

Bases ecofisiológicas de la determinación del rendimiento y la calidad de grano en maíces pisingallo

Tesis presentada para optar al título de Magíster de la Universidad de Buenos Aires, Área Producción Vegetal

Alan D. Severini

Ingeniero Agrónomo – Universidad de Buenos Aires – 2006

Lugar de trabajo: INTA EEA Pergamino



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Alfredo Gabriel Cirilo

Ingeniero Agrónomo (FAUBA)

MSc., Dr. (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Co-director de tesis

Lucas Borrás

Ingeniero Agrónomo (FAUBA)

Dr. (EPG – FAUBA)

Consejero de Estudios

Francisco Sixto Borrás

Lic. en Química (Universidad del Litoral)

Dr. en Química (Universidad del Litoral)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Alfredo Gabriel Cirilo

Ingeniero Agrónomo (FAUBA)

MSc., Dr. (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Jurado

Natalia Gabriela Izquierdo

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional de Mar del Plata)

MSc., Dra. (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Jurado

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniera Agrónoma (FAUBA)

Dra. (EPG-FAUBA)

Fecha de defensa de la tesis: 27 de Mayo de 2011

DEDICATORIA

A María del Carmen y Mario.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Alan D. Severini

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA PRESENTE TESIS DE MAGÍSTER

- Severini AD, Borrás L, Westgate ME, Cirilo AG (2011) Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize. *Field Crops Research* 120: 360–369.

ÍNDICE GENERAL

Dedicatoria	III
Declaración	IV
Publicaciones derivadas de la presente tesis	V
Abreviaturas	XV
Resumen	XVI
Abstract	XVII
1. Capítulo 1. Introducción general	1
1.1. Importancia mundial y nacional	1
1.2. Rendimiento y sus componentes	3
1.3. Calidad de grano	5
1.4. Objetivos e hipótesis	8
1.4.1. Determinación del rendimiento y sus componentes	8
1.4.2. Determinación de la calidad de grano	9
2. Capítulo 2. Determinación del rendimiento y sus componentes	10
2.1. Introducción	10
2.2. Materiales y métodos	12
2.3. Resultados	17
2.3.1. Tasa de crecimiento por planta alrededor de floración, crecimiento de espigas y número de granos por planta	17
2.3.2. Peso de grano individual y sus patrones de crecimiento	19
2.3.3. Peso de grano y tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración	23

2.3.4.	Peso de grano y tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo	27
2.3.5.	Rendimiento por planta	28
2.4.	Discusión	30
2.5.	Conclusiones	31
3.	Capítulo 3. Determinación de la calidad de grano	33
3.1.	Introducción	33
3.2.	Materiales y métodos	35
3.3.	Resultados	37
3.3.1.	Determinación de la calidad de grano ante cambios en las condiciones de crecimiento en torno a floración	37
3.3.1.1.	Concentración y contenido de proteínas del grano	37
3.3.1.2.	Proteína en grano y disponibilidad de asimilados en torno a floración y durante el llenado de granos	39
3.3.1.3.	Volumen de expansión	39
3.3.2.	Respuesta de la calidad de grano a cambios en la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo	42
3.3.2.1.	Concentración y contenido de proteínas del grano	42
3.3.2.2.	Volumen de expansión	46
3.4.	Discusión	47
3.5.	Conclusiones	52
4.	Capítulo 4. Consideraciones finales	53
4.1.	Contrastación de hipótesis	53
4.1.1.	Capítulo 2. Determinación del rendimiento y sus componentes	53
4.1.2.	Capítulo 3. Determinación de la calidad de grano	54
4.2.	Aportes originales al conocimiento científico	54
4.3.	Implicancias para futuras investigaciones y aplicaciones prácticas de los resultados	55
4.3.1.	Predicción del peso de grano a partir de la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración y el grosor del pericarpio en germoplasma contrastante	56
4.3.2.	Uso de modelos de simulación de cultivos para predecir el volumen de expansión en maíces pisingallos	56
4.3.3.	Comparación de los umbrales de respuesta del rendimiento y del volumen de expansión a la disponibilidad de nitrógeno del suelo	57

4.3.4. Ajuste de la densidad de siembra para maximizar el rendimiento potencial en maíz pisingallo	57
--	----

Bibliografía	65
---------------------	-----------

ÍNDICE DE TABLAS

<p>2.1. Número de granos por planta en madurez fisiológica (NGP), tasa de crecimiento por planta en torno a floración (TCP_{flo}), biomasa de espigas por planta a los 14 días desde antesis ($BE14DDA$), y eficiencia en la fijación de granos por unidad de $BE14DDA$ ($NGP (BE14DDA)^{-1}$) para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los tres experimentos (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). <i>ns</i> = no significativo.</p>	18
<p>2.2. Tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) y durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹), peso de grano en madurez fisiológica (PG) y rendimiento por planta para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los tres experimentos (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). <i>ns</i> = no significativo.</p>	22
<p>2.3. Tasa de crecimiento de los granos durante el llenado efectivo (TCG), duración total del llenado, máximo contenido de agua alcanzado por el grano (MCA), y concentración de humedad al momento de madurez fisiológica (CH_{mf}) para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los experimentos I, II y III (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). <i>ns</i> = no significativo.</p>	24

- 3.1. Tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) y durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹), concentración y contenido de proteínas en grano a madurez fisiológica, y volumen de expansión de grano para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los experimentos I y III (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). *ns* = no significativo. 38

ÍNDICE DE FIGURAS

1.1. Evolución de la producción de grano de maíz pisingallo en Argentina (1988–2005) y EE.UU. (1912–1997). Los datos de EE.UU. fueron tomados de Ziegler (2001), y los de Argentina de SAGPyA (2007) y de MAIZAR (2007).	2
1.2. Comparación de la forma y tamaño de plantas de maíz dentado y pisingallo. La figura fue extraída de Ziegler (2001).	4
1.3. Relación entre el volumen de expansión y la humedad de grano en el híbrido de maíz pisingallo 43449 (liberado con el nombre P405). La línea representa una curva suavizada de medias móviles. La figura es una adaptación hecha con datos tomados de Ziegler (2001).	6
1.4. Esquema que muestra la distribución de los tipos de endospermas córneos y harinosos y el embrión en granos de tipo pisingallo, <i>flint</i> , dentado y harinoso. La figura fue extraída de Ziegler (2001).	7
2.1. Caja de acrílico empleada para extraer granos de maíz sin perder su humedad. Caja de acrílico abierta (A) o cerrada, con su atmósfera interna saturada de humedad (B). Espigas de maíz de dos genotipos de peso y tipo de grano contrastantes (izquierda, R18; derecha, N209) luego de la extracción de 15 granos ubicados entre las posiciones florales 10–15, contando desde la base del raquis (C).	14
2.2. Número de granos por planta en madurez fisiológica (<i>NGP</i>) (A) y biomasa de espigas por planta a los 14 días desde 50% anthesis (<i>BE14DDA</i>) (B) en función de la tasa de crecimiento por planta en torno a floración (<i>TCP_{flo}</i>), y <i>NGP</i> en función de la <i>BE14DDA</i> (C), para todos los genotipos empleados en los Exps. I, II y III (símbolos negros: dentados, símbolos claros: pisingallos), en los tratamientos sin limitaciones (i.e. sin defoliaciones) ni mejoras (i.e. sin raleos del stand de plantas) durante el llenado efectivo. La <i>BE14DDA</i> fue calculada sumando las biomásas individuales de todas las espigas que presentaron <i>silking</i> a los 14 días desde 50% anthesis. Cada dato representa el promedio de 45 (B73, Mo17, N209, 95:2, IDS69, IDS91, R–28–2, R–53–1 y R18) o 60 (AW190, P625 y P802) datos obtenidos de plantas individuales.	20

- 2.3. Número de granos por planta (*NGP*) en función de la biomasa de espigas por planta a los 14 días luego de antesis (*BE14DDA*) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I, II y III. Símbolos: densidad de siembra de 3 (\circ) ó 9 pl m⁻² (\times), datos provenientes del Exp. II (\square), tratamiento de raleo (\triangle) o de defoliación (\diamond) en pre-floración. Para cada planta, la *BE14DDA* fue calculada sumando las biomásas individuales de cada espiga que presentaba *silking* al momento de la medición. La curva en cada gráfico representa el ajuste por mínimos cuadrados de la ecuación $NGP = (a \times BE14DDA)/(1 + b \times BE14DDA)$, donde *a* y *b* son parámetros que representan, respectivamente, la pendiente inicial y la curvatura de la función. La figura no incluye datos de parcelas con tratamientos de modificación de fuente durante el llenado efectivo. 21
- 2.4. Respuesta del peso de grano (*PG*) final a la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) (A) o durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹) (B). Los símbolos oscuros corresponden a los genotipos dentados y los símbolos claros a los genotipos pisingallos (ídem Fig. 2.2). La figura no incluye datos en los que la *TCP* durante el llenado efectivo haya sido modificada por medio de tratamientos de raleo o defoliación. La recta en A representa a la ecuación PG final = $250 \times TCP_{flo}$ grano⁻¹ + 52. 25
- 2.5. Tasa de crecimiento de los granos (*TCG*) (A), máximo contenido de agua del grano (*MCA*) (B) y peso de grano (*PG*) potencial (C) en función de la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹). Los símbolos oscuros corresponden a los genotipos dentados y los símbolos claros a los genotipos pisingallos (ídem Fig. 2.2). La figura no incluye datos en los que la *TCP* durante el llenado efectivo haya sido modificada por medio de tratamientos de raleo o defoliación. Las rectas en cada gráfico representan a las ecuaciones $TCG = 0,28 \times TCP_{flo}$ grano⁻¹ + 0,10; $MCA = 220 \times TCP_{flo}$ grano⁻¹ + 16; PG potencial = $222 \times TCP_{flo}$ grano⁻¹ + 102. 26
- 2.6. Cambio relativo del peso de grano (*PG*) en función del cambio relativo en la TCP_{lle} grano⁻¹, para todos los genotipos empleados en los Exps. I y III (símbolos negros: dentados, símbolos claros: pisingallos; ídem Fig. 2.2). Los valores relativos de cada variable fueron calculados como una fracción del valor del tratamiento respecto del valor del control (i.e. valor relativo = $\frac{\text{tratamiento}-\text{control}}{\text{control}}$). Las rectas de regresión (línea llena: dentados; línea rayada: pisingallos) representan la ecuación $y = a x$, donde *a* = pendiente ± error estándar. 27

- 2.7. Relación entre el peso de grano (PG) potencial y el PG final para los tratamientos control (A) y para los tratamientos de defoliación a los 17 días desde antesis (DDA) (B), y entre la capacidad potencial de rendimiento establecida a los 14 DDA (CPR) y el rendimiento por planta, para los tratamientos control (C) y los tratamientos de defoliación a los 17 DDA (D). Las rectas en cada gráfico representan a las ecuaciones PG final = $0,96 \times PG$ potencial - $25,70$ (A), PG final = $0,56 \times PG$ potencial + $13,80$ (B), Rendimiento = $0,75 \times CPR$ - $3,05$ (C), Rendimiento = $0,35 \times CPR$ + $10,70$ (D). Los símbolos oscuros corresponden a los genotipos dentados y los símbolos claros a los genotipos pisingallos (ídem Fig. 2.2). 29
- 3.1. Metodología empleada para determinar el volumen de expansión de granos provenientes de plantas individuales de maíz pisingallo. La secuencia de imágenes muestra la probeta de 2 L y el embudo de cartón usado para medir el volumen de rosetas (A), una muestra de 30 g de grano previo a su colocación en el horno a microondas (B), el recipiente de plástico usado para la expansión en el horno a microondas con rosetas de maíz en su interior (C), y el resultado de la expansión de granos y cómo se mide el volumen de expansión en la probeta graduada (D). 36
- 3.2. Relaciones entre la concentración (\circ) y el contenido de proteína (\bullet) en grano a madurez fisiológica y la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) en parcelas correspondientes a tratamientos en los que sólo se modificó la TCP en torno a floración (i.e. sin defoliaciones ni raleos del stand de plantas durante el llenado efectivo) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I y III. 40
- 3.3. Relaciones entre la concentración (\circ) y el contenido de proteína (\bullet) en grano a madurez fisiológica y la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹) en parcelas correspondientes a tratamientos en los que sólo se modificó la TCP en torno a floración (i.e. sin defoliaciones ni raleos del stand de plantas durante el llenado efectivo) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I y III. 41
- 3.4. Volumen de expansión de grano en función de la tasa de crecimiento por planta por grano, en torno a floración (\circ) (TCP_{flo} grano⁻¹) o durante el llenado efectivo (\bullet) (TCP_{lle} grano⁻¹), para todos los genotipos empleados en los Exps. I y III, en los tratamientos sin limitaciones (defoliaciones) ni mejoras (raleos del stand de plantas) durante el llenado efectivo. 43
- 3.5. Relaciones entre la concentración (\circ) y el contenido de proteína (\bullet) en grano a madurez fisiológica y la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹) en parcelas en las que la TCP fue modificada durante el llenado efectivo (i.e. con defoliaciones o raleos del stand de plantas aplicados a los 17 días desde antesis) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I y III. 45

- 3.6. Cambio relativo de la concentración (A) y el contenido de proteínas del grano (B), en función del cambio relativo en la TCP_{lle} grano⁻¹, para todos los genotipos empleados en los Exps. I y III (símbolos negros: dentados, símbolos claros: pisingallos). Los valores relativos de cada variable fueron calculados como una fracción del valor del tratamiento respecto del valor del control (i.e. valor relativo = $\frac{\text{tratamiento}-\text{control}}{\text{control}}$). Las rectas de regresión (líneas llenas: dentados; líneas rayadas: pisingallos) representan la ecuación $y = a x$, donde $a =$ pendiente \pm error estándar. 47
- 3.7. Volumen de expansión de grano (VE) en función de la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹), para cada uno de los genotipos pisingallo y tratamientos empleados en los Exps. I y III. 48
- 3.8. Cambio relativo en el volumen de expansión en función del cambio relativo en la TCP_{lle} grano⁻¹ (A), del cambio relativo en el peso de grano (PG) (B), y del cambio relativo en la concentración (C) o en el contenido de proteína de los granos (D), para todos los genotipos pisingallo empleados en los Exps. I y III. Los valores relativos de cada variable fueron calculados como una fracción del valor del tratamiento respecto del valor del control (i.e. valor relativo = $\frac{\text{tratamiento}-\text{control}}{\text{control}}$). Las rectas de regresión (líneas llenas: líneas endocriadas; líneas rayadas: híbridos) representan la ecuación $y = a x$, donde $a =$ pendiente \pm error estándar. 49
- 4.1. Diagrama hipotético de las respuestas del volumen de expansión y del rendimiento en grano de maíz pisingallo a la disponibilidad de nitrógeno del suelo. 58

ABREVIATURAS

Abreviatura	Descripción	Unidades
<i>CH</i>	Concentración de humedad en el grano	%
<i>CPR</i>	Capacidad potencial de rendimiento establecida en torno a floración ($CPR = NGP \times PGP$)	$g\ pl^{-1}$
<i>MCA</i>	Máximo contenido de agua del grano	$mg\ grano^{-1}$
<i>NGP</i>	Número de granos por planta en madurez fisiológica	$granos\ pl^{-1}$
<i>PG</i>	Peso de grano individual en madurez fisiológica	$mg\ grano^{-1}$
<i>TCG</i>	Tasa de crecimiento del grano	$mg\ grano^{-1}\ ^{\circ}Cd^{-1}$
<i>TCP_{flo}</i>	Tasa de crecimiento por planta (biomasa aérea) en torno a floración	$mg\ pl^{-1}\ ^{\circ}Cd^{-1}$
<i>TCP_{lle}</i>	Tasa de crecimiento por planta (biomasa aérea) durante el llenado efectivo	$mg\ pl^{-1}\ ^{\circ}Cd^{-1}$
<i>TCP_{flo} grano⁻¹</i>	Tasa de crecimiento por planta (biomasa aérea) por grano en torno a floración	$mg\ pl^{-1}\ ^{\circ}Cd^{-1}\ grano^{-1}$
<i>TCP_{lle} grano⁻¹</i>	Tasa de crecimiento por planta (biomasa aérea) por grano durante el llenado efectivo	$mg\ pl^{-1}\ ^{\circ}Cd^{-1}\ grano^{-1}$
<i>VE</i>	Volumen de expansión de grano	$cm^3\ g^{-1}$

RESUMEN

Bases ecofisiológicas de la determinación del rendimiento y la calidad de grano en maíces pisingallo

El cultivo de maíz pisingallo (*Zea mays* L. var. *everta*) es una alternativa conveniente en la diversificación de la producción de granos en Argentina, sin embargo las bases ecofisiológicas de la determinación del rendimiento y la calidad han sido fundamentadas sobre maíces de tipo dentado, mientras que en maíces pisingallo se desconocen. El objetivo de esta tesis es entender cómo los maíces pisingallos determinan sus componentes del rendimiento, el nivel de proteína en grano y su volumen de expansión (principal criterio de calidad comercial) por medio de un marco conceptual basado en el crecimiento y partición de biomasa del cultivo en torno a floración y durante el llenado efectivo de los granos. Durante 2007 y 2008 se llevaron a cabo tres experimentos a campo en donde la tasa de crecimiento por planta fue alterada por medio de tratamientos de densidad de siembra y de raleo de plantas y defoliaciones (en torno a floración y durante el llenado efectivo) en 4 genotipos dentados y 8 pisingallos. Ambos tipos de maíz tuvieron en común una fuerte asociación de su rendimiento con la capacidad potencial de rendimiento establecida en torno a floración ($R^2 = 0,93$, $p < 0,001$), pero difirieron en la determinación del peso de grano. El peso de grano potencial en maíces pisingallos siempre fue menor ante una misma disponibilidad de asimilados por grano en torno a floración ($p < 0,05$), mientras que el peso final de grano se redujo menos que el de los dentados ante una misma disminución en la disponibilidad de asimilados durante el llenado ($p < 0,05$). La concentración y contenido de proteínas del grano, y su volumen de expansión, estuvieron asociados principalmente a la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo, y en menor medida con dicha tasa en torno a floración. Los resultados de esta tesis resaltan la importancia de las condiciones de crecimiento en torno a floración para la determinación del rendimiento dentro de un conjunto diverso de germoplasma de maíz (dentado y pisingallo) y demuestran, por primera vez, que el volumen de expansión de grano de maíz pisingallo puede ser predicho a partir del crecimiento del cultivo.

Palabras clave: maíz pisingallo, componentes del rendimiento, peso de grano, número de granos, volumen de expansión, proteína en grano, relación fuente-destino.

ABSTRACT

Ecophysiological bases of grain yield and grain quality determination in popcorn maize

Popcorn maize (*Zea mays* L. var. *everta*) offers opportunities for improving and diversifying grain production in Argentina, but, unlike dent maize, the ecophysiological bases of grain yield and quality determination are not well understood. The objective of this thesis was to understand how popcorn maize determines its yield components, grain protein and popping volume (the main determinant of grain quality in the popcorn industry) by considering them as a function of crop growth and biomass partitioning around flowering and during the effective grain-filling period. Three field experiments were performed during the 2007 and 2008 growing seasons, where plant growth rates around flowering and during the effective grain filling were altered through plant density, thinning and defoliation treatments in 4 dent and 8 popcorn genotypes. Grain yield was closely related to the potential sink capacity established around flowering, both in dent and popcorn maize ($R^2 = 0.93$, $p < 0.001$), but kernel weight determination between them differed. For the same assimilate availability per kernel around flowering, potential kernel weight in popcorns was smaller than in dents ($p < 0.05$), while final kernel weight in popcorns was less reduced than dent kernel weight ($p < 0.05$) subjected to a similar reduction in assimilate supply per kernel during the grain-filling period. Kernel protein concentration, kernel protein content and popping volume were positively associated with plant growth rate per kernel, less strongly associated around flowering and more markedly during the effective grain filling. The results presented in this thesis emphasize the importance of favourable growing conditions around flowering for yield determination in an ample set of germplasms (including popcorns and dents) and show, for the first time, that popping volume can be predicted from crop growth in popcorn maize.

Keywords: popcorn maize, yield components, kernel weight, kernel number, popping volume, kernel protein, source-sink ratio.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Importancia mundial y nacional

El maíz pisingallo (*Zea mays* L. var. *everta*) es probablemente uno de los primeros maíces en ser cultivados. Existen hallazgos arqueológicos en el valle de Nuevo México que datan de 4000 años y que además confirman que, al igual que en la actualidad, esos antiguos agricultores también lo utilizaban para producir rosetas de maíz (The Popcorn Board, 2010). Esta variedad forma parte, además, del debate acerca de la evolución del maíz domesticado, conformando la hipótesis *tripartita*, que establece que el maíz actual proviene de un antiguo cultivar de maíz pisingallo de grano vestido ya extinto, que la cruza de esta variedad de maíz con una especie del género *Tripsacum* dió origen al pariente salvaje más cercano al maíz, el teosinte (*Zea spp.*), y que la introgresión de genes sobre ese híbrido, tanto de teosinte como de *Tripsacum*, dió origen al maíz actual (De Wet y Harlan, 1972).

La producción actual de maíz pisingallo es destinada casi en su totalidad al consumo humano en forma de rosetas de maíz, aunque también se le han asignado algunos usos menores. Entre ellos, existe la alternativa de usarlo como relleno de embalajes (Breitenbach y Axmann, 1973; Cheng et al., 2004), y también hay intentos de capturar los compuestos que le otorgan su aroma particular para poder emplearlos en saborizar otros alimentos (Fleury Rey et al., 2002). Pese a que su consumo es considerado de lujo, las rosetas de maíz son un alimento rico en fibras y bajo en calorías (The Popcorn Board, 2010). Su producción, además, estaría aportando en cierta manera a la agricultura sustentable, pues, debido a su alta productividad de biomasa —metabolismo fotosintético C4— y al menor procesamiento industrial requerido por sus granos para dar origen a los *pocho-clos*, se ha sugerido que el cultivo de maíz pisingallo constituye una de las formas más eficientes de producir energía digestible por humanos por unidad de superficie cultivada.

En la actualidad, la producción nacional es cercana a las 160 mil toneladas anuales, lo cual posiciona al país como el segundo productor luego de Estados Unidos (Fig. 1.1), y el mayor exportador mundial de maíz pisingallo (SAGPyA, 2007; Beloso, 2007, MAIZAR, 2007). Por ser la Argentina un país netamente exportador de este producto, en los últimos años se ha ido transformando en uno de los referentes del mercado mundial (MAIZAR, 2007). Una alta proporción del pisingallo producido en el país —aproximadamente el 94%— es exportado a Europa, Brasil, Venezuela, México y países de Medio Oriente (MAIZAR, 2007). La mayor parte de la producción de maíz pisingallo nacional es comercializada al exterior por un número reducido de empresas que se dedican a la producción

propia y a la compra de lo que producen pequeños agricultores. A nivel nacional existe un consumo reducido, pero que viene aumentando, en primer lugar por su popularidad en los cines, y luego porque está asociado al crecimiento del consumo de cerveza (MAIZAR, 2007).

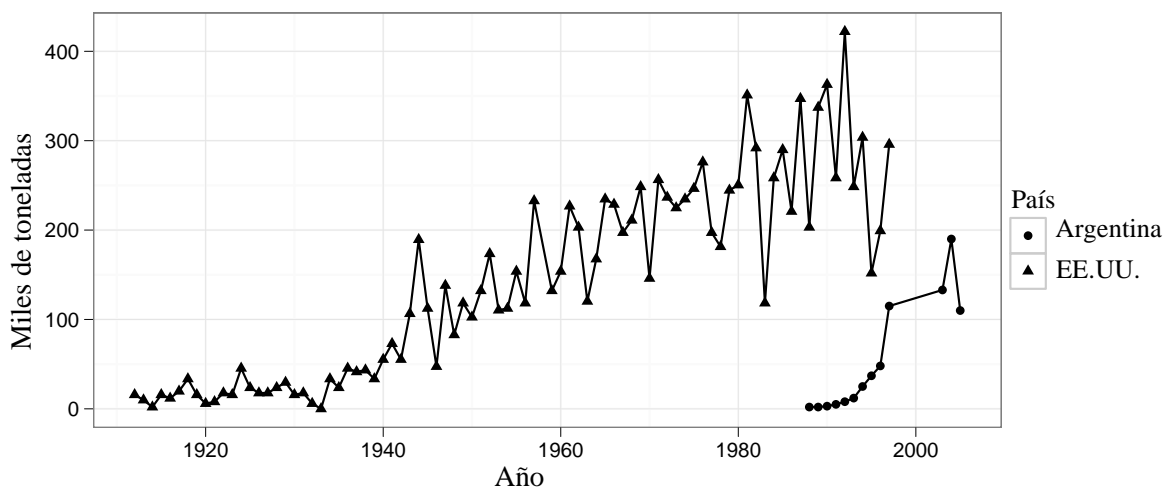


Figura 1.1: Evolución de la producción de grano de maíz pisingallo en Argentina (1988–2005) y EE.UU. (1912–1997). Los datos de EE.UU. fueron tomados de Ziegler (2001), y los de Argentina de SAGPyA (2007) y de MAIZAR (2007).

La producción de maíz pisingallo es una especialidad dentro del mercado de granos, y por ende el rendimiento del cultivo no tiene una importancia exclusiva para los agricultores, sino también la calidad del grano cosechado. Por cierto, la diferencia fundamental que presenta el mercado de maíz pisingallo sobre los tradicionales *commodities* (e.g. el mercado del maíz convencional, dentado) es que las operaciones se realizan bajo contratos de producción, en los cuales el productor recibe un determinado precio por tonelada y premios o rebajas relacionados con la calidad obtenida (MAIZAR, 2007). Por tales motivos, una mejor comprensión de las bases fisiológicas que determinan el rendimiento, sus componentes y la calidad del grano de maíz pisingallo permitiría orientar el manejo del cultivo hacia el logro de un mayor rinde y una mejor calidad de la producción. Debe tenerse en cuenta, además, que la producción diferenciada de maíz, como la de pisingallo, aparece como una alternativa válida para aumentar su rentabilidad y asegurar la permanencia de la especie en las rotaciones agrícolas —a pesar del desfase negativo de los costos relativos respecto a la producción de soja— con los beneficios esperables de su valioso aporte de rastrojos al agro-ecosistema sobre la sustentabilidad de los sistemas de producción. Un manejo agronómico ajustado para alto rinde y calidad de maíz pisingallo podrá consolidar la actual ampliación del área sembrada en el país y su posicionamiento como primer exportador mundial de este tipo de grano y uno de sus principales productores. Esto puede resultar en un vigoroso efecto activador y multiplicador de industrialización y empleos, convirtiendo a su producción en una interesante opción de diferenciación por calidad.

