05$ ; LSD)



Los tratamientos de baja disponibilidad de agua promovieron reducciones en la tasa de fotosíntesis durante el llenado de granos en todos los híbridos y experimentos ( $p < 0,05$ ; Figura 6.5). Los híbridos modernos afectaron en menor medida su tasa de fotosíntesis (Exp. 1, 3 y 4), y el híbrido moderno DK690MG en particular mantuvo altas tasas en el Exp. 2 (Figura 6.5).

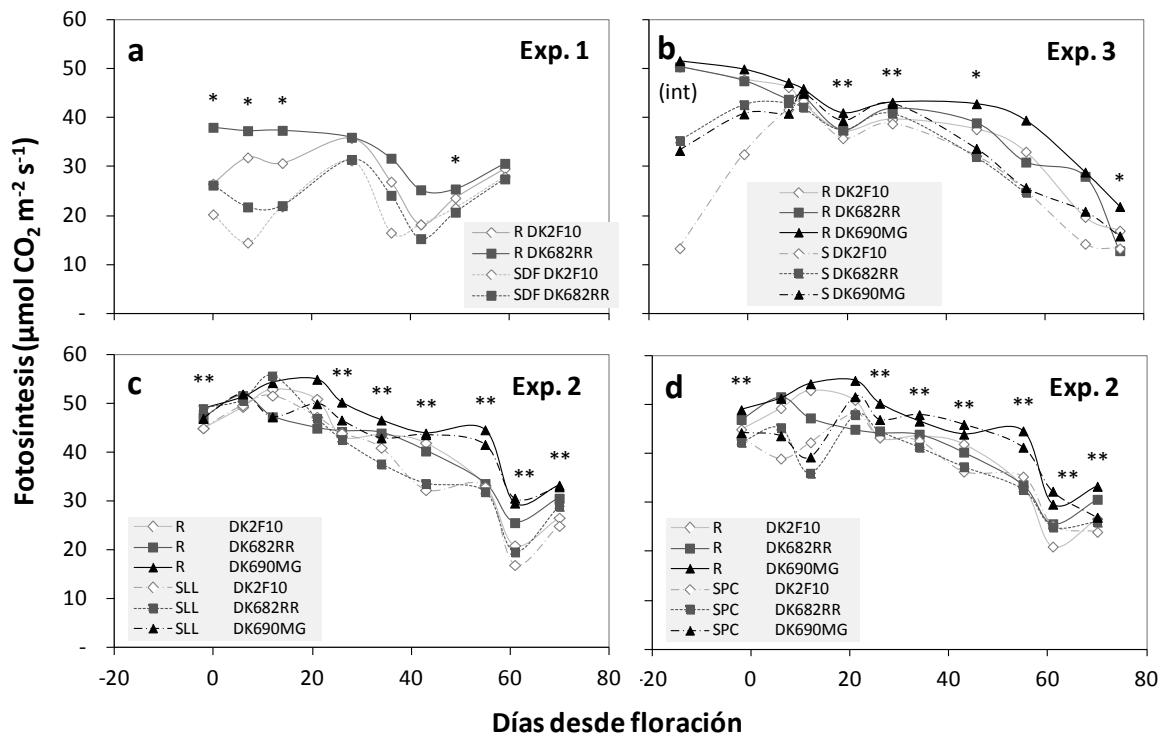


Figura 6.5: Tasa instantánea de intercambio de CO<sub>2</sub> en función de los días desde floración; en los experimentos 1 (a), 2 (c y d) y 3 (b); para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos), en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R; línea continua) y secano durante todo el ciclo (S) o durante el llenado de granos (SLL) o en el período crítico (SPC; líneas punteadas). No se observó interacción híbrido\*tratamiento hídrico excepto 13 días previo a floración en el experimento 3 (int); diferencias entre híbridos al 0.05 (\*\*) o al 0.1 (\*) son indicadas en los gráficos

El índice de verdor también se redujo durante el llenado de granos al avanzar la estación de crecimiento y ante disminuciones en el ADII (Figura 6.6); y mostró diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre tratamientos regado y secano (S, SLL, SPC, SDF).

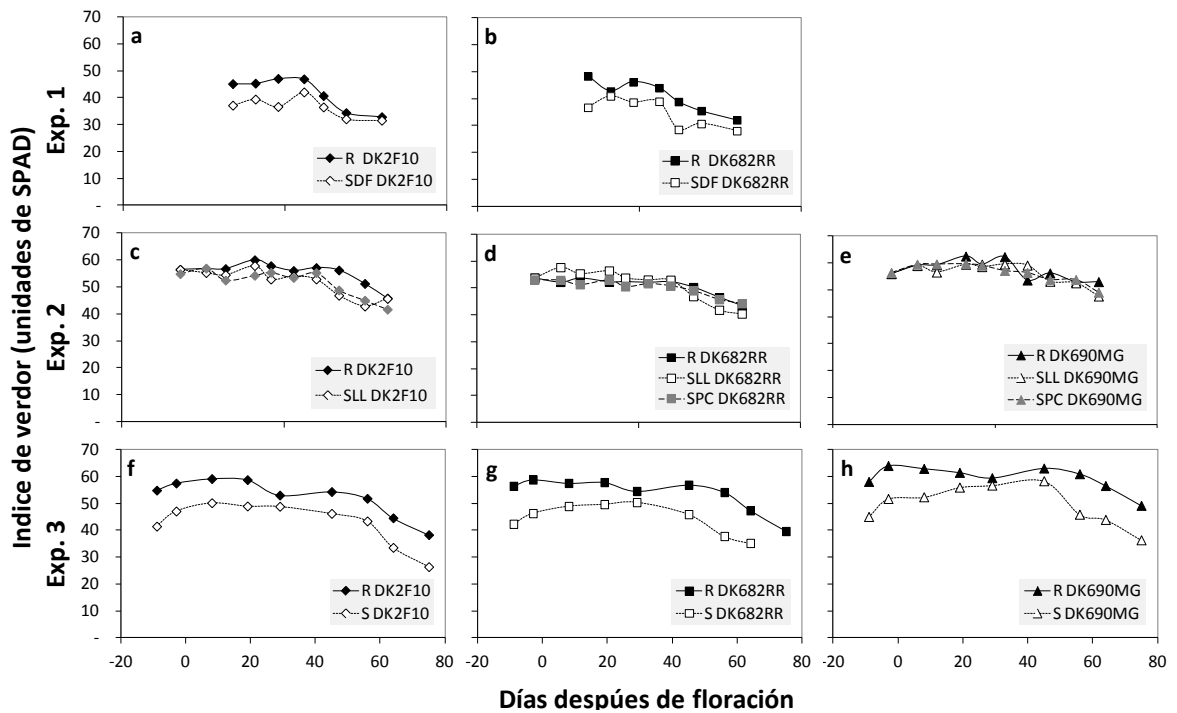


Figura 6.6: Índice de verdor (unidades de SPAD) en función de los días desde floración; en los experimentos 1 (a, b), 2 (c, d, e) y 3 (f, g, h); para los híbridos: DK2F10 (antiguo, rombos); DK682RR (moderno de alta estabilidad del rendimiento en ambientes pobres, cuadrados) y DK690MG (moderno de baja estabilidad, triángulos) en los distintos tratamientos de disponibilidad de agua: riego (R; línea continua) y secano durante todo el ciclo (S) o durante el llenado de granos (SLL) o en el período crítico (SPC; líneas punteadas).

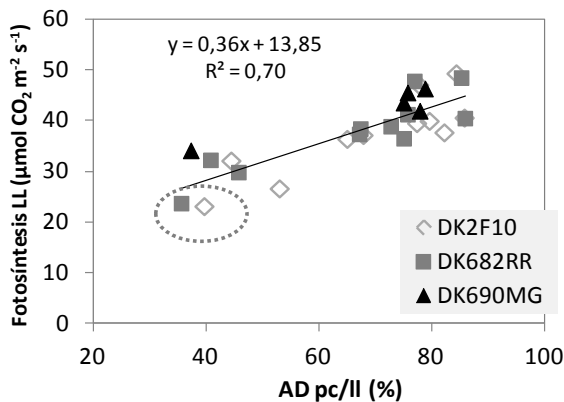


Figura 6.7: Tasa de fotosíntesis promedio del llenado de granos en función del AD promedio del período crítico y del llenado de granos ; para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos), en los experimentos 1 a 5. Destacados en un círculo se encuentran los tratamientos R y SDF del Exp. 1, donde se generaron marcadas reducciones en PG.

