

Estimación no destructiva del área foliar en plantas individuales de maíz (*Zea mays* L.) creciendo en canopeos

Razquin, C.J.; G.A. Maddonni y C.R.C Vega

RESUMEN

En maíz (*Zea mays* L.), la competencia intraespecífica por recursos abióticos afecta atributos morfofisiológicos claves como el tamaño y duración del área foliar verde. En este estudio, se calibraron y validaron cuatro ecuaciones (Ec.1 a Ec.4) de estimación no destructiva del área foliar por planta en floración (AFp) en cuatro genotipos creciendo en canopeos con distinta disponibilidad de N (0 y 400 kg de N ha⁻¹) y tres densidades de siembra (2, 9 y 16 pl m⁻²). El genotipo y la densidad produjeron las mayores variaciones del perfil vertical del área foliar. Las ecuaciones exhibieron distinta bondad de ajuste (Ec.4 > Ec.1=Ec.2 > Ec.3). La Ec.4, que utiliza un parámetro asociado con la senescencia foliar, superó al resto en su capacidad predictiva para estimar AFp en un amplio rango de crecimiento, particularmente en los individuos más suprimidos de la población. Dada la simplicidad de su aplicación por sus parámetros de fácil y rápida medición, la Ec.4 sería más apropiada para la estimación del AFp en estudios poblacionales que valoran la habilidad competitiva de individuos que crecen en canopeos con distinta presión de competencia por recursos.

Palabras clave: área foliar por planta, modelos, competencia intraespecífica, maíz.

Razquin, C.J.; G.A. Maddonni and C.R.C Vega, 2017. Non-destructive leaf area estimation in individual plants of maize (*Zea mays* L.) growing in crop canopies. Agriscientia 34: 27-38

SUMMARY

In maize (*Zea mays* L.), intraspecific competition for resources impacts on morpho-physiological traits such as size and persistence of green leaf area. In this study, four mathematical equations (Ec.1 to Ec.4) for non-destructive estimation of leaf area per plant at silking (AFp) were calibrated and validated in four genotypes growing in canopies under different levels of soil N (0 and 400 kg N ha⁻¹) and three plant populations (2, 9 and 16 pl m⁻²). Genotype and plant density produced the most significant variations in the vertical leaf area profile. Equations differed in their goodness of fit (Ec.4 > Ec.1=Ec.2 > Ec.3). Ec.4, which includes a parameter associated with foliar senescence, showed the best predictive performance to estimate AFp in a wide range of plant growth, and particularly in the most suppressed individuals of the population. Owing to

its simplicity of application based on the fact that its parameters are easy and fast to measure, Ec.4 would be the most suitable equation to model AFp in plant population studies dealing with competitive ability in plant canopies undergoing different levels of resource competition.

Key words: leaf area per plant, models, intraspecific competition, maize.

C.J. Razquin y C.R.C Vega. Estación Experimental Agropecuaria INTA Manfredi, Ruta Nac. N° 9 Km 636 (CP 5988) Manfredi, Córdoba, Argentina. G.A. Maddonni Cátedra de Cerealicultura, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires e Instituto de Fisiología y Ecología Vinculado a la Agricultura, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Av. San Martín 4453 (C1417DSE), Buenos Aires, Argentina. Correspondencia a: razquin.claudio@inta.gob.ar.

INTRODUCCIÓN

En el cultivo de maíz, el número de plantas por unidad de superficie (i.e., densidad de siembra), el arreglo espacial de las plantas, el ángulo y el área foliar por planta (AFp) definen la eficiencia en la interceptación (Maddonni & Otegui, 1996; Maddonni *et al.*, 2001) y uso de la radiación solar fotosintéticamente activa para la producción de biomasa y rendimiento (Monteith, 1965; Loomis *et al.*, 1968; Andrade *et al.*, 2005). Asimismo, dichos aspectos morfofisiológicos afectan las relaciones competitivas entre plantas (i.e., competencia intra o interespecífica) con consecuencias sobre la habilidad de cada individuo de la población para capturar recursos, crecer y fijar granos (Vega *et al.*, 2001a; Maddonni *et al.*, 2002; Liu *et al.*, 2009).

En maíz, y a diferencia de otros cultivos, el AFp máximo se alcanza alrededor de la floración femenina (estadio fenológico de R1; Ritchie & Handway, 1982), en coincidencia con el período más crítico para la determinación del número de granos (Maddonni & Otegui, 1996), principal componente del rendimiento del cultivo de maíz (Andrade *et al.*, 1996). Puesto que el área foliar es una característica clave, distintos métodos han sido desarrollados para estimar su generación y persistencia a lo largo del ciclo del cultivo. Los principales métodos para cuantificar el AFp máximo (en R1) se pueden clasificar en i) mediciones directas a partir del muestreo destructivo de plantas y uso de instrumental electrónico (e.g. medidor de área foliar de bancada) y ii) no destructivas, a través de la combinación de mediciones en plantas a campo y el uso de diversas ecuaciones matemáticas. Entre las ecuaciones de mayor aceptación, aquella propuesta por Dwyer & Stewart (1986) describe a la distribución del área

foliar por hoja a lo largo del tallo de una planta como una campana ligeramente sesgada (Ec.1). Esta ecuación permite estimar el área foliar de cada una de las hojas (AF_n) dispuestas sobre el tallo de una planta (x_n) a través de la medición del área foliar de la hoja de mayor tamaño (AF_o) y su posición en el tallo (x_o), y el uso de parámetros que describen la amplitud (b) y la asimetría de la campana (c), cuyos valores están documentados en la literatura del tema.

$$AF_n = AF_o \cdot \exp[-b(x_n - x_o)^2 + c(x_n - x_o)^3] \quad (Ec.1)$$

Yang & Alley (2005) proponen como alternativa a la ecuación de Dwyer & Stewart (1986) a una función de tipo gaussiana (Ec.2) debido a que los parámetros b y c de la Ec.1 varían de acuerdo al número total de hojas (Birch *et al.*, 1998), limitando por ende, su uso predictivo (Elings, 2000). Al igual que la Ec.1, la Ec.2 estima el área foliar de cada hoja ubicada sobre el tallo a través de la medición del área foliar de la hoja más grande (AF_o) y su posición sobre el tallo (x_o) y del previo ajuste de un único parámetro (k).