Evidentemente, un mejor entendimiento de la ecofisiología del rendimiento y la calidad sería ventajoso para la producción de este cultivo. Existen numerosos trabajos que, adoptando un marco conceptual basado en el crecimiento del cultivo y su partición,

explican cómo maíces dentados y *flints* determinan su número, peso y calidad de grano (Uhart y Andrade, 1995; Borrás et al., 2002; Masagué et al., 2004; Tanaka et al., 2005). Sin embargo no hay trabajos en los que se haya analizado cómo los maíces pisingallos determinan sus componentes del rendimiento, la composición de sus granos ni el volumen de expansión. De ser posible entender cómo estos atributos dependen del crecimiento del cultivo en torno a floración y durante la fase lineal del llenado, se podría contar con un marco conceptual integrador en el cual los efectos de distintas prácticas de manejo —e.g. densidad y fecha de siembra, riego, fertilización— sean entendidos como una función de la disponibilidad de recursos —radiación, agua, nutrientes—, su eficiencia de captura y la eficiencia con la que éstos se transforman en crecimiento del cultivo. Por esto, en la presente tesis se abordará a la determinación del rendimiento y la calidad de grano en maíces pisingallo utilizando un marco conceptual basado en la capacidad del cultivo de particionar la biomasa generada hacia la formación del rendimiento y la calidad. En términos de rendimiento, en el Capítulo 2 se analizará cómo maíces dentados y pisingallos particionan la biomasa generada en torno a floración y durante el llenado efectivo de los granos para formar el rendimiento del cultivo y sus componentes. Respecto a la calidad de grano, el mismo marco conceptual basado en el crecimiento del cultivo será utilizado en el Capítulo 3 para entender cómo los maíces pisingallo determinan la concentración y contenido de proteínas de sus granos, así como el volumen de expansión.

1.2. Rendimiento y sus componentes

En términos generales, el rendimiento de un cultivo de maíz pisingallo es cerca de la mitad del que se puede lograr con un genotipo de maíz convencional. Pese a que no existen trabajos que hayan analizado la producción de biomasa y su partición a granos en maíces pisingallo, hay evidencias que sugieren que el menor rendimiento es causado tanto por menor producción de biomasa como por menor índice de cosecha (Cirilo, com. pers.). Es sabido que el rendimiento de los cultivos de grano está más asociado al número de granos que se producen por unidad de área cultivada que al peso individual de cada grano (Fischer, 1975). El número de granos que una planta produce a cosecha y el peso potencial de cada uno de esos granos está muy ligado a la tasa con la que la misma crece en un período cuyo lapso varía entre especies, pero que por lo general está centrado en floración (Gambín y Borrás, 2010). El número de granos en particular, depende del crecimiento de la espiga en el período de la floración. Una menor asignación de asimilados hacia la espiga, tanto por menor tasa de crecimiento por planta en torno a floración como por menor partición de ese crecimiento hacia la espiga, establece un menor número de granos por planta a cosecha. El peso de grano, por su parte, dependerá de la determinación del peso de grano potencial, que depende de la disponibilidad de asimilados en torno a floración —i.e. de cómo la tasa de crecimiento por planta se reparte entre más o menos granos fijados (Gambín et al., 2006, 2008)—, y de los asimilados disponibles durante el llenado efectivo para completar ese peso potencial. Las relaciones hídricas de los granos, además, han mostrado ser importantes en la determinación del crecimiento de los mismos y su dinámica. Los granos de maíz —como los de otras especies— determinan su volumen antes que su peso final. Por eso el máximo contenido de agua que alcanza el grano, que ocurre a mitad del llenado y es más sencillo de medir que el máximo volumen, ha sido utilizado con éxito como estimador del peso de grano final (Borrás et al., 2003). Además, se ha encontrado que la humedad del grano de maíz es un fiel estimador del estado de

avance del desarrollo del grano a medida que transcurre el llenado, y que el valor al cual los granos llegan a madurez fisiológica es bastante estable dentro de distintos genotipos de maíz dentado (ca. 35 %, (contenido de agua/peso húmedo) \times 100; Gambín et al., 2007). Sin embargo, casi la totalidad de los trabajos de investigación que indagaron sobre la partición de asimilados hacia el rendimiento han sido hechos en maíces dentados y *flints*. Se desconoce por ende si el patrón de partición del crecimiento, tanto para generar el número de granos como el peso de grano individual, es el mismo en maíces pisingallo.

La planta de maíz pisingallo es frecuentemente más pequeña que la de los maíces dentados (menos área foliar por planta, menor altura de planta, menor diámetro de caña) (Fig. 1.2) y por ello es común que los cultivos de maíz pisingallo se siembren a mayor densidad de plantas (e.g. 25% mayor que la recomendada para maíces convencionales; Ziegler, 2001; Andrade, com. pers.). Dadas estas condiciones, aumentos en la densidad de siembra pueden acarrear mejoras en la captura de recursos y un mayor crecimiento de biomasa del cultivo por unidad de área cultivada, pero se desconoce cómo esto repercute sobre la partición de esa biomasa a granos, y, por ende, sobre la determinación del rendimiento y sus componentes. Para responder a estos interrogantes, en el Capítulo 2 de la presente tesis se analizará particularmente a la partición de la biomasa del cultivo hacia la generación del número de granos por planta y al peso de grano individual en maíces dentados y pisingallos.

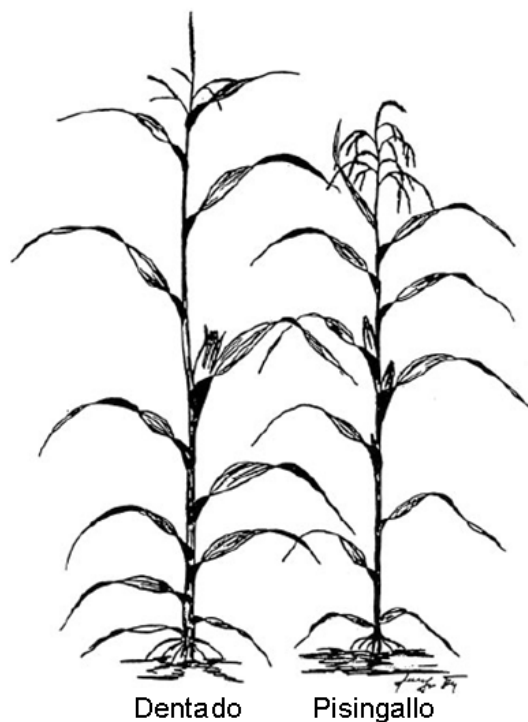


Figura 1.2: Comparación de la forma y tamaño de plantas de maíz dentado y pisingallo. La figura fue extraída de Ziegler (2001).

1.3. Calidad de grano

El atributo de calidad más importante en la producción de maíz pisingallo es el volumen de expansión de grano. Se lo define como el cociente entre el volumen ocupado por las rosetas —comúnmente llamados *pochoclos* o copos— y el peso de granos que a través de la cocción les dieron origen (sus unidades están dadas en $\text{cm}^3 \text{g}^{-1}$). Cuanto mayor el volumen de expansión mayor será el beneficio para la industria, pues las rosetas de maíz son un producto que se comercializa más frecuentemente por unidad de volumen que por unidad de peso (Ziegler, 2001), siendo $40 \text{ cm}^3 \text{g}^{-1}$ un valor aceptable en la actualidad.

Varios son los factores que condicionan el logro de altos volúmenes de expansión. En cuanto a las características del grano, su contenido de humedad y la integridad del pericarpio son las de mayor importancia (Mohamed et al., 1993; Da Silva et al., 1993), pues ambas están involucradas en el proceso de expansión del grano en sí. Este proceso se desarrolla a partir de la humedad que los granos contienen en su interior, que al ser calentados se convierte en vapor, incrementando la presión interna —ca. 932 kPa— hasta un punto en el cual el pericarpio ya no resiste y el grano explota (Hoseney et al., 1983; Da Silva et al., 1993). Byrd y Perona (2005) propusieron un modelo simplificado en el que el momento de expansión de cada grano sólo depende de la evolución de su presión de vapor interna y de la presión crítica a partir de la cual el pericarpio se rompe. Por cierto, el pericarpio de los maíces pisingallos es más grueso que el de cualquier otro maíz conocido (Tracy y Galinat, 1987), y esto sumado a una proporción adecuada de endosperma córneo y harinoso hacen que este tipo de grano sea el único grano con la capacidad de formar grandes rosetas cuando son calentados (Da Silva et al., 1993; Ziegler, 2001). Existen otros maíces (e.g. algunos dentados y otros *flint*) que tienen capacidad de expansión, pero el mayor tamaño de sus granos y/o el menor tamaño de los copos formados resultan en muy bajos volúmenes de expansión cuando se los compara con los pisingallos (Ziegler, 2001). Ziegler (2001) sugiere, además, que los granos que no expanden luego del calentamiento son con frecuencia aquellos en los que el pericarpio presenta fisuras que, al liberar lentamente la presión interna del grano, impiden alcanzar la presión crítica a la cual el grano explota. Tal es la importancia del pericarpio que se han reportado trabajos en los que la ruptura intencional por medio de cortes en distintas partes del mismo disminuye el volumen de expansión (Singh et al., 1997; Goneli et al., 2007). Otros autores encontraron que luego de evaluar varias características del grano, la que mejor explicaba diferencias en volumen de expansión entre genotipos de maíz pisingallo (Mohamed et al., 1993) y de sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench. —el sorgo es otro de los cereales cuyos granos tienen capacidad de expansión—) (Gaul y Rayas-Duarte, 2008) era el grosor del pericarpio.

En cuanto a la humedad del grano, su relación con el volumen de expansión es de tipo óptimo, donde el máximo volumen de expansión de grano se alcanza con humedades entre 13,5 y 14 % (Ziegler, 2001; Park y Maga, 2002; Gökmen, 2004; Ademiluyi y Mepba, 2009) (Fig. 1.3). Con concentraciones de humedad menores posiblemente sea la presión de vapor interna la que no alcanza el nivel necesario para formar altos valores requeridos para formar grandes copos. Con concentraciones de humedad mayores Shimoni et al. (2002) proponen que el pericarpio adopta una consistencia plástica, disminuyendo la presión crítica a la cual el mismo se rompe y bajando con ello el volumen de expansión final. Es conveniente, además, que la cosecha no se haga con una humedad de grano menor al 11 %, pues el grano de maíz pisingallo presenta un fenómeno de histéresis por el

cual el mismo puede ser re-hidratado si tiene una concentración de humedad menor a ese valor, pero el volumen de expansión nunca llegará a su máximo potencial a no ser que la re-hidratación sea hecha muy lentamente (Ziegler, 2001).

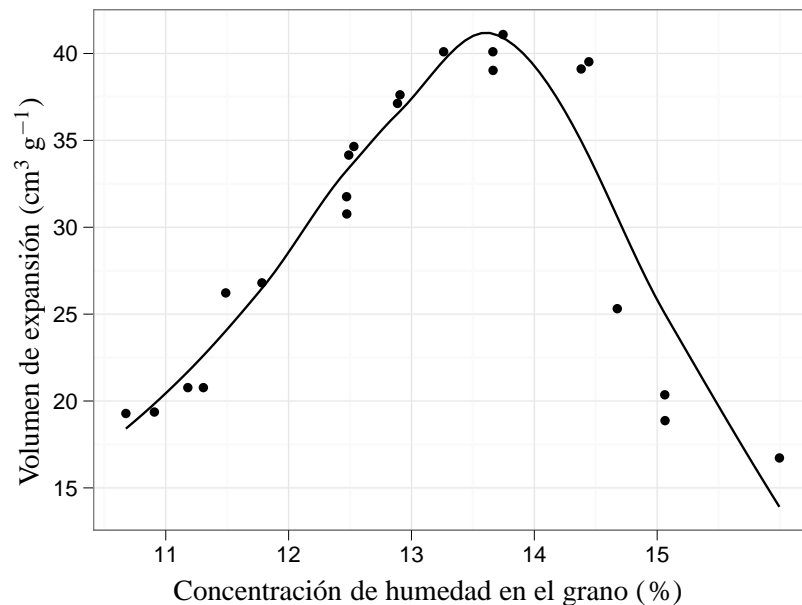


Figura 1.3: Relación entre el volumen de expansión y la humedad de grano en el híbrido de maíz pisingallo 43449 (liberado con el nombre P405). La línea representa una curva suavizada de medias móviles. La figura es una adaptación hecha con datos tomados de Ziegler (2001).

Además de la concentración de humedad y las características del pericarpio, la textura y la composición del endosperma son también importantes para la determinación del volumen de expansión. El grano de maíz consta básicamente de dos clases de endosperma que difieren en su consistencia y composición: el endosperma harinoso —también llamado blando, opaco— y el endosperma córneo —también llamado duro, vítreo—. El endosperma harinoso contiene una proporción de almidón más elevada, mientras que el endosperma córneo contiene mayor nivel de proteínas (Wallace et al., 1990; Dombink-Kurtzman y Bietz, 1993). Los granos de maíz pisingallo contienen una proporción de endosperma córneo más elevada que la de los maíces dentados (Fig. 1.4), y esto hace que tengan una concentración de proteína frecuentemente más alta (12%, frente a 10% en maíces dentados). No se conoce con exactitud cuál es el rol que las proteínas juegan sobre el proceso de expansión de grano, pero es probable que, a diferencia del grosor del pericarpio y del contenido de humedad, su importancia radique en el momento inmediatamente posterior a la explosión del grano. Haciendo un análisis detallado de la estructura de una roseta de maíz por medio de microscopio electrónico de barrido, Parker et al. (1999) encontraron que la masa de color blanco que forma el endosperma luego de la cocción está compuesta por las mismas células del endosperma que, pese a que han expandido su tamaño, continúan unidas a otras en el mismo entramado poligonal que presentaban en el grano. La diferencia entre la estructura previa y posterior a la explosión es que luego de la cocción las paredes celulares de estas células se rompen en pequeños trozos que se separan levemente entre sí, incrementando el espacio entre ellas, formando burbujas de aire y grietas que aumentan el volumen de la roseta. Los cuerpos proteicos y demás proteínas

presentes entre esas paredes celulares podrían contribuir a la formación y estabilización de esas burbujas y grietas que dan a la roseta su estructura tridimensional, y finalmente, su volumen. De las múltiples proteínas que componen al grano de maíz, las zeínas —un tipo de prolamina— son las más abundantes, y debido a su alto contenido del aminoácido cisteína, con capacidad de formar uniones di-sulfuro, son muchas veces responsables de la dureza del grano. Trabajando con maíces colorados, Eyhérbide et al. (1996), Robutti et al. (1997) y Actis (2007) encontraron que el grado de dureza del grano estaba asociado al contenido de zeínas. Pese a que no se ha encontrado asociación entre dureza de grano y volumen de expansión (Ziegler, 1983), se ha reportado que endospermas con mayor contenido de proteínas resultan en mayores volúmenes de expansión (Soylu y Tekkanat, 2007). Además, Borrás et al. (2006) encontraron que esas proteínas eran específicamente zeínas, y el grado de asociación entre el nivel de las mismas presente en el grano y el volumen de expansión resultó particularmente alto ($R^2 = 0,96$).

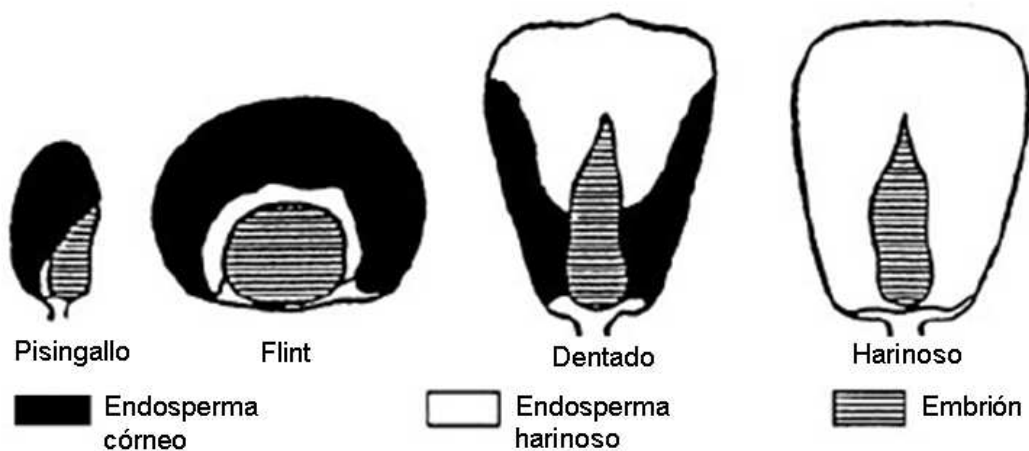


Figura 1.4: Esquema que muestra la distribución de los tipos de endospermas córneos y harinosos y el embrión en granos de tipo pisingallo, *flint*, dentado y harinoso. La figura fue extraída de Ziegler (2001).

El tamaño del grano es también importante, por razones obvias, ya que los granos de mayor tamaño producirán rosetas más grandes. Sin embargo, esto no quiere decir que a medida que aumenta el tamaño de grano el volumen de expansión —que equivale a la sumatoria de los volúmenes individuales de cada roseta— también aumente. En efecto, cuando se analiza la relación entre el volumen de expansión y el tamaño de los granos parece presentarse una situación de compromiso entre el número de rosetas y el tamaño individual de cada una de ellas. El volumen de expansión se incrementa al aumentar el tamaño de grano, pero sólo lo hace hasta alcanzar un tamaño de grano óptimo por encima del cual el volumen de expansión decrece debido al menor número de granos —rosetas, luego de la cocción— que contiene la muestra. En concordancia con esta idea, y pese a que las opiniones en cuanto a qué tamaño de grano es el que genera mayor volumen de expansión son diversas —Ceylan y Karababa (2002) reportaron que los granos de menor tamaño son los que más expanden—, la mayoría de los autores sostiene que son los granos de mediano tamaño los que maximizan el volumen de expansión (Song et al., 1991; Allred-Coyle et al., 2000; Gökmen, 2004; Ademiluyi y Mepba, 2009).

Soylu y Tekkanat (2007), estableciendo un *ranking* entre distintas características del grano que afectan al volumen de expansión, determinaron que éste era más influen-

ciado por el peso del grano, luego por el tamaño del grano y por último por el contenido de proteínas. Sin embargo, discernir cuál de todos estos factores es el de mayor impacto sobre el volumen de expansión de grano no es sencillo. Por ejemplo, datos obtenidos en condiciones de producción extensiva en Argentina han mostrado que un mismo genotipo de maíz dentado cultivado sin limitaciones de nitrógeno puede variar la concentración de proteína de los granos entre 6 y 12% dependiendo de las condiciones ambientales (Satorre et al., 1998). Por ello es esperable que la menor o mayor dependencia del volumen de expansión sobre el tamaño o el nivel de proteínas cambie con cada situación particular de crecimiento del cultivo.

Como se ha visto, las características del grano que afectan el volumen de expansión son numerosas, pero ¿cuáles de ellas pueden tener alguna relación con el crecimiento de las plantas y la disponibilidad de asimilados por grano? El grosor del pericarpio es muy dependiente del genotipo (Brewbaker et al., 1996), y es poco probable que su grosor o consistencia varíen con las condiciones de crecimiento del cultivo. La concentración de humedad del grano maduro dependerá exclusivamente del momento de cosecha y las posteriores labores de secado y almacenamiento de los granos. Entre los factores restantes, posiblemente los que más relación pueden tener con el volumen de expansión son el peso de grano y el nivel de proteína del grano. La relación entre el nivel de proteína en grano y el rendimiento del cultivo de trigo ha sido con frecuencia negativa (Anderson et al., 1998). Puesto que el número de granos es el principal componente del rendimiento, esta tendencia negativa entre rendimiento y calidad de grano sugiere que el nivel de proteína en grano está íntimamente ligado a la disponibilidad de asimilados por grano. En maíces dentados y colorados, varios trabajos documentan que el contenido de proteína en grano se ha visto incrementado luego de aumentos en la relación fuente-destino durante el llenado de granos (Uhart y Andrade, 1995; Borrás et al., 2002; Masagué et al., 2004; Tanaka et al., 2005). Debido a que la mayor parte del nitrógeno en el grano de maíz proviene de la removilización desde el tallo (Ta y Weiland, 1992), es probable que las condiciones de crecimiento del cultivo en torno a floración puedan tener un rol importante en la posterior deposición de proteínas en el grano durante el llenado. Sin embargo, se desconoce si aumentos en la disponibilidad de asimilados por grano en floración o en la fase lineal de llenado pueden tener algún efecto sobre el nivel de proteínas y la calidad de grano en maíces pisingallo.

En el Capítulo 3 de la presente tesis se abordará la generación de la calidad de grano en maíces dentados y pisingallos a través de un marco conceptual que considera la deposición de proteínas y, eventualmente, el volumen de expansión del grano como una función del crecimiento en biomasa aérea del cultivo por cada grano fijado en dos momentos distintos del período reproductivo.

1.4. Objetivos e hipótesis

1.4.1. Determinación del rendimiento y sus componentes

1. Objetivo: Analizar la determinación del número de granos por planta en genotipos dentados y pisingallos a partir del crecimiento por planta en torno a floración, la partición de ese crecimiento hacia espigas y la eficiencia en generar granos por cada unidad de biomasa de espigas.

Hipótesis: El número de granos fijados por planta dependerá de la cantidad de biomasa particionada hacia espigas alrededor de floración, sin diferencias, entre genotipos o tipos de endosperma, en el número de granos que se producen por unidad de crecimiento de espigas.

2. Objetivo: Estudiar la relación entre la tasa de crecimiento de planta alrededor de floración, la determinación del número de granos y la determinación del peso de grano en genotipos dentados y pisingallos.

Hipótesis: La tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración explicará las diferencias en peso de grano final, peso de grano potencial, máximo contenido de agua del grano y tasa de llenado entre genotipos dentados y pisingallos.

3. Objetivo: Investigar si el peso de grano de genotipos dentados y pisingallos responde en forma similar a fuertes reducciones de la relación fuente-destino durante el período de llenado efectivo.

Hipótesis: El peso de grano de maíces dentados y pisingallos responderá en una proporción similar ante cambios semejantes en la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo.

1.4.2. Determinación de la calidad de grano

1. Objetivo: Estudiar cómo el crecimiento de las plantas en torno a floración impacta sobre la deposición de proteína en granos de maíces dentados y pisingallos.

Hipótesis: Aumentos en la tasa de crecimiento de planta por grano en torno a floración incrementarán la concentración de proteínas del grano en ambos tipos de maíz.

2. Objetivo: Analizar la respuesta comparativa de la deposición de proteínas en grano entre maíces dentados y pisingallos ante cambios en el crecimiento de las plantas durante el llenado efectivo.

Hipótesis: El contenido de proteínas en grano de maíces dentados y pisingallos responderá en una proporción similar ante cambios semejantes en la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo.

3. Objetivo: Estudiar el efecto de cambios en el crecimiento de las plantas sobre la capacidad de expansión de los granos en maíces pisingallos.

Hipótesis: La tasa de crecimiento por planta por grano, tanto en torno a floración como durante el llenado efectivo, determinará la capacidad de expansión de grano en genotipos pisingallo a través de cambios en el peso de grano y su concentración y contenido de proteínas.

CAPÍTULO 2

DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES¹

2.1. Introducción

La determinación del rendimiento en maíz (*Zea mays* L.) es frecuentemente estudiada como una función del número de granos cosechados por unidad de área y el peso de grano promedio. La disección del rendimiento en caracteres secundarios, tal como la determinación del número de granos y la del peso de grano individual, ha conducido a las líneas de investigación a entender la relación del rendimiento con el crecimiento de las plantas en diferentes etapas del desarrollo reproductivo (Andrade et al., 1999, Borrás y Gambín, 2010). Los estudios que han relacionado al crecimiento de las plantas con el desarrollo reproductivo (i.e. número y peso de los granos formados) se han concentrado principalmente en maíces de tipo dentado. En el presente capítulo este análisis es expandido a genotipos pisingallo, enfocándose en posibles diferencias en la determinación de los componentes del rendimiento dentro de un conjunto de germoplasmas más diverso.

Es sabido que el número de granos por planta a cosecha (*NGP*) depende de la tasa de crecimiento de la planta alrededor de floración (TCP_{flo}) (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999). El número de granos que una planta establecerá a una determinada tasa de crecimiento por planta dependerá de la partición de asimilados a las espigas en desarrollo (Andrade et al., 1999). Una menor tasa de crecimiento de espigas, ya sea por menor tasa de crecimiento total de la planta o por menor partición de ese crecimiento a espigas, reducirá el número de granos fijados por planta. Por otra parte, Echarte y Tollenaar (2006) y D'Andrea et al. (2009) reportaron diferencias genotípicas en la fijación de granos por unidad de biomasa de espigas acumulada alrededor de floración. Los conocimientos en cuanto a la partición de biomasa a espigas en germoplasmas dentados se han incrementado de manera importante en los últimos años debido a su importancia para entender las bases fisiológicas del intervalo antesis-*silking*, como así también las interacciones genotipo \times ambiente que afectan a la formación del rendimiento de maíz (Edmeades et al., 1993; Echarte et al., 2004; Borrás et al., 2007). Sin embargo, pese a que se sabe que los maíces pisingallos son más prolíficos que los dentados (Ziegler, 2001), se desconoce qué tan eficientes son en la partición de biomasa a espigas o la eficiencia en fijar granos por unidad de biomasa de espigas.

¹Los contenidos de este capítulo corresponden a la publicación: Severini AD, Borrás L, Westgate ME, Cirilo AG (2011) Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize. *Field Crops Research* 120: 360–369.

El peso de grano en madurez fisiológica (*PG*) depende del peso de grano potencial, establecido tempranamente en el llenado de granos, y la capacidad de las plantas de proveer los asimilados necesarios durante el resto del llenado para alcanzar este potencial (Borrás y Westgate, 2006). Estudios recientes han mostrado que las relaciones hídricas del grano están íntimamente asociadas al *PG* potencial y al *PG* final, y que pueden ayudar a entender efectos genotípicos y ambientales sobre este componente del rendimiento. Durante la primera etapa del llenado de granos, llamada fase *lag*, el número de sitios donde se deposita el almidón es establecido (i.e. el número de células por endosperma y el número de gránulos de almidón por célula) (Reddy y Daynard, 1983; Jones et al., 1996). La acumulación de materia seca en los granos es casi nula durante esta etapa, pero la acumulación de agua es rápida, constituyendo la fuerza motriz de la expansión del endosperma e incrementando el tamaño potencial del grano. Luego, los granos continúan acumulando agua hasta aproximadamente la mitad del llenado, cuando alcanzan el máximo contenido de agua (*MCA*). Borrás et al. (2003) mostraron que el *MCA* es un predictor bastante confiable del *PG* potencial y que estaba linealmente relacionado con la tasa de crecimiento de los granos (*TCG*) en genotipos dentados creciendo bajo condiciones favorables. A medida que el llenado de granos avanza, los granos se van secando progresivamente y la concentración de humedad del grano (*CH*) provee una medida precisa del progreso del llenado hacia madurez fisiológica. La *CH* en madurez fisiológica parece ser bastante estable entre germoplasmas dentados (Gambín et al., 2007). Sin embargo, las variedades de maíz pisingallo frecuentemente maduran con niveles de *CH* menores que los de maíces dentados (Borrás y Westgate, 2006; Borrás et al., 2009). En qué medida estas diferencias de *CH* al momento de madurez fisiológica entre genotipos dentados y pisingallos están asociadas a diferencias en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado de granos en cada tipo de maíz es desconocido.