La tasa media de fotosíntesis durante el llenado de granos disminuyó ante reducciones en el agua disponible en el suelo, a través de todos los experimentos ( $p < 0.05$ ; Figura 6.7).

#### 6.3.4. Removilización de hidratos de carbono solubles del tallo

El híbrido moderno DK682RR fue el único híbrido que presentó removilización de CHOs, mientras que los otros híbridos presentaron principalmente acumulación de los mismos en tallo (Figura 6.8); cabe aclarar que el híbrido moderno DK690MG no estuvo presente en el Exp. 1 con las condiciones más estresantes de agua. La relación F/D no mostró una tendencia clara entre híbridos ni entre ambientes (no mostrado); pero, la respuesta de la removilización de CHOs ante variaciones en la relación F/D fue diferente entre híbridos. La removilización de CHOs se incrementó ante reducciones en la relación F/D en el híbrido moderno DK682RR ( $p < 0.05$ ), el híbrido antiguo no presentó una relación clara, y el híbrido DK690MG que fue testeado en ambientes moderadamente limitados por agua, en general presentó altos valores F/D que se relacionaron con acumulación de azúcares (Figura 6.8).

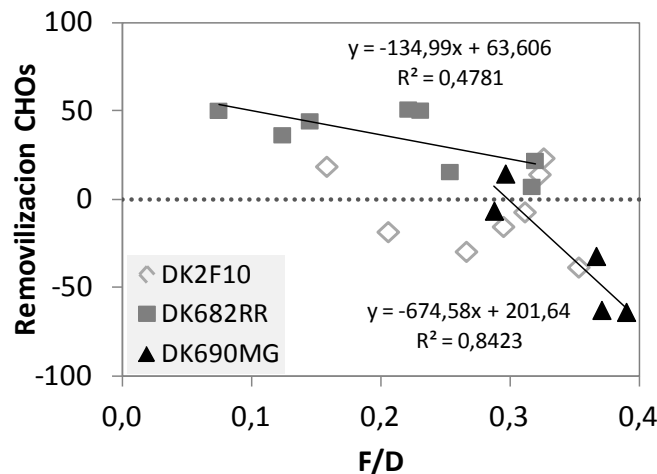


Figura 6.8: Removilización de hidratos de carbono solubles en tallo (CHOs;  $\text{g m}^{-2}$ ) entre R1 y MF en función de la relación fuente/destino (F/D), para los híbridos antiguo (DK2F10; rombos) y modernos (DK682RR; cuadrados y DK690MG; triángulos). Valores positivos del eje “y” indican removilización y valores negativos indican acumulación de azúcares en tallo.

#### 6.4. Discusión

En general, a través de todos los experimentos y regímenes hídricos, el PG tendió a ser mayor en los híbridos modernos que en el antiguo (Tabla 6.2). Esto se asociaría con una mayor duración del llenado efectivo y no con aumentos en su TCG (Tabla 6.3). Periodos anthesis-madurez mayores han sido observados en híbridos modernos respecto de híbridos antiguos en USA con baja disponibilidad hídrica (Cavaliere y Smith, 1985) o bajo condiciones sin limitantes de recursos (Crosbie, 1982; Meghji et al, 1984; Russell 1985). En híbridos ERA, (i.e. aquellos liberados por la empresa Pioneer entre 1930 y 2000, los cuales han sido considerados exitosos y han sido exhaustivamente estudiados), el PG se incrementó con el año de liberación, cuando crecieron bajo condiciones sin limitantes hídricas o bajo estrés hídrico durante el periodo crítico (Barker et al., 2005; Edmeades et al., 2003). De modo similar, otros trabajos observaron un incremento en el peso de los granos con el año de liberación del híbridos (Russell, 1985). Sin embargo, en maíces creciendo sin limitaciones hídricas, no se observó una tendencia clara entre el PG y el año de liberación de los híbridos (Crosbie, 1982; Duvick, 1997; Echarte et al., 2006). Resultados de este trabajo demuestran, entonces, que PG es un componente que también contribuyó a la generación de un mayor rendimiento en híbridos modernos respecto de uno antiguo liberado en el '80.

El PG de los híbridos se redujo ante disminuciones en el AD durante etapas reproductivas (i.e. período crítico de definición del número de granos y llenado de los granos; Tabla 6.2 y Figura 6.2). Los híbridos modernos tuvieron una mayor tasa de ET durante etapas críticas (Capítulo 4) que habría resultado en una menor AD durante el llenado de los granos (Tabla 4.2 y Tabla 6.1); sin embargo, en los híbridos modernos reducciones del PG fueron evidentes a partir de disminuciones en el AD en etapas reproductivas por debajo del 74%, mientras que en el híbrido antiguo el PG se redujo a partir de reducciones en el AD por debajo del 81% (Figura 6.2). Reducciones en el PG se asociaron con disminuciones en la duración efectiva del llenado, a través de los experimentos (Figura 6.4). El mantenimiento de la TCG ante reducciones en el agua disponible en la mayoría de los experimentos (Tabla 6.3) sugiere que no habrían ocurrido limitaciones al peso potencial de los granos que pudieran reducir en mayor medida el PG. Sin embargo, en el Exp. 1 la TCG no fue medida y las altas reducciones en NG (Capítulo

5) podrían indicar que las reducciones en el PG habrían sido agravadas por limitaciones al tamaño potencial del grano, en este experimento (Figura 6.1).

La respuesta del PG ante reducciones en la disponibilidad de agua fue similar entre híbridos (Tabla 6.2 y Figura 6.2). Un estudio previo, en el cual el número de granos no fue afectado, informaba mayores reducciones en el PG en respuesta a la remoción casi total de hojas, en los híbridos liberados en 1993 respecto de híbridos anteriores (Echarte et al., 2006). Asimismo, disminuciones de fuente durante el llenado de granos, debidas a sombreos, resultaron en reducciones marcadas del PG en híbridos modernos (Olmedo Pico, 2014). En este estudio, si bien se promovieron reducciones en PG en combinación con la respuesta en NG, asociadas con disminuciones en la disponibilidad de agua (Figura 6.2), las similares reducciones en PG no demostraron una mayor susceptibilidad del PG en los híbridos modernos que en el antiguo. Esto denota que los híbridos recientes presentarían mecanismos capaces de estabilizar su PG ante reducciones en la disponibilidad de recursos.

La respuesta de la duración del llenado de granos ante disminuciones en la disponibilidad de recursos, es el resultado de la capacidad de la fuente, que incluye: (i) los asimilados disponibles a partir de la fotosíntesis durante el llenado de granos y puede ser estimada como la biomasa producida en ese período (Tollenaar, 1977; Echarte et al., 2006); y (ii) los hidratos de carbono solubles acumulados en tallo en R1-R3, que son removilizados cuando la fotosíntesis foliar disminuye ante reducciones en la capacidad de la fuente en este período o cuando la demanda de los destinos supera a la capacidad fotosintética (baja relación fuente/destino; e.g. Tollenaar, 1977). Para este set de híbridos en particular, se demostró que:

- i) Reducciones en la disponibilidad de agua resultaron en reducciones marcadas en la fotosíntesis durante el llenado de granos (Figuras 6.6, 6.7, 6.8). Sin embargo, uno de los híbridos modernos (DK690MG) mantuvo altas tasas fotosintéticas aún en condiciones de baja disponibilidad de agua (Figuras 6,6 y 6,8). Esto concuerda con reportes previos que indicaron el mantenimiento de altas tasas de fotosíntesis durante un mayor período de tiempo en el llenado de granos en un híbrido moderno respecto de uno antiguo ante deficiencias de N (Echarte et al., 2008). Asimismo, varios trabajos demuestran que en USA se

incrementó la biomasa producida durante el llenado de granos (fuente) con el año de liberación de los híbridos, principalmente a través de un mayor mantenimiento de la fotosíntesis (Tollenaar y Lee, 2011).

- ii) la capacidad de **removilización** de asimilados desde el tallo se asoció con la relación F/D y fue diferente entre híbridos. Uno de los híbridos modernos presentó removilización en todo el rango de F/D (i.e. DK682RR), mientras que la removilización fue prácticamente nula en el resto de los híbridos (Figura 6.8). Además, los híbridos modernos presentaron mayores valores de CHOs acumulados en tallo en floración en los tratamientos con mayor déficit hídrico (Exp. 1 y S de Exp.3; dato no mostrado). Los CHOs en tallo acumulados hasta R3 pueden ser utilizados para sostener el crecimiento de los granos cuando la fotosíntesis foliar disminuye durante el llenado de granos por condiciones desfavorables (Daynard et al., 1969; Tollenaar, 1977; Tollenaar y Daynard, 1978a; Uhart y Andrade, 1991; Egli, 1998; Pommel et al., 2006) o cuando la demanda de los destinos reproductivos es mayor que la fuente fotosintética (Olmedo Pico, 2014).