$$AF_n = AF_o \cdot \exp[(x_n - x_o)^2 / (-2 \cdot k^2)] \quad (Ec.2)$$

En ambas ecuaciones, la estimación del AFp en R1 resulta de la sumatoria de cada AF_n contemplando únicamente las hojas verdes observadas en dicho estadio. La mayor debilidad de estas ecuaciones es la variabilidad de sus parámetros debido a genotipos y prácticas de manejo agronómicas. Por ejemplo, Valentinuz & Tollenaar (2006) demuestran que el parámetro b y X_o de la Ec.1 varían

de acuerdo a la disponibilidad de N, la densidad y el genotipo; mientras que Boomsma *et al.* (2009) no encuentran efectos de los tratamientos de N ni variaciones genotípicas sobre los parámetros mencionados. Además, el parámetro X_0 de la Ec.1 (Elings, 2000) y k de la Ec.2 (Yang & Alley, 2005) varían en función del número de hojas totales. Asimismo, variaciones de la temperatura y radiación solar incidente durante estadios tempranos de crecimiento pueden impactar sobre b y X_0 (Valentinuz & Tollenaar, 2006). En consecuencia, los parámetros de la Ec.1 y Ec.2 necesitan ser ajustados para cada fuente de variación (i.e., tratamiento, fecha de siembra, genotipo), aspecto que hace poco práctico el uso de estas ecuaciones. No obstante, la estimación del AFp con valores fijos para sus parámetros, nunca supera el 10% de error del AFp observada (Valentinuz & Tollenaar, 2006; Yang & Alley, 2005). Por otro lado, los estudios mencionados han calibrado y validado las ecuaciones Ec.1 y Ec.2 usando el concepto de la planta promedio. No se conoce, por lo tanto, si dichas ecuaciones pueden estimar el AFp de plantas individuales que, aun creciendo en el mismo canopeo, difieren en su tamaño debido a los procesos de competencia que se establecen naturalmente en un cultivo de maíz durante el período de expansión foliar (Vega *et al.*, 2001a; Vega & Sadras, 2003; Maddonni & Otegui, 2004).

Recientemente, Boomsma *et al.* (2009) propusieron un método para estimar el AFp en R1 a nivel de planta individual (Ec.3) que requiere mediciones sencillas. En dicho método, se mide por un lado el área foliar de la hoja más grande de cada planta individual objetivo (\hat{AF}_0) y se determina destructivamente el AFp promedio en R1 (AF_{MD}) y el área foliar de la hoja más grande (AF_0) en una muestra de n plantas representativas del tratamiento.

$$AF_p = AF_{MD} * \left(\frac{\hat{AF}_0}{AF_0} \right) \quad (Ec.3)$$

Esta ecuación simplificada presenta dos aspectos débiles. Por un lado, implica el reconocimiento de la hoja más grande en el perfil de la planta, aspecto que no es práctico de resolver, especialmente en estudios a campo. Por otro, la Ec.3 asume que las plantas individuales poseen una cantidad de hojas verdes semejante al de las plantas cosechadas destructivamente para la construcción del modelo. Es decir, asume indirectamente que la senescencia foliar es similar en todas las plantas de una población. Sin embargo, la variación del nitrógeno, tanto vertical (entre hojas de la planta) como horizontalmente (a lo largo de la hoja), depende de la estratificación de la cantidad

y calidad de la luz (Drouet & Bonhomme, 1999), la edad de la hoja y el crecimiento de la espiga, entre otros factores (Drouet, 1998). Por ello, es esperable que la senescencia foliar varíe entre plantas de la población, particularmente cuando la competencia intraespecífica aumenta por alta densidad de plantas y baja disponibilidad de N.

Por consiguiente, el objetivo general de este estudio fue calibrar y validar una nueva ecuación de predicción no destructiva del AFp en R1 (Ec.4) que considere i) la senescencia foliar, ii) pueda ser aplicada en plantas individuales creciendo bajo canopeos con distinto grado de competencia intraespecífica y iii) se base en determinaciones en la hoja de la espiga. Este último aspecto, asimismo, brinda mayor simplicidad y rapidez al relevamiento a campo en comparación con otros modelos basados en la detección de la hoja más grande de cada planta individual.

$$AF_p = AF_{MD} * \left(\frac{NH_{obs}}{NH_{max}} \right) * \left(\frac{AFesp_{obs}}{AFesp_{MD}} \right) \quad (Ec.4)$$

donde AF_p es el área foliar estimada de cada planta individual a partir de la medición de: i) dicha planta individual: NH_{obs} (cantidad de hojas verdes), $AFesp_{obs}$ (área foliar de la hoja de la espiga) y ii) de la población de referencia de cada tratamiento: NH_{max} (número de hojas verdes por planta máximo observado), $AFesp_{MD}$ (área foliar de la hoja de la espiga) y AF_{MD} (AFp promedio obtenida en el muestreo destructivo).

Para ello, se generó un amplio rango de crecimiento de plantas individuales variando la disponibilidad de N del suelo, la densidad de plantas y el genotipo. Con dichas fuentes de variación, se generó una distribución natural de distintos tamaños de planta en R1. Adicionalmente, se analizaron los efectos de dichas prácticas de manejo sobre los valores de los parámetros de las Ec.1 y Ec.2. Finalmente, la capacidad predictiva de la ecuación propuesta (Ec.4) se comparó con la de las ecuaciones previamente reportadas en la bibliografía (Ec.1, Ec.2, Ec.3).

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de sitio, tratamientos y manejo cultural

Se realizaron dos experimentos a campo durante las campañas agrícolas 2009-2010 y 2010-2011 (Exp. 1 y Exp. 2, respectivamente) sobre un suelo Haplustol típico, de textura franco limoso (USDA Soil Taxonomy) en Manfredi, Córdoba, Ar-

gentina (31°49' S, 63°48' O). En cada experimento, se sembraron (en fecha de 15 de diciembre) cuatro híbridos de maíz de similar longitud de ciclo (AX877-CL-MG, AX820-CL-MG, AX892-MG y el experimental Xpa56029-MG, en adelante AX877, AX820, AX892 y Xpa56029, respectivamente).

Los tratamientos consistieron en la combinación de dos niveles de N obtenidos a través del agregado de cero (i.e., sin fertilización; N0) y 400 kg de N ha⁻¹ (N400) aplicados en forma de urea en dosis divididas en los estadios de seis (V6; Ritchie & Hanway, 1982) y nueve (V9) hojas expandidas y tres densidades de siembra contrastantes 2, 9 y 16 pl m⁻². La siembra y raleo a densidades objetivos se realizaron manualmente a fin de garantizar uniformidad temporal y espacial de la emergencia.

El contenido del agua en el suelo fue mantenido cercano a capacidad de campo mediante el uso de un sistema de riego por goteo con cintas de polietileno dispuestas en cada surco individual. Los cultivos se mantuvieron libres de plagas y malezas a través de la aplicación de agroquímicos y desmalezado a mano.

En los dos experimentos, los tratamientos fueron dispuestos en un arreglo factorial bajo un diseño de parcelas sub subdivididas con dos repeticiones, donde los niveles de N fueron asignados a la parcela principal, la densidad de plantas a la subparcela y el genotipo a la sub subparcela (unidad experimental, UE). Cada UE comprendió seis surcos de 10 m de longitud separados a una distancia entre hileras de 0,70 m.

Calibración de parámetros de ecuaciones para la estimación no destructiva del área foliar por planta

El ajuste de los parámetros de las Ec.1-4 fue realizado con el conjunto de datos provenientes del Exp. 2. Para ello, en el estadio fenológico de V3 (i.e., estadio previo al momento cuando se registran las máximas diferencias entre jerarquías de plantas en la población; Maddonni & Otegui, 2004), se seleccionaron e identificaron plantas individuales en los surcos centrales de cada UE, de idéntico estadio fenológico y similar tamaño para el seguimiento no destructivo del crecimiento (datos no presentados). De dichas plantas, dos individuos por UE fueron seleccionadas al azar (i.e., 96 plantas en total) para el ajuste de los parámetros de las Ec.1-4. A lo largo del ciclo y cada quince días, el área foliar de cada hoja totalmente expandida (aurículas y lígulas visibles) de cada planta identificada fue cuantificada como el producto entre el largo total x ancho máximo x 0,75 (Montgomery, 1911).