Las plantas ajustan su número de granos y su peso potencial de grano de acuerdo a las condiciones de crecimiento en torno a floración (Sadras, 2007; Gambín y Borrás, 2010). La íntima relación entre el *MCA* y la *TCG* con la disponibilidad de asimilados por grano durante la fase *lag* del llenado implica que la fuente disponible por grano temprano en el llenado es un determinante importante del establecimiento de la capacidad potencial de crecimiento de los granos —y en última instancia del *PG* (Borrás y Gambín, 2010)—. La tasa de crecimiento por planta por grano alrededor de floración ($TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$) ha sido utilizada como un estimador de la disponibilidad de asimilados por grano durante la fase *lag* (Gambín et al., 2006, 2008). Sin embargo, Kiniry et al. (1990) no encontraron respuesta del *PG* de genotipos pisingallo cuando el *NGP* fue reducido, y por ende la $TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$ fue incrementada, en torno a floración. Una mayor resistencia del pericarpio a la expansión del endosperma, resultando de un mayor grosor de este tejido (Tracy y Galinat, 1987) o un mayor contenido de unas proteínas estructurales llamadas extensinas que dan rigidez a las paredes celulares (Hood et al., 1991), características propias de los granos de maíces pisingallos, podrían limitar la respuesta del crecimiento en volumen del grano a cambios en la disponibilidad de asimilados temprano en el llenado. De ser así, su relación con el crecimiento de las plantas en torno a floración puede llegar a diferir de aquella observada en los granos de maíz dentado.

En el presente capítulo se evalúa cómo el *NGP*, el *PG* y los patrones de crecimiento de los granos son afectados por cambios en la tasa de crecimiento de las plantas en un conjunto contrastante de líneas endocriadas e híbridos comerciales de tipo de grano dentado y pisingallo. La hipótesis que se pone a prueba básicamente cuestiona, a través

de una serie de respuestas esperadas, si el patrón de partición de biomasa a estructuras reproductivas es similar entre genotipos dentados y pisingallos: (i) las posibles diferencias en *NGP* entre genotipos dependerán de la cantidad de biomasa particionada a espigas, sin diferencias en el número de granos por unidad de biomasa de espigas; (ii) la *TCP* en torno a floración por grano explicará las diferencias en *PG*, *MCA* y *TCG* entre todos los genotipos; y (iii) genotipos dentados y pisingallos reducirán su *PG* final en una proporción similar cuando la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo es reducida en niveles semejantes.

2.2. Materiales y métodos

Se realizaron dos experimentos a campo (Exps. I y II) en Iowa State University (Ames, Iowa, EEUU) durante 2007 y un tercer estudio (Exp. III) en INTA Pergamino (Pergamino, Bs. As., Argentina) durante la campaña 2007/2008. En los Exps. I y II se utilizó un conjunto de líneas públicas endocriadas que fueron seleccionadas por *PG* diverso y patrones de crecimiento de granos en un *screening* previo (Borrás et al., 2009). Se procuró, además, que los genotipos elegidos tengan similar duración de ciclo entre siembra y antesis. Los genotipos seleccionados fueron: R18 (tamaño de planta pequeño, altamente prolífico, ca. 100 mg grano⁻¹, pisingallo), IDS69 (tamaño de planta pequeño, ca. 120 mg grano⁻¹, pisingallo), IDS91 (tamaño de planta mediano, ca. 120 mg grano⁻¹, pisingallo), B73 (tamaño de planta grande, ca. 270 mg grano⁻¹, dentado), Mo17 (tamaño de planta grande, ca. 310 mg grano⁻¹, dentado), N209 (tamaño de planta medio, ca. 270 mg grano⁻¹, dentado). En el Exp. II los genotipos fueron seis líneas endocriadas pisingallos (95:2, IDS69, IDS91, R18, R-28-2 y R-53-1) y dos dentadas (B73 y N209). Una descripción completa de todos estos genotipos puede ser encontrada en <http://www.ars-grin.gov> (verificado el 18 de Mayo de 2011). Pese a que no fueron específicamente seleccionados ni desarrollados como líneas endocriadas de maíz pisingallo con la finalidad de producir híbridos pisingallos comerciales, los genotipos R18, R-28-2 y R-53-1 serán considerados de tipo pisingallo, ya que producen rosetas de maíz al calentarse sus granos. En el Exp. III se usaron tres híbridos comerciales disponibles en Argentina. Dos de ellos fueron pisingallos (P625 y P802, Agricultural Alumni Seed Improvement Association Inc.) y el restante fue dentado (AW190, Monsanto Argentina, 2008), todos ellos con similar duración de ciclo entre la siembra y la antesis. Los Exps. I y III se condujeron con el fin de evaluar el efecto de cambios en el crecimiento de las plantas sobre el *NGP*, el *PG* y los patrones de crecimiento de los granos. El Exp. II fue diseñado sólo para comparar distintos genotipos creciendo a una misma densidad de siembra (9 pl m⁻²).

Los tratamientos en el Exp. I consistieron en una combinación factorial de (i) genotipos, (ii) dos densidades de siembra (3 y 9 pl m⁻²), (iii) un tratamiento de defoliación del 75% del área foliar de cada planta, aplicada al comienzo del llenado efectivo de los granos (i.e. a los 17 días desde el día de antesis del 50% del stand de plantas (DDA)), y (iv) un tratamiento control en cada densidad de siembra. Por su parte, el Exp. III fue sembrado a una densidad de 9 pl m⁻² y consistió de cinco tratamientos diseñados para modificar el crecimiento de las plantas: (i) una defoliación del 75% del área foliar de cada planta aplicada ca. 15 días antes de la fecha de antesis del 50% del stand de plantas (DAA), (ii) un raleo del 50% del stand de plantas a los 15 DAA, (iii) una defoliación del 75% del área foliar de cada planta a los 17 DDA, (iv) un raleo del 50% del stand de

plantas a los 17 DDA, y (v) un tratamiento control en el cual la integridad del canopeo permaneció inalterada (i.e. sin remoción de hojas y sin remoción de plantas). Los tratamientos de defoliación consistieron en la remoción de todas las hojas presentes en cada planta exceptuando las 3 hojas superiores. Los tratamientos de raleo consistieron en la eliminación de una planta de por medio en cada surco de siembra. Tanto los tratamientos de alta densidad de siembra (9 pl m^{-2} en el Exp. I) como los de defoliación (Exps. I y III) se efectuaron con la intención de reducir la *TCP*. Los tratamientos de baja densidad de siembra (3 pl m^{-2} en el Exp. I) como los de raleo del stand de plantas (Exp. III) fueron realizados con la intención de incrementar la *TCP*, tanto en torno a floración como durante el llenado efectivo. Los Exps. I y II fueron sembrados el 11 y el 25 de mayo de 2007, respectivamente, en un diseño en bloques completos aleatorizados con tres repeticiones. El Exp. III fue sembrado el 5 de octubre de 2007 en un diseño en parcelas divididas con tres repeticiones dispuestas en bloques, en las cuales los tratamientos fueron las parcelas principales y los genotipos las subparcelas. En el Exp. I cada parcela consistió en 6 (alta densidad) u 8 surcos (baja densidad) de 5,5 m de largo y separados 0,76 m entre sí. En el Exp. II las dimensiones de cada parcela fueron las mismas que en el Exp. I, salvo que todas fueron de 6 surcos. En el Exp. III las parcelas contaron con 5 (tratamientos control y de defoliación) o 7 surcos (tratamientos de raleo) de 7 m de largo y con una separación de 0,7 m entre sí. En todos los casos, las parcelas fueron sembradas con semilla adicional y luego las plántulas sobrantes fueron raleadas en el estado de 3 hojas desplegadas para alcanzar la densidad de plantas correspondiente a cada tratamiento. Los Exps. I y II fueron realizados en seco, pero las lluvias durante la estación de crecimiento fueron suficientes y las plantas no mostraron signos de estrés hídrico. En el Exp. III la provisión de agua fue realizada por medio de un equipo de aspersión de pivot central que mantuvo al suelo siempre cerca de capacidad de campo. Previo a la siembra, en los Exps. I y II se aplicaron al suelo 110 kg N ha^{-1} . En el Exp. III se aplicaron al suelo 200 kg N ha^{-1} , la primera mitad al momento de 4 hojas desplegadas y la segunda ca. 20 días antes de antesis. Las plagas, enfermedades y malezas fueron controladas en todos los experimentos.

A través de todo el desarrollo de los granos se midieron el peso seco y el contenido de agua a nivel de grano individual, comenzando a los 10 días desde la fecha de 50% *silking* y continuando hasta que los granos alcanzaron ca. 20% de humedad, siguiendo las indicaciones detalladas en Borrás et al. (2003). Las fechas de *silking* fueron registradas individualmente en 10 (Exp. I, baja densidad) ó 20 plantas marcadas por parcela (en alta densidad del Exp. I, y Exps. II y III), las que luego se utilizaron para los muestreos sucesivos. Una de estas plantas por cada parcela fue muestreada cada 3–5 días entre las horas 8 y 10 a. m. En cada muestreo, la espiga apical junto con sus chalas fue cosechada, colocada de inmediato dentro de una bolsa plástica hermética y luego transportada al laboratorio. Dentro de una caja de acrílico con atmósfera saturada de humedad se quitaron 15 granos de cada espiga, ubicados entre las posiciones florales 10–15 contando desde la base del raquis (Fig. 2.1). El peso fresco de los granos fue determinado inmediatamente después de la extracción, y el peso seco de granos de la misma muestra fue determinado luego de 96 horas de secado en una estufa eléctrica con circulación forzada de aire a $65 \text{ }^{\circ}\text{C}$. El peso fresco y el peso seco de granos fueron utilizados para calcular el contenido de agua por grano (mg grano^{-1}) y la concentración de humedad del grano (*CH*; medido como porcentaje del peso fresco).

La tasa y la duración total del llenado de granos fueron determinadas para cada combinación de genotipo \times tratamiento \times repetición, ajustando un modelo lineal-*plateau*

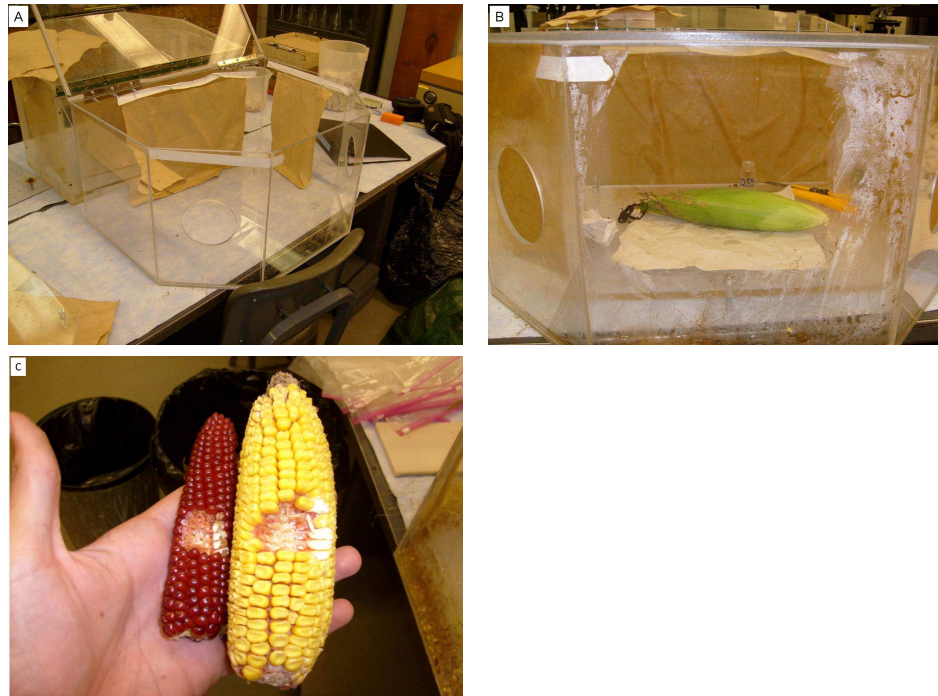


Figura 2.1: Caja de acrílico empleada para extraer granos de maíz sin perder su humedad. Caja de acrílico abierta (A) o cerrada, con su atmósfera interna saturada de humedad (B). Espigas de maíz de dos genotipos de peso y tipo de grano contrastantes (izquierda, R18; derecha, N209) luego de la extracción de 15 granos ubicados entre las posiciones florales 10–15, contando desde la base del raquis (C).

para cada combinación (ecuaciones (2.1) y (2.2)) siguiendo la metodología empleada por Borrás et al. (2003):

$$PG = a + b TT, \text{ para } 250 < TT \leq c \quad (2.1)$$

$$PG = a + b c, \text{ para } TT > c \quad (2.2)$$

donde PG es el peso seco de grano (mg grano^{-1}), TT es el tiempo térmico medido desde la fecha de *silking* de la planta marcada correspondiente ($^{\circ}\text{Cd}$), a es la ordenada al origen (mg grano^{-1}), b es la tasa de crecimiento de los granos durante la fase de llenado efectivo ($\text{mg grano}^{-1} \text{ } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), y c es la duración total del llenado de granos ($^{\circ}\text{Cd}$). Los valores diarios de tiempo térmico en el llenado fueron calculados usando una temperatura base de $0 \text{ } ^{\circ}\text{C}$ (Muchow, 1990; Borrás et al., 2009). La temperatura media diaria del aire fue calculada como el promedio de temperaturas medidas a una frecuencia horaria con una estación meteorológica ubicada cerca de los experimentos. Las muestras de peso seco de grano correspondientes a la fase *lag* de llenado (menos de $250 \text{ } ^{\circ}\text{Cd}$) no fueron tomadas en consideración para ajustar los modelos lineal-*plateau*. Estos modelos fueron ajustados por medio de las rutinas de optimización iterativas incluidas en el programa Table Curve V 3.0 (Jandel Scientific, 1991). Los valores de R^2 de estos modelos estuvieron entre 0,55–0,98.

El máximo contenido de agua del grano (MCA) fue determinado para cada combinación de genotipo \times tratamiento \times repetición ajustando un modelo curvilíneo (ecuación (2.3)) de acuerdo a la metodología de Borrás et al. (2009):

$$CA = d + e TT + f TT^{1.5} + g TT^2 \quad (2.3)$$

donde CA es el contenido de agua del grano (mg grano^{-1}), TT es el tiempo térmico desde la fecha de *silking* de la planta correspondiente ($^{\circ}\text{Cd}$), y d , e , f y g son parámetros del modelo. Este modelo curvilíneo fue ajustado por medio de las rutinas de optimización iterativas incluidas en el programa Table Curve V 3.0 (Jandel Scientific, 1991). Los valores de R^2 de estos modelos estuvieron entre 0,65–0,99.

La concentración de humedad del grano (CH) al momento de madurez fisiológica fue determinada ajustando un modelo lineal-plateau que relacionó el peso seco del grano (variable dependiente) y la concentración de humedad del grano (ecuaciones (2.4) y (2.5)) (Jandel Scientific, 1991), de acuerdo a Borrás et al. (2009):

$$PG = h - i CH, \text{ para } CH \geq j \quad (2.4)$$

$$PG = h - i j, \text{ para } CH < j \quad (2.5)$$

donde PG es el peso seco de grano (mg grano^{-1}), CH es la concentración de humedad del grano (%), h es la ordenada al origen (mg grano^{-1}), i es la tasa de disminución de la humedad de grano por cada unidad de aumento en PG durante el llenado de granos, y j es la CH crítica a la cual los granos alcanzan madurez fisiológica (%). Este modelo fue ajustado para cada combinación de genotipo \times tratamiento \times repetición. Los valores de R^2 de los modelos estuvieron dentro del rango 0,68–0,98.

El peso de grano potencial (PGP) para cada combinación de genotipo \times tratamiento \times repetición fue calculado de acuerdo a la metodología detallada por Borrás y Westgate (2006). Esto consistió, brevemente, en la siguiente secuencia de cálculos:

1. predecir el máximo contenido de agua del grano (MCA) calculando en qué porcentaje de dicho máximo ($\%MCA$) se encuentra el grano al momento en que la concentración de humedad es 70–80% (i.e. fines de la fase *lag*):

- a) introducir el valor de concentración de humedad del grano (CH) en la ecuación (2.6)

$$\%MCA = -6,74 + 0,47 \times CH^{1,5} - 5,26 \times 10^{-4} \times CH^3 \quad (2.6)$$

- b) con el dato de $\%MCA$ obtenido y el dato de contenido de agua del grano (CA) en ese preciso instante del llenado, calcular el MCA por medio de la ecuación (2.7)

$$MCA = \frac{CA}{\%MCA} \times 100 \quad (2.7)$$

2. calcular el PGP introduciendo el valor obtenido de MCA en la ecuación (2.8):

$$PGP = 98,7 + 0,88 \times MCA \quad (2.8)$$

La biomasa aérea de la plantas fue estimada en los momentos de pre- y postfloración, utilizando una metodología no destructiva basada en modelos alométricos entre variables morfométricas y biomasa aérea por planta (Vega et al., 2001; Gambín et al., 2008). Por medio de esta aproximación fue posible cuantificar la biomasa a nivel de planta individual, lo que además aseguró una estimación más certera del peso seco de las plantas marcadas que permanecieron en el campo hasta madurez fisiológica. La medición de prefloración se efectuó cuando las plantas contaban con 5 hojas aún por expandir (i.e. ca. 15 días antes de antesis), al mismo momento que los tratamientos de raleo fueron realizados en el Exp. III. La medición de biomasa en postfloración fue tomada a los 14 DDA. Los modelos alométricos fueron construidos con 18 plantas adicionales por cada combinación de genotipo \times tratamiento (6 plantas por repetición en los Exps. I y III) o 9 plantas por genotipo (3 plantas por repetición en el Exp. II). El modelo alométrico en prefloración estuvo basado en la regresión lineal entre el peso seco de cada planta y su volumen de tallo. El volumen del tallo (V) fue calculado a partir de la altura de las plantas (H , desde la superficie del suelo hasta la lígula de la última hoja expandida) y el diámetro máximo del primer entrenudo desde la base del tallo (D_{tallo}), según la ecuación (2.9).

$$V = \frac{D_{tallo}^2}{4} \times \pi \times H \quad (2.9)$$

Los valores de R^2 de estos modelos estuvieron dentro del rango 0,51–0,97. El modelo postfloración estuvo basado en el volumen del tallo y el diámetro máximo de cada espiga que alcanzó *silking* al momento de la medición (D_{esp}), y fue ajustado por medio de regresión lineal múltiple. Los valores de R^2 de estos modelos estuvieron dentro del rango 0,67–0,99. A su vez, los valores de D_{esp} fueron utilizados para predecir la biomasa de espigas individuales a los 14 DDA (*be14DDA*) por medio del ajuste de modelos polinómicos de segundo grado (ecuación (2.10)).

$$be14DDA = k D_{esp}^2 + l D_{esp} + m \quad (2.10)$$

donde k , l y m son sólo parámetros del modelo. Para construir estos modelos se utilizaron todas las espigas provenientes de las plantas cortadas para construir los modelos, sin discernir entre espigas apicales o sub-apicales. Los valores de R^2 de estos modelos estuvieron dentro del rango 0,78–0,94. Luego, la biomasa de espigas por planta a los 14 DDA (*BE14DDA*) fue calculada como la sumatoria dentro de cada planta de las biomásas de espigas individuales predichas por estos modelos.

Estos modelos pre- y postfloración fueron usados para estimar la biomasa aérea de 15 (Exp. I), 10 (Exp. II) ó 20 plantas por cada parcela (Exp. III) que permanecieron en el campo hasta alcanzar madurez fisiológica y fueron seleccionadas como un conjunto de plantas consecutivas dentro de un surco de cada parcela. Al momento de madurez fisiológica (definida como 75 % de línea de leche del grano; Hunter et al., 1991) estas plantas fueron cortadas al ras del suelo y sobre ellas se midió el número de granos por planta y el peso de grano individual, tomando 15 granos de las posiciones florales 10–15 desde la base del raquis de la espiga apical (Fig. 2.1C). La materia seca aérea de cada planta fue medida luego de secarlas en una estufa con circulación forzada de aire a 65 °C por un plazo de al menos 15 días.

La tasa de crecimiento por planta alrededor de floración ($\text{mg pl}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) fue calculada como el cociente entre el crecimiento de cada planta desde pre- hasta postflo-

ración y el tiempo térmico acumulado entre las fechas de muestreo. Este tiempo térmico fue calculado tomando 8 °C como temperatura base (Ritchie y NeSmith, 1991). La tasa de crecimiento por planta por grano alrededor de floración fue calculada como el cociente entre la tasa previamente descrita y el número de granos por planta a cosecha. La tasa de crecimiento por planta durante el llenado efectivo fue calculada como el cociente entre el crecimiento de cada planta entre postfloración y madurez fisiológica y el tiempo térmico acumulado durante este período, usando 0 °C como temperatura base (Muchow, 1990; Gambín et al., 2006). La tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo fue calculada como el cociente entre la tasa de crecimiento por planta en esta etapa y el número de granos por planta a cosecha.

2.3. Resultados

2.3.1. Tasa de crecimiento por planta alrededor de floración, crecimiento de espigas y número de granos por planta

Se observó una diferencia amplia y significativa ($p < 0,001$) en la TCP en torno a floración (TCP_{flo}) entre los genotipos evaluados en este estudio (Tabla 2.1). También existió una tendencia de los genotipos dentados a crecer más rápido que los pisingallos. Tal como se esperaba, al reducir la densidad de siembra (Exp. I) o efectuar raleos en prefloración (Exp. III) la TCP en torno a floración fue incrementada. Asimismo, la defoliación en prefloración (Exp. III) redujo significativamente la TCP_{flo} . Se detectaron interacciones genotipo \times tratamiento significativas ($p < 0,01$) en todos los experimentos, ya que, ante los tratamientos de raleo, defoliación o densidad de siembra, los genotipos dentados mostraron más respuesta en su TCP_{flo} que los pisingallos (Tabla 2.1).

Existieron diferencias en la biomasa de espigas a los 14 días desde anthesis ($BE14DDA$) (Tabla 2.1) donde los genotipos dentados mostraron mayores valores que los pisingallos. A una densidad de 9 pl m⁻², por ejemplo, las líneas endocriadas B73 y N209 mostraron los mayores valores de $BE14DDA$ en los Exps. I y III. En el Exp. III la mayor $BE14DDA$ fue observada en el híbrido dentado AW190. De la misma manera que se observó con la TCP_{flo} , al reducir la densidad de siembra (Exp. I) y al efectuar raleos del stand de plantas (Exp. III) la $BE14DDA$ aumentó. Al defoliar parcialmente el canopeo antes de floración (Exp. III) la $BE14DDA$ disminuyó. Estas diferencias entre genotipos y tratamientos fueron altamente significativas ($p < 0,001$) en la mayoría de los casos (Tabla 2.1).

El número de granos por planta (NGP) difirió significativamente entre genotipos (Tabla 2.1). La línea pisingallo R18 mostró el mayor número de granos por planta en ambos experimentos comparados a la misma densidad de siembra. A pesar de que se detectó una interacción genotipo \times tratamiento en los Exps. I y III, la tendencia general fue un incremento en el NGP en respuesta a una menor densidad de siembra (Exp. I) y al raleo en prefloración (Exp. III). Asimismo la respuesta general fue de menos granos por planta ante la defoliación en prefloración (Exp. III). Pese a la interacción genotipo \times densidad observada, no existió una tendencia que muestre respuestas diferentes entre genotipos dentados y pisingallos.

Existió una relación positiva entre el NGP a madurez fisiológica y la TCP_{flo} (Fig. 2.2A). Se observaron diferencias genotípicas en el número de granos por unidad

Tabla 2.1: Número de granos por planta en madurez fisiológica (NGP), tasa de crecimiento por planta en torno a floración (TCP_{flo}), biomasa de espigas por planta a los 14 días desde antesis ($BE14DDA$), y eficiencia en la fijación de granos por unidad de $BE14DDA$ ($NGP (BE14DDA)^{-1}$) para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los tres experimentos (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). *ns* = no significativo.

Experimento	Tipo de grano	Genotipo	Densidad (pl m ⁻²)	Tratamiento	NGP (pl ⁻¹)	TCP_{flo} (mg pl ⁻¹ °Cd ⁻¹)	$BE14DDA$ (g)	$NGP (BE14DDA)^{-1}$ (g ⁻¹)
I	D	B73	3	Control	741	394	37,8	20,1
				Def+17	616	399	36,2	17,3
				Control	408	191	12,5	32,3
				Def+17	420	195	13,4	31,9
		Mo17	3	Control	435	312	16,9	25,7
				Def+17	396	325	17,3	24,1
				Control	328	183	6,7	52,9
				Def+17	296	177	6,0	56,0
		N209	3	Control	796	354	38,6	21,9
				Def+17	698	332	37,2	18,2
				Control	419	161	16,1	27,6
				Def+17	347	158	14,4	25,2
	P	IDS69	3	Control	367	174	15,0	25,5
				Def+17	357	174	14,1	26,9
				Control	311	144	9,6	35,3
				Def+17	287	150	8,9	34,9
		IDS91	3	Control	394	230	15,0	27,8
				Def+17	374	223	15,0	26,7
				Control	327	163	7,8	47,0
				Def+17	235	132	4,8	54,4
		R18	3	Control	845	194	14,8	53,2
				Def+17	772	183	16,0	49,3
				Control	567	142	8,2	62,7
				Def+17	445	110	5,7	85,9
		Gen (G)		***	***	***	***	
		Den (D)		***	***	***	***	
		Trat (T)		*** (35) ^a	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		G×D		*** (85)	*** (25)	*** (3,4)	***	
		G×T		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
		D×T		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	
		G×D×T		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	* (9,4)	
II	D	B73	9		450	242	24,4	19,3
		N209			371	208	20,3	18,9
	P	95:2			295	198	13,1	22,9
		IDS69			291	146	7,8	40,8
		IDS91			327	183	13,6	25,5
		R18			506	139	10,7	49,4
		R-28-2			391	129	16,6	31,7
		R-53-1			453	130	16,2	29,2
		G			** (100)	*** (26)	*** (3,5)	*** (7,1)
	III	D	AW190	9	Control	560	269	21,2
Def-15					391	190	12,3	41,5
Ral-15					917	409	43,8	21,9
Def+17					486	247	19,1	34,0
Ral+17					600	267	22,4	28,5
Control					465	174	19,4	24,9
Def-15					366	138	12,8	30,4
Ral-15					503	272	36,1	14,2
P		P625	9	Control	415	166	18,3	24,5
				Def+17	472	165	19,7	28,5
				Control	449	183	18,0	27,7
				Def-15	392	140	12,1	39,5
				Ral-15	555	253	26,0	23,2
				Def+17	409	166	17,2	27,6
				Ral+17	463	183	18,5	26,7
					T			***
		G			***	***	***	* (4,7)
		T×G			*** (50)	*** (22)	*** (4,3)	<i>ns</i>

de TCP en torno a floración. La mayor eficiencia en la fijación de granos por unidad de TCP_{flo} fue la de la línea endocriada R18.