En consecuencia, una alta removilización (DK682RR) y/o el mantenimiento de altas tasas de fotosíntesis (DK690MG), son mecanismos que permitirían a los híbridos modernos estabilizar el PG ante disminuciones en la disponibilidad de agua en el suelo. Ambos mecanismos podrían haber sido afectados en el híbrido antiguo por un retrocontrol de la fotosíntesis en el llenado (Tollenaar et al., 1977), asociada con una baja fijación de granos (Capítulo 5).

## 6.5. Conclusiones

Disminuciones en la disponibilidad de agua en el suelo durante el período reproductivo, resultaron en reducciones en el PG en conjunto con las reducciones en el NG descritas en el capítulo anterior. Las reducciones en el PG se atribuyeron a un acortamiento de la duración del llenado efectivo del grano y no a reducciones en la TCG. En este capítulo, se identificaron mecanismos que permitirían a los híbridos modernos evitar grandes reducciones en el PG ante disminuciones en la disponibilidad de agua en el suelo. En este sentido, fue evidente una alta removilización de CHOs desde el tallo en uno de los híbridos modernos y el mantenimiento de altas tasas de fotosíntesis en el otro híbrido moderno. En consecuencia, no se rechaza la Hipótesis 6 que indica que “Los híbridos modernos presentan mecanismos (i.e. removilización de carbohidratos solubles desde el tallo y/o mantenimiento de altas tasas fotosintéticas) para mantener altos PG en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo durante el período reproductivo”.

## CAPITULO 7: CONCLUSIONES FINALES

### 7.1. Integración final de los resultados

En un escenario donde el incremento del rendimiento del cultivo de maíz ha sido consistente (MAGPYA; 2017; OMAFRA, 2014; Tollenaar y Lee, 2011) y la ocurrencia de eventos de sequía reducen considerablemente el rendimiento del cultivo (Edmeades et al., 2001; Ehyérabide et al., 1997; Della Maggiora et al., 2008), el presente trabajo profundiza por primera vez en los mecanismos involucrados en la mayor capacidad de rendir de híbridos modernos con distinta adaptabilidad del rendimiento ante disminuciones en la calidad del ambiente y en comparación con un híbrido antiguo, creciendo en condiciones contrastantes de disponibilidad de agua en el suelo. Los híbridos evaluados en este estudio fueron seleccionados en función de su alto uso por los productores al momento de liberación al mercado; y aunque es un bajo número de híbridos para realizar conclusiones acerca del progreso genético, se demostró que el rendimiento a través de los años de los híbridos más utilizados en nuestro país (Monsanto), donde se incluyen los híbridos evaluados en este trabajo, copia la tendencia en el incremento de los rendimientos promedios de maíz a través de los años en Argentina (Figura 2.2). Esto indica, en cierta medida, la representatividad de las conclusiones a las que se arriba en este trabajo.

Los tratamientos hídricos realizados y las diferentes campañas de cultivos incluidas permitieron obtener una amplia variedad de situaciones de disponibilidad de agua en el suelo, que incluyeron ambientes con limitaciones hídricas severas hasta nulas (Figura 2.3). Resultados de este trabajo comprobaron que los híbridos modernos rindieron más que un híbrido antiguo en un amplio rango de disponibilidad de agua en el suelo (Tabla 2.4) y de ambientes en general (Figura 2.3). Estos resultados confirmaron la variedad de reportes en la bibliografía que indican un incremento en el rendimiento de los híbridos modernos respecto de antiguos ante diversos estreses (e.g. Tollenaar y Wu, 1999); pero se destacan porque comprobaron la ventaja en rendimiento de los híbridos modernos ante un estrés por limitación de agua, en particular. A su vez, este estudio abarcó dos híbridos modernos que se diferencian en su adaptabilidad del rendimiento ante disminuciones en la calidad del ambiente; y aunque ambos híbridos no estuvieron presentes en los



ambientes más limitados por agua, se evidenció una tendencia a una mayor reducción del rendimiento ante disminuciones en la calidad del ambiente, en el híbrido de menor adaptabilidad (16% de reducción) respecto de aquella en el híbrido de mayor adaptabilidad (10% de reducción, Tabla 2.4). Esto apoya trabajos previos que indican que existen genotipos con diferencias en la adaptabilidad del rendimiento ante ambientes pobres (Bruce et al, 2002; de Santa Eduvigis, 2010) y sugiere que híbridos clasificados como de alta o baja adaptabilidad del rendimiento presentan la misma respuesta ante la reducción en la disponibilidad de agua en particular. Sin embargo, la falta de ambientes severamente limitados por agua en la evaluación del comportamiento del híbrido de menor adaptabilidad del rendimiento sólo permitió aceptar parcialmente la Hipótesis 1 que indica que “el rendimiento en grano es mayor en el híbrido moderno de alta adaptabilidad versus el de baja adaptabilidad de rendimiento y que en el híbrido antiguo ante condiciones de baja disponibilidad hídrica en el suelo”.

El mayor rendimiento de los híbridos modernos respecto del antiguo en un amplio rango de disponibilidad de agua en el suelo se explicó en mayor medida por un mayor IC y no tanto por una mayor producción de biomasa (Tabla 3.1). Así, aunque deficiencias hídricas severas redujeron ambos determinantes del rendimiento en todos los híbridos, se comprobó una mayor capacidad de los híbridos modernos de mantener mayores IC en comparación con el híbrido antiguo, mientras que no se diferenciaron en la biomasa aérea total producida (Tabla 3.1). Esto concuerda con otros trabajos realizados con híbridos de distinto año de liberación en Argentina ante modificaciones en la disponibilidad de recursos por medio de la densidad de plantas (e.g. Echarte et al., 2000; Echarte y Andrade, 2003; Luque 2006) y confirma resultados de Di Matteo et al., (2016) que concluyen que el marcado incremento de IC en híbridos argentinos creciendo sin limitación de recursos ocurrió principalmente entre los 80’y 90’y (Di Matteo et al., 2016). Hallazgos de este estudio se distinguen por haber sido obtenidos en un amplio rango de disponibilidad de agua en el suelo, en particular; y denotan la discrepancia con lo ocurrido a través de los años en USA, donde el incremento en la producción de biomasa fue el determinante ecofisiológico que contribuyó a explicar en mayor medida el aumento en rendimiento a través de los años (Duvick, et al., 2004; Tollenaar y Lee, 2011). Estas disimilitudes serían el resultado de diferencias en la presión indirecta del mejoramiento genético sobre mecanismos que incrementan el rendimiento en cada set de híbridos y de

diferencias ambientales. Por lo tanto, no se rechazó la Hipótesis 2 que indica que “El mayor rendimiento de híbridos modernos respecto de un híbrido antiguo, en condiciones de agua contrastante en el suelo, se asocia con un alto índice de cosecha”. Asimismo, se ahondó en el estudio de los determinantes de la producción de la biomasa, RFAi y EURb, pero se comprobó que los mismos no presentaron una tendencia clara con el año de liberación de los híbridos (Tabla 3.3); esto era de esperar dada las pocas diferencias en producción de biomasa observada entre híbridos modernos respecto de uno antiguo (Tabla 3.1). Deficiencias de agua redujeron ambos determinantes de la producción de biomasa, sin embargo el logro de similares biomasa habría sido alcanzado por diferentes mecanismos entre los híbridos modernos; así, uno de los híbridos modernos (DK690MG) se destacó por mantener una mayor EURb mientras que el otro híbrido se destacó por mantener una mayor iRFA (Figura 3.1). Notoriamente, en momentos puntuales de alta demanda del ambiente (i.e. mediodía solar) los híbridos modernos presentaron una menor relación %RFAi/IAF que el híbrido antiguo, lo que indicaría un mayor grado de acartuchamiento de hojas en esos momentos en los híbridos modernos. Hasta aquí se destacó el mayor rendimiento de híbridos modernos respecto de uno antiguo en un amplio rango de disponibilidad de agua en el suelo, mediado principalmente por un mayor IC. Luego se profundizó en el estudio de sus determinantes, ET y EUAg (Figura 7.1).