Para facilitar el registro de la posición de cada hoja sobre el tallo y evitar confusiones debidas a desprendimiento de hojas por muerte o senescencia, la punta de una cada tres hojas fue marcada con pintura en aerosol. La posición de cada hoja sobre el tallo fue relativizada en función de la hoja de la espiga (hoja cero), por lo cual la posición de las hojas por debajo de la espiga tuvieron valores negativos y las ubicadas por encima de la espiga, valores positivos. El perfil del área foliar por hoja de cada planta identificada fue construido con el área foliar de cada hoja y la posición relativa a la hoja de la espiga. Adicionalmente, se registró el número de hojas verdes de cada planta identificada en R1.

La obtención de parámetros y el ajuste de las Ec.1 y Ec.2 fue realizado para cada planta utilizando técnicas de optimización con el programa Table Curve (Jandel, 2000). Para las Ec.3 y Ec.4, AF_{MD} se calculó como el promedio de la sumatoria del AF de todas las hojas verdes en R1 de cada planta y $AF_{esp_{MD}}$ como el promedio del área de la hoja de la espiga cuantificada en las plantas seleccionadas de cada UE. Finalmente, AF_o fue calculado como el promedio del AF de la hoja más grande obtenida con las Ec.1 y Ec.2

Validación de métodos no destructivos para la predicción del área foliar por planta

Para la validación de los métodos de predicción del AFp de cada planta individual, se utilizó el conjunto de datos del ensayo conducido en la campaña 2009-2010, Exp. 1.

En el estadio de V14 (ca. 15 días previos a R1), se identificaron plantas en los surcos centrales de cada UE. Debido a que la variabilidad intrapoblacional aumenta con la densidad de plantas (Vega & Sadras, 2003), el número de plantas seleccionadas fue de 1, 4 y 6 de cada UE en las densidades de 2, 9 y 16 pl m⁻², respectivamente. En total, 176 plantas y ~45 plantas de cada genotipo fueron seleccionadas para representar la variabilidad natural de tamaño de plantas.

Al momento R1 de cada UE, se cosecharon las plantas individuales identificadas para la validación de los métodos de predicción del AFp. En estas plantas, se realizaron mediciones de la cantidad de hojas verdes (NH_{obs}), el AF de la hoja de la espiga ($AF_{esp_{obs}}$) y la hoja de mayor tamaño ($\hat{A}F_o$). El AF de estas hojas fue calculado como el producto entre la longitud y ancho máximo de cada lámina y el factor 0,75 (Montgomery, 1911) y el AF verde por planta fue obtenido a través del uso de un medidor electrónico del área foliar (Modelo LI-3000; Li-Cor., Lincoln, NE). El registro de la cantidad de

hojas verdes de cada planta fue realizado considerando una hoja verde cuando al menos el 50% de su área exhibía una coloración verde.

Posteriormente, y utilizando las Ec.1 y Ec.2, se estimó el AF_n de las hojas verdes ubicadas en las distintas posiciones (x_n) a lo largo del tallo de cada planta cosechada utilizando i) los parámetros obtenidos en Exp. 2 y ii) el AF de la hoja más grande de cada planta individual (AF_o). El AFp de cada planta individual se estimó como la sumatoria de las AF_n . Para la estimación del AFp con la Ec.3 y Ec.4, se utilizaron i) los valores constantes del AF_{MD} , AF_o , $AF_{esp_{MD}}$ y NH_{max} obtenidos en Exp. 2 (calibración), y ii) los observados de la hoja de la espiga ($AF_{esp_{obs}}$), la hoja de mayor tamaño (AF_o) y el NH_{obs} de cada planta individual en Exp. 1.

Análisis de datos

Los efectos del N, densidad de plantas, genotipo y sus interacciones sobre los parámetros X_0 , b, c de la Ec.1 y el parámetro k y X_0 de la Ec.2 fueron analizados a través de análisis de la varianza utilizando el programa estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2015). La comparación entre medias fue realizada con el test LSD-Fischer utilizando un nivel de significancia del 5%.

La capacidad predictiva del AFp de los cuatro métodos de predicción fue evaluada a través de tres tipos de análisis considerando todas las plantas medidas y las correspondientes a cada genotipo:

1) Análisis de regresión lineal entre los valores de AFp estimada por cada método de predicción y los valores de AFp observados. La bondad de ajuste se analizó a través de los intervalos de confianza ($p < 0,05$) de la pendiente (valor esperado 1) y la ordenada al origen (valor esperado 0).

2) Determinación de la raíz cuadrada del error medio (RSME) y de la raíz cuadrada del error medio normalizado (RSME%).

$$RSME = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (E_i - O_i)^2}{n}}$$

$$RSME\% = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (E_i - O_i)^2}{n}} \times \frac{100}{M}$$

donde E_i y O_i son los valores de AFp estimados y observados, respectivamente; n la cantidad de plantas evaluadas y M el valor promedio del AFp observada.

3) Clasificación de casos de AFp estimada según si el desvío de la predicción estuviera contenido en el rango de variación $\pm < 5$, entre ± 5 y $< 10\%$ y entre ± 10 y 40% del área foliar observada

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El ajuste del perfil del área foliar por hoja mediante las ecuaciones de predicción propuestas por Dwyer & Stewart (1986) (Ec.1) y Yang & Alley (2005) (Ec.2) fue alto con coeficientes de determinación $\geq 0,92$ para todas las condiciones analizadas (datos no mostrados).

El N, la densidad de plantas, el genotipo y la interacción $N \times D$ afectaron significativamente los parámetros que definen el perfil del área foliar por hoja (Tabla 1 y Figura 1). Sin embargo, los tratamientos de mayor peso sobre la varianza total de los datos registrados para cada parámetro de la Ec.1 y Ec.2 fueron el genotipo (ca. rango de 23,6 a 54,4%) y la densidad de plantas (ca. rango de 6,7 a 32%) (Tabla 1). Un mayor efecto de la densidad y el genotipo en comparación con la disponibilidad de N también fue reportado en un estudio similar realizado por Valentinuz & Tollenaar (2006).

El efecto positivo de la fertilización nitrogenada sobre el AFp generalmente reportado (Uhart & Andrade, 1995; Boomsma *et al.*, 2009) fue reflejado en este estudio a través de un mayor tamaño de las hojas -6 a $+2$ ($\sim 12\%$) en N400 vs N0 (Figura 1A), sin cambios notorios sobre el perfil del área foliar por hoja; i.e., variaciones en la disponibilidad de N sólo generaron un leve incremento en la asimetría y X_0 de la Ec.1 (Tabla 1). Similares resultados han sido reportados por Boomsma *et al.* (2009).