En un intento de explicar diferencias en el número de granos por planta entre genotipos, se examinó la relación entre la $BE14DDA$ y la TCP_{flo} como un indicador de la partición de biomasa necesaria para la determinación del NGP (Fig. 2.2B). En general, los genotipos y tratamientos con mayor NGP y más vigorosa TCP_{flo} también tuvieron mayor crecimiento de espigas en torno a floración. Puesto que el crecimiento de las plantas es conducido por la captura y el uso de recursos, se utiliza el término "eficiencia de fijación de granos" al referirse al establecimiento de granos por unidad de biomasa de espigas a los 14 DDA. Las condiciones de crecimiento que alteraron la TCP_{flo} revelaron que la eficiencia de fijación de granos por unidad de biomasa de espigas a los 14 DDA no fue constante para cada genotipo, sino que fue modificada por los tratamientos (Tabla 2.1). La eficiencia fue mayor a menores TCP_{flo} , tanto en el Exp. I como en el III. Además, hubo una interacción genotipo \times densidad \times tratamiento en el Exp. I ($p < 0,05$), en la que el genotipo R18 fue más eficiente en establecer granos por unidad de $BE14DDA$. Es notorio que este genotipo haya sido el único pisingallo que se aparta de la relación general que los maíces de este tipo muestran entre la TCP_{flo} y el NGP (Fig. 2.2A). Luego, cuando se analiza la relación entre la TCP_{flo} y la $BE14DDA$, el genotipo en cuestión vuelve a estar dentro del patrón general (Fig. 2.2B). Esto indica que la mayor eficiencia de fijación de granos por unidad de TCP_{flo} que mostró el genotipo pisingallo R18 no fue debida a una mayor partición de biomasa a espigas en torno a anthesis, sino a una mayor eficiencia de fijación de granos por unidad de crecimiento de espigas (Fig. 2.2C). Esta mayor eficiencia en la fijación de granos por unidad de biomasa de espigas se hizo evidente tanto en el Exp. I como en el II (Fig. 2.2C; Tabla 2.1), y no fue observada en ninguno de los pisingallos restantes.

Las diferencias en la eficiencia de fijación de granos por unidad de biomasa de espigas fueron analizadas usando datos provenientes de plantas individuales, lo que suministró un mayor rango explorado de biomasa de espigas a los 14 DDA. Este análisis mostró que (i) los genotipos dentados AW190, B73 y N209 mostraron un patrón de respuesta similar, (ii) los híbridos pisingallos P625 y P802 se caracterizaron por alcanzar su máximo NGP a bajos valores de $BE14DDA$, (iii) R18 tuvo una mayor eficiencia para fijar granos por unidad de biomasa de espigas que cualquier otro genotipo, y (iv) la relación entre el NGP y la biomasa de espigas fue curvilínea, es decir que la eficiencia de fijación de granos no fue constante (Fig. 2.3). Este patrón de respuesta curvilínea entre el NGP y la $BE14DDA$ está de acuerdo con la mayor eficiencia de establecimiento de granos observada en los tratamientos de reducción de la TCP_{flo} (Tabla 2.1).

2.3.2. Peso de grano individual y sus patrones de crecimiento

Los genotipos difirieron significativamente en su PG individual a madurez ($p < 0,001$, Tabla 2.2). Se detectaron interacciones genotipo \times densidad y genotipo \times tratamiento de fuente significativas para PG en los Exps. I y III. Analizando estas interacciones se observó que al incrementar la TCP_{flo} el PG sólo aumentó en los dentados. Por ejemplo, al reducir la densidad de siembra en el Exp. I se incrementó el PG en Mo17 y N209, y al ralea en pre-floración en el Exp. III se incrementó el PG sólo en AW190. Al reducir la TCP_{flo} el PG se redujo en Mo17, N209 y P802. En general, el PG de los genotipos pisingallo fue menos afectado por cambios en la TCP_{flo} que el de los genotipos dentados.

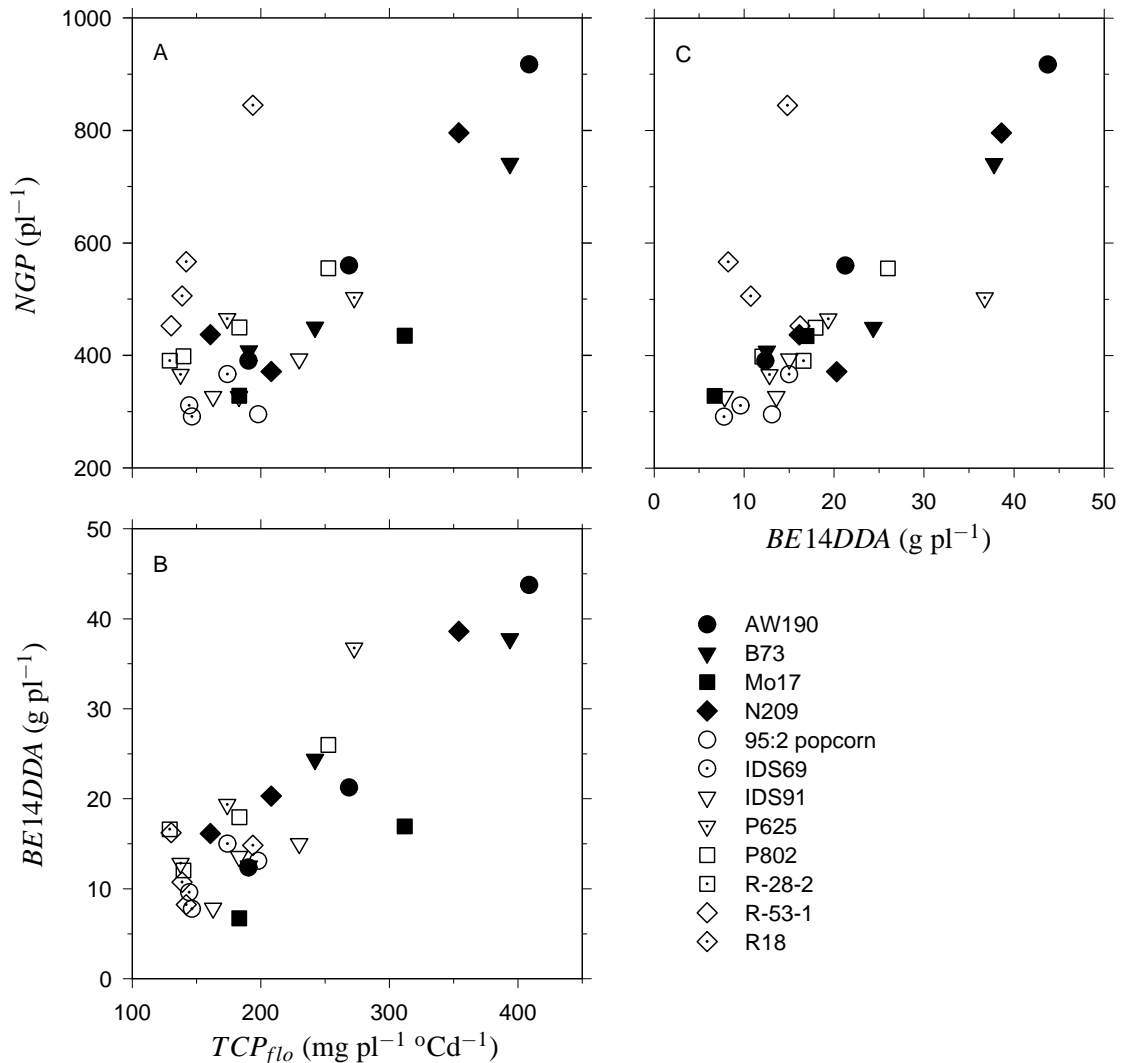


Figura 2.2: Número de granos por planta en madurez fisiológica (NGP) (A) y biomasa de espigas por planta a los 14 días desde 50% antesis ($BE14DDA$) (B) en función de la tasa de crecimiento por planta en torno a floración (TCP_{flo}), y NGP en función de la $BE14DDA$ (C), para todos los genotipos empleados en los Exps. I, II y III (símbolos negros: dentados, símbolos claros: pisingallos), en los tratamientos sin limitaciones (i.e. sin defoliaciones) ni mejoras (i.e. sin raleos del stand de plantas) durante el llenado efectivo. La $BE14DDA$ fue calculada sumando las biomásas individuales de todas las espigas que presentaron *silking* a los 14 días desde 50% antesis. Cada dato representa el promedio de 45 (B73, Mo17, N209, 95:2, IDS69, IDS91, R-28-2, R-53-1 y R18) o 60 (AW190, P625 y P802) datos obtenidos de plantas individuales.

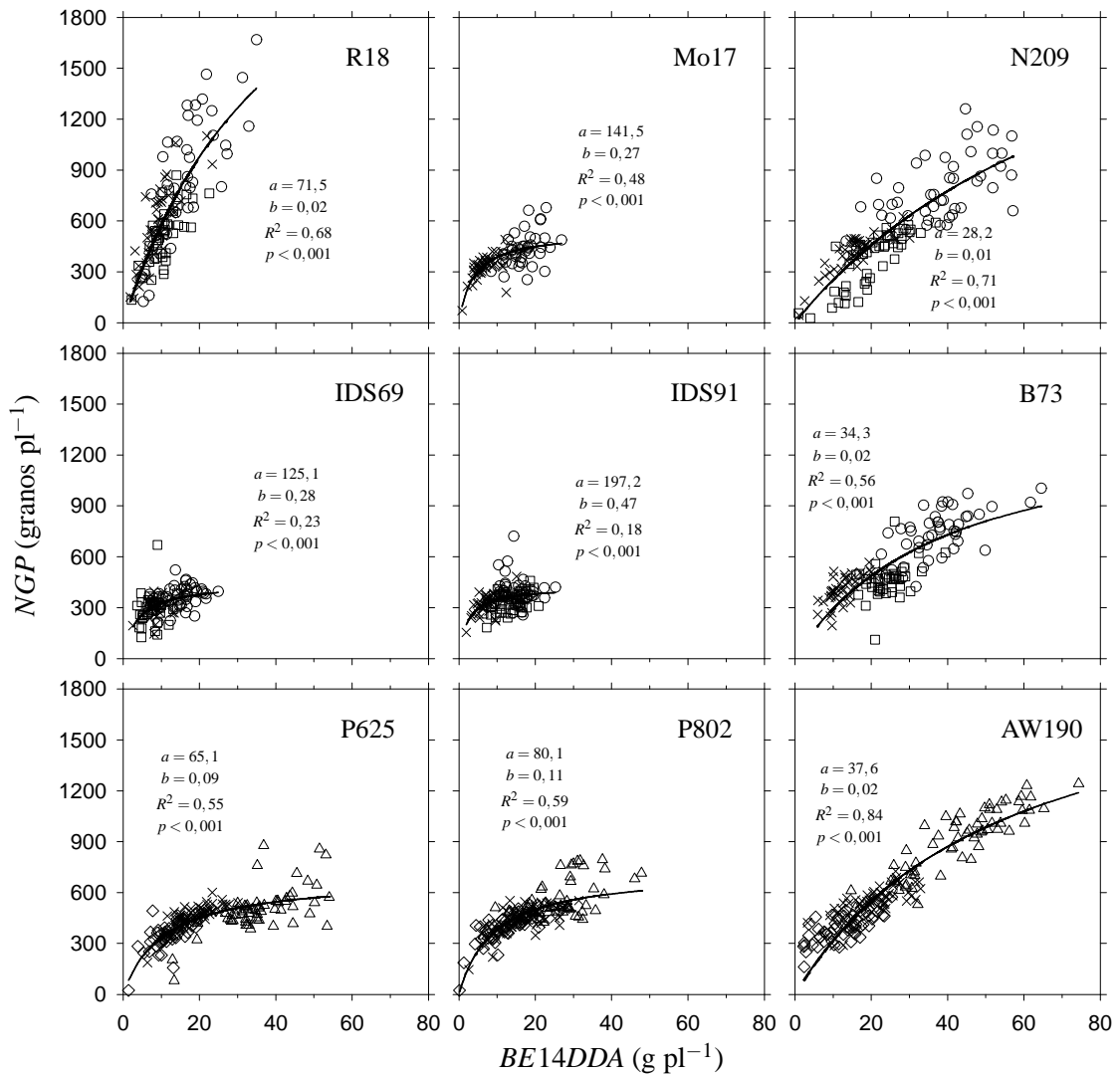


Figura 2.3: Número de granos por planta (NGP) en función de la biomasa de espigas por planta a los 14 días luego de antesis ($BE14DDA$) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I, II y III. Símbolos: densidad de siembra de 3 (\circ) ó 9 $pl\ m^{-2}$ (\times), datos provenientes del Exp. II (\square), tratamiento de raleo (\triangle) o de defoliación (\diamond) en pre-floración. Para cada planta, la $BE14DDA$ fue calculada sumando las biomásas individuales de cada espiga que presentaba *silking* al momento de la medición. La curva en cada gráfico representa el ajuste por mínimos cuadrados de la ecuación $NGP = (a \times BE14DDA)/(1 + b \times BE14DDA)$, donde a y b son parámetros que representan, respectivamente, la pendiente inicial y la curvatura de la función. La figura no incluye datos de parcelas con tratamientos de modificación de fuente durante el llenado efectivo.

Tabla 2.2: Tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano $^{-1}$) y durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano $^{-1}$), peso de grano en madurez fisiológica (PG) y rendimiento por planta para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los tres experimentos (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). *ns* = no significativo.

Experimento	Tipo de grano	Genotipo	Densidad (pl m $^{-2}$)	Tratamiento	TCP_{flo} grano $^{-1}$ (mg pl $^{-1}$ °Cd $^{-1}$ grano $^{-1}$)	TCP_{lle} grano $^{-1}$ (mg grano $^{-1}$)	PG (mg grano $^{-1}$)	Rendimiento (g pl $^{-1}$)		
I	D	B73	3	Control	0,540	0,365	233	149,0		
				Def +17	0,671	0,013	177	89,3		
				9	Control	0,488	0,388	228	78,4	
					Def +17	0,470	0,066	151	52,3	
			Mo17	3	Control	0,741	0,455	328	117,1	
					Def +17	0,843	0,052	244	74,3	
			9	Control	0,583	0,347	271	76,2		
				Def +17	0,612	0,004	181	41,6		
			N209	3	Control	0,464	0,369	229	154,0	
					Def +17	0,505	0,070	143	78,7	
				9	Control	0,409	0,294	193	69,7	
					Def +17	0,570	-0,157	123	36,6	
	P		IDS69	3	Control	0,487	0,351	115	35,9	
					Def +17	0,498	-0,004	101	30,6	
				9	Control	0,485	0,238	116	30,3	
					Def +17	0,583	-0,228	97	23,2	
			IDS91	3	Control	0,603	0,313	125	45,3	
					Def +17	0,609	-0,112	114	36,5	
				9	Control	0,505	0,203	135	36,8	
					Def +17	0,672	-0,272	107	20,8	
				R18	3	Control	0,275	0,198	104	70,4
						Def +17	0,258	0,047	93	53,5
					9	Control	0,319	0,094	98	43,4
						Def +17	0,298	-0,044	85	28,7
		Gen (G)		***	***	***	***			
		Den (D)		*	***	***	***			
		Trat (T)		** (0,041) ^a	***	***	***			
		G×D		** (0,099)	* (0,097)	*** (11)	***			
		G×T		<i>ns</i>	** (0,097)	*** (11)	***			
		D×T		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**			
		G×D×T		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	** (14,6)			
II	D	B73	9		0,583	0,546	234	97,1		
		N209			0,701	0,737	247	77,8		
	P	95:2		0,705	0,640	127	33,1			
		IDS69		0,545	0,290	122	29,8			
		IDS91		0,575	0,308	133	38,5			
		R18		0,298	0,220	96	42,1			
		R-28-2		0,544	0,479	112	42,5			
		R-53-1		0,300	0,643	115	44,7			
		G		<i>ns</i>	<i>ns</i>	*** (27)	*** (17,1)			
	III	D	AW190	9	Control	0,483	0,202	269	132,4	
Def -15					0,491	0,102	226	75,8		
Ral -15					0,453	0,256	293	231,2		
Def +17					0,504	0,155	198	84,3		
Ral +17					0,447	0,346	307	160,2		
					0,378	0,173	144	60,8		
P		P625			Def -15	0,399	0,062	129	43,3	
					Ral -15	0,589	0,165	157	71,3	
					Def +17	0,411	0,127	128	47,7	
					Ral +17	0,362	0,203	142	61,2	
						0,412	0,152	162	66,8	
						0,376	0,090	143	51,1	
		P802			Ral -15	0,466	0,195	177	88,9	
					Def +17	0,408	0,109	123	46,1	
					Ral +17	0,395	0,139	157	66,9	
			T		***	** (0,065)	***	***		
			G		***	*** (0,036)	***	***		
			T×G		*** (0,062)	<i>ns</i>	*** (17)	*** (7,3)		

Las diferencias en *PG* entre dentados y pisingallos fueron una consecuencia de cambios en la tasa de crecimiento de los granos (*TCG*) y de la duración del llenado. (Tabla 2.3). Los granos de los pisingallos fueron más pequeños por tener una *TCG* más lenta y una duración de llenado más corta que los dentados. Los tratamientos impuestos para modificar la *TCP* en torno a floración (densidad de siembra en el Exp. I y tratamientos de defoliación o raleo en pre-floración del Exp. III) no tuvieron un efecto significativo sobre la *TCG* (Tabla 2.3).

Existieron diferencias genotípicas significativas ($p < 0,001$) en el máximo contenido de agua del grano (*MCA*) (Tabla 2.3), donde los genotipos dentados mostraron valores más altos que los pisingallos. También se observaron diferencias en el *MCA* entre densidades de siembra y tratamientos en ambos experimentos. La densidad baja (Exp. I) y el raleo en pre-floración (Exp. III) incrementaron el *MCA*, mientras que la defoliación en ese mismo momento en el Exp. III redujo el *MCA* (Tabla 2.3). Se detectaron interacciones genotipo \times densidad y genotipo \times tratamiento. Aunque el tratamiento de raleo en pre-floración en el Exp. III tuvo un mayor efecto sobre el *MCA* en el pisingallo P625, en el resto de los experimentos el *MCA* de los genotipos dentados siempre respondió más que el de los pisingallos. En general, siempre que la TCP_{flo} se redujo (ya sea por una mayor densidad de siembra en el Exp. I o una defoliación en pre-floración en el Exp. III), el *MCA* disminuyó más marcadamente en dentados que en pisingallos (Tabla 2.3).

Diferencias genotípicas en el *PG* potencial, calculadas a partir del contenido de agua cuando la concentración de humedad del grano rondaba el 70–80%, fueron evidentes en cada experimento. Además, el *PG* potencial fue mayor cuando las plantas crecieron en la densidad baja en el Exp. I (Tabla 2.3). Cuando las plantas fueron sujetas a raleo a los 15 días previo a antesis en el Exp. III, éstas mostraron un mayor *PG* potencial que aquellas defoliadas en ese mismo momento. Se observó una interacción genotipo \times densidad en el Exp. I, pues en la densidad más alta el *PG* potencial se redujo más marcadamente en la línea dentada Mo17.

La concentración de humedad del grano (*CH*) en madurez fisiológica mostró diferencias genotípicas significativas en todos los experimentos (Tabla 2.3). Los genotipos pisingallos siempre mostraron menores valores de *CH* a madurez que los dentados. La *CH* a madurez no fue afectada por los tratamientos destinados a modificar la TCP_{flo} (densidad de siembra en el Exp. I y tratamientos de raleo o defoliación en el Exp. III).

2.3.3. Peso de grano y tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración

Primero se analizó la relación entre el *PG* y la *TCP* por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) (Fig. 2.4). Se esperaba que la TCP_{flo} grano⁻¹ explique diferencias en el *PG* entre todos los genotipos, tanto dentados como pisingallos (hipótesis 2). Sin embargo, el *PG* sólo estuvo parcialmente relacionado con la TCP_{flo} grano⁻¹ (Fig. 2.4A). A pesar de ser significativa, una sola relación fue incapaz de explicar diferencias de *PG* entre todos los genotipos y condiciones de crecimiento porque los dentados siempre mostraron más *PG* que los pisingallos ante una misma TCP_{flo} grano⁻¹. Entonces la TCP_{flo} grano⁻¹ no pudo explicar toda la variación observada en el *PG* a través de todos los genotipos y tratamientos.

Luego se analizó la relación entre la TCP_{flo} grano⁻¹, la *TCG*, el *MCA* y el *PG*

Tabla 2.3: Tasa de crecimiento de los granos durante el llenado efectivo (TCG), duración total del llenado, máximo contenido de agua alcanzado por el grano (MCA), y concentración de humedad al momento de madurez fisiológica (CH_{mf}) para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los experimentos I, II y III (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). *ns* = no significativo.

Experimento	Tipo de grano	Genotipo	Densidad (pl m ⁻²)	Tratamiento	TCG (mg °Cd ⁻¹ grano ⁻¹)	Duración del llenado (°Cd)	MCA (mg grano ⁻¹)	PG potencial (mg grano ⁻¹)	CH_{mf} (%)					
I	D	B73	3	Control	0,268	1123	165	237	30,0					
				Def +17	0,321	844	155	245	42,4					
			9	Control	0,287	1060	163	251	32,5					
				Def +17	0,261	855	142	237	44,4					
		Mo17	3	Control	0,435	1017	267	370	34,4					
				Def +17	0,361	925	254	353	45,7					
			9	Control	0,390	993	204	291	36,0					
				Def +17	0,388	760	188	277	47,3					
		N209	3	Control	0,320	992	238	308	46,3					
				Def +17	0,284	803	210	306	57,3					
			9	Control	0,256	976	196	284	44,0					
				Def +17	0,239	765	192	282	59,9					
	P	IDS69	3	Control	0,214	783	68	155	28,6					
				Def +17	0,167	800	66	157	30,8					
			9	Control	0,176	843	65	151	29,4					
				Def +17	0,158	816	59	150	30,5					
		IDS91	3	Control	0,187	879	76	161	29,5					
				Def +17	0,201	816	73	164	30,2					
			9	Control	0,182	993	75	164	26,6					
				Def +17	0,202	810	70	165	31,7					
		R18	3	Control	0,140	927	59	152	27,3					
				Def +17	0,125	928	57	152	23,8					
			9	Control	0,162	846	58	151	29,2					
				Def +17	0,132	828	51	148	32,2					
Gen (G)					*** (0,039) ^a	***	***	***	***					
Den (D)					<i>ns</i>	<i>ns</i>	***	***	<i>ns</i>					
Trat (T)					<i>ns</i>	***	***	<i>ns</i>	***					
G×D					<i>ns</i>	<i>ns</i>	*** (8)	*** (16)	<i>ns</i>					
G×T					<i>ns</i>	** (95)	* (8)	<i>ns</i>	*** (4,4)					
D×T					<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>					
G×D×T					<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>					
II	D	B73	9		0,298	1071	168	227	41,2					
		N209		0,287	1084	219	312	39,5						
	P	95:2		0,169	938	72	163	30,4						
		IDS69		0,195	880	68	153	31,7						
		IDS91		0,196	911	78	168	30,2						
		R18		0,170	802	64	156	36,1						
		R-28-2		0,179	854	77	162	35,6						
		R-53-1		0,143	938	72	153	26,5						
	G					*** (0,041)	*** (107)	*** (18)	*** (22)	** (6,6)				
	III	D	AW190	9	Control	0,347	1062	193	278	33,5				
Def -15					0,325	970	170	261	36,2					
Ral -15					0,323	1146	210	324	30,8					
Def +17					0,319	887	181	284	40,4					
Ral +17					0,350	1147	207	283	33,2					
Control					0,205	921	85	177	30,9					
P		P625			Def -15	0,219	844	80	166	32,8				
					Ral -15	0,223	911	101	192	31,4				
					Def +17	0,220	810	84	175	33,5				
					Ral +17	0,211	887	87	175	31,7				
					Control	0,236	944	99	180	29,9				
					Def -15	0,208	947	84	163	29,9				
P		P802			Ral -15	0,228	1007	107	200	29,0				
					Def +17	0,231	808	89	178	35,4				
					Ral +17	0,217	973	93	172	29,5				
					T					<i>ns</i>	*** (47)	***	* (20)	* (3,0)
					G					*** (0,017)	*** (40)	***	*** (9)	*** (1,9)
					G×T					<i>ns</i>	<i>ns</i>	*** (8)	<i>ns</i>	<i>ns</i>

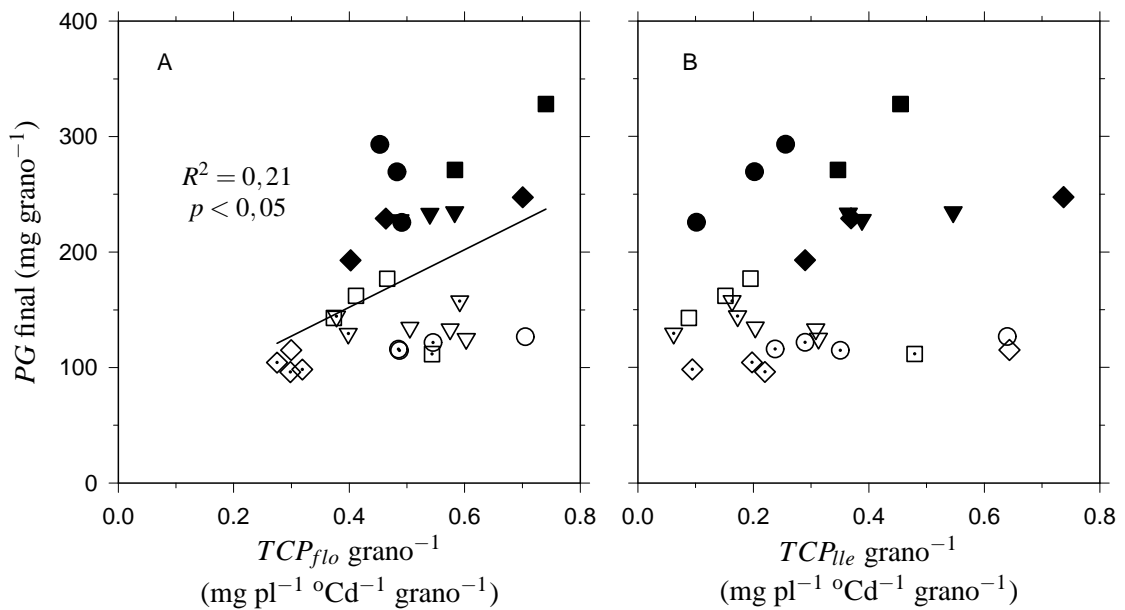


Figura 2.4: Respuesta del peso de grano (PG) final a la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano^{-1}) (A) o durante el llenado efectivo (TCP_{lla} grano^{-1}) (B). Los símbolos oscuros corresponden a los genotipos dentados y los símbolos claros a los genotipos pisingallos (ídem Fig. 2.2). La figura no incluye datos en los que la TCP durante el llenado efectivo haya sido modificada por medio de tratamientos de raleo o defoliación. La recta en A representa a la ecuación PG final = $250 \times TCP_{flo}$ $\text{grano}^{-1} + 52$.

potencial estimado a partir del contenido de agua del grano a fin de la fase *lag* (Fig. 2.5). La *TCG*, el *MCA* y el *PG* potencial estuvieron positivamente asociados a la *TCP* por grano alrededor de floración ($p < 0,05$). Sin embargo, esta respuesta positiva estuvo influenciada en gran medida por amplias diferencias entre genotipos dentados y pisingallos, sin una respuesta significativa cuando la relación entre $TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$, *TCG*, *MCA* y *PG* potencial se analiza dentro de cada grupo de genotipos por separado. Por cierto, se observó que para una cierta $TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$, la mayoría de los genotipos pisingallo exhibieron una menor *TCG*, menor *MCA* y menor *PG* potencial que los genotipos dentados. Este resultado implica que los genotipos dentados, que alcanzaron un mayor *PG* final para una misma $TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$ (Fig. 2.4A) deben haber establecido un mayor *PG* potencial para una $TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$ similar (Fig. 2.5).