Por primera vez y de manera detallada, se caracterizó la ET de híbridos de maíz liberados en distintas épocas, en un amplio rango de condiciones de disponibilidad de agua en el suelo y considerando además aspectos de extracción de agua del suelo que la influyen. Uno de los resultados más destacados de esta tesis, es que se determinó que la ET acumulada durante el ciclo del cultivo fue similar entre los híbridos liberados en distintas décadas para cada régimen hídrico (Figura 4.2). A pesar de no observar diferencias significativas en la ET entre híbridos, las mediciones detalladas de agua (en tiempo y en profundidad) revelaron que cuando la deficiencia de agua fue severa (%AD<57%; Tabla 4.2) los híbridos modernos tuvieron (i) una mayor tasa de ET diaria que el antiguo durante el período crítico de determinación del NG y (ii) similares tasas de ET durante el llenado de los granos a pesar de tener una menor disponibilidad de agua en el suelo, que el híbrido antiguo (Tabla 4.2). La mayor ET diaria de los híbridos modernos se asociaría principalmente con una mayor capacidad de extraer agua en capas profundas (80 a 140 cm de profundidad) respecto del híbrido antiguo más temprano en el ciclo

(Figura 4.3) y probablemente con un retraso en el cierre estomático en los híbridos modernos respecto del antiguo. Una mayor extracción de agua a mayor profundidad más temprano en el ciclo, sería resultado de un sistema radicular profundo más denso y/o con una mayor tasa de extracción en los híbridos modernos frente al antiguo, en conjunto con una mayor tasa de crecimiento inicial de las raíces. Estos datos distan de lo observado por Campos et al., (2004) para una medición puntual, en etapas tempranas, que indican una mayor reducción del agua del suelo en un híbrido antiguo. Estos resultados altamente novedosos permitieron aceptar la Hipótesis 3 que indica que “La evapotranspiración estacional es similar entre híbridos modernos respecto de un híbrido antiguo en condiciones de agua contrastante en el suelo” y sugieren que (i) los híbridos modernos priorizan el consumo de agua en etapas críticas, extrayendo una mayor cantidad de agua en capas profundas; pero que los puede exponer a menores disponibilidades de agua durante el llenado de los granos, y que (ii) la ET diaria de los híbridos modernos durante periodos reproductivos es menos sensible ante limitaciones en la disponibilidad de agua en el suelo, en comparación con un híbrido antiguo.

Así, dado el mayor rendimiento de los híbridos modernos en comparación con el antiguo, mediado por un mayor IC (Figura 5.1) y la similar ET estacional entre híbrido; se comprobó que el mayor rendimiento de los híbridos modernos respecto del antiguo se asoció principalmente con una mayor EUAg (Figura 1, Tabla 5.2) y en un amplio rango de condiciones de disponibilidad de agua en el suelo (Figura 5.2). Otro hallazgo destacado fue que la diferencia en EUAg entre híbridos de distinta época se incrementó ante aumentos en la limitación de agua (Figura 5.2). En consecuencia, no se rechazó la Hipótesis 4 que indica que “La eficiencia en el uso del agua para rendimiento en grano es mayor en híbridos modernos que en un híbrido antiguo en cualquier condición de agua en el suelo”. Asimismo, se comprobó que el NG fue el componente numérico más asociado con el rendimiento y el mantenimiento de un alto IC. Por ello, se ahondó en los mecanismos de su determinación para avanzar en el entendimiento de los procesos que contribuyen a una mayor EUAg en los híbridos modernos respecto del antiguo. En este sentido, se determinó una relación curvilínea entre NGP y TCPc (Figura 5.3), resaltando aquí que las variaciones en TCPc fueron exclusivamente debidas a variaciones en disponibilidad de agua en el suelo y no a variaciones en la densidad de plantas como en otros trabajos (e.g. Echarte et al., 2004). Asimismo, se demostró por primera vez una

estrecha asociación entre ET<sub>pc</sub> y TCP<sub>c</sub> (Figura 5.5) y un hallazgo novedoso fue que la TCP<sub>c</sub> fue mayor en los híbridos modernos que en el antiguo, en un amplio rango de disponibilidad de agua pero por sobre todo en condiciones de agua en el suelo muy limitantes (Figura 5.5); y se destacó que una mayor TCP<sub>c</sub> de los híbridos modernos que la del antiguo a similar ET<sub>pc</sub> puede explicar su capacidad de fijar un mayor número de granos en condiciones de baja disponibilidad de agua (Figura 5.4), como consecuencia de que la ET<sub>pc</sub> de los híbridos modernos fue mayor que la del antiguo en similares regímenes hídricos (sección anterior). En general, los híbridos modernos presentaron mayores conductancias estomáticas durante el período crítico (Figura 5.6) asociadas con su mayor ET<sub>pc</sub>. Esta ventaja habría favorecido mayores TCP<sub>pc</sub> en los híbridos modernos dado que en niveles bajos de conductancia estomática, un pequeño aumento en la conductancia puede resultar en importantes incrementos de la tasa de fotosíntesis debido a la forma curvilínea de la relación (Figura 5.6). En el presente trabajo, la mayor tasa de depleción del agua en profundidad en los híbridos modernos respecto del antiguo en condiciones de baja disponibilidad de agua (Capítulo 4) habría contribuido a un retardo en el cierre estomático y consecuente disminución de la conductancia estomática en los híbridos modernos que en el antiguo, bajo similares condiciones de baja disponibilidad de agua. Esto pudo estar asociado a la vez, con el evidente enrollamiento foliar en los híbridos modernos pero no en el antiguo (Capítulo 3) y con otros mecanismos, como ajuste osmótico bajo condiciones de déficit hídrico (Chimenti et al., 2006; Zinselmeier et al., 1999). Por otra parte no se detectaron tendencias claras entre híbridos de distinta antigüedad en la relación NGP/TCP<sub>c</sub>, ni en TCE. En consecuencia, en función de los resultados obtenidos se rechazó sólo parcialmente la Hipótesis 5 que indica que “El mayor NG de los híbridos modernos respecto del antiguo en condiciones contrastantes de agua en el suelo durante el período crítico se relaciona con una mayor capacidad de fijar granos por unidad de TCP<sub>c</sub> y con la capacidad de mantener altas TCP<sub>c</sub>”.

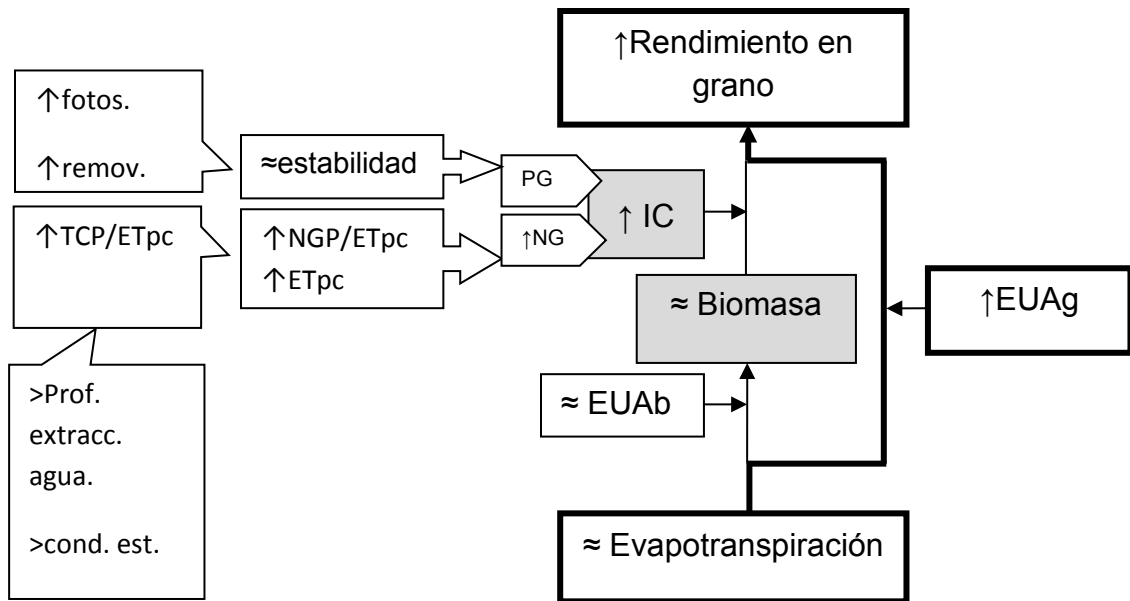


Figura 7.1: Componentes de la determinación del rendimiento que contribuyeron a altos rendimientos en dos híbridos modernos en comparación con un híbrido antiguo, en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo.