Incrementos de la densidad poblacional afectaron el perfil del área foliar por hoja, principalmente, en el tamaño de las hojas cercanas y superiores a la posición de la espiga (hojas -3 a $+9$; Figura 1B), en coincidencia con estudios previos realizados en otros genotipos (Maddonni *et al.*, 2001). El parámetro X_0 de la Ec.1 estuvo altamente correlacionado con el X_0 de la Ec.2 ($y = 0,9x$; $R^2 = 0,97$); y ambos fueron afectados en forma similar por las distintas fuentes de variación. La posición de la hoja más grande (X_0) se redujo con el aumento en la densidad de siembra (i.e., de ~ 0 en D2 a $-1,39$ en D16 para X_0 de la Ec.1 y de $0,1$ en D2 a $-1,25$ en D16 para X_0 de la Ec.2, Tabla 1), probablemente, como resultado de incrementos de la competencia entre plantas por asimilados desde estadios tempranos de crecimiento (Valentinuz & Tollenaar, 2006). Llamativamente, no se detectaron diferencias en los parámetros b, c y k entre D2 vs. D16, pero sí entre D9 vs. D16. Incrementos de 9 a 16 $pl\ m^{-2}$ aumen-

Tabla 1: ANOVA de los parámetros de la función de campana (b , X_0 y c ; Ec.1) y gaussiana (X_0 y k ; Ec.2) que definen el perfil del área foliar por hoja estimados bajo diferentes niveles de N (0 y 400 kg N ha⁻¹), densidades de siembra (2, 9 y 16 pl m⁻²) y en cuatro genotipos de maíz cultivados en Manfredi, Córdoba. Sólo se presentan los valores promedio de los parámetros para los efectos principales.

Fuente de variación	Parámetros Ec.1			Parámetros Ec.2	
	b	X_0	c	X_0	k
Nitrógeno (N)					
N0	0,031 a ^x	-0,63 b	0,00008 a	-0,59 a	4,09 a
N400	0,030 a	-0,81 a	0,00024 b	-0,69 a	4,15 a
Densidad (D; pl m ⁻²)					
2	0,032 b	0,03 c	0,00012 ab	0,10 c	4,02 b
9	0,028 a	-0,81 b	0,00003 a	-0,77 b	4,29 a
16	0,031 b	-1,39 a	0,00033 b	-1,25 a	4,04 b
Genotipo (G)					
AX877	0,028 b	-0,26 c	0,00033 c	-0,14 c	4,25 b
AX820	0,036 d	-0,07 c	-0,00019 a	-0,12 c	3,78 d
Xpa56029	0,032 c	-0,64 b	0,0001 b	-0,61 b	4,02 c
AX892	0,026 a	-1,92 a	0,00041 c	-1,69 a	4,43 a
ANOVA					
N	NS	* (0,6) ^v	** (2,7)	NS	NS
D	*** (11,4)	*** (28,6)	* (6,7)	*** (32)	*** (13,7)
N x D	* (1,8)	NS	* (9,1)	NS	* (2,05)
G	*** (54,3)	*** (44,1)	*** (23,6)	*** (42,2)	*** (54,4)
N x G	NS	NS	NS	NS	NS
D x G	NS	NS	NS	NS	NS
N x D x G	NS	NS	NS	NS	NS

^x Letras distintas en una misma columna y dentro de cada factor de N, D y G representan diferencias mínimas significativas según test a posteriori de LSD Fischer a $p < 0.05$.

Los símbolos *, **, *** representan diferencias mínimas significativas a $p < 0,05$, $p < 0,01$ y $p < 0,001$, respectivamente. NS, no significativo.

^v Los valores entre paréntesis indican el porcentaje de la varianza total explicado por cada factor principal o interacción.

taron el b en ~10%, provocaron un perfil del área foliar por hoja con asimetría positiva y redujeron el parámetro k de la Ec.2 en ~6% (Tabla 1). Valores de b bajos o cercanos a cero representan una mayor amplitud de la campana (Keating & Wafula, 1992). Esto implica que las diferencias en tamaño de las hojas alrededor de X_0 son menores cuando la campana es de mayor amplitud. Por otro lado, valores negativos o positivos del parámetro c son indicativos de una mayor asimetría hacia las hojas ubicadas por debajo o por encima, respectivamente, de X_0 (Keating & Wafula, 1992). En consecuencia, el estrés debido al incremento de la densidad de 9 a 16 pl m⁻² generó una mayor reducción del tamaño de las hojas concentradas alrededor de la espiga y las ubicadas próximas a la panoja.

Los genotipos evaluados en este estudio exhibieron marcadas diferencias en los parámetros del perfil del área foliar por hoja de las Ec.1 y Ec.2. La ubicación de la hoja de mayor tamaño (i.e., X_0 de ambas ecuaciones) correspondió a la hoja donde se inserta la espiga apical en AX820 y AX877, mientras que estuvo 1 a 2 hojas por debajo de la

hoja de la espiga en Xpa56029 y AX892, respectivamente (Figura 1C). Se ha sugerido que cambios en X_0 pueden deberse a diferencias genotípicas en el número total de hojas (Elings, 2000; Yang & Alley, 2005). Sin embargo, tal asociación no fue observada en este estudio ya que X_0 varió considerablemente entre genotipos con igual cantidad de hojas totales (i.e., 19 hojas para AX820 y Xpa56029 y 21 hojas para AX877 y AX892).

El parámetro b exhibió el ranking AX820 > Xpa56029 > AX877 > AX892. La mayor amplitud del perfil del área foliar por hoja de AX892, comparado con los genotipos restantes, fue explicada por el mayor tamaño de las hojas ubicadas por debajo de la espiga. Este genotipo y Xpa56029 exhibieron un mayor tamaño de hojas -6 a -2 que AX820 y AX877 (Figura 1C). El parámetro c también difirió debido al genotipo. El genotipo AX820 fue el único con asimetría negativa (Tabla 1), producto de un menor tamaño de las hojas basales de la planta (Figura 1C). El parámetro k de la Ec.2 varió de 3.78 a 4.43, rango similar al reportado por Yang & Alley (2005) para genotipos con 19 a 21 hojas totales,