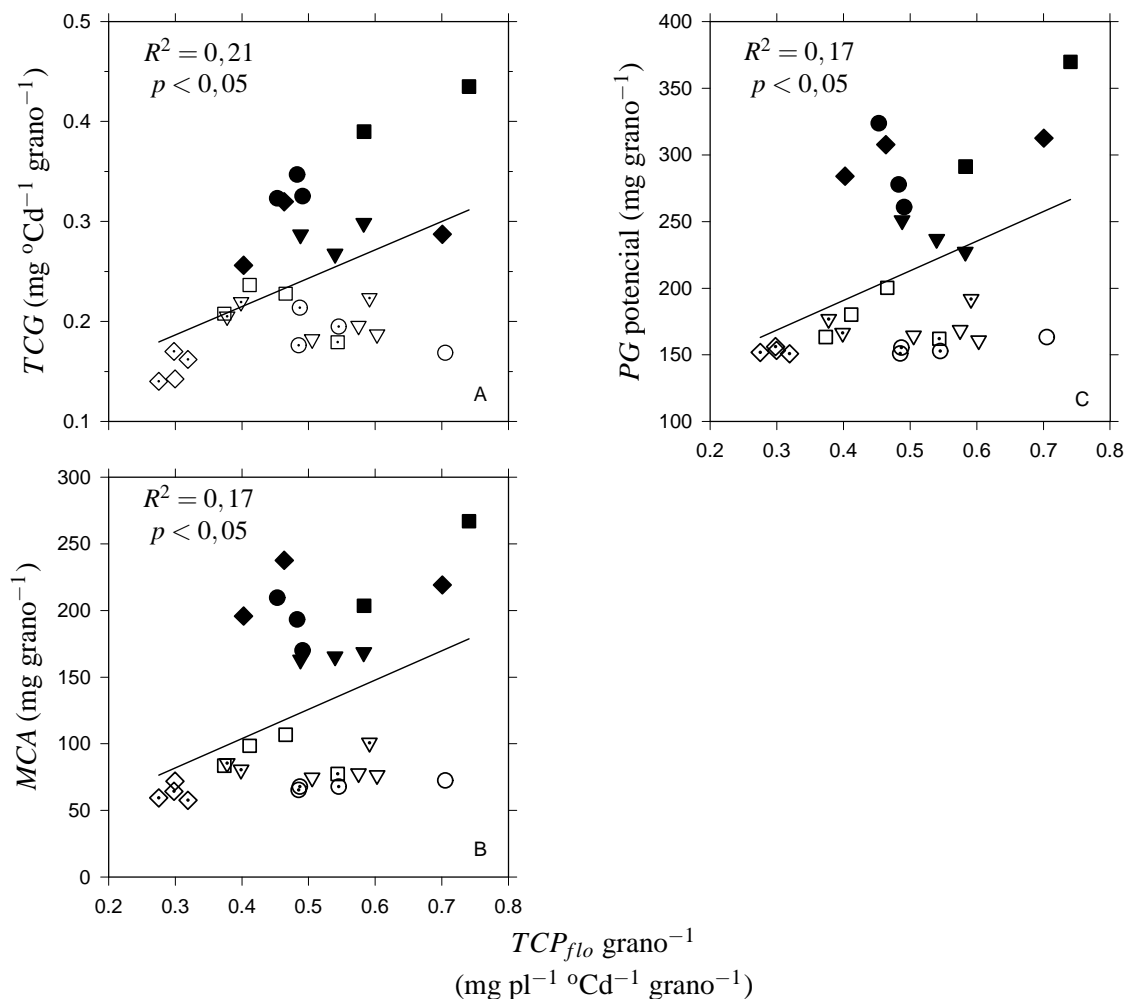


Figura 2.5: Tasa de crecimiento de los granos (*TCG*) (A), máximo contenido de agua del grano (*MCA*) (B) y peso de grano (*PG*) potencial (C) en función de la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración ($TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$). Los símbolos oscuros corresponden a los genotipos dentados y los símbolos claros a los genotipos pisingallos (ídem Fig. 2.2). La figura no incluye datos en los que la *TCP* durante el llenado efectivo haya sido modificada por medio de tratamientos de raleo o defoliación. Las rectas en cada gráfico representan a las ecuaciones $TCG = 0,28 \times TCP_{flo} \text{ grano}^{-1} + 0,10$; $MCA = 220 \times TCP_{flo} \text{ grano}^{-1} + 16$; $PG \text{ potencial} = 222 \times TCP_{flo} \text{ grano}^{-1} + 102$.

2.3.4. Peso de grano y tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo

La TCP por grano durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹) no mostró ninguna relación con el PG a madurez de genotipos dentados o pisingallos (Fig. 2.4B) cuando sólo se consideraron los tratamientos destinados a modificar la TCP en torno a floración.

También fueron evaluadas diferencias genotípicas en la respuesta del PG y del rendimiento a cambios en la TCP por grano ocasionados por el tratamiento de defoliación impuesto a fin de la fase *lag*, una vez que la capacidad potencial de rendimiento ($NGP \times PG$ potencial) había sido establecida. Este tratamiento redujo la TCP por grano durante el llenado efectivo de manera considerable (Tabla 2.2). Las defoliaciones en este momento redujeron el PG final en todos los genotipos. Las diferencias entre dentados y pisingallos se hicieron evidentes al considerar el porcentaje de disminución del PG final en función del cambio relativo en la TCP_{lle} grano⁻¹ (Fig. 2.6). La reducción relativa en el PG final a una cierta caída en la TCP_{lle} grano⁻¹ relativa siempre fue menor en genotipos pisingallos que en dentados. Este resultado sugiere que, ante la eventual ocurrencia de limitaciones severas de fuente durante el llenado efectivo, los pisingallos son menos proclives a disminuir su PG que los dentados.

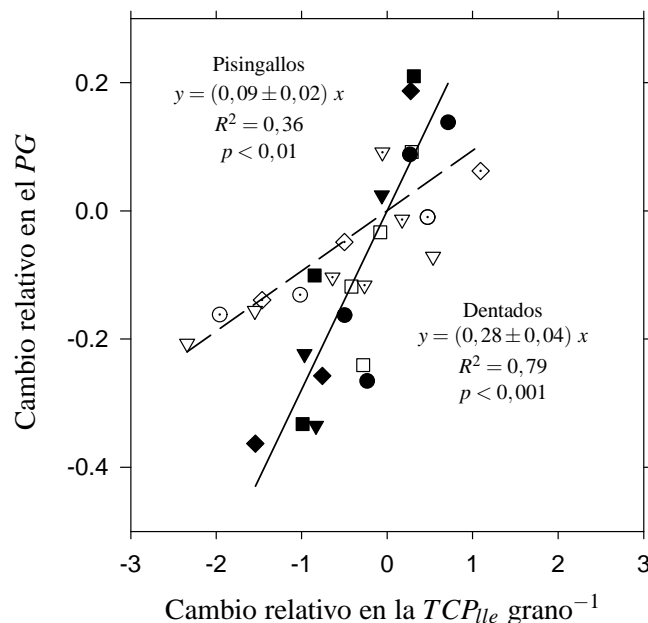


Figura 2.6: Cambio relativo del peso de grano (PG) en función del cambio relativo en la TCP_{lle} grano⁻¹, para todos los genotipos empleados en los Exps. I y III (símbolos negros: dentados, símbolos claros: pisingallos; ídem Fig. 2.2). Los valores relativos de cada variable fueron calculados como una fracción del valor del tratamiento respecto del valor del control (i.e. valor relativo = $\frac{\text{tratamiento} - \text{control}}{\text{control}}$). Las rectas de regresión (línea llena: dentados; línea rayada: pisingallos) representan la ecuación $y = a x$, donde a = pendiente \pm error estándar.

La CH en madurez fisiológica fue afectada por los tratamientos de manipulación del crecimiento de las plantas destinados a disminuir la TCP durante el llenado efectivo.

(Tabla 2.3, Exps. I y III). Las plantas que fueron sometidas al tratamiento de defoliación aplicado a los 17 DDA mostraron mayores valores de CH a madurez. Sin embargo, este efecto no fue evidente en todos los genotipos. En el Exp. I se observó una interacción genotipo \times tratamiento significativa, puesto que al defoliar al canopeo durante el llenado efectivo la CH a madurez se incrementó más en los genotipos dentados que en los pisingallos (Tabla 2.3). En términos generales, la CH a madurez se mantuvo más estable a través de los tratamientos en los genotipos pisingallo, pero al incrementar la TCP_{lle} grano⁻¹ la CH se mantuvo constante, tanto en genotipos pisingallos como dentados.

2.3.5. Rendimiento por planta

El rendimiento por planta mostró variación entre todos los genotipos y tratamientos en los tres experimentos (siempre $p < 0,001$), y existió una tendencia general en la que los genotipos dentados rindieron más que los pisingallos. En la mayoría de los casos, el menor rendimiento de los pisingallos fue debido tanto a un menor NGP como a un menor PG (Tablas 2.1 y 2.2). El rendimiento por planta también cambió en respuesta a los tratamientos impuestos para alterar la TCP en torno a floración o durante el llenado efectivo. Se observaron interacciones genotipo \times tratamiento significativas ($p < 0,05$), debido principalmente a que el rendimiento en los genotipos pisingallos se mantuvo más estable que en los dentados.

Existió una relación lineal entre el PG medido en madurez y el PG potencial estimado a partir del contenido de agua temprano en el llenado para todos los genotipos expuestos a los tratamientos que alteraron la TCP_{flo} (Fig. 2.7A). Este resultado implica que la variabilidad en el PG final entre genotipos dentados y pisingallos es debida a diferencias en sus PGs potenciales. La misma relación fue observada entre la capacidad potencial de rendimiento por planta establecida a los 14 DDA ($NGP \times PG$ potencial) y el rendimiento por planta a madurez. Este resultado sugiere que las diferencias genotípicas y ambientales en el rendimiento a madurez fueron una consecuencia de la capacidad potencial de rendimiento establecida hacia el final de la fase lag (Fig. 2.7C). Los genotipos dentados produjeron los rendimientos más altos debido a una mayor capacidad potencial de rendimiento establecida previo a la fase lineal de llenado de granos. Este potencial estuvo relacionado no sólo a un mayor NGP sino a un mayor PG potencial (Tablas 2.1 y 2.2). Estos resultados muestran la importancia de la determinación del PG potencial sobre la formación del rendimiento final. Un ejemplo extremo del impacto de un menor PG potencial sobre el rendimiento final es aquel de la línea pisingallo R18. Pese a que este genotipo mostró la mayor eficiencia de fijación de granos por unidad de biomasa de espigas (Figs. 2.2 y 2.3), su menor PG potencial determinó que la capacidad potencial de rendimiento de este genotipo sea la más baja entre todos los genotipos empleados en los presentes experimentos.

La defoliación impuesta a los 17 DDA redujo la capacidad de los granos de alcanzar su PG potencial (Fig. 2.7B) y la capacidad potencial de rendimiento de las plantas (Fig. 2.7D) establecida al fin de la fase lag . Esta respuesta del rendimiento a la defoliación fue mayor en los dentados que en los pisingallos, lo que está de acuerdo con la menor susceptibilidad de los genotipos pisingallos a disminuir su PG (Fig. 2.6).

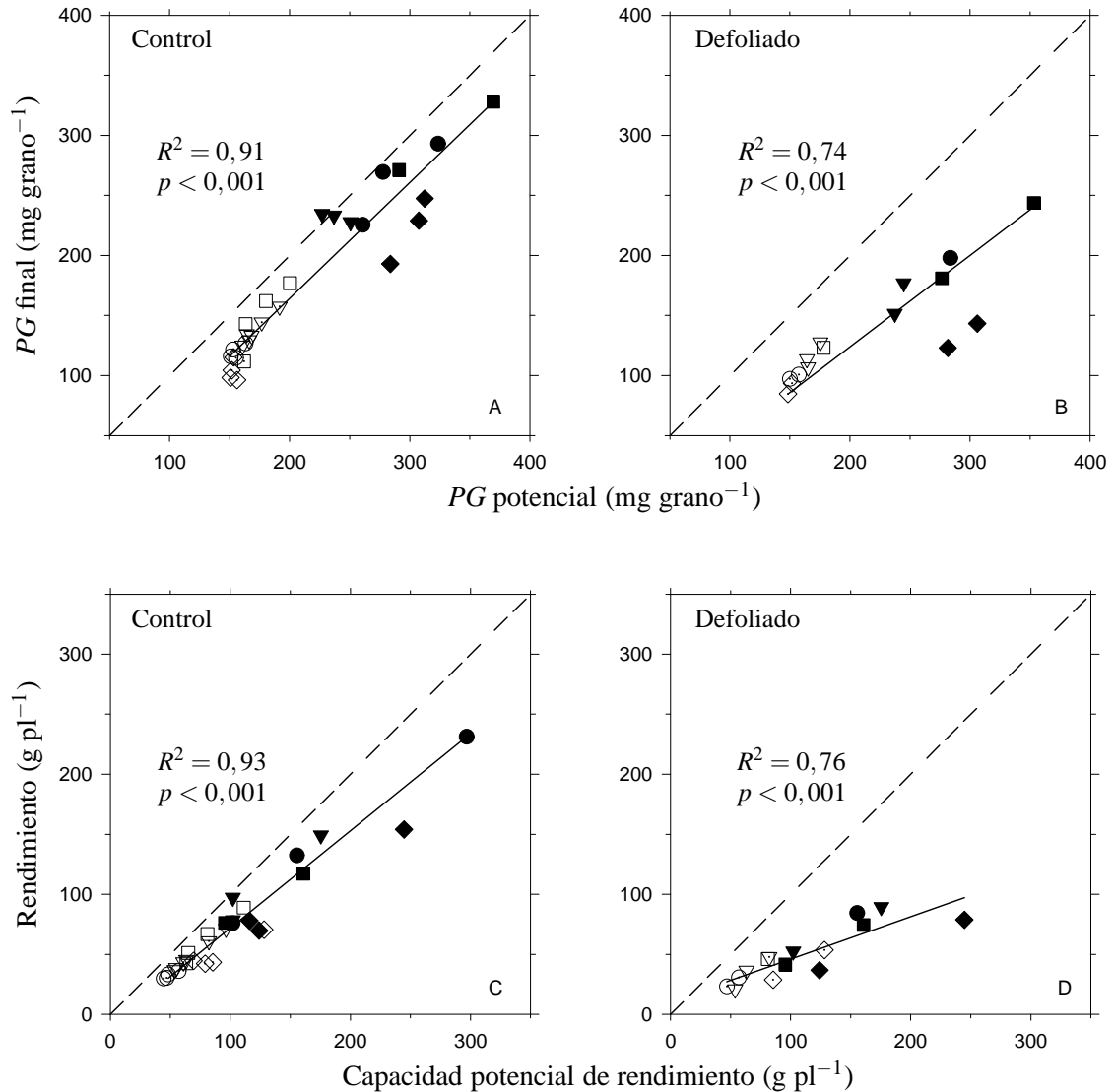


Figura 2.7: Relación entre el peso de grano (PG) potencial y el PG final para los tratamientos control (A) y para los tratamientos de defoliación a los 17 días desde antesis (DDA) (B), y entre la capacidad potencial de rendimiento establecida a los 14 DDA (CPR) y el rendimiento por planta, para los tratamientos control (C) y los tratamientos de defoliación a los 17 DDA (D). Las rectas en cada gráfico representan a las ecuaciones PG final = $0,96 \times PG$ potencial - $25,70$ (A), PG final = $0,56 \times PG$ potencial + $13,80$ (B), Rendimiento = $0,75 \times CPR$ - $3,05$ (C), Rendimiento = $0,35 \times CPR$ + $10,70$ (D). Los símbolos oscuros corresponden a los genotipos dentados y los símbolos claros a los genotipos pisingallos (ídem Fig. 2.2).

2.4. Discusión

Las líneas e híbridos dentados y pisingallos utilizados en este estudio mostraron un rango amplio de *NGP* y *PG*, como así también, diferentes patrones de crecimiento y desarrollo que determinaron los valores finales de cada uno de estos componentes del rendimiento. Separar la relación entre la TCP_{flo} y el *NGP* en partición de biomasa a espigas y fijación de granos por unidad de biomasa de espigas fue útil para distinguir distintas maneras en que cada genotipo determinaba su *NGP*. Sin embargo, no fue posible concluir que genotipos dentados y pisingallos se comporten de manera distinta. Por el contrario, parece haber una necesidad de conocer cómo cada genotipo en particular determina sus componentes del rendimiento. Por ejemplo, la línea pisingallo R18 mostró una alta eficiencia de fijación de granos por unidad de *TCP*, a partir de un mayor número de granos por unidad de *BE14DDA* (Fig. 2.2). Además, esta eficiencia no fue constante, sino que fue afectada por los tratamientos destinados a modificar la TCP_{flo} (Tabla 2.1 y Fig. 2.3). Estudios previos han mostrado efectos genotípicos y ambientales sobre la partición de biomasa a espigas en torno a floración (Echarte et al., 2004; Borrás et al., 2007). Los resultados presentados en este capítulo resaltan la necesidad de conocer la eficiencia de fijación de granos por unidad de peso de espigas, lo que está de acuerdo con trabajos recientes de Echarte y Tollenaar (2006) y D'Andrea et al. (2009).

Gambín et al. (2006, 2008) propusieron que la *TCP* por grano en torno a floración podría ser usada para predecir diferencias en *PG* entre genotipos, ya que el *PG* final depende de la capacidad potencial de destino establecida en etapas tempranas del llenado (Borrás y Westgate, 2006). En este capítulo se puso a prueba este concepto considerando un rango más amplio de tamaños de grano en dos tipos de endospermas, dentado y pisingallo. Se observó que un único modelo basado en la TCP_{flo} grano⁻¹ no pudo explicar diferencias en *PG* final o potencial entre todos los genotipos. Esto se debió a que la mayor parte de los genotipos pisingallos establecieron un menor *PG* que los dentados ante una misma TCP_{flo} grano⁻¹. Este resultado está de acuerdo con Kiniry et al. (1990), quienes reportaron que el *PG* de genotipos pisingallos no se incrementó luego de reducir la fijación de granos por medio de polinización restringida. Evidentemente, existen diferencias entre dentados y pisingallos en la capacidad de sus granos de utilizar los asimilados disponibles alrededor de floración para establecer el *PG* potencial.

Los maíces pisingallos han sido seleccionados no sólo para rendimiento sino también por la capacidad de expansión de sus granos. La capacidad de expansión depende en parte del tamaño de grano, donde hay una tendencia de los granos de mediano tamaño a producir mayores volúmenes de expansión (Allred-Coyle et al., 2000). Además, el pericarpio de los granos de maíz pisingallo es más grueso y tiene mayor contenido de unas proteínas responsables de su rigidez, denominadas extensinas, que los maíces dulces y dentados (Tracy y Galinat, 1987; Hood et al., 1991). Los resultados de este capítulo muestran que los maíces pisingallos tienen menor *PG* potencial a una misma TCP_{flo} grano⁻¹ que los dentados. Este menor potencial es reflejado en una *TCG* más lenta, menor *MCA* y menor *PG* final que presentan los granos de maíces dentados creciendo a una misma TCP_{flo} grano⁻¹. La selección orientada a mantener un *PG* óptimo para maximizar tanto el rendimiento como el volumen de expansión puede haber alterado la flexibilidad de los granos de maíz pisingallo para aprovechar los asimilados disponibles durante etapas tempranas del llenado. Una investigación a seguir en el futuro sería estudiar el desarrollo del pericarpio en maíces pisingallo, pues esta estructura puede estar dominando las relaciones

entre el contenido de agua del grano y la disponibilidad de asimilados a través del control de la tasa y la duración del crecimiento en volumen del grano.

Cuando la TCP por grano fue severamente reducida durante la fase lineal de llenado, el PG en genotipos pisingallo fue menos afectado que en dentados. Por lo tanto, es esperable que los pisingallos muestren PGs más estables que los dentados ante eventuales reducciones en la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo. Echarte et al. (2006) hallaron diferencias genotípicas en la susceptibilidad del PG a defoliaciones durante el llenado efectivo, aunque no mostraron si estas diferencias eran consecuencia de una menor relación fuente-destino en los genotipos más susceptibles. En este capítulo se observó que la relación fuente-destino durante el llenado efectivo (medida como cambio relativo en la TCP_{lle} grano⁻¹) fue similar para genotipos con diferente susceptibilidad del PG (Fig. 2.6).

Pese a que al reducir severamente al crecimiento del cultivo durante el llenado efectivo se puede afectar el PG y limitar el logro de un mayor rendimiento, se observó una relación estrecha entre el rendimiento final y la capacidad potencial de rendimiento establecida a fin de la etapa de floración, tanto en genotipos dentados como en pisingallos. Estos resultados están de acuerdo con la idea de que enfocarse en el período de floración es importante para el mejoramiento del rendimiento en esta especie, a través de ambos componentes del rendimiento, el NGP y el PG . Hasta el momento, parece que la única manera de aumentar el rendimiento potencial en maíz es mejorando la capacidad potencial de rendimiento establecida a fines de floración e incrementando la capacidad fotosintética del canopeo durante el llenado de granos para satisfacer el mayor potencial alcanzado (Lee y Tollenaar, 2007; Borrás y Gambín, 2010). Pese a que se podrían observar diferentes respuestas en el NGP y el PG de dentados y pisingallos, estos conceptos parecen ser válidos para ambos tipos de maíz.

2.5. Conclusiones

El NGP de genotipos dentados y pisingallos fue muy dependiente de la TCP_{flo} y de la partición de biomasa a espigas en torno a floración. Sin embargo, existieron diferencias consistentes entre genotipos en la eficiencia de uso de la biomasa particionada a espigas para establecer el NGP . Por lo tanto, no es posible utilizar un único valor de eficiencia de fijación de granos para predecir el NGP en maíz.

Distinto a la situación en la que se comparan sólo genotipos dentados, (Gambín et al., 2006, 2008) no fue posible predecir el PG potencial y la TCG a partir de la TCP por grano en torno a floración a través de un conjunto de germoplasmas más diverso que incluye dentados y pisingallos. La restricción impuesta por el pericarpio a la expansión del grano en etapas tempranas del llenado puede ser responsable de esta respuesta.

Los granos de genotipos pisingallos fueron menos susceptibles que los dentados a reducir su PG bajo condiciones de estrés durante el llenado efectivo que causen caídas en la TCP durante ese período. En relación al tamaño de grano pequeño que alcanzan, puede afirmarse que los granos de maíz pisingallo se desarrollan con un exceso de asimilados durante la fase *lag* y durante el llenado efectivo si se los compara con los dentados. Esto puede aliviar eventuales limitaciones de fuente que ocurran durante el llenado.

A pesar de diferentes patrones de determinación del NGP y el PG , la variación en

el rendimiento a través de genotipos y tratamientos estuvo estrechamente relacionada con la capacidad potencial de rendimiento establecida al final de la fase *lag*. Este resultado enfatiza la importancia de condiciones favorables en torno a floración para la determinación del *NGP* y el *PG* en maíz.

CAPÍTULO 3

DETERMINACIÓN DE LA CALIDAD DE GRANO

3.1. Introducción

El principal parámetro de calidad en la producción de maíz pisingallo (*Zea mays* L. var. *everta*) es el volumen de expansión de grano, que se define como el cociente entre el volumen ocupado por rosetas y el peso de granos que se sometió a cocción (Ziegler, 2001). Existen numerosas características del grano que impactan sobre el volumen de expansión, entre ellas la concentración de humedad (Ziegler, 2001; Park y Maga, 2002; Gökmen, 2004; Ademiluyi y Mepba, 2009), el grosor del pericarpio (Mohamed et al., 1993; Da Silva et al., 1993; Ziegler, 2001), el tamaño del grano (Song et al., 1991; Allred-Coyle et al., 2000; Ceylan y Karababa, 2002; Gökmen, 2004; Ademiluyi y Mepba, 2009) y el contenido de proteínas (Borrás et al., 2006; Soyly y Tekkanat, 2007). Las últimas dos son probablemente las características del grano que son más afectadas por cambios en el crecimiento del cultivo. La determinación de los componentes del rendimiento del cultivo —número (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999) y peso de granos (Gambín y Borrás, 2010)— ha sido estudiada como una función del crecimiento y partición de la biomasa aérea en distintos momentos del período reproductivo. En el presente capítulo se utilizará el mismo marco conceptual basado en el crecimiento del cultivo para entender la determinación del nivel de proteínas y la calidad de grano para volumen de expansión en maíces dentados y pisingallos.