Por último, las disminuciones en el agua disponible durante el período reproductivo, además de afectar al NG (sección anterior) resultaron en reducciones del PG en todos los híbridos (Tabla 6.3). No se encontró una tendencia clara en la respuesta del PG ante disminuciones en el agua del suelo, en híbridos liberados en distintas décadas (Tabla 6.3, Figura 6.2). Asimismo, se resaltó que los híbridos modernos presentan diversos mecanismos (i.e. mantenimiento de fotosíntesis y/o alta capacidad de removilización de CHOs desde el tallo) que les permite evitar grandes reducciones en el PG ante reducciones en la disponibilidad de agua durante el período reproductivo. En consecuencia, en función de los resultados no se rechazó la hipótesis que indica que “Los híbridos modernos presentan mecanismos (i.e. removilización de carbohidratos solubles desde el tallo y/o mantenimiento de altas tasas fotosintéticas) para mantener altos PG en condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo durante el período reproductivo” (Hipótesis 6).

En resumen, en el presente trabajo de tesis fue posible identificar los principales mecanismos ecofisiológicos involucrados en el mayor rendimiento de dos híbridos modernos respecto de uno antiguo, a través de un amplio rango de condiciones de

disponibilidad de agua en el suelo (Figura 7.1). En particular se destacó a la mayor capacidad de extraer agua del suelo a mayor profundidad y a una mayor ET diaria durante el período crítico, como atributos que contribuyeron a altas TCPpc y en consecuencia a un mayor NGP. A la vez, se destacó la capacidad de estabilizar el PG en los híbridos modernos ya sea por una alta capacidad fotosintética o por una alta capacidad de removilización de hidratos de carbono solubles desde el tallo.

## **7.2. Temas pendientes de estudio**

1- Es de interés estudiar híbridos de maíz liberados posteriormente a los utilizados en el presente trabajo, los cuales hayan podido tener un incremento en el rendimiento asociado con una mayor producción de biomasa, como observa Di Matteo et al., (2017). Es probable que en estos materiales incrementos en el rendimiento hayan sido mediados por incrementos en ET y/o en EUAb (Figura 7.1); por lo que resulta de interés identificar aquellos mecanismos involucrados en estos cambios.

2- Profundizar en el estudio de raíces, estudiando en detalle cuales son los mecanismos específicos asociados a una mayor capacidad de extracción de agua en profundidad por parte de los híbridos modernos; abordando la caracterización de atributos como densidad de raíces, y de procesos como la acumulación de osmolitos en raíces, presencia de señales hormonales que aumenten el desarrollo radical en los híbridos modernos, entre otros.

3- Generar ambientes de menor disponibilidad de agua en el suelo, y realizar estudios detallados a nivel de planta individual, que permitan observar posibles diferencias entre híbridos en el umbral de tasa de crecimiento de las plantas durante el período crítico para fijar granos.

4- Es de interés profundizar en el estudio del peso de los granos en híbridos de distinto año de liberación, en condiciones de agua en el suelo más limitantes (como las logradas en el experimento 1, pero donde sólo se midieron algunos de los mecanismos que determinan el PG) y acotadas al llenado de granos (i.e. que no involucren la respuesta combinada con la del NG como se realizó en este estudio).

5- Incorporar la información obtenida en modelos de simulación, para mejorar las predicciones de rendimiento en híbridos que se diferencian en su capacidad de rendir ante disminuciones en la disponibilidad de agua.

## BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, R.G.; PEREIRA, L.S.; RAES, D.; SMITH, M. 1998. Crop Evapotranspiration - Guidelines for Computing Crop Water Requirements. FAO. Rome, Italy FAO Irrigation and Drainage Paper 56, . 326 p.
- ALLEN, S.J. 1990. Measurement and estimation of evaporation from soil under sparse barley crops in northern Syria. *Agricultural and Forest Meteorology* 49, 291-309.
- ALUKO, G.K.; 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. 1998. Possibilities of agricultural expansion. *Interciencia* 23, 218-226.
- ANDRADE, F.H.; CIRILO, A.G. 2000. Fechas de siembra y rendimiento de los cultivos. En: Andrade, F.H.; Sadras, V.O. (eds.), *Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja..* Médica Panamericana: Buenos Aires, Argentina pp 135-153.
- ANDRADE, F.H.; CIRILO, A.G.; UHART, S.A.; OTEGUI, M.E. 1996. *Ecofisiología del cultivo de Maíz.* La Barrosa: Balcarce, Argentina. 292 p.
- ANDRADE, F.H.; FERREIRO, M.A. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research* 48, 155-165.
- ANDRADE, F.H.; VEGA, C.; UHART, S.; CIRILO, A., CANTARERO, M., VALENTINUZ, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39, 453-459.
- BANZIGER, M.; EDMEADES, G.O.; LAFITTE, H.R. 2002. Physiological mechanisms contributing to the increased N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. *Field Crops Research* 75, 223-233.
- BARBIERI, P.; ECHARTE, L.; DELLA MAGGIORA, A.; SADRAS, V.; ECHEVERRIA, H.; ANDRADE, F. 2012. Maize evapotranspiration and water-use efficiency in response to row spacing. *Agronomy Journal* 104, 939-944.
- BARKER, T.; CAMPOS, H.; COOPER, M.; DOLAN, D.; EDMEADES, G.; HABBEN, J.; SCHUSSLER, J.; WRIGHT, D.; ZINSELMEIER, C. 2005. Improving drought tolerance in



- maize. In: Janick J. (ed.) Plant breeding reviews. John Wiley & Sons, Inc.: New York pp. 173–253.
- BLUM, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112, 119-123.
- BOAST, C.W.; ROBERTSON, T.M. 1982. A micro-lysimeterer □method  
evaporation from bare soil: description and laboratory evaluation. *Soil Science Society of America Journal* 46, 689-696.
- BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G.O. 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research* 48, 65-80.
- BOLAÑOS, J.; EDMEADES, G.O.; MARTINEZ, L. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits. *Field Crops Research* 31, 269-286.
- BORRÁS, L.; OTEGUI, M.E. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. *Crop Science* 41, 1816-1822.
- BORRAS, L.; SLAFER, G.A.; OTEGUI, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86, 131-146.
- BRUCE, W.B.; EDMEADES, G.O.; BARKER, T.C. 2002. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 53, 13-25.
- CALVINO, P.A.; ANDRADE, F.H.; SADRAS, V.O. 2003. Maize yield as affected by water availability, soil depth, and crop management. *Agronomy Journal*. 95, 275-281.
- CAMPOS, H.; COOPER, M.; EDMEADES, G.O.; LÖFFLER, C.; SCHUSSLER, J.R.; IBAÑEZ, M. 2006. Changes in drought tolerance in maize associated with fifty years of breeding for yield in the U.S. corn belt. *Maydica* 51, 369-381.
- CAMPOS, H.; COOPER, M.; HABBEN, J.E.; EDMEADES, G.O.; SCHUSSLER, J.R. 2004. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field Crops Research* 90, 19-34.

- CAPRISTO, P.R.; RIZZALLI, R.H.; ANDRADE, F.H. 2007. Ecophysiological yield components of maize hybrids with contrasting maturity. *Agronomy Journal* 99, 1111-1118.
- CASSEL, D.K.; NIELSEN, D.R. 1986. Field capacity and available water capacity. In: Klute, A. (ed.), *Methods of soil analysis. Part I - Physical and mineralogical methods*. SSSA: Madison, WI, *Agronomy Monograph*, 9 pp. 901-926.
- CAVALIERI, A.J.; SMITH, O.S. 1985. Grain filling and field drying of a set of maize hybrids released from 1930 to 1982. *Crop Science* 25, 856-860.
- CHIMENTI, C.A.; MARCANTONIO, M.A.; HALL, A. 2006. Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field Crops Research* 95, 305-315.
- CIRILO, A.G.; ANDRADE, F.H. 1994. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Science* 34, 1044-1046.
- CIRILO, A.G.; ANDRADE, F.H. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Science* 36, 325-331.
- CLAASSEN, M.M.; SHAW, R.H. 1970. Water deficit effects on corn. II. Grain components. *Agronomy Journal* 64, 652-655.
- CROSBIE, T.M. 1982. Changes in physiological traits associated with long-term breeding efforts to improve grain yield of maize. In: Loden, H.D.; Wilkinson, D. (eds.), *Proceedings of the 37th Annual Research Conference on Corn and Sorghum*, Chicago, IL, December 5-9, 1982. American Seed Trade Association, Washington, DC, pp. 206-223.
- DAYNARD, T.B.; DUNCAN, W.G. 1969. The black layer and grain maturity in corn. *Crop Science* 9, 473-476.
- DAYNARD, T.B.; TANNER, J.W.; DUNCAN, W.G. 1971. Duration of the grain filling period and its relation to grain yield in corn, *Zea mays* L. *Crop Science* 11, 45-48.
- DE SANTA EDUVIGES, J.M. 2010. Potencial de rendimiento y tolerancia a sequía en híbridos de maíz. Tesis Magister Scientiae en Producción Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina. 75 p.