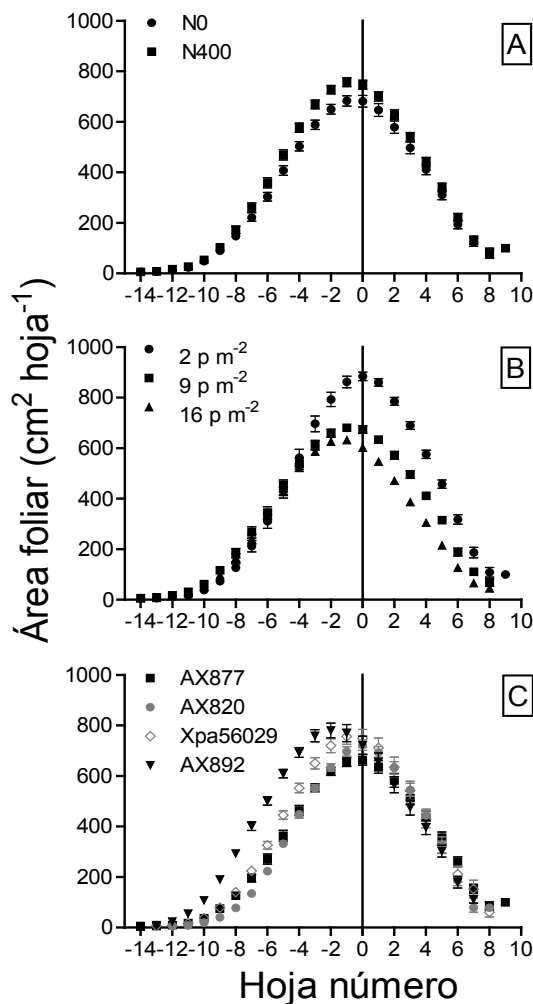


Figura 1. Distribución del perfil del área foliar por hoja observada (con su respectivo error estándar) para distintos niveles de N (N0, sin aplicación y 400 kg N ha⁻¹) (A), densidades de siembra (2, 9 y 16 pl m⁻²) (B), en cuatro genotipos modernos de maíz (C) cultivados en Manfredi, Córdoba. La posición de cada hoja sobre el tallo fue expresada en relación de la posición de la hoja de la espiga (hoja cero).

y el ranking de los genotipos para k fue AX892 > AX877 > Xpa56029 > AX820, siendo un 6-15% más bajo en AX820 comparado con los genotipos restantes. Yang & Alley (2005) sugirieron que un bajo valor de k estaría asociado con una alta partición de fotoasimilados hacia granos, parámetro que por ende, puede ser un rasgo candidato para la selección de genotipos. No obstante, no existen estudios que validen estas hipótesis. En un estudio previo, Maddonni & Otegui (1996) demostraron que genotipos con hojas de mayor tamaño ubicadas por debajo de la hoja de la espiga exhiben un alto coeficiente de extinción lumínico que genoti-

pos con hojas más pequeñas. En consecuencia, es probable que un menor tamaño de las hojas por debajo de la espiga en AX820 y AX877 y la menor amplitud de la campana y asimetría negativa registrada en AX820 estén asociados con una distribución de luz más uniforme a través del canopeo (i.e., bajos coeficientes de atenuación lumínico) favoreciendo una mayor tasa de crecimiento del cultivo (Duncan, 1967). Puesto que el perfil del área foliar por hoja de cada genotipo fue estable a través de la disponibilidad de N y cambios en la densidad (i.e., no se registraron interacciones dobles o triples en ambas ecuaciones; Tabla 1), es esperable que las ventajas que confiere este tipo de perfil sobre la atenuación de la luz en canopeos con alto índice de área foliar (i.e., D9 y D16) contribuyan a una mayor tolerancia a la competencia intraespecífica. Una mayor tolerancia al incremento de la densidad podría también explicar la posición de X_0 en la hoja de la espiga de los genotipos AX820 y AX877.

En este trabajo, no se reportan aspectos de la tolerancia de los genotipos al incremento en la densidad. Sin embargo, en estudios previos, se encontró que el genotipo AX820 (de menor k y asimetría negativa en este estudio) presentó rasgos asociados con una mejor performance en alta densidad en comparación a otros genotipos. Por ejemplo, Razquin *et al.* (2010) encontraron que AX820 exhibió la menor variabilidad planta-planta en la biomasa reproductiva en postfloración; mientras que Pagano & Maddonni (2007) y Rossini *et al.* (2011) demostraron su alta partición reproductiva en alta densidad. En consecuencia, y en línea con la hipótesis de Yang & Alley (2005), una menor amplitud y asimetría negativa del perfil del área foliar por hoja y un bajo valor del parámetro k podrían ser caracteres morfológicos asociados con buena tolerancia a la alta competencia intraespecífica. Nuevos estudios enfocados en la variación genotípica de los parámetros k , b y c permitirían establecer relaciones funcionales más robustas entre estos caracteres morfofisiológicos y la capacidad de fijación de granos ante estrés abiótico.

Validación de métodos para la estimación del área foliar en plantas individuales creciendo en canopeos de cultivos con distinta competencia intraespecífica

Los métodos de estimación no destructiva del AFp propuestos por Dwyer & Stewart (1986), Yang & Alley (2005), Boomsma *et al.* (2009) y el método desarrollado en este estudio (Ec.4) fueron evaluados comparativamente para determinar su ro-

bustez en la estimación del AFp en R1 de plantas individuales creciendo bajo canopeos con distinto grado de intensidad en la competencia por recursos edáficos o lumínicos.

Los cuatro métodos evaluados tuvieron diferente grado de error en la predicción del AFp en R1. El mejor método de estimación que contempla todo el conjunto de datos (ver resultado Global en Tabla 2) fue la Ec.4, con RSME de 566 cm² y RSME% del 11%. La predicción de la Ec.3 fue la de mayor error (RSME ca. 1025 cm² y RSME% de 20,4%; Tabla 2). La estimación del AFp con la Ec.1 fue similar a la estimación realizada con la Ec.2 y ambos métodos produjeron un error intermedio al de las Ec.3 y Ec.4. La relación entre el AFp estimada y el AFp observada para todo el conjunto de datos (Figura 2) resultó en interceptos distintos al valor origen ($a \neq 0$; $p < 0,05$; Tabla 2) en los cuatro métodos. La pendiente no difirió estadísticamente de 1 ($b = 1$; $p > 0,05$) sólo para

el caso de las estimaciones con Ec.4 (Tabla 2 y Figura 2). Las pendientes menores a 1 ($p < 0,05$) y la magnitud de los interceptos explicaron los valores más elevados del RSME y RSME% registrados con el uso de las Ec.1, Ec.2 y Ec.3 (Tabla 2).

Cuando se evaluó el grado de predicción de las ecuaciones de AFp discriminando por genotipos, se observaron un menor valor de RSME y RSME% en los genotipos AX820 y Xpa56029 que en AX877 y AX892 (Tabla 2). Al igual que con los análisis de todo el conjunto de datos, las predicciones de AFp en cada genotipo mediante Ec.1, Ec.2 y Ec.3 (Figura 2 A, B y C) exhibieron menor bondad de ajuste (i.e., el intercepto fue distinto de cero en todos los genotipos, y pendientes significativamente menores a 1 en la mayoría de los casos). En contraste, la estimación del AFp con la Ec.4 produjo mayor bondad de ajuste que el resto de los modelos (i.e., $b=1$, $a=0$ en todos los genotipos; Tabla 2 y Figura 2). En consecuencia, la estimación del AFp con la

Tabla 2: Parámetros de la regresión lineal simple (intercepto y pendiente y coeficiente de determinación, R²), raíz cuadrada del error medio (RSME) y raíz cuadrada del error medio normalizado (RSME%) para la relación entre el área foliar por planta en floración observada y estimada mediante distintos métodos (Ec.1 a Ec.4). Cada método fue evaluado considerando todas las plantas medidas (Global) o separadamente según cuatro genotipos.