Las diferencias en la composición de los granos pueden ser entendidas analizando la disponibilidad de asimilados durante su desarrollo. En oposición a la deposición de almidón, que depende tanto de la capacidad de acumulación de los destinos como de la provisión de asimilados, el nivel de proteínas en grano depende casi exclusivamente del suministro de asimilados por parte de la planta madre (Jenner et al., 1991). Para entender estas diferencias resulta útil repasar la morfología del endosperma de maíz y las distintas estructuras responsables de la acumulación de almidón y proteína. Las estructuras donde se deposita el almidón son llamadas gránulos de almidón, y su número queda establecido al final de la fase *lag*. Las proteínas se depositan en los denominados cuerpos proteicos, unas organelas cubiertas de membrana que derivan de la síntesis en el retículo endoplasmático rugoso y que están mayormente compuestas por zeínas (Lopes y Larkins, 1993). Pese a que los cuerpos proteicos no cambian en número, se han reportado incrementos en su tamaño luego de fertilización nitrogenada aplicada tardíamente en el llenado, principalmente debidos a aumentos en el contenido de zeínas (Hamilton et al., 1951). Por ello es aceptado que el proceso de acumulación de proteína en granos es siempre limitado por fuente, a diferencia de la deposición de almidón que suele depender del número de gránulo-

los de almidón —número de destinos—, que es establecido previo al comienzo de la fase lineal de llenado. Esto es respaldado por datos de laboratorio y datos a campo. Trabajando en condiciones *in vitro*, el nivel de nitrógeno del medio requerido para maximizar la deposición de proteínas en grano siempre fue mayor que el necesario para maximizar la deposición de almidón (Singletary y Below, 1989; Wyss et al., 1991; Faleiros et al., 1996). En condiciones a campo, el contenido de proteínas en grano siempre se incrementó cuando la disponibilidad de asimilados por grano aumentó en respuesta a modificaciones en la relación fuente-destino en post-floración, tanto en maíz (Jones y Simmons, 1983; Pearson y Jacobs, 1987; Reed et al., 1988; Pan et al., 1995; Uhart y Andrade, 1995; Borrás et al., 2002; Masagué et al., 2004; Tanaka et al., 2005), como en trigo (*Triticum aestivum*) (Martre et al., 2003) y soja (*Glycine max* (L.) Merr.) (Rotundo et al., 2009). Esto hace suponer que aumentos en la disponibilidad de fuente por grano durante el llenado de granos pueden originar una mayor deposición de zeínas en grano en cultivos de maíz pisingallo.

Si el contenido de proteínas en grano depende de la oferta de asimilados por parte de la planta madre durante su crecimiento, entonces cambios en la tasa de crecimiento del cultivo durante el llenado podrían traer aparejados cambios en la calidad de grano en maíces pisingallo. Sin embargo, hasta el momento no hay trabajos que hayan vinculado a la disponibilidad de asimilados por grano en torno a floración o durante la fase lineal del llenado con el volumen de expansión o el contenido de proteínas del grano en maíces pisingallo, ni tampoco trabajos que los comparen con maíces dentados. Por su facilidad de medición y por la robustez de la información que brinda, se utilizó a la tasa de crecimiento por planta (*TCP*) por grano como estimador de la disponibilidad de asimilados por grano en distintos momentos del período reproductivo. Esto cuenta además con sustento relacionado a la distribución de asimilados a nivel de planta entera, pues el conocimiento actual en cuanto a la descarga de asimilados desde el floema indica que la actividad de la fuente —hojas, tallos— y la de los destinos —granos— están directamente asociadas, ya que es la diferencia de concentración a través del floema lo que gobierna el movimiento de asimilados entre estos sitios (Patrick, 1997). Por ello es posible suponer que cambios en la *TCP* por grano reflejen fielmente los cambios en la disponibilidad de asimilados a nivel de grano individual. Los objetivos del presente capítulo fueron (i) analizar cómo cambios en la disponibilidad de asimilados por grano —medido como *TCP* por grano—, tanto en torno a floración como durante el llenado efectivo, influyen sobre el nivel de proteínas y el volumen de expansión de grano en maíces pisingallo, y (ii), estudiando la deposición de proteína en particular, comprobar si genotipos dentados y pisingallos responden de igual manera ante cambios en la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo. Se hipotetiza que (i) aumentos en la tasa de crecimiento de planta por grano en torno a floración incrementarán la concentración de proteínas del grano en ambos tipos de maíz, que (ii) el nivel de proteína en grano de genotipos de maíz dentados y pisingallos responderá en una proporción similar ante cambios semejantes en la disponibilidad de asimilados por grano en el llenado efectivo, y que (iii) la tasa de crecimiento por planta por grano, tanto en torno a floración como durante el llenado efectivo, determinará la capacidad de expansión de grano en genotipos pisingallo a través de cambios en el peso de grano y su concentración y contenido de proteínas.

Para contrastar estas hipótesis se analizaron los experimentos descritos en el Capítulo 2, en los que, por medio de distintas densidades de siembra, defoliaciones y raleos de plantas, se modificó la tasa de crecimiento de las plantas en torno a floración o durante el llenado efectivo de los granos en genotipos pisingallos y dentados. A fin de poder

aislar el impacto de cambios en el crecimiento del cultivo en torno a floración sobre la calidad de grano, se evaluarán datos provenientes de parcelas conducidas sin limitaciones (i.e. sin defoliaciones) y sin mejoras (i.e. sin raleos de plantas) en el crecimiento del cultivo durante el llenado efectivo de los granos (sección de Resultados 3.3.1.). Parcelas defoliadas (i.e. con reducciones al crecimiento por planta) o con raleos (i.e. con aumentos en el crecimiento por planta) al comienzo del llenado efectivo de los granos, en cambio, proporcionarán datos para estudiar la respuesta de la calidad de grano a cambios en el crecimiento de las plantas durante dicho período (sección de Resultados 3.3.2.).

3.2. Materiales y métodos

Los experimentos empleados para contrastar las hipótesis planteadas en el presente capítulo fueron los denominados I y III en el Capítulo 2 (pág. 12), a los que, además de las mediciones listadas en dicho capítulo, se le efectuaron determinaciones adicionales relacionadas a la calidad de grano sobre los granos cosechados. No se utilizó al Exp. II debido a que el mismo no contó con tratamientos destinados a modificar el crecimiento de las plantas (todo fue sembrado a una densidad uniforme).

Luego del conteo de granos y determinación del rendimiento, los granos de cada planta cosechada en madurez fisiológica fueron analizados por medio de espectrometría de infrarrojo cercano (NIR) (Robutti et al., 1997), a fin de determinar su concentración de proteínas. El contenido de proteínas del grano en cada muestra fue calculado como el producto de la concentración de proteínas obtenida por NIR y el peso seco de grano individual correspondiente a esa planta. Al finalizar esta medición, las muestras correspondientes a genotipos pisingallos fueron guardadas individualmente en bolsas de cartón permeable que luego se colocaron en una cámara de estabilización de humedad, con humedad y temperatura ambiente controlada (Ziegler, com. pers.). El propósito de esta cámara fue el de homogeneizar la concentración de humedad de grano de todas las muestras en torno al 13,5%, pues ya se ha mencionado la importancia de la humedad de grano sobre el volumen de expansión (Fig. 1.3). Para lograr esto la atmósfera de la cámara fue regulada a una condición constante de 20 °C de temperatura y 70% de humedad relativa, y las muestras permanecieron allí adentro por el plazo de un mes (Ziegler, com. pers.).

Una vez transcurrido el tiempo de estabilización de humedad se procedió con la determinación del volumen de expansión de grano (Fig. 3.1). Para ello, de cada muestra se extrajo una alícuota de 30 g que se colocó dentro de un recipiente de plástico con tapa, especialmente diseñado para tal propósito, y luego se sometió a cocción en un horno de microondas de 1500 W (Ashman, 1979). El tiempo de cocción de cada muestra no fue constante, sino que fue determinado por el momento en el que, una vez ocurrida la expansión de la mayoría de los granos, el lapso transcurrido entre la explosión de dos granos sucesivos fue mayor a 4 segundos (Ziegler, com. pers.). Es importante recordar que el tiempo al que ocurre la expansión de cada grano desde que comienza la cocción de una muestra sigue aproximadamente una curva de distribución normal, en la cual el lapso entre la explosión de dos granos sucesivos es muy breve cerca del pico y se va prolongando hacia las colas de la curva. Una vez finalizada la cocción, las rosetas de maíz generadas fueron vertidas en un embudo de cartón que las condujo hacia una probeta de vidrio graduada de 10 cm de diámetro y 2 L de capacidad. Sobre esa probeta se determinó el volumen ocupado por las rosetas promediando a ojo el nivel al que llegaban las rosetas

de la capa superior de la muestra. Luego, el volumen de expansión se calculó como el cociente entre el volumen de rosetas y los 30 g de la muestra (unidades en $\text{cm}^3 \text{g}^{-1}$). Se utilizaron muestras de grano de 20 ó 10 g cuando el rendimiento de la planta en cuestión fue menor a 30 g. El método de medición no arrojó errores significativamente distintos cuando se usaron muestras de 30, 20 ó 10 g (datos no mostrados).

Los efectos de los genotipos, tratamientos y su interacción fueron determinados por medio a análisis de varianza, utilizando los procedimientos incluidos en el programa Statistix 3.0. Las diferencias entre medias fueron determinadas por medio del método de diferencia significativa mínima, con un nivel de confianza del 5%, utilizando el mismo programa.

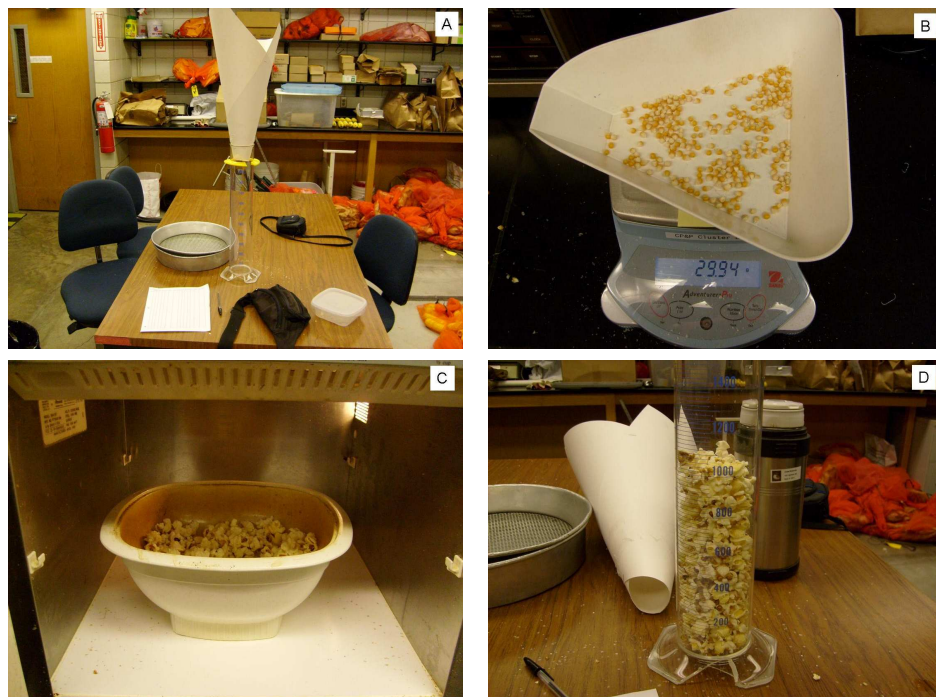


Figura 3.1: Metodología empleada para determinar el volumen de expansión de granos provenientes de plantas individuales de maíz pisingallo. La secuencia de imágenes muestra la probeta de 2 L y el embudo de cartón usado para medir el volumen de rosetas (A), una muestra de 30 g de grano previo a su colocación en el horno a microondas (B), el recipiente de plástico usado para la expansión en el horno a microondas con rosetas de maíz en su interior (C), y el resultado de la expansión de granos y cómo se mide el volumen de expansión en la probeta graduada (D).

3.3. Resultados

3.3.1. Determinación de la calidad de grano ante cambios en las condiciones de crecimiento en torno a floración

3.3.1.1. Concentración y contenido de proteínas del grano

La concentración de proteínas del grano difirió entre genotipos, y en general los pisingallos mostraron mayores concentraciones que los dentados. La línea R18 fue la que evidenció mayor concentración de proteína en el Exp. I, mientras que el híbrido P625 lo hizo en el Exp. III (Tabla 3.1). Los genotipos B73 en el Exp. I y AW190 en el Exp. III mostraron las concentraciones de proteína más bajas (Tabla 3.1).

El contenido de proteínas por grano también difirió entre genotipos pero, de manera inversa a lo ocurrido con la concentración, se observó mayor contenido de proteínas en los dentados ($p < 0,001$; Tabla 3.1). Debido a que los granos de genotipos dentados son de mayor tamaño que los de los pisingallos este era un resultado esperable, pues siendo que el contenido de proteínas es el resultado de multiplicar el PG por la concentración de proteína, no era de esperar otra cosa que los valores siguieran el ranking de PG —el factor de mayor variación en el producto $PG \times$ concentración proteína— (Tabla 3.1). En el Exp. I, las diferencias genotípicas en el contenido de proteína en grano ($p < 0,001$) mostraron un rango de 10,6 a 23,4 mg grano⁻¹ (IDS69 y Mo17, respectivamente; Tabla 3.1). También se observaron diferencias significativas entre los genotipos del Exp. III ($p < 0,001$), donde AW190 mostró la mayor acumulación de proteína en grano (24,7 mg grano⁻¹; Tabla 3.1).

Los tratamientos destinados a modificar la TCP en torno a floración tuvieron incidencia sobre la concentración de proteínas de los granos en ambos experimentos. En el Exp. I, aumentos en la TCP en torno a floración en los tratamientos de baja densidad resultaron en una mayor concentración de proteína que los de las parcelas de alta densidad ($p < 0,001$; Tabla 3.1). En el Exp. III, aumentos en la TCP producto del raleo del 50% del stand de plantas mostraron una mayor concentración de proteína en grano en las plantas remanentes ($p < 0,001$; Tabla 3.1), mientras que disminuciones en la TCP en los tratamientos de defoliación se correspondieron con caídas en la concentración de proteína ($p < 0,001$; Tabla 3.1).

Sin embargo, existieron diferencias entre genotipos en la respuesta de la concentración de proteínas en grano ante cambios en la TCP en torno a floración. Por ejemplo, no todos los genotipos evaluados en el Exp. I respondieron igual a la densidad de siembra ($p < 0,001$; Tabla 3.1), puesto que en la densidad alta B73 disminuyó su concentración de proteína un 18% respecto a la baja densidad, mientras que R18 no mostró diferencias significativas entre densidades (Tabla 3.1). También existió una interacción genotipo \times tratamiento en el Exp. III, pues la defoliación al comienzo del período de determinación del número de granos también redujo la concentración de proteína de los granos, pero lo hizo en mayor magnitud en el híbrido dentado AW190. Contrariamente, el raleo del 50% del stand de plantas al comienzo del mismo período no tuvo efectos sobre la concentración de proteína de los granos de AW190, pero aumentó sus niveles en los dos genotipos pisingallos (Tabla 3.1).

Tabla 3.1: Tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano $^{-1}$) y durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano $^{-1}$), concentración y contenido de proteínas en grano a madurez fisiológica, y volumen de expansión de grano para todos los genotipos (dentados (D) o pisingallos (P)) y todos los tratamientos incluidos en los experimentos I y III (Control; Def+17: defoliado a los 17 días desde antesis; Def-15: defoliado 15 días previo a antesis; Ral+17: raleado a los 17 días desde antesis; Ral-15: raleado 15 días previo a antesis). ***, ** y * indican $p < 0,001$, $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente. ^aDiferencia significativa mínima ($p < 0,05$). *ns* = no significativo.

Experimento	Tipo de grano	Genotipo	Densidad (pl m $^{-2}$)	Tratamiento	TCP_{flo} grano $^{-1}$ (mg pl $^{-1}$ °Cd $^{-1}$ grano $^{-1}$)	TCP_{lle} grano $^{-1}$	Concentración de proteína (%)	Contenido de proteína (mg grano $^{-1}$)	Volumen de expansión (cm 3 g $^{-1}$)		
I	D	B73	3	Control	0,540	0,365	8,6	20,2			
				Def +17	0,671	0,013	10,3	18,1			
			9	Control	0,488	0,388	7,5	17,1			
				Def +17	0,470	0,066	8,1	12,3			
			Mo17	3	Control	0,741	0,455	9,2	30,8		
					Def +17	0,843	0,052	10,0	24,5		
		9	Control	0,583	0,347	8,1	22,0				
				Def +17	0,612	0,004	8,8	16,1			
		N209	3	Control	0,464	0,369	9,7	22,3			
				Def +17	0,505	0,070	11,6	16,5			
			9	Control	0,409	0,294	9,0	17,4			
				Def +17	0,570	-0,157	10,4	13,0			
	P		IDS69	3	Control	0,487	0,351	10,6	12,1	42,2	
					Def +17	0,498	-0,004	10,1	10,2	38,2	
		9		Control	0,485	0,238	9,8	11,3	40,3		
			Def +17	0,583	-0,228	9,1	8,8	34,8			
		IDS91	3	Control	0,603	0,313	10,5	13,1	40,0		
				Def +17	0,609	-0,112	10,2	11,6	38,3		
	9		Control	0,505	0,203	9,9	13,3	39,8			
		Def +17	0,672	-0,272	8,9	9,7	35,0				
	R18	3	Control	0,275	0,198	12,6	13,2	31,8			
			Def +17	0,258	0,047	11,8	11,0	29,7			
		9	Control	0,319	0,094	12,9	12,7	32,5			
	Def +17		0,298	-0,044	11,2	9,6	27,2				
			Gen (G)		***	***	***	***	*** (1,3)		
			Den (D)		*	***	***	***	**		
			Trat (T)		** (0,041) ^a	***	*	***	***		
		G×D		** (0,099)	* (0,097)	*** (0,4)	*** (1,3)	<i>ns</i>			
		G×T		<i>ns</i>	** (0,097)	*** (0,4)	*** (1,3)	<i>ns</i>			
		D×T		<i>ns</i>	<i>ns</i>	**	<i>ns</i>	* (1,5)			
		G×D×T		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>			
III	D	AW190	9	Control	0,483	0,202	9,5	25,7			
				Def -15	0,491	0,102	8,7	19,8			
				Ral -15	0,453	0,256	9,6	28,2			
				Def +17	0,504	0,155	8,9	17,7			
				Ral +17	0,447	0,346	10,5	32,3			
				P	P625	Control	0,378	0,173	11,5	16,7	42,6
						Def -15	0,399	0,062	11,0	14,3	42,0
						Ral -15	0,589	0,165	12,6	19,8	42,3
					P802	Def +17	0,411	0,127	10,3	13,1	40,7
						Ral +17	0,362	0,203	12,0	17,0	42,2
						Control	0,412	0,152	10,9	17,7	43,0
				P802	Def -15	Ral -15	0,376	0,090	10,2	14,6	43,8
	Ral -15	0,466	0,195			11,6	20,6	44,7			
	Def +17	Ral +17	0,408		0,109	9,9	12,2	41,6			
		Ral +17	0,395		0,139	11,2	17,6	43,6			
			T			***	** (0,065)	***	***	* (1,2)	
			G			***	*** (0,036)	***	***	* (1,0)	
			T×G		*** (0,062)	<i>ns</i>	*** (0,3)	*** (1,9)	<i>ns</i>		

No todos los genotipos mostraron el mismo patrón de respuesta en su contenido de proteínas ante cambios en la *TCP* en torno a floración. En general, el contenido de proteínas en grano fue más estable en genotipos pisingallos que en dentados, lo que está en concordancia con la menor respuesta del *PG* de los pisingallos a cambios en la disponibilidad de asimilados en la fase *lag* (Capítulo 2). En ambos experimentos se detectaron interacciones significativas de genotipo \times densidad y genotipo \times tratamiento ante cambios en la densidad de siembra o en los tratamientos de raleo y defoliación efectuados en pre-floración ($p < 0,001$; Tabla 3.1). En el Exp. I, el contenido de proteínas en grano disminuyó al pasar de una densidad de 3 a 9 pl m⁻², no obstante, mientras Mo17 tuvo una alta respuesta al cambiar de densidad, en los genotipos R18, IDS69 e IDS91 el contenido de proteínas permaneció constante. En el Exp. III, el contenido de proteínas aumentó cuando se aplicó el raleo al comienzo del período de establecimiento del número de granos, pero este efecto no fue igual para todos los genotipos, puesto que el contenido de proteínas aumentó más en el dentado AW190 que en los genotipos pisingallos (Tabla 3.1). Además, la defoliación en ese mismo momento tuvo más efecto nuevamente sobre AW190, que mostró la mayor caída en el contenido de proteínas (Tabla 3.1).

3.3.1.2. Proteína en grano y disponibilidad de asimilados en torno a floración y durante el llenado de granos

La respuesta de la concentración y el contenido de proteínas del grano ante manipulaciones de las condiciones de crecimiento de las plantas en torno a floración (densidades de siembra en el Exp. I; defoliaciones y raleos del stand de plantas en el Exp. III) fue analizada a través de su relación con la tasa de crecimiento por planta por grano, en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) o durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹) (Figs. 3.2 y 3.3). Pese a que ciertos genotipos no mostraron una asociación significativa entre la disponibilidad de asimilados por grano y el nivel de proteína en grano, en ciertos genotipos se observó una relación directa entre la concentración o el contenido de proteína en grano y la TCP_{flo} grano⁻¹ o la TCP_{lle} grano⁻¹ —e.g. ante una mayor TCP_{flo} grano⁻¹ mayor es la concentración de proteína en grano—. No obstante, se observó que la concentración o contenido de proteínas de algunos genotipos mostraba una asociación más estrecha —i.e. mayor R^2 — con la TCP_{flo} grano⁻¹ (e.g. B73). Pese a que el rango explorado de TCP_{flo} grano⁻¹ fue mucho menor que el rango de TCP_{lle} grano⁻¹, en otros genotipos, como AW190, la concentración o contenido de proteínas pareció ser más dependiente de la TCP_{lle} grano⁻¹.

3.3.1.3. Volumen de expansión

El volumen de expansión de grano mostró diferencias significativas entre los genotipos pisingallo, tanto en el Exp. I como en el III ($p < 0,001$, $p < 0,05$, respectivamente; Tabla 3.1). En el Exp. I, IDS69 e IDS91 mostraron los mayores volúmenes de expansión (38,9 y 39,3 cm³ g⁻¹, respectivamente), sin diferencias entre sí, mientras que R18 mostró el menor valor (30,3 cm³ g⁻¹; Tabla 3.1), posiblemente debido a que los dos primeros son el resultado de planes de mejoramiento para volumen de expansión, mientras que el último no. En el Exp. III, P802 (43,3 cm³ g⁻¹) exhibió un mayor volumen de expansión que P625 (42,0 cm³ g⁻¹; Tabla 3.1). Comparando los datos de ambos experimentos, los híbridos dan un mayor volumen de expansión que las líneas endocriadas ($p < 0,001$; análisis

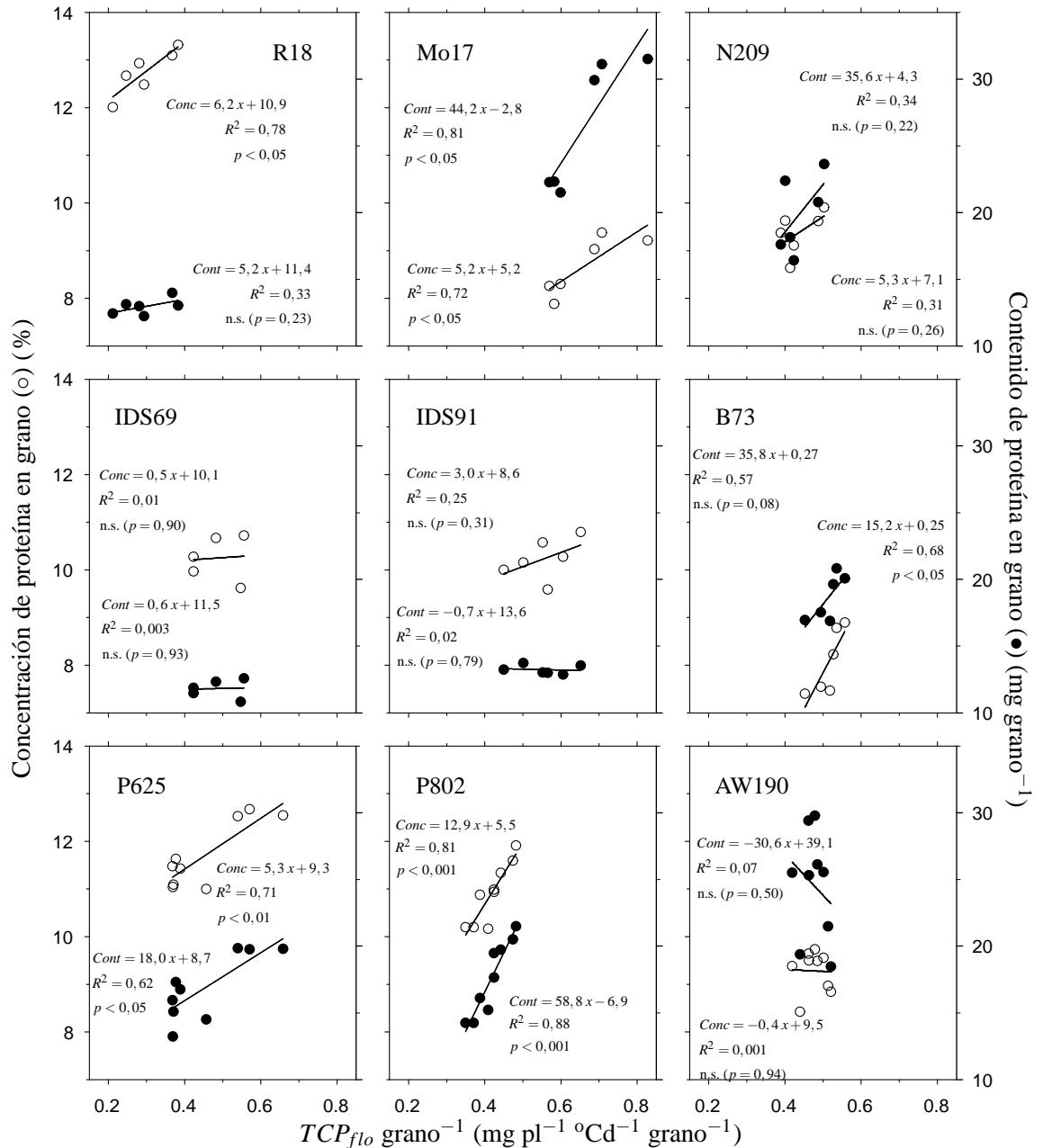


Figura 3.2: Relaciones entre la concentración (○) y el contenido de proteína (●) en grano a madurez fisiológica y la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) en parcelas correspondientes a tratamientos en los que sólo se modificó la TCP en torno a floración (i.e. sin defoliaciones ni raleos del stand de plantas durante el llenado efectivo) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I y III.