- DELLA MAGGIORA, A.; MALENA, L.; ECHARTE, L.; IRIGOYEN, A.I. 2008. Deficiencias hídricas de un cultivo de maíz ciclo intermedio en el sudeste bonaerense. 12º Reunión Argentina de Agrometeorología, Jujuy, Argentina, Octubre 8-10, 2008, pp. 237-328
- DELLA MAGGIORA, A.I.; IRIGOYEN, A.I.; GARDIOL, J.M.; CAVIGLIA, O.; ECHARTE, L. 2002. Evaluación de un balance de agua en el suelo para maíz. Revista Argentina de Agrometeorología 2, 167-176.
- DI MATTEO, J.; FERREYRA, J.; CERRUDO, A.; ECHARTE, L.; ANDRADE, F. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. Field Crops Research 197, 107-116.
- DI MATTEO, J.; ROBLES, M.; CERRUDO, A.; RIZZALLI, R.; ECHARTE, L.; ANDRADE, F.H. 2012. Ear demand in Argentinean maize hybrids as affected by plant density and year of release. ASA, CSSA and SSSA International Annual Meetings Cincinnati, Ohio. Oct. 21 - 24, 2012
- DI MATTEO, J. 2018. Aumento y estabilidad del rendimiento en híbridos de maíz (*Zea mays* L.) liberados durante los últimos 45 años en argentina”. Tesis de doctor en Ciencias Agrarias. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Buenos Aires, Argentina. (En evaluación)
- DOORENBOS J.; KASSMAN A. 1979. Yield response to water. FAO: Rome, Italy. FAO irrigation and drainage papers N°33. 193 p.
- DUVICK, D.N. 1997. What is yield? In: Edmeades, G.O.; Bänziger, M.; Mickelson, H.R. Peña-Valdivia, C.B. (eds.) Developing drought- and low N-tolerant maize. Proceedings of a CIMMYT Symposium, El Batán, Mexico, 25–29 Mar. 1996. CIMMYT, México, D.F. pp. 332–335.
- DUVICK, D.N. 2005. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica*. 50 193-202.
- DUVICK, D.N.; CASSMAN, K.G. 1999. Post-green revolution trends in yield potential of temperate maize in the north-central United States. *Crop Science* 39, 1622-1630.

- DUVICK, D.N.; DONALD, L.S. 2005. The contribution of breeding to yield advances in maize (*Zea mays* L.). *Advances in Agronomy*. 86, 83-145.
- DUVICK, D.N.; SMITH, J.S.C.; COOPER, M. 2004. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. *Plant Breeding Reviews*. 24, 109-151.
- DWYER, L.M.; STEWART, D.W.; HAMILTON, R.I.; HOUWING, L. 1992. Ear position and vertical distribution of leaf area in corn. *Crop Science* 84, 430-438.
- DWYER, L.M.; TOLLENAAR, M, 1989. Genetic improvement in photosynthetic response of hybrid maize cultivars, 1959 to 1988. *Canadian Journal of Plant Science*. 72, 477-481.
- EARL, H.J.; DAVIS, R.F. 2003. Effect of drought stress on leaf and whole canopy radiation use efficiency and yield of maize. *Agronomy Journal* 95, 688-696.
- ECHARTE, L. 2003. Determinación del rendimiento en híbridos de maíz liberados en Argentina en distintas décadas. Tesis de doctor en Ciencias Agrarias. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Buenos Aires., Argentina. 145 p.
- ECHARTE, L.; ANDRADE, F.H. 2003. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 82, 1-12.
- ECHARTE, L.; ANDRADE, F.H.; VEGA, C.R.C.; TOLLENAAR, M. 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* 44, 1654-1661.
- ECHARTE, L.; ANDRADE, F.H.; SADRAS, V.O.; ABBATE, P. 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Research* 96, 307-312.
- ECHARTE, L.; LUQUE, S.; ANDRADE, F.H.; SADRAS, V.O.; CIRILO, A.; OTEGUI, M.E.; VEGA, C.R.C. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 68, 1-8.
- ECHARTE, L.; NAGORE, M.L.; DI MATTEO, J.; CAMBARERI, M.; ROBLES, M.; DELLA MAGGIORA, A. 2013. Grain yield determination and resource use efficiency in maize

hybrids released in different decades. In: Stoytcheva, M. (ed.), *Agricultural Chemistry*  
<http://dx.doi.org/10.5772/55287>

ECHARTE, L.; ROTHSTEIN, S.; TOLLENAAR, M. 2008. The response of leaf photosynthesis and dry matter accumulation to nitrogen supply in an older and a newer maize hybrid. *Crop Science* 48, 656-665.

ECHARTE, L.; TOLLENAAR, M. 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Science* 46, 870-878.

EDMEADES, G. 2013. Progress in achieving and delivering drought tolerance in maize-an update. ISAAA: Ithaca, NY. 44p.

EDMEADES, G.O.; BOLAÑOS, J.; CHAPMAN, S.C.; LAFITTE, H.R.; BÄNZIGER, M, 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gains in biomass, grain yield, and harvest index. *Crop Science*. 39, 1306–1315.

EDMEADES, G.O.; BOLAÑOS, J.; HERNÁNDEZ, M.; BELLO, S. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Science* 33, 1029-1035.

EDMEADES, G.O.; COOPER, M.; LAFITTE, R.; ZINSELMEIER, C.; RIBAUT, J.M.; HABBEN, J.E.; LOFFLER, C.; BANZIGER, M.; NOSBERGER, J.; GEIGER, H.H.; STRUIK, P.C. 2001. Abiotic stresses and staple crops. 3th. International Crop Science Congress. Hamburg, Germany, 17-22 August 2000 pp. 137-154.  
<https://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20013138865>

EDMEADES, G.O.; 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.

EDMEADES, G.O.; FAIREY, N.A.; DAYNARD, T.B. 1979. Influence of plant density on the distribution of C-labelled assimilate in maize at flowering. *Canadian Journal of Plant Sciences* 59, 577-584.

EDMEADES, G.O.; SCHUSSLER, J.; CAMPOS, H.; ZINSELMEIER, C.; HABBEN, J.; COLLINSON, S.; COOPER, M.; HOFFBECK, M.; SMITH, O. 2003. Increasing the odds of success in selecting for abiotic stress tolerance in maize. Proceedings of the 5<sup>th</sup>. Australian Maize Conference, Toowoomba, Queensland, 18-20 February, 2003 pp 16-28.

- EGLI, D.B., 1998. Seed biology and the yield of grain crops. CAB International, Oxford. 178 p.
- EYHERABIDE G. H.; GUEVARA, E.; . TOTIS DE ZELJKOVICH, L.Y. 1993. Efecto del estrés hídrico sobre el rendimiento de maíz en la Argentina. En: Developing Drought- and Low N-Tolerant Maize: Proceedings of a Symposium. CIMMYT, México, Marzo 25-29, 1996, pp.24-28.
- EYHERABIDE, G.H.; DAMILANO, A.L.; COLAZO, J.C. 1994. Genetic gain for grain yield of maize in Argentina. *Maydica* 39, 207-211.
- FAO, 2006. World agriculture: towards 2030/2050, Internal report. Food and Agriculture Organization of the United Nations: Rome, Italy.71p.
- FAO, 2008. Global cereal supply and demand brief [en línea] Crop Prospects and Food Situation N°2 abril 2008 <<http://www.fao.org/docrep/010/ai465e/ai465e04.htm>> . [consulta: julio 2008].
- FASOULA, V.A.; FASOULA, D.A., 2002. Principles underlying genetic improvement for high and stable crop yield potential. *Field Crops Research* 75, 191-209.
- FERREYRA, J.M. 2015. Efectos del mejoramiento de maíz (1965-2010) sobre la eficiencia en el uso del nitrógeno. Tesis Magister Scientiae. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Buenos Aires, Argentina. 78 p.
- FISCHER, K.S.; PALMER, A.F.E. 1984. Tropical maize. In: Goldsworthy, P.R., Fisher, N.M. (eds.), *The physiology of tropical field crops*. J. Wiley & Sons, pp. 213-248.
- FRANCIS, T. R.; KANNENBERG, L. W. 1978. Yield stability studies in short season maize. I. A descriptive method for grouping genotypes. *Canadian Journal Plant Science* 58: 1029-1034.
- GALLO, W.P.; DAUGHTRY, C.S.T. 1986. Techniques for measuring intercepted and absorbed photosynthetically active radiation in crop canopies. *Agronomy Journal* 78, 752-756.
- GAMBÍN, B.L.; BORRÁS, L.; OTEGUI, M.E. 2006. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 95, 316-326.