Modelo	Nivel	Intercepto†	Pendiente‡	R ² v	RSME (cm ²)	RSME%
Ec.1	Global	1239 *	0,87 *	0,81	737	14,7
Dwyer & Stewart (1986)	AX877	1241 *	0,93	0,82	996	22,1
	AX820	951 *	0,86 *	0,89	443	9,2
	Xpa56029	656 *	0,93	0,87	468	8,8
	AX892	1763 *	0,81 *	0,84	876	16,1
Ec.2	Global	1226 *	0,87 *	0,82	729	14,5
Yang & Alley (2005)	AX877	1199 *	0,94	0,82	981	21,7
	AX820	934 *	0,87 *	0,89	454	9,4
	Xpa56029	648 *	0,94	0,87	485	9,1
	AX892	1757 *	0,81 *	0,84	852	15,6
Ec.3	Global	1607 *	0,86 *	0,77	1025	20,4
Boomsma <i>et al.</i> (2009)	AX877	1812 *	0,86 *	0,81	1222	27,1
	AX820	1090 *	0,89 *	0,88	640	13,3
	Xpa56029	1136 *	0,90	0,82	732	13,8
	AX892	2689 *	0,73 *	0,81	1329	24,4
Ec.4	Global	465 *	0,96	0,80	566	11,0
	AX877	691	0,97	0,74	740	16,0
	AX820	262	0,96	0,90	329	7,0
	Xpa56029	-44	1,00	0,90	340	6,0
	AX892	429	0,99	0,78	714	13,0

El símbolo * en† indica que el intercepto de la regresión lineal es distinto de 0 a $p < 0,05$

El símbolo * en‡ indica que la pendiente de la regresión lineal es distinta de 1 a $p < 0,05$

† Todas las funciones lineales fueron significativas $p < 0,0001$.

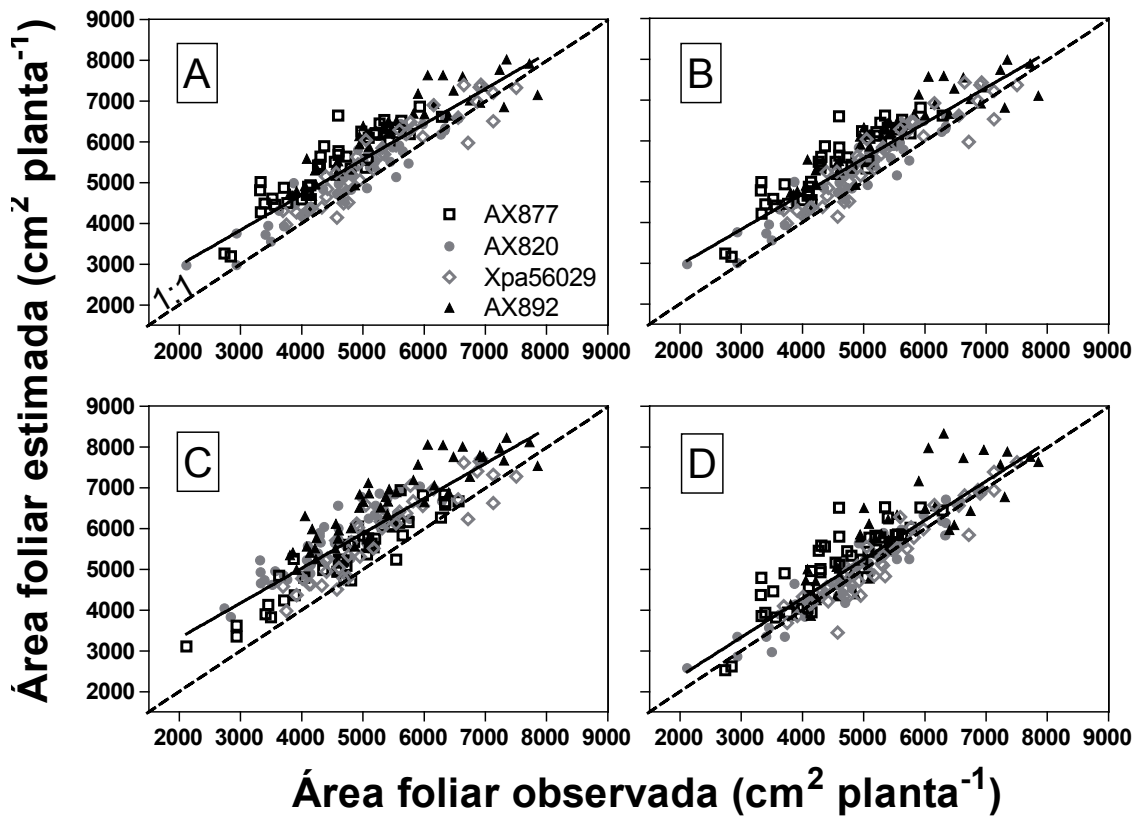


Figura 2: Relación entre el área foliar por planta estimada con el método propuesto por Dwyer & Stewart (1986) (A), Yang & Alley (2005) (B), Boomsma *et al.* (2009) (C) y este trabajo (Ec.4; D) en función del área foliar observada en individuos que difieren en su tamaño en floración femenina. Los distintos símbolos identifican a cuatro genotipos modernos de maíz. El rango de área foliar observada fue logrado a través de la combinación de tres densidades de siembra (2, 9 y 16 pl m⁻²) y dos niveles de N disponible (sin aplicación y 400 kg N ha⁻¹). Los datos corresponden a la campaña agrícola 2009-10 (experimento de validación). La línea continua representa la función lineal simple ajustada a todo el set de datos (los parámetros son presentados en la Tabla 2) y la línea punteada representa la línea de igualdad 1:1.

Ec.4 discriminando por genotipo produjo los valores más bajos de RSME (ca. de 329 a 740 cm²) y RSME% en comparación con los demás métodos. La mayor capacidad predictiva de la Ec.4 se vio reflejada en una mayor cantidad de plantas estimadas con errores de predicción bajos (ca. $\pm <5$ y ± 5 y $<10\%$). En este sentido, de las ca. ~45 plantas seleccionadas en cada genotipo, el 47, 80, 90 y 64% para AX877, AX820, Xpa56029 y AX892, respectivamente exhibió rango de variación del error del AFp observada entre $\pm <5\%$ y el ± 5 a $<10\%$ cuando se utilizó Ec.4 (Figura 3). Los métodos restantes produjeron una mayor proporción de plantas (ca. 29-91%, 29-88% y 62-91% para la Ec.1, Ec.2 y Ec.3, respectivamente) con errores en la estimación del AFp en el rango de $\pm 10 - 40\%$ (Figura 3).