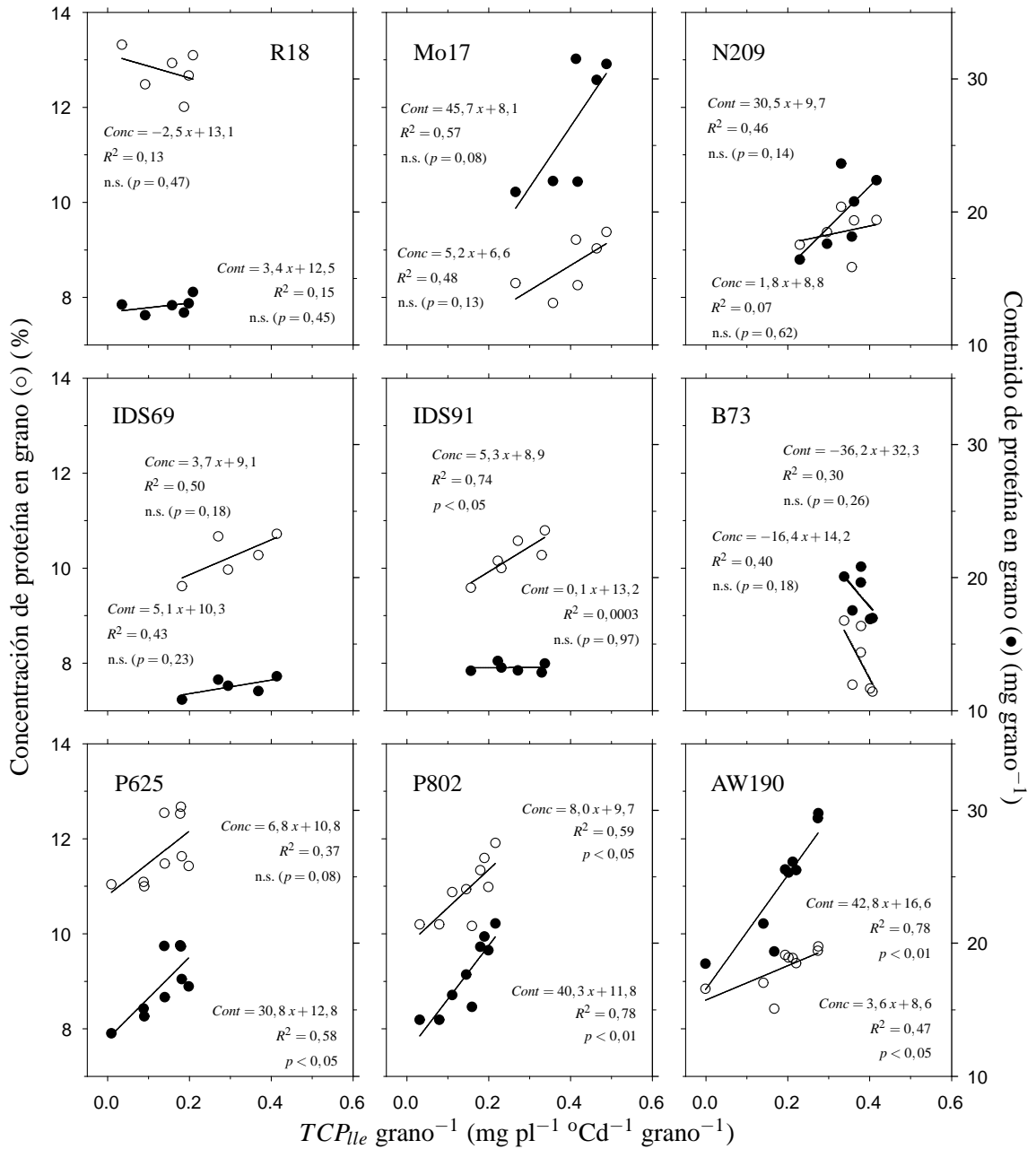


Figura 3.3: Relaciones entre la concentración (○) y el contenido de proteína (●) en grano a madurez fisiológica y la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹) en parcelas correspondientes a tratamientos en los que sólo se modificó la TCP en torno a floración (i.e. sin defoliaciones ni raleos del stand de plantas durante el llenado efectivo) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I y III.

no mostrado).

Los tratamientos destinados a modificar la TCP en torno a floración (densidad de siembra en el Exp. I; raleos y defoliaciones en el Exp. III) sólo tuvieron efecto sobre el volumen de expansión de grano en el Exp. I (Tabla 3.1). Por cierto, en este experimento el volumen de expansión de la densidad de 9 pl m⁻² fue menor que el de la densidad de 3 pl m⁻² ($p < 0.01$; Tabla 3.1). En el Exp. III, en cambio, los tratamientos de raleo o defoliación al comienzo del período de determinación del número de granos no afectaron al volumen de expansión de grano (Tabla 3.1).

Dado que en el Exp. I el volumen de expansión fue distinto entre densidades de siembra, es intuitivo suponer que estas diferencias estén asociadas a alteraciones en la disponibilidad de asimilados por grano en torno a floración (TCP_{flo} grano⁻¹) o posteriormente, durante el llenado efectivo (TCP_{lle} grano⁻¹). No obstante, el volumen de expansión de grano en condiciones no limitantes durante el llenado efectivo no estuvo relacionado a los cambios en la TCP por grano, ni en torno a floración ni durante el llenado efectivo en ambos experimentos (Fig. 3.4). Esto puede radicar en parte en que, en condiciones no limitantes durante el llenado, los cambios en la TCP por grano son pequeños. En efecto, puesto que las plantas ajustan su número de granos de acuerdo a la TCP en torno a floración, las diferencias en crecimiento de la planta se diluyen a nivel de grano individual. Esto hace que, en condiciones no limitantes al crecimiento durante el llenado efectivo, la TCP grano⁻¹ sea una característica bastante estable, tanto en floración como en el llenado efectivo. Pese a que la TCP grano⁻¹ no pudo explicar al volumen de expansión de grano, las respuestas a la densidad de siembra (Exp. I) sugieren que la disponibilidad de asimilados por grano durante la fase *lag* tendría algún impacto sobre el volumen de expansión de grano en maíces pisingallo (Tabla 3.1).

3.3.2. Respuesta de la calidad de grano a cambios en la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo

3.3.2.1. Concentración y contenido de proteínas del grano

Los tratamientos destinados a modificar la TCP durante el llenado efectivo impactaron sobre la concentración de proteína en grano. En el Exp. I, sin embargo, no todos los genotipos respondieron de la misma manera al tratamiento de defoliación post-floración. Se observó que, mientras la concentración de proteína disminuyó ante la defoliación en los genotipos pisingallo (IDS69, IDS91 y R18), en los genotipos dentados (Mo17, N209 y B73) aumentó ($p < 0,001$; Tabla 3.1). Además, en este experimento se observó una interacción densidad \times tratamiento: mientras que la defoliación no tuvo efectos sobre la concentración de proteína en grano cuando fue efectuada en la densidad más alta, en la densidad baja la concentración fue incrementada (Tabla 3.1). Por otro lado, y de manera contraria a lo sucedido en el Exp. I, la defoliación al comienzo del llenado efectivo siempre disminuyó la concentración de proteína en grano en el Exp. III. También existió una interacción genotipo \times tratamiento ($p < 0,001$; Tabla 3.1), en la que se vio que la disminución de la concentración de proteína en el genotipo P625 fue mayor que en los dos restantes. El raleo del stand de plantas al comienzo del llenado efectivo aumentó la concentración de proteína en todos los genotipos, pero lo hizo en mayor magnitud en el dentado AW190 ($p < 0,001$; Tabla 3.1).

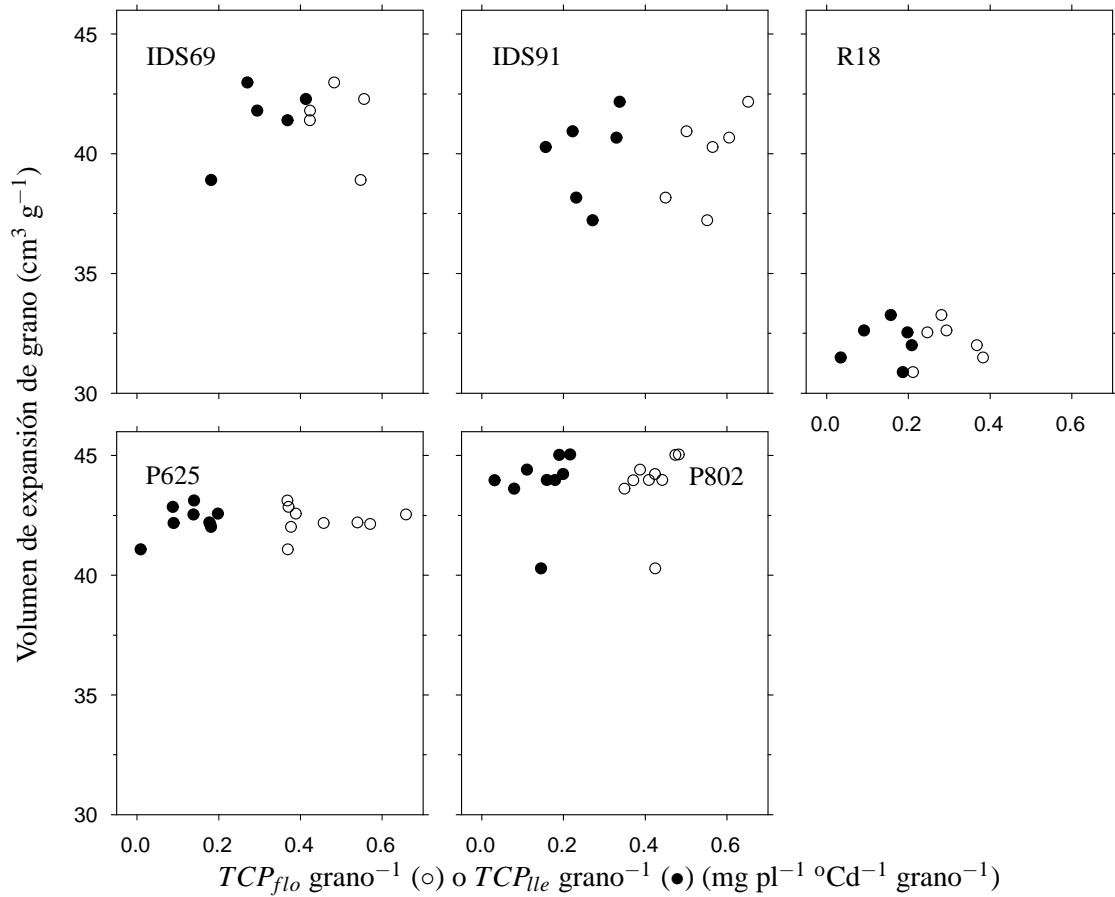


Figura 3.4: Volumen de expansión de grano en función de la tasa de crecimiento por planta por grano, en torno a floración (○) (TCP_{flo} grano $^{-1}$) o durante el llenado efectivo (●) (TCP_{lle} grano $^{-1}$), para todos los genotipos empleados en los Exps. I y III, en los tratamientos sin limitaciones (defoliaciones) ni mejoras (raleos del stand de plantas) durante el llenado efectivo.

Los tratamientos que modificaron la *TCP* durante el llenado efectivo también afectaron al contenido de proteínas del grano, y sus efectos siempre reflejaron las variaciones ocurridas en el *PG* (Tabla 3.1). En el Exp. I, el contenido de proteínas en grano siempre fue mayor en la densidad más baja, pero se observó una interacción genotipo \times densidad, en la cual Mo17 y R18 mostraron la mayor y la menor diferencia entre densidades, respectivamente ($p < 0,001$; Tabla 3.1). El contenido de proteínas del grano en este experimento siempre fue menor al aplicarse el tratamiento de defoliación al comienzo del llenado efectivo, pero se observó una interacción genotipo \times tratamiento, en la cual, nuevamente, Mo17 y R18 mostraron la mayor y la menor diferencia entre tratamientos, respectivamente ($p < 0,001$; Tabla 3.1). En el Exp. III, el raleo al comienzo del llenado efectivo y el raleo al comienzo período de establecimiento del número de granos aumentaron el contenido de proteínas en igual magnitud. No obstante, las defoliaciones realizadas en distintos momentos no tuvieron el mismo efecto, ya que la caída en el contenido de proteínas en grano fue mayor cuando la defoliación fue efectuada al comienzo del llenado efectivo ($p < 0,001$; Tabla 3.1). Sin embargo, el raleo al comienzo del llenado efectivo sólo afectó al contenido de proteínas de AW190; al aplicar raleos al comienzo del llenado, el contenido de proteínas de los granos en los híbridos pisingallo permaneció constante.

La respuesta de la concentración y el contenido de proteínas del grano ante cambios en las condiciones de crecimiento durante el llenado efectivo (defoliaciones al inicio del llenado efectivo en los Exps. I y III; raleos del stand de plantas al inicio del llenado efectivo, sólo en el Exp. III) fue analizada a través de su relación con la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo ($TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$) (Fig. 3.5). En concordancia con la información presentada en la Tabla 3.1, caídas en la $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$ disminuyeron la concentración de proteínas del grano en todos los genotipos pisingallos y en el dentado del Exp. III (Fig. 3.5). No obstante, la concentración de proteínas en grano aumentó en los dentados del Exp. I. El contenido de proteínas del grano, en cambio, siempre disminuyó ante caídas en la $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$ (Fig. 3.5), y esta tendencia es atribuible a la reducción del *PG*.

Las diferencias en la respuesta del nivel de proteína en grano a cambios en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo entre genotipos, particularmente entre genotipos dentados y pisingallos, pueden ser mejor apreciadas si los cambios se expresan en términos relativos (i.e. el tratamiento expresado como una fracción del control) (Fig. 3.6). Como se demostró en el Capítulo 2, el *PG* en genotipos pisingallos es más estable ante cambios en la disponibilidad de asimilados en el llenado efectivo que el *PG* de los genotipos dentados (Fig. 2.6). Pese a esta mayor estabilidad en el *PG* de los maíces pisingallo, el contenido de proteínas no necesariamente sigue el mismo patrón. Como se observa en la Fig. 3.6B, las pendientes de la relación del contenido de proteínas relativo y la $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$ relativa no son significativamente distintas entre dentados y pisingallos. Los repentinos aumentos en la concentración de proteína en grano ante la defoliación al comienzo del llenado efectivo, observados en los genotipos dentados B73, Mo17 y N209 (Fig. 3.6A; Tabla 3.1), son la razón de que el contenido de proteínas del grano no siempre reproduzca el patrón de respuesta del *PG* de cierto genotipo a cambios en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo (Fig. 3.6B; Tabla 3.1).

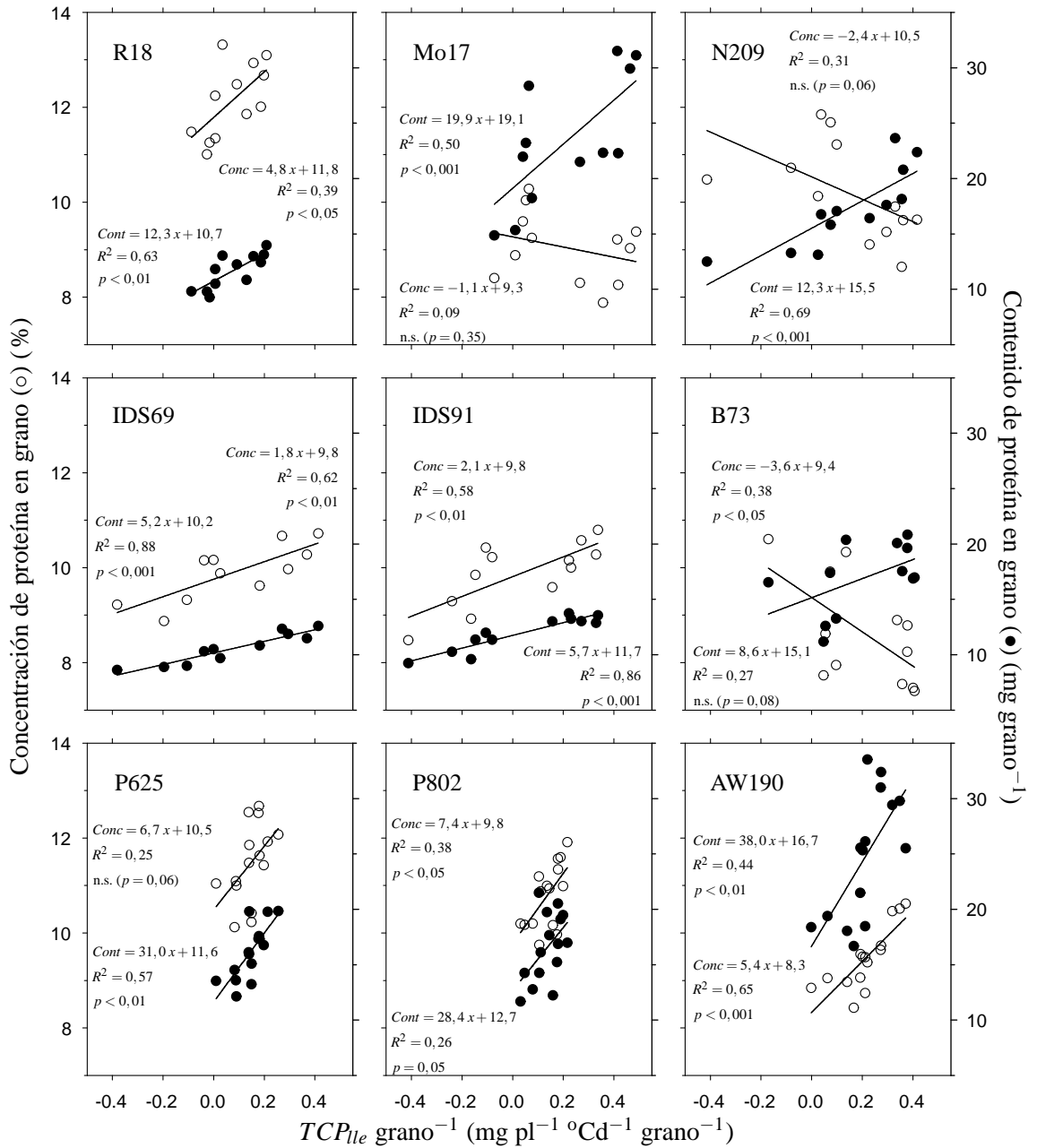


Figura 3.5: Relaciones entre la concentración (○) y el contenido de proteína (●) en grano a madurez fisiológica y la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo ($TCP_{1le} \text{ grano}^{-1}$) en parcelas en las que la TCP fue modificada durante el llenado efectivo (i.e. con defoliaciones o raleos del stand de plantas aplicados a los 17 días desde antesis) para cada uno de los genotipos empleados en los Exps. I y III.

3.3.2.2. Volumen de expansión

Los tratamientos de reducción de la TCP durante el llenado efectivo provocaron caídas en el volumen de expansión de grano en ambos experimentos (Tabla 3.1). En el Exp. I, el tratamiento de defoliación al comienzo del llenado efectivo disminuyó el volumen de expansión, pero se observó una interacción significativa con la densidad de siembra ($p < 0,05$; Tabla 3.1). Al respecto, la caída en el volumen de expansión de grano ante la defoliación fue mayor cuando el tratamiento se aplicó en la densidad más alta, mientras que, cuando la defoliación se realizó en la densidad baja, las diferencias no fueron significativas (Tabla 3.1). En el Exp. III, el volumen de expansión no fue alterado por el raleo al comienzo del llenado efectivo pero sí por el tratamiento de defoliación en el mismo momento, que provocó una caída en el volumen de expansión de grano ($p < 0,05$), sin interacción con el genotipo (Tabla 3.1).

Dada la respuesta del volumen de expansión de grano a cambios en la disponibilidad de asimilados debida a los tratamientos, se estableció una relación entre el volumen de expansión y la $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$ para cada genotipo (Fig. 3.7). Se observó que la $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$ explicó gran parte de la variabilidad en el volumen de expansión de los genotipos del Exp. I, donde más disponibilidad de asimilados por grano en el llenado efectivo produjo mayor volumen de expansión (Fig. 3.7). Sin embargo, no se halló respuesta entre los genotipos del Exp. III. Esto puede deberse a diferencias en el rango de $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$ explorado en cada experimento, el cual fue evidentemente menor en el Exp. III.

A fin de poder comparar genotipos entre sí, la respuesta del volumen de expansión a cambios en el crecimiento de las plantas durante el llenado efectivo es apreciada en términos relativos (i.e. el tratamiento expresado como una fracción del control) (Fig. 3.8). En primer lugar, se observa que el volumen de expansión de grano es sensible a cambios en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo (Fig. 3.8A). En segundo lugar, que estos cambios en el volumen de expansión están asociados a variaciones en el tamaño del grano (PG) y el nivel de proteínas del grano (concentración y contenido de proteínas) en respuesta a cambios en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo (Figs. 3.8B, 3.8C y 3.8D). En el caso de la respuesta del volumen de expansión relativo a la $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$ relativa, se ve que el patrón entre distintos genotipos es único, ya sean híbridos o líneas endocriadas (Fig. 3.8A). Por el contrario, en el caso de la relación entre el volumen de expansión relativo y el PG relativo (Fig. 3.8B), o la concentración de proteínas relativa (Fig. 3.8C) o el contenido de proteínas relativo (Fig. 3.8D), se observa que el patrón de respuesta difiere entre híbridos o líneas endocriadas. Pese a que las relaciones en dichas figuras nunca son significativas para híbridos por separado, el ajuste de distintos modelos lineales deja ver a grandes rasgos que las respuestas son siempre más marcadas en líneas endocriadas. Por cierto, puede distinguirse que el volumen de expansión en los híbridos es más estable que en las líneas, cualesquiera sean los factores incidentes en consideración (i.e. PG , concentración o contenido de proteínas del grano). Además, es claro que, de estos tres factores, aquel al que el volumen de expansión es más sensible es a la concentración de proteínas del grano, lo cual se evidencia en el valor de la pendiente —más evidente en el caso de las líneas, cuya pendiente ≈ 1 indica que por cada unidad relativa que disminuye la concentración de proteínas del grano el volumen de expansión cae una unidad relativa— (Fig. 3.8C).

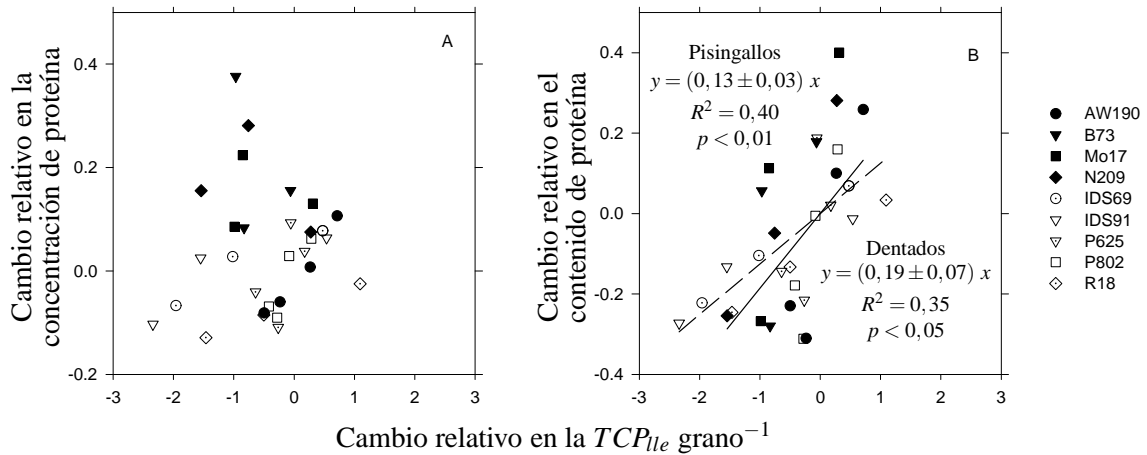


Figura 3.6: Cambio relativo de la concentración (A) y el contenido de proteínas del grano (B), en función del cambio relativo en la TCP_{Le} grano⁻¹, para todos los genotipos empleados en los Exps. I y III (símbolos negros: dentados, símbolos claros: pisingallos). Los valores relativos de cada variable fueron calculados como una fracción del valor del tratamiento respecto del valor del control (i.e. valor relativo = $\frac{\text{tratamiento}-\text{control}}{\text{control}}$). Las rectas de regresión (líneas llenas: dentados; líneas rayadas: pisingallos) representan la ecuación $y = a x$, donde $a = \text{pendiente} \pm \text{error estándar}$.

3.4. Discusión

Los resultados del presente capítulo muestran que, tanto en maíces dentados como en pisingallos, la concentración y el contenido de proteínas en grano responden a cambios en el crecimiento de las plantas en torno a floración y durante la fase lineal de llenado. Intrínsecamente, los granos de maíces pisingallo tienen más concentración de proteína que los de maíces dentados. Sin embargo, estas diferencias no pueden ser explicadas por la disponibilidad de asimilados por grano, ya que, como se observa en las Figs. 3.2 y 3.3, los maíces pisingallo determinaron una mayor concentración de proteínas con niveles de disponibilidad de asimilados similares y aún menores que aquellos de los maíces dentados. Se ha observado, además, que este patrón sigue siendo el mismo pese a que el costo metabólico adicional resultante de sintetizar un mayor porcentaje de proteínas, en los granos de maíces pisingallos, sea puesto en consideración (datos no mostrados).

En concordancia con trabajos previos (Jenner et al., 1991; Borrás et al., 2002), la concentración de proteína del grano fue incrementada cuando la TCP por grano aumentó, tanto en floración como en el llenado efectivo de los granos. En condiciones normales durante el llenado efectivo, la concentración de proteína estuvo en algunos casos más asociada a la TCP_{flo} grano⁻¹ y en otros a la TCP_{lle} grano⁻¹. El hecho de que en algunos genotipos la concentración de proteínas esté más asociada a la TCP por grano en torno a floración que a la TCP por grano en la fase lineal del llenado es llamativo, pues la mayor parte de la proteína en grano se acumula con posterioridad a la fase *lag* —mientras que la TCP_{flo} grano⁻¹ cubre el período desde 15 días previos a antesis hasta el fin de la fase *lag*—. Como se ha visto en el Capítulo 2, el peso potencial de los granos depende de la disponibilidad de asimilados durante la fase *lag*, pero esta distinta capacidad de destino

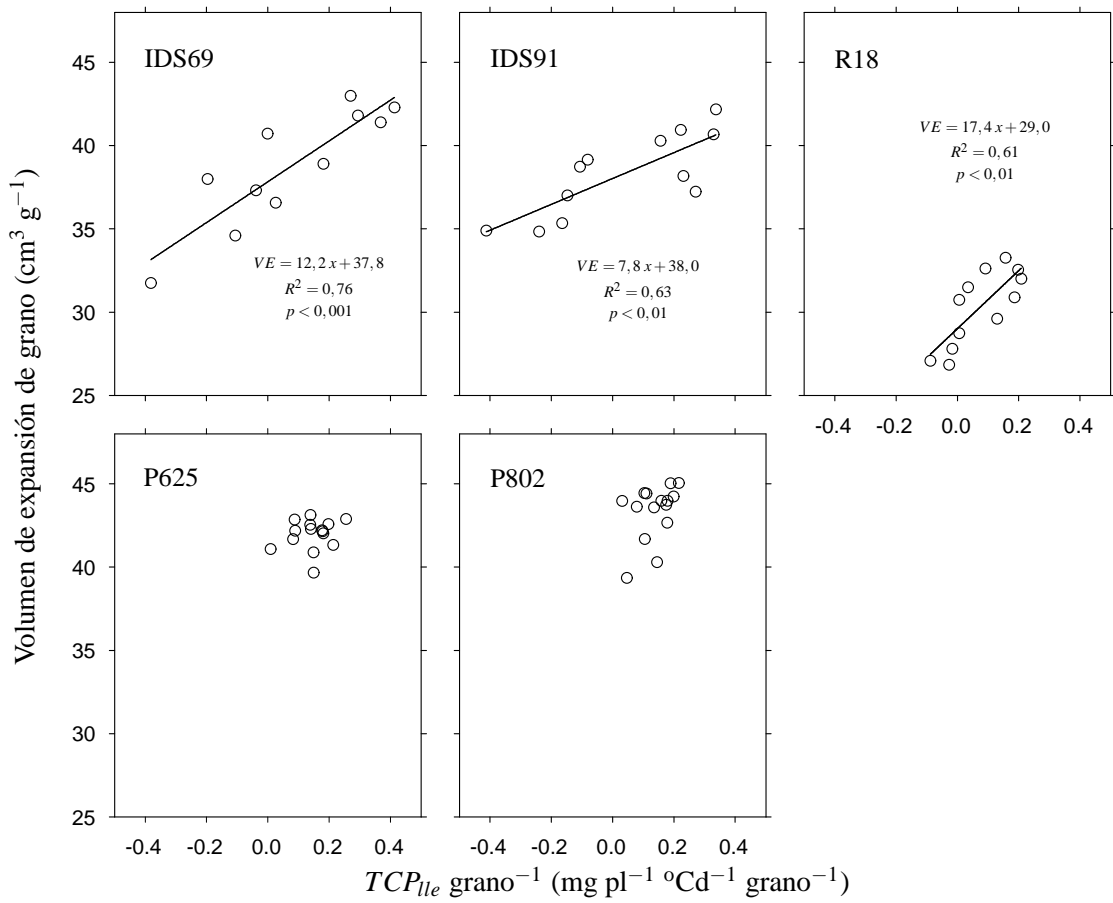


Figura 3.7: Volumen de expansión de grano (VE) en función de la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo (TCP_{le} grano⁻¹), para cada uno de los genotipos pisingallo y tratamientos empleados en los Exps. I y III.