- GARDNER, F.P.; PEARCE, R.B.; MITCHELL, R.L. 1985. Physiology of crop plants. Iowa State University Press, Ames, IO. 327 p.
- GRASSINI, P.; YANG, H.; CASSMAN, K.G. 2009. Limits to maize productivity in Western Corn-Belt: a simulation analysis for fully irrigated and rainfed conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*. 149, 1254-1265.
- HALL, A.J.; LEMCOFF, J.H.; 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.
- HAMMER, G.L.; DONG, Z.; MCLEAN, G.; DOHERTY, A.; MESSINA, C.; SCHUSSLER, J.; ZINSELMEIER, C.; PASZKIEWICZ, S.; COOPER, M. 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. Corn Belt. *Crop Science* 49, 299-312.
- HAMMER, G.L.; FARQUHAR, G.D.; BROAD, I.J. 1997. On the extent of genetic variation for transpiration efficiency in sorghum. *Australian Journal of Agricultural Research* 48, 649-656.
- HERNANDEZ, M.; ECHARTE, L.; DELLA MAGGIORA, A.; CAMBARERI, M.; BARBIERI, P.; CERRUDO, D. 2015. Maize water use efficiency and evapotranspiration response to N supply under contrasting soil water availability. *Field Crops Research* 178, 8-15.
- HOEKSTRA, A.Y.; CHAPAGAIN, A.K. 2007. Water footprints of nations: water use by people as a function of their consumption pattern. *Water Resour Manage.* 21:35–48.
- HOEKSTRA, A.Y.; HUNG, P.Q. 2002. Virtual water trade: a quantification of virtual water flows between nations in relation to international crop trade. UNESCO-IHE Institute for Water Education, Delft, The Netherlands. Value of Water Research Report Series No. 11, 120 p.
- HOWELL, T.A.; TOLK, J.A.; SCHNEIDER, A.D.; EVETT, S.R. 1998. Evapotranspiration, yield, and water use efficiency of corn hybrids differing in maturity. *Agronomy Journal*. 90, 3-9.
- INNES, P.; BLACKWELL, R.D. 1983. Some effects of leaf posture on the yield and water economy of winter wheat. *Journal of Agricultural Science* 101, 367-376.

- IPCC, 2014. Climate change, Synthesis report. A report of the intergovernmental panel on climate change. [en línea ] <[www.ipcc.ch/report/ar5/syr/](http://www.ipcc.ch/report/ar5/syr/)> [consulta: febrero 2014].
- JONES, R.J.; OUATTAR, S.; CROOKSTON, R.K. 1985. Thermal environment during endosperm cell division and grain filling in maize: effects on kernel growth and development in vitro. *Crop Science* 25, 830-834.
- JONES, R.J.; SCHREIBER, B.M.N.; ROESSLER, J.A. 1996. Kernel sink capacity in maize: genotypic and maternal regulation. *Crop Science* 36, 301-306.
- KINIRY, J.R.; RITCHIE, J.T. 1985. Shade-sensitive interval of kernel number of maize. *Agronomy Journal*. 77, 711-715.
- LAMBERT, R.J.; MANSFIELD, B.D.; MUMM, R.H.A. 2014. Effect of leaf area on maize productivity. *Maydica* 59, 58-64.
- LEE, E.A.; TOLLENAAR, M. 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Science*, 47(S3) S202–S215.
- LUDLOW, M.M.; BJORKMAN, O. 1984. Paraheliotropic leaf movement in *Siratro* as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions: damage by excessive light and heat. *Planta* 161 (6), 505-518.
- LUQUE, S.F.; CIRILO, A.G.; OTEGUI, M.E. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research* 95, 383-397.
- MADDONNI, G.A.; OTEGUI, M.E.; BONHOMME, R., 1998. Grain yield components in maize II. Post silking growth and kernel weight. *Field Crops Research* 56, 257-264.
- MAGPYA. 2017 . Estadísticas de producción. [en línea ] <<http://datosestimaciones.magyp.gob.ar/reportes.php?reporte=Estimaciones>> . [consulta: marzo 2017].
- MASTRONARDI, P.H. 2008. Progreso genético de los híbridos de maíz Dekalb comercializados en la Argentina desde 1965 hasta 2011. Tesis de graduación de Ingeniero Agrónomo, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina. 41 p.



- MASTRONARDI, P.H.; SALABERRY, M.T.; WALLACE, J.C. 2010. Progreso genético de los híbridos de maíz Dekalb comercializados en Argentina entre 1965 y 2008. 9° Congreso Nacional de Maíz, Simposio Nacional de Sorgo. Noviembre, 17-19 Rosario, Santa Fé, Argentina. pp. 350-352.
- MEGHJI, M.R.; DUDLEY, J.W.; LAMBERT, R.J.; SPRAGUE, G.F. 1984. inbreeding depression, inbred and hybrid grain yields, and other traits of maize genotypes representing three eras. *Crop Science* 24, 545-549.
- NAR, H.; SAGLAM, A.; TERZI, R.; VARKONYI, Z.; KADIOGLU, A. 2009. Leaf rolling and photosystem II efficiency in *Ctenanthe setosa* exposed to drought stress. *Photosynthetica* 47, 429-436.
- NISSANKA, S.P.; DIXON, M.A.; TOLLENAAR, M. 1997. Canopy gas exchange response to moisture stress in old and new maize hybrid. *Crop Science* 37, 172-181.
- OGOLA, J.; WHEELER, T.; HARRIS, P. 2002. Effects of nitrogen and irrigation on water use of maize crops. *Field Crops Research* 78, 105-117.
- OLMEDO PICO, L.B. 2014. Relación fuente destino en el período de llenado de grano en maíz. Tesis Magister Scientiae en Producción de Cultivos. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Buenos Aires, Argentina. 34 p.
- OMAFRA. 2014. Crop production. [en línea ] <<http://www.omafra.gov.on.ca/english/stats/crops>>. [consulta: marzo 2014].
- OTEGUI, M.E.; ANDRADE, F.H.; SUERO, E.E. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research* 40, 87-94.
- OTEGUI, M.E.; SLAFER, G.A. 2004. Increasing cereal yield potential by modifying developmental traits. Proceedings of the 4<sup>th</sup>. International Crop Science Congress, 26 Sep - 1 Oct 2004, Brisbane, Australia. 11p.
- O'TOOLE, J.C.; CRUZ, R.T.; SINGH, T.N. 1979. Leaf rolling and transpiration. *Plant Science Letters*. 16, 111-114.
- PASSIOURA, J.B., 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20, 79-83.