A diferencia de los resultados reportados en este estudio, Valentinuz & Tollenaar (2006) mostraron que la estimación del AFp con la Ec.1 no supe-

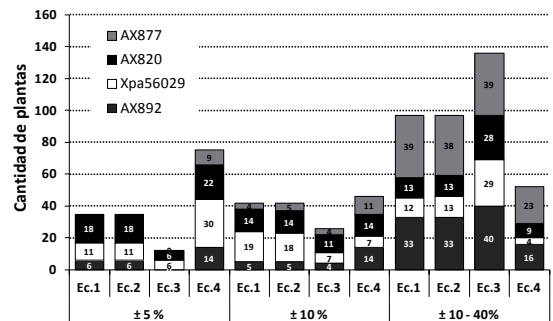


Figura 3: Cantidad de plantas individuales estimadas según el error de estimación de su área foliar en floración femenina se encuentra en los rangos de: $\pm <5\%$, ± 5 al $<10\%$ ($\pm 10\%$) y ± 10 al 40% ($\pm 10 - 40\%$). Los casos (cantidad de plantas dentro de cada columna) se discriminan según cuatro genotipos de maíz (AX877, AX820, Xpa56029 y AX892). El área foliar de cada planta individual fue estimada con los métodos propuestos por: Ec.1; Dwyer & Stewart (1986), Ec.2; Yang & Alley (2005), Ec.3; Boomsma *et al.* (2009) y Ec.4 método propuesto en este trabajo.

ró el $\pm 10\%$ del AFp observada, aun cuando los parámetros en dicho estudio variaron con la temperatura, la radiación solar y las prácticas de manejo. De manera similar, Yang & Alley (2005) encontraron que la Ec.2 predijo el AFp con un error $\pm 10\%$ del AFp observada en 27 de 30 genotipos evaluados. En este estudio, la sobreestimación del AFp por arriba del $\pm 10\%$ utilizando las Ec.1 y Ec.2 (Figura 3) fue mayor hacia bajos valores de AFp (Tabla 2 y Figura 2 A y B), rango correspondiente a las plantas individuales más dominadas de la población (Maddoni & Otegui, 2004; Pagano & Maddoni, 2007). Las diferencias en los errores de estimación observados entre éste y los trabajos mencionados estarían asociadas con el método usado en cada estudio. Tanto en Valentinuz & Tollenaar (2006) como en Yang & Alley (2005), se empleó el concepto de plantas representativas o media de la población, que básicamente no tiene en cuenta el desarrollo de jerarquías, probablemente debido a las fuentes de variación estudiadas en cada caso. En este estudio, se usó el concepto de planta individual creciendo en canopeos (Vega *et al.*, 2001a, b) que valora la diversidad poblacional de tamaños de plantas. Los resultados de este trabajo demuestran que predicciones del AFp basadas en i) valores fijos de parámetros de la campana de área foliar, ii) la medición de pocas variables (Ec.1 y Ec.2), y iii) el concepto de muestreo de planta promedio tienen menor precisión para valorar el AFp en plantas individuales que crecen en canopeos con alta competencia intraespecífica por recursos.

Por otro lado, la Ec.4, de mayor grado de certeza en la predicción del AFp de las plantas indi-

viduales, fue formulada como una adaptación de la Ec.3 incluyendo el impacto de la senescencia foliar. La Ec.3 (Boomsma *et al.*, 2009) asume que la senescencia foliar es uniforme entre plantas individuales a nivel poblacional (i.e., las plantas estimadas poseen un número de hojas verdes semejante al de las plantas cosechadas destructivamente para la cuantificación del parámetro AF_{MD}). Sin embargo, en este estudio, tanto el tamaño de la hoja de la espiga (Figura 1 y 4B) como la cantidad de hojas verdes remanentes en R1 (Figura 4A) variaron entre individuos y fueron afectados por la competencia por N y luz (datos no presentados). Por consiguiente, la incorporación de ambas variables en Ec.4 representó con mayor precisión la natural variabilidad del AFp entre plantas, aspecto propio de una población vegetal (Figura 4). En particular, la adición de un término que contempla la magnitud de las diferencias en la cantidad de hojas verdes entre individuos de la población explicó la mejor capacidad predictiva del AFp de la Ec.4 (Tabla 2 y Figura 2 y 3). Aunque comparada con la Ec.3, la Ec.4 involucra medir un parámetro adicional (i.e., cantidad de hojas verdes de cada planta), tiene la ventaja de simplificar la medición de la hoja que representa al parámetro AF_o , ya que se basa en mediciones de hojas de espigas en vez de hojas de máximo tamaño. A campo, la identificación visual de la hoja de la espiga tiene mayor practicidad y rapidez que la identificación de la hoja de mayor tamaño, de posición incierta y variable debido a genotipos. Asimismo, un aspecto importante es que no se conoce si la posición de la hoja más grande varía entre plantas con

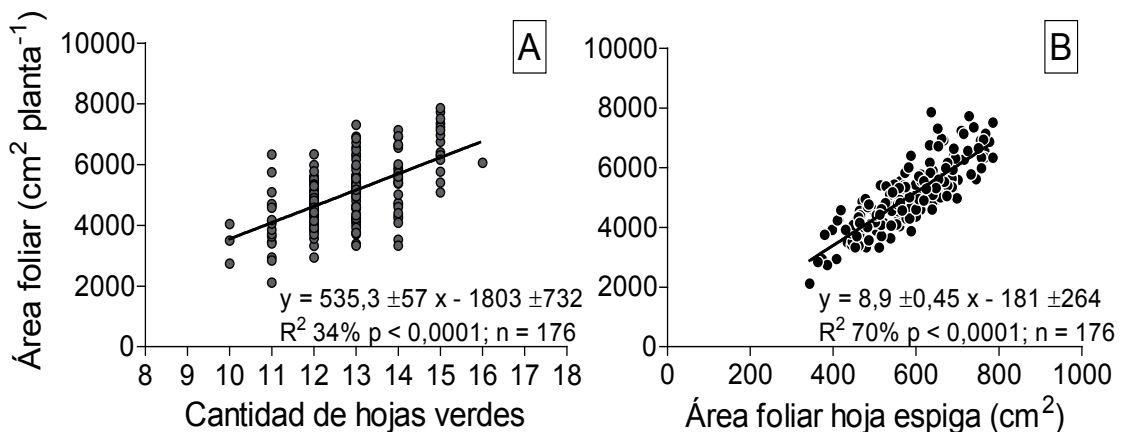


Figura 4: Relación entre el área foliar por planta y la cantidad de hojas verdes (A) y el área foliar de la hoja de la espiga (B) en el estado fenológico de floración femenina de plantas individuales de maíz creciendo en canopeos. El rango de área foliar por planta, número de hojas verdes y área foliar de la hoja de la espiga fue logrado a través de la combinación de tratamientos de densidad de plantas (2, 9 y 16 pl m⁻²), dos niveles de nitrógeno (sin aplicación y 400 kg N ha⁻¹) y cuatro genotipos modernos de maíz (AX877, AX820, Xpa56029 y AX892).

distinta habilidad competitiva. En este trabajo se demostró que aumentos en la presión competitiva por alta densidad afectaron la posición de la hoja más grande (Tabla 1 y Figura 1B), por lo que cambios en X_0 en plantas con distinta habilidad competitiva también serían esperables. Particularmente, el método de Ec.4 facilita en gran medida las mediciones en plantas individuales en estudios poblacionales que, en general, involucran un alto número de genotipos, tratamientos y de plantas, y son costosas en términos de tiempo de mediciones y recursos (Vega *et al.*, 2001a; Boomsma *et al.*, 2009). Correctas predicciones del AFp en plantas individuales permiten indagar en aspectos como la plasticidad fenotípica (Bradshaw, 1965) ante cambios en el ambiente y permiten modelar mejor las relaciones competitivas entre individuos en una población que finalmente determinan la eficiencia reproductiva (Vega *et al.*, 2001b) y el rendimiento a nivel de cultivos (Boomsma *et al.*, 2009).