- POMMEL, B.; GALLAIS, A.; COQUE, M.; QUILLERÉ, I.; HIREL, B.; PRIOUL, J.L.; ANDRIEU, B.; FLORIOT, M. 2006. Carbon and nitrogen allocation and grain filling in three maize hybrids differing in leaf senescence. *European Journal of Agronomy* 24, 203-211.
- PONELEIT, C.G.; EGLI, D.B. 1979. Kernel growth rate and duration in maize as affected by plant density and genotype. *Crop Science* 19, 385-388.
- PRESELLO, D.A.; CÉLIZ, A.E.; MEIRA, S.G.; GUEVARA, E.R., 1997. Comportamiento de híbridos de maíz liberados en diferentes épocas en condiciones de riego y sequía simulada. 6° Congreso de Nacional de Maíz, Pergamino, Buenos Aires, Argentina. pp.27-36.
- RAJCAN, I.; 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.
- REDDY, V.H.; DAYNARD, T.B. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28, 339-355.
- REYES, A.; MESSINA, C.D.; HAMMER, G.L.; LIU, L.; VAN OOSTEROM, E.; LAFITTE, R.; COOPER, M. 2015. Soil water capture trends over 50 years of single-cross maize (*Zea mays* L.) breeding in the US corn-belt. *Journal of Experimental Botany* 66, 7339-7346.
- RICHARDS, L.A.; WEAVER, L.R. 1943. Fifteen-atmosphere percentage as related to the permanent wilting percentage. *Soil Science* 56, 331-339.
- RITCHIE, J.T.; NESMITH, D.S. 1991. Temperature of crop development. In: Ritchie, J.T.; Hanks, J. (eds.), *Modeling plant and soil systems*. ASA, CSSA, SSSA, Madison, WI, Agronomic Monograph N° 31 pp. 5-29.
- RITCHIE, S.W.; HANWAY, J.J. 1982. How a corn plant develops. Iowa State Univ. of Science and Technology, Cooperative Extension Service, Ames, Iowa. Special Report No. 48. 50 p.
- ROBLES, M. 2014. Eficiencia en el uso del nitrógeno en híbridos de maíz liberados en Argentina en distintas décadas. Tesis Magister Scientiae en Producción Vegetal. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Buenos Aires, Argentina. 70 p.

- RUSSELL, W.A. 1985. Evaluation for plant, ear and grain traits of maize cultivars representing seven years of breeding. *Maydica* 30, 85-96.
- SALA, R.G.; ANDRADE, F.H.; WESTGATE, M.E. 2007. Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source–sink relationship during grain filling. *Crop Science* 47, 711-714.
- SINCLAIR, T.R.; MUCHOW, R.C. 1999. Radiation use efficiency. *Advances in Agronomy*. 65, 215-265.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. 1980. *Principle and procedures of statistics*. McGraw-Hill, New York 633 p.
- SUERO, E.E.; TRAVASSO, M.I., 1988. Medición del contenido de agua en suelos. Métodos de radiación. Actas 12 Congreso Argentino de Ciencia del Suelo. AACAS. Corrientes, Argentina, septiembre 1988.
- TANNER, C.B.; SINCLAIR, T.R, 1983. Efficient water use in crop production: research or re-search? In: . Taylor; H.M.; Jordan, W.R.; Sinclair, T.R. (eds.), *Limitations to efficient water use in crop production*. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI pp. 1-27.
- TOLK, J.A.; EVETT, S.R.; XU, W.; SCHWARTZ, R.C. 2016. Constraints on water use efficiency of drought tolerant maize grown in a semi-arid environment. *Field Crops Research*. 186, 66-77.
- TOLLENAAR, M. 1977. Sink-source relationships during reproductive development in maize. A review. *Maydica* 22, 49-85.
- TOLLENAAR, M.; AGUILERA, A. 1992. Radiation use efficiency of an old and a new maize hybrid. *Agronomy Journal* 84, 536-541.
- TOLLENAAR, M.; AGUILERA, A.; NISSANKA, S.P. 1997. Grain yield is reduced more by weed interference in an old than in a new maize hybrid. *Agronomy Journal* 89, 239-246.
- TOLLENAAR, M.; DAYNARD, T.B. 1978a. Dry weight, soluble sugar content and starch content of Maize during the early post-silking period. *Canadian Journal of Plant Sciences*. 58.:199-206.

- TOLLENAAR, M.; DAYNARD, T.B. 1978b. Effect of defoliation on kernel development in maize. *Canadian Journal of Plant Sciences* 58, 207-212.
- TOLLENAAR, M.; DWYER, L.M.; STEWART, D.W. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science*. 32, 432-438.
- TOLLENAAR, M.; LEE, E.A. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research* 75, 161-169.
- TOLLENAAR, M.; LEE, E.A. 2011. Strategies for enhancing grain yield in maize. *Plant Breeding Reviews*.34, 37-82.
- TOLLENAAR, M.; WU, J. 1999. Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science* 39, 1597-1604.
- TROYER, A.F. 1995. Breeding widely adapted, popular corn hybrids. *Euphytica* 92: 163.
- TROYER, A.F.; TIGERSTEDT, P.M.A. 1996. Breeding widely adapted, popular maize hybrids. *Euphytica* 92, 163-174.
- UHART, S.A.; ANDRADE, F.H. 1991. Source-sink relationship in maize grown in a cool temperate area. *Agronomie* 11, 863-875.
- UHART, S.A.; ANDRADE, F.H. 1995. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science* 35, 1376-1383.
- VALENZUELA, C.A. 2000. Evaporación como componente de la evapotranspiración y eficiencia en el uso del agua en sistemas de intercultivo maíz-soja vs cultivos puros. Tesis de graduación de Ingeniero Agrónomo, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina. 51 p.
- VEGA, C.R.C.; ANDRADE, F.H. 2000. Densidad de plantas y espaciamento entre hileras. En: Andrade, F.H.; Sadras, V.O. (Eds.), *Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja*. Médica Panamericana: Buenos Aires, Argentina pp. 97-133.

- VEGA, C.R.C.; ANDRADE, F.H.; SADRAS, V.O.; UHART, S.A.; VALENTINUZ, O.R. 2001. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science* 41, 748-754.
- YING, J.; LEE, E.A.; TOLLENAAR, M. 2000. Response of maize leaf photosynthesis to low temperature during the grain-filling period. *Field Crops Research* 68, 87-96.
- ZINSELMEIER, C.; JEONG, B.R.; BOYER, J.S. 1999. Starch and the control of kernel number in maize at low water potentials. *Plant Physiology* 121, 25-35.

## ANEXO.

### Abreviaturas:

AD pc/II, agua disponible durante período crítico y de llenado de granos  
 AD, agua disponible en el suelo  
 CC, contenido de agua del suelo a capacidad de campo o límite máximo  
 CER, tasa de intercambio de CO<sub>2</sub> instantánea  
 DE, duración efectiva del llenado de granos  
 DK2F10, híbrido antiguo  
 DK682RR, híbrido moderno  
 DK690MG, híbrido moderno  
 ET, evapotranspiración acumulada a lo largo del ciclo,  
 ET/ET<sub>0</sub>, evapotranspiración estacional estandarizada (ET del cultivo dividido la ET de referencia)  
 ET/ET<sub>0</sub>, evapotranspiración estacional estandarizada durante el período crítico  
 ET<sub>0</sub> , evapotranspiración de referencia  
 ETII, tasa diaria de evapotranspiración durante el llenado de los granos  
 ET<sub>pc</sub>, tasa diaria de evapotranspiración durante el período crítico  
 EUAb, eficiencia en el uso del agua para producir biomasa  
 EUAg , eficiencia en el uso del agua para producir grano  
 EURb, eficiencia de uso de la radiación para producir biomasa  
 F/D, relación fuente/destino  
 CHOs, carbohidratos solubles en tallo  
 IA, índice ambiental expresado como el rendimiento promedio de cada ambiente  
 IAF máx, índice de área foliar máximo logrado  
 IC, índice de cosecha  
 IC, índice de cosecha  
 IR máx, intercepción de radiación máxima  
 k, coeficiente de extinción de luz en el canopeo  
 LL, período de llenado de los granos  
 MF, madurez fisiológica.     37  
 MR, madurez relativa  
 NG, número de granos  
 NGP, número de granos por planta

NGP, número de granos por planta

P, precipitaciones

P+R, precipitaciones mas riego

PAR, radiación fotosintéticamente activa

PC, período crítico de definición del número de granos, centrado en floración

PG, peso de granos

PG, peso de granos

PG<sub>máx</sub>, peso de granos máximo

PMP, contenido de agua del suelo a punto de marchitez permanente o limite mínimo

R, tratamientos de disponibilidad hídrica regado

R1, emergencia de estigmas

RFAi , radiación fotosintéticamente activa interceptada

S, tratamientos de disponibilidad hídrica secano

SDF, tratamientos de disponibilidad hídrica secano desde floración

SLL, tratamientos de disponibilidad hídrica secano durante el llenado de los granos

SPC, tratamientos de disponibilidad hídrica secano durante el periodo crítico

TCE, tasa de crecimiento de la espiga durante el período crítico

TCG, tasa diaria de crecimiento de los granos

TCPc, tasa de crecimiento por planta durante el período crítico de determinación del rendimiento

V1, estadios vegetativos tempranos

V2, estadios vegetativos tardíos