En resumen, los errores de estimación asociados con el uso de las Ec.1, Ec.2 y Ec.3 son mayores a medida que AFp es menor (Figura 2). El grado de sobreestimación dependerá de la potencial generación de jerarquías de plantas en la población y de la frecuencia de plantas en cada grupo jerárquico. Este error resultaría aún más importante cuando la intensidad de competencia por recursos es alta como es frecuentemente observado en alta densidad de siembra (Vega & Sadras, 2003; Maddonni & Otegui, 2004) y con variaciones en la disponibilidad de N (Subedi *et al.*, 2006; Rossini *et al.*, 2011). Por consiguiente, además de su mayor capacidad predictiva, la Ec.4 sería más apropiada en estudios relacionados con la determinación de la habilidad competitiva de individuos en canopeos con alta intensidad en la competencia por recursos, donde incrementos en la variabilidad del crecimiento de los individuos son frecuentemente observados (Vega & Sadras, 2003; Maddonni & Otegui, 2004). Dada la simplicidad de su aplicación, y por incorporar un parámetro asociado con la senescencia foliar, la Ec.4 podría ser utilizada también en otros estadios fenológicos del cultivo.

AGRADECIMIENTOS

Al Grupo de Ecofisiología de Cultivos del EEA INTA Manfredi por la asistencia en el trabajo de campo experimental y el apoyo financiero de la Agencia Nacional para la Promoción de la Ciencia y la Tecnología (ANPCyT PICT 483 y PICT 1260) y el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA, PNCYO PE-1127042)

BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, F.H.; A.G. Cirilo, S.A. Uhart y M.E. Otegui, 1996. Ecofisiología del cultivo de Maíz. INTA FCA-UNMdP, Editorial La Barrosa, Dekalb Press, Balcarce, Argentina.
- Andrade, F.H.; V.O. Sadras, C.R.C. Vega and L. Echarte, 2005. Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. Their application to crop management, modeling and breeding. *Journal of Crop Improvement* 14:51-101.
- Birch, C.J.; G.L. Hammer and K.G. Rickert, 1998. Improved methods for predicting individual leaf area and leaf senescence in maize (*Zea mays*, L.). *Australian Journal of Agricultural Research* 49:249-262.
- Boomsma, C.R.; J.B. Santini, M. Tollenaar and T.J. Vyn, 2009. Maize morphophysiological responses to intense crowding and low nitrogen availability: An analysis and review. *Agronomy Journal* 101:1426-1452.
- Bradshaw A.D. 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.
- Di Rienzo, J.A.; F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. González, M. Tablada y C.W. Robledo, 2015. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Drouet, J.L. 1998. Variations de la disposition spatiale et de la teneur en azote des feuilles d'un peuplement de maïs en phase végétative- Étude par simulation de l'influence de ces variations sur la photosynthèse potentielle du couvert (Doctoral dissertation).
- Drouet, J.L. and R. Bonhomme, 1999. Do variations in local leaf irradiance explain changes to leaf nitrogen within row maize canopies?. *Annals of Botany* 84:61-69.
- Duncan, W.G.; R.S. Loomis, W.A. Williams, and R. Hanau, 1967. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 38:181-205.
- Dwyer, L.M. and D.W. Stewart, 1986. Leaf Area Development in Field-Grown Maize. *Agronomy Journal* 78:334-343.
- Elings, A., 2000. Estimation of Leaf Area in Tropical Maize. *Agronomy Journal* 92:436-444.
- Jandel, S., 2000. TableCurve 2D automated curve fitting and equation discovery, version 5.0. SYSTAT Software San Jose, CA.
- Keating, B.A. and B.M. Wafula, 1992. Modelling the fully expanded area of maize leaves. *Field Crops Research* 29:163-176.
- Liu, J.G.; K.J. Mahoney, P.H. Sikkema and C.J. Swanton, 2009. The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Research*, 49:217-224.
- Loomis, R.S.; W.A. Williams, W.G. Duncan, A. Dovrat and

- A.F. Nunez, 1968. Quantitative descriptions of foliage display and light absorption in field communities of corn plants. *Crop Science* 8:352-356.
- Maddonni G.A. and M.E. Otegui, 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. *Field Crops Research* 48:81-87.
- Maddonni G.A.; M.E. Otegui and A.G. Cirilo, 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Research* 71:183-193.
- Maddonni G.A.; M.E. Otegui, B. Andrieu, M. Chelle and J.J. Casal, 2002. Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiology* 130:1181-1189.
- Maddonni, G.A. and M.E. Otegui, 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research* 85:1-13.
- Monteith, J.L., 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Annals of Botany* 29:17-37.
- Montgomery, E.G., 1911. Correlation studies in corn. In: *Proceedings of the 24th Nebraska Agric. Exp. Stn. Report*, Lincoln, NE.
- Pagano, E. and G.A. Maddonni, 2007. Intra-specific competition in maize: Early established hierarchies differ in plant growth and biomass partitioning to the ear around silking. *Field Crops Research* 101:306-320.
- Razquin, C.J.; C.R.C. Vega y G.A. Maddonni, 2010. Variación de la distribución vertical del nitrógeno, caracteres morfológicos del canopeo y su asociación con el crecimiento reproductivo alrededor de floración en maíz. IX Congreso Nacional de maíz y 1º Simposio Nacional de Sorgo. AIANBA. pp.126-128.
- Ritchie, S.W. and J.J. Hanway, 1982. How a corn plant develops. Coop. Extension S., Iowa State University of Science and Technology, Ames, Iowa.
- Rossini, M.A.; G.A. Maddonni and M.E. Otegui, 2011. Inter-plant competition for resources in maize crops grown under contrasting nitrogen supply and density: variability in plant and ear growth. *Field Crops Research* 121:373-380.
- Subedi, K.D.; B.L. Ma and D.L. Smith, 2006. Response of a leafy and non-leafy maize hybrid to population densities and fertilizer nitrogen levels. *Crop Science* 46:1860-1869.
- Uhart S.A. and F.H. Andrade, 1995. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science* 35:1376-1383.
- Valentinuz, O.R. and M. Tollenaar, 2006. Effect of genotype, nitrogen, plant density, and row spacing on the area-per-leaf profile in maize. *Agronomy Journal* 98:94-99.
- Vega, C.R.C.; F.H. Andrade, V.O. Sadras, S.A. Uhart and O.R. Valentinuz, 2001a. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower and maize. *Crop Science* 41:748-754.
- Vega C.R.C.; F.H. Andrade and V.O. Sadras, 2001b. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research*, 72:163-175.
- Vega, C.R.C. and V.O. Sadras, 2003. Size-dependent growth and the development of inequality in maize, sunflower and soybean. *Annals of Botany* 91:795-805.
- Yang, J. and M. Alley, 2005. A Mechanistic Model for Describing Corn Plant Leaf Area Distribution. *Agronomy Journal* 97:41-48.