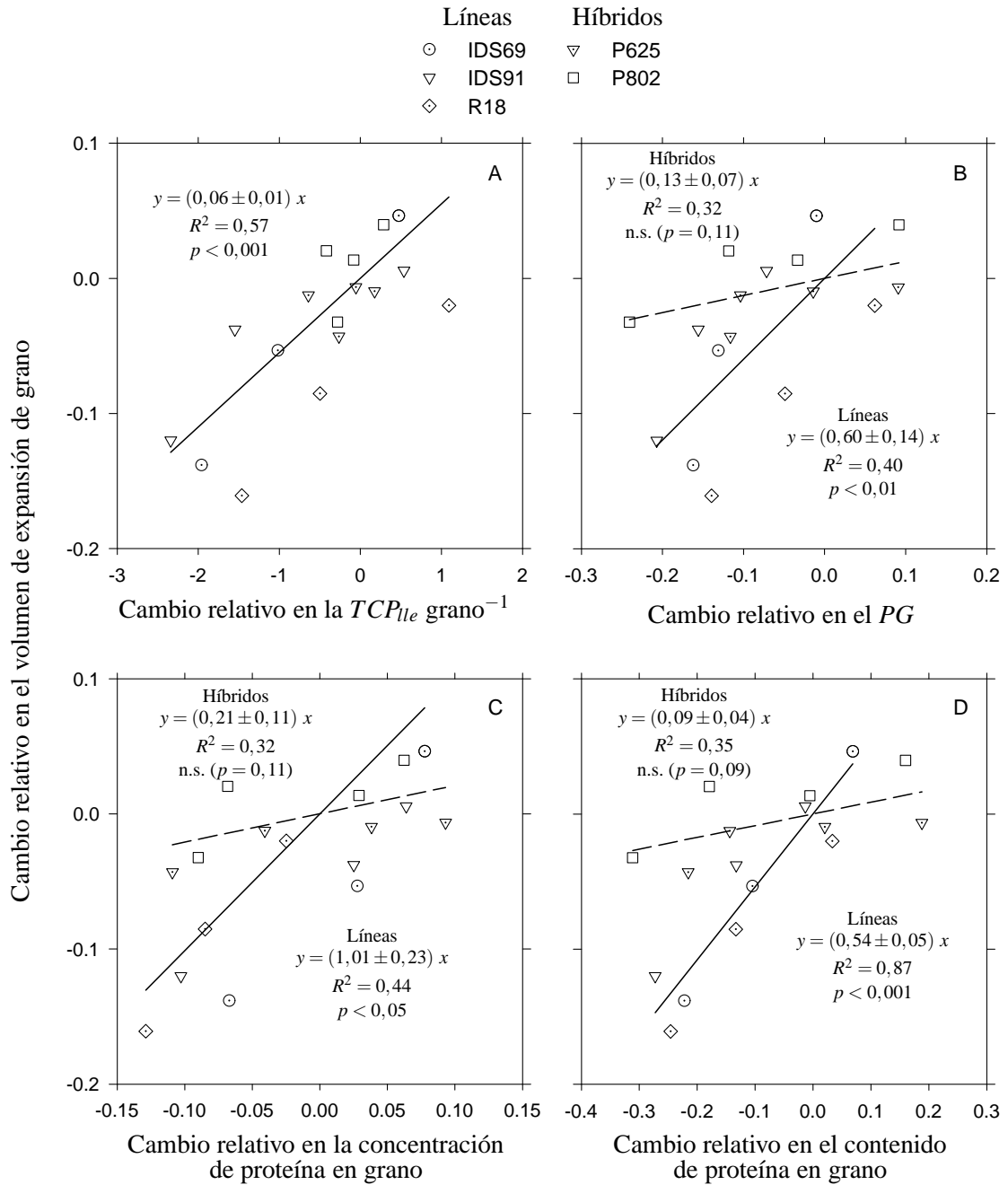


Figura 3.8: Cambio relativo en el volumen de expansión en función del cambio relativo en la TCP_{lle} grano⁻¹ (A), del cambio relativo en el peso de grano (PG) (B), y del cambio relativo en la concentración (C) o en el contenido de proteína de los granos (D), para todos los genotipos pisingallo empleados en los Exps. I y III. Los valores relativos de cada variable fueron calculados como una fracción del valor del tratamiento respecto del valor del control (i.e. valor relativo = $\frac{\text{tratamiento} - \text{control}}{\text{control}}$). Las rectas de regresión (líneas llenas: líneas endocriadas; líneas rayadas: híbridos) representan la ecuación $y = ax$, donde a = pendiente \pm error estándar.

es básicamente debida a diferencias en la capacidad de los granos de acumular almidón, a través de un mayor número de células endospermáticas o número de gránulos de almidón. Las evidencias a favor de una mayor capacidad de destino de proteínas no existen. Tsai et al. (1980) propusieron que los cuerpos proteicos pueden actuar como sitio potencial de acumulación de zeínas y que éstas constituyen una forma de destino para la deposición de proteínas del grano. Sin embargo, no existen evidencias que soporten la idea de que la capacidad potencial de acumulación de zeínas en los cuerpos proteicos sea establecida por medio de un límite superior impuesto durante la fase *lag* —como sí sucede con los gránulos de almidón—.

Entonces, ya que la hipótesis acerca de un techo para la deposición de proteínas impuesto durante la fase *lag* es improbable, el desfase temporal del momento en el que ocurre la oferta de asimilados —i.e. fase *lag*— con el momento en el que los mismos son demandados por el grano —i.e. llenado efectivo— haría que la TCP_{flo} grano⁻¹ y la concentración de proteínas del grano sean dos factores independientes. Una explicación plausible a la relación positiva encontrada entre ambas variables es que la relación entre la TCP_{flo} grano⁻¹ y la concentración de proteínas del grano no sea causal, sino indirecta. Ciertamente, las plantas con mayor TCP_{flo} grano⁻¹ no sólo son las que más asimilados asignan a los granos en ese momento, sino también las que más asimilados —entre ellos nitrógeno— pueden haber acumulado en tejidos vegetativos. De acuerdo a esta hipótesis, más TCP_{flo} grano⁻¹ resultaría en una mayor capacidad de removilización de nitrógeno hacia los granos durante el llenado efectivo, dando como resultado una mayor acumulación de proteínas en grano. Más TCP_{lle} grano⁻¹, por otro lado, podría resultar en una mayor absorción de nitrógeno durante el llenado efectivo en algunos genotipos, dando como resultado, nuevamente, una mayor acumulación de proteínas en grano. Esta idea es respaldada por Ta y Weiland (1992), quienes sugieren que, aún en condiciones normales de disponibilidad de nutrientes, el nitrógeno absorbido por las raíces es primero acumulado en los tallos y luego es removilizado hacia los granos, por lo cual mayor TCP_{flo} grano⁻¹ estaría implicando un mayor crecimiento y capacidad de removilización desde este órgano.

Existirían, luego, dos estrategias de distribución del nitrógeno entre los genotipos mostrados en el presente capítulo: aquellos cuyo nivel de proteína en grano depende más de la removilización del nitrógeno acumulado previo al llenado efectivo, y aquellos cuyo nivel de proteínas en grano depende más de la absorción de nitrógeno durante el llenado efectivo. Comparando las Figs. 3.2 y 3.3 puede afirmarse que el genotipo B73 pertenecería al grupo de genotipos cuyo nivel de proteína en grano depende de la removilización, mientras que el genotipo AW190 representaría un ejemplo de aquellos genotipos cuyo nivel de proteína en grano depende de la absorción de nitrógeno durante el llenado efectivo. Un caso intermedio sería el de los genotipos pisingallo P625 y P802, cuyo nivel de proteína en grano muestra una respuesta más marcada para la TCP_{flo} grano⁻¹ —i.e. asociado a la capacidad de removilización—, pero aún sigue dependiendo de la TCP_{lle} grano⁻¹ —i.e. asociado a la capacidad de absorción— (Figs. 3.2 y 3.3).

En condiciones limitantes durante el llenado efectivo, se observó que existen diferencias entre maíces dentados y pisingallos en cómo cambios en la disponibilidad de asimilados en ese momento afectan la determinación de la concentración y contenido de proteínas en grano. En concordancia con la teoría de Jenner et al. (1991) para trigo, tanto genotipos dentados como pisingallos establecieron una menor concentración de proteínas ante reducciones abruptas en la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo.

Sin embargo, de manera llamativa algunos genotipos dentados —precisamente aquellos del Exp. I— aumentaron su concentración de proteína ante estas reducciones en la disponibilidad de asimilados por grano. El motivo de esta respuesta inesperada tiene relación con un cese abrupto en el llenado de granos, de la misma manera que documentaron Jones y Simmons (1983) y Sala et al. (2007) al aplicar también tratamientos de defoliación. Si la deposición de almidón es más sensible a cambios en la disponibilidad de asimilados en dentados que en pisingallos puede ser que el cese del llenado haya incrementado el nivel relativo de proteínas, es decir, su concentración. Las evidencias a favor de esta hipótesis no son fuertes, pero cobran sentido si se considera que (i) el almidón es el componente mayoritario del grano de maíz —más aún en dentados que en pisingallos—, y que (ii), como se demostró en el Capítulo 2, el peso de grano en maíces dentados es más sensible a reducciones en la disponibilidad de asimilados durante la fase lineal de llenado que el de los pisingallos.

Pese a estas diferencias en la forma en que ambos tipos de maíz determinan la concentración de proteína del grano, se observó una tendencia de los genotipos pisingallos a mantener contenidos de proteínas en grano más estables ante reducciones en la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo. Este resultado está de acuerdo con la mayor estabilidad del *PG* de los genotipos pisingallos ante limitaciones en la fuente disponible en el llenado que se mostró en el Capítulo 2.

En condiciones no limitantes durante el llenado efectivo, el volumen de expansión respondió a cambios en las condiciones de crecimiento en torno a floración (Exp. I; Tabla 3.1), pero al ser estos cambios de pequeña magnitud el mismo no pudo ser explicado por medio de una relación funcional con la $TCP_{flo} \text{ grano}^{-1}$ (Fig. 3.4). En condiciones limitantes durante el llenado efectivo, las reducciones en la disponibilidad de asimilados por grano promovidas por la defoliación ocasionaron caídas de mayor magnitud en el volumen de expansión y el mismo pudo ser explicado por la $TCP_{lle} \text{ grano}^{-1}$. Soyly y Tekkanat (2007) encontraron que el volumen de expansión estaba más asociado al tamaño de grano que al contenido de proteínas. En el presente capítulo, se observó que el volumen de expansión fue más sensible a cambios en la concentración de proteína en grano que en el *PG*, pero, al integrar ambas variables —i.e. contenido de proteína = $PG \times$ concentración de proteína—, el contenido de proteínas fue la variable que mejor explicó diferencias en volumen de expansión entre distintos genotipos y tratamientos. Las diferencias entre ambos resultados probablemente radiquen en que Soyly y Tekkanat (2007) sólo evaluaron distintos genotipos. En el presente capítulo, en cambio, se evaluaron varios genotipos dentro de amplios rangos de crecimiento durante el llenado de granos. Posiblemente, la concentración de proteína se vea más afectada en estas condiciones que en las de estos autores.

Otros trabajos han lidiado con cambios en características del grano y su impacto sobre el volumen de expansión. Ninguno ha intentado vincular al volumen de expansión con variables de importancia fisiológica que ayuden a entender cómo lo que sucede con un cultivo a campo puede determinar la calidad de grano en maíces pisingallo. Los resultados del presente capítulo muestran, además, que el volumen de expansión de grano en genotipos pisingallos está asociado a la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo. En concordancia con trabajos anteriores, cambios en el volumen de expansión estuvieron asociados a variaciones en el *PG* (Song et al., 1991; Allred-Coyle et al., 2000; Ceylan y Karababa, 2002; Gökmen, 2004; Ademiluyi y Mepba, 2009) y en el contenido de proteínas (Borrás et al., 2006; Soyly y Tekkanat, 2007). Sin embargo,

esta es la primera vez que se demuestra que estos cambios pueden ser explicados por la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo.

3.5. Conclusiones

Los resultados presentados en este capítulo sugieren que el volumen de expansión de grano en maíz pisingallo depende en gran parte de la disponibilidad de asimilados durante el llenado efectivo y en menor magnitud durante la floración del cultivo. Este es el primer trabajo que documenta esta asociación, puesto que gran parte de los trabajos previos sólo han establecido relaciones con características del grano y las condiciones de post-cosecha. La relación funcional entre suministro de asimilados y volumen de expansión documentada puede ayudar a predecir la calidad de grano en maíces pisingallo a partir del conocimiento de los parámetros genotípicos que el híbrido en consideración tiene para esta relación y de la oferta, captura y uso de recursos que ofrece cada situación de cultivo en particular.

Maíces dentados y pisingallos difieren no sólo en cómo aprovechan la fuente disponible para generar el *PG* sino también su concentración y contenido de proteína. Tal como se documentó en el Capítulo 2, los maíces pisingallo mantienen valores de *PG* estables ante fuertes reducciones en la disponibilidad de asimilados por medio de defoliación. En este capítulo se evidencia que el contenido de proteínas es también más estable ante estas reducciones de lo que es en genotipos dentados. Por otro lado, al analizar cultivos conducidos sin limitaciones durante el llenado efectivo, se pudo observar que la calidad de grano —su concentración y contenido de proteínas— está determinada tempranamente, a partir de la disponibilidad de asimilados durante la fase *lag* del llenado. Por primera vez se demuestra, que además de ser importante para la determinación del rendimiento, las condiciones de crecimiento durante floración pueden ser determinantes de la calidad de grano en maíz.

CAPÍTULO 4

CONSIDERACIONES FINALES

4.1. Contrastación de hipótesis

A lo largo de esta tesis se pusieron en evidencia algunos procesos fisiológicos que explican parte de la variabilidad en el rendimiento y la calidad de los granos de maíces pisingallo. Se realizó también una comparación de cómo generan el rendimiento los maíces dentados y pisingallos dentro de un marco conceptual basado en el crecimiento del cultivo y su partición. A continuación se presentan los resultados de la contrastación de las hipótesis delineadas en el Capítulo 1.

4.1.1. Capítulo 2. Determinación del rendimiento y sus componentes

1. Objetivo: Analizar la determinación del número de granos por planta en genotipos dentados y pisingallos a partir del crecimiento por planta en torno a floración, la partición de ese crecimiento hacia espigas y la eficiencia en generar granos por cada unidad de biomasa de espigas.

Hipótesis: El número de granos fijados por planta dependerá de la cantidad de biomasa particionada hacia espigas alrededor de floración, sin diferencias, entre genotipos o tipos de endosperma, en el número de granos que se producen por unidad de crecimiento de espigas. **Rechazada.**

2. Objetivo: Estudiar la relación entre la tasa de crecimiento de planta alrededor de floración, la determinación del número de granos y la determinación del peso de grano en genotipos dentados y pisingallos.

Hipótesis: La tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración explicará las diferencias en peso de grano final, peso de grano potencial, máximo contenido de agua del grano y tasa de llenado entre genotipos dentados y pisingallos. **Rechazada.**

3. Objetivo: Investigar si el peso de grano de genotipos dentados y pisingallos responde en forma similar a fuertes reducciones de la relación fuente-destino durante el período de llenado efectivo.

Hipótesis: El peso de grano de maíces dentados y pisingallos responderá en una proporción similar ante cambios semejantes en la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo. **Rechazada.**

4.1.2. Capítulo 3. Determinación de la calidad de grano

1. Objetivo: Estudiar cómo el crecimiento de las plantas en torno a floración impacta sobre la deposición de proteína en granos de maíces dentados y pisingallos.

Hipótesis: Aumentos en la tasa de crecimiento de planta por grano en torno a floración incrementarán la concentración de proteínas del grano en ambos tipos de maíz.

No rechazada.

2. Objetivo: Analizar la respuesta comparativa de la deposición de proteínas en grano entre maíces dentados y pisingallos ante cambios en el crecimiento de las plantas durante el llenado efectivo.

Hipótesis: El contenido de proteínas en grano de maíces dentados y pisingallos responderá en una proporción similar ante cambios semejantes en la tasa de crecimiento por planta por grano durante el llenado efectivo. **No rechazada.**

3. Objetivo: Estudiar el efecto de cambios en el crecimiento de las plantas sobre la capacidad de expansión de los granos en maíces pisingallos.

Hipótesis: La tasa de crecimiento por planta por grano, tanto en torno a floración como durante el llenado efectivo, determinará la capacidad de expansión de grano en genotipos pisingallo a través de cambios en el peso de grano y su concentración y contenido de proteínas. **No rechazada.**

4.2. Aportes originales al conocimiento científico

En la presente tesis se ha utilizado un marco conceptual basado en el crecimiento del cultivo para explicar el rendimiento y la calidad de grano en cultivos de maíz dentado y pisingallo. A continuación se detallan las conclusiones más importantes de todo el trabajo de tesis.

1. El número de granos que una planta establece depende de las condiciones de crecimiento en torno a floración en ambos tipos de maíz. Sin embargo, en la presente tesis se ha puesto en evidencia que existen diferencias genotípicas que permiten determinar un diferente número de granos por planta a través de mecanismos distintos cuando se considera la partición de biomasa a espigas y la determinación de granos por unidad de crecimiento de espigas.

Pese a que la biomasa de espigas a los 14 días post anthesis muestra que la partición de biomasa a estos órganos es el principal determinante del número de granos en la mayor parte de los genotipos empleados en los presentes experimentos, la eficiencia de fijación de granos por unidad de biomasa particionada a espigas ha mostrado ser importante. En algunos genotipos el número de granos fijados por unidad de peso de espigas mostró valores más altos que el resto, evidenciando que el número de granos por planta en maíz no puede ser predicho sólo por el crecimiento de las espigas en torno a floración. Cuando el conjunto de germoplasmas empleados es amplio, como en este caso, conocer qué tan eficiente es cada genotipo en usar la biomasa particionada a espigas en torno a floración para fijar granos es necesario.

2. La determinación del peso de grano es claramente diferente entre maíces dentados y pisingallos. Ambos tipos de maíz difieren tanto en cómo determinan el peso de grano potencial en torno a floración como el peso de grano final durante el llenado efectivo.

El peso de grano potencial en genotipos pisingallos siempre es menor que en genotipos dentados ante un mismo nivel de asimilados por grano en torno a floración (medido como tasa de crecimiento de planta por grano durante esta etapa), lo que es reflejado además en el menor contenido máximo de agua y menor tasa de crecimiento de los granos de estos maíces.

El peso de grano final en maíces pisingallos es menos afectado por fuertes reducciones en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado efectivo.

3. En cultivos de maíz dentado y pisingallo que crecen sin limitaciones durante el llenado efectivo, la concentración de proteínas del grano depende del crecimiento del cultivo durante la fase *lag* del llenado. Estos resultados resaltan la importancia que tiene el período en torno a floración no sólo para la determinación del rendimiento sino de la calidad del grano en el cultivo de maíz.
4. Cambios en las condiciones de crecimiento del cultivo modificaron el contenido de proteínas en ambos tipos de maíz, pero existió una leve tendencia de los maíces pisingallos a mantener contenidos de proteína en granos más estables ante estreses durante el llenado efectivo.

Esta respuesta guarda semejanza con la relación entre el peso de grano final y la disponibilidad de fuente por grano durante el llenado activo de los granos mostrada en el Capítulo 2, en la cual el peso de grano final siempre fue más estable ante fuertes reducciones en la fuente disponible por grano en maíces pisingallo.

5. El volumen de expansión de grano, principal parámetro de calidad en la industria de maíz pisingallo, está relacionado con la disponibilidad de asimilados por grano durante el período reproductivo. La relación entre el volumen de expansión y la disponibilidad de asimilados es establecida a través de cambios en dos de las características del grano con más impacto sobre el volumen de expansión: el peso de grano y el nivel de proteínas del grano. Al dividir el período reproductivo entre la fase *lag* y la fase de llenado efectivo, el efecto de la disponibilidad de asimilados sobre el volumen de expansión fue mayor durante el llenado activo de los granos.

Estudios previos han documentado cómo algunas características del grano afectan al volumen de expansión. Los resultados descriptos en el Capítulo 3 de la presente tesis son los primeros en mostrar cómo el volumen de expansión es afectado por las condiciones de crecimiento del cultivo a campo.

4.3. Implicancias para futuras investigaciones y aplicaciones prácticas de los resultados

A partir de las evidencias presentadas en esta tesis es posible pensar en una serie de estudios orientados a ampliar el conocimiento de la ecofisiología del cultivo y la

aplicación de esta información para mejorar la producción de maíz pisingallo. A continuación se describen algunas de las cuestiones que creo importante atender en futuras investigaciones.

4.3.1. Predicción del peso de grano a partir de la tasa de crecimiento por planta por grano en torno a floración y el grosor del pericarpio en germoplasma contrastante

Como se demostró en el Capítulo 2 de esta tesis, las diferencias en el peso de grano individual entre maíces dentados y pisingallos no pueden ser explicadas por la disponibilidad de asimilados en torno a floración, pues estos últimos establecen un menor peso de grano potencial ante una misma disponibilidad de asimilados por grano (medido como tasa de crecimiento de planta por grano) en torno a floración.

Es posible que la razón de esta diferencia en la respuesta del peso de grano a la fuente disponible sea la mayor resistencia que un pericarpio de mayor grosor puede ofrecer a la expansión del grano en genotipos pisingallo. Especulo que un modelo funcional que además de utilizar a la tasa de crecimiento por planta por grano esté basado en alguna estimación de la resistencia que el pericarpio ofrece a la expansión en volumen durante el llenado de granos podrá predecir con mayor exactitud el peso de grano individual en un conjunto de germoplasmas que involucre maíces dulces (de menor grosor de pericarpio), a dentados (grosor intermedio) y pisingallos (máximo grosor; ver Tracy y Galinat, 1987).

No debe confundirse la utilidad brindada por tal modelo, pues esta no tendría la finalidad de mejorar el rendimiento de maíz pisingallo a través del logro de un mayor peso de grano individual. Como se describió en el Capítulo 1, la capacidad del grano de maíz pisingallo de explotar y formar grandes rosetas radica en gran medida en el mayor grosor del pericarpio y en el mediano tamaño de sus granos, por lo que esta opción sería improductiva. En cambio, un mayor entendimiento de los factores que hacen a la determinación del peso potencial del grano tendrá importancia en el mejoramiento para rendimiento potencial en maíces dentados. Genotipos de maíz dentado con pericarpios más laxos posiblemente puedan aprovechar mejor la fuente disponible por grano en la fase de rápida expansión del grano, resultando en mayor peso de grano a cosecha.

4.3.2. Uso de modelos de simulación de cultivos para predecir el volumen de expansión en maíces pisingallos

Pese a que la determinación de la calidad de grano obedece a ciertos factores del ambiente cuyos efectos no han sido tenidos en cuenta en la presente tesis (e.g. temperatura), se pudo observar que el volumen de expansión de grano en maíces pisingallo depende en gran medida de la disponibilidad de asimilados por grano (medida como tasa de crecimiento de planta por grano fijado) durante el llenado efectivo (Capítulo 3). Considero que un logro importante en la aplicación de la información brindada por las relaciones funcionales detalladas en el Capítulo 3 sería tratar de formalizar dichas relaciones dentro de modelos de simulación de cultivos.

La información brindada por dichos modelos de simulación podría orientar a productores en la toma de decisiones de manejo del cultivo, no sólo en el logro de altos

rendimientos sino también en la obtención de una mejor calidad de los granos. La parametrización de estas relaciones funcionales a través de distintos genotipos (e.g. véanse los distintos parámetros de las ecuaciones lineales para cada genotipo en la Fig. 3.7) y la posterior validación de los resultados de la predicción del modelo a través de ensayos a campo serán instancias fundamentales en la optimización de dichos modelos.

4.3.3. Comparación de los umbrales de respuesta del rendimiento y del volumen de expansión a la disponibilidad de nitrógeno del suelo

Como se desprende del Capítulo 3 de esta tesis, el volumen de expansión de grano está íntimamente vinculado a la economía del nitrógeno del cultivo de maíz pisingallo, pues la concentración y el contenido de proteína en grano estuvieron directamente relacionados con el volumen de expansión de grano (Fig. 3.8). Debido a que los cuerpos proteicos en los granos de maíz actúan como destinos para la deposición de nitrógeno en forma de zeínas (Hamilton et al., 1951), y que a diferencia de la deposición de almidón el proceso de acumulación de proteínas en granos de maíz no presenta un límite establecido en la fase *lag* (Jenner et al., 1991), la concentración de proteína en grano puede ser incrementada por medio de dosis de fertilización nitrogenada que se encuentran más allá de las requeridas para maximizar el peso de grano. Probablemente el volumen de expansión de grano pueda ser incrementado con dosis de N mayores a las que maximizan el rendimiento en grano. Sin embargo, esta respuesta no ha sido cuantificada aún y en la actualidad los productores carecen de herramientas para decidir la dosis de nitrógeno a aplicar para maximizar el beneficio económico del cultivo de maíz pisingallo.

Considero importante tratar de cuantificar estas relaciones entre dosis de fertilizante nitrogenado, rendimiento y calidad de grano a través de modelos de respuesta (Fig. 4.1) como los que se utilizan actualmente para decidir dosis de fertilizante nitrogenado para rendimiento en maíz convencional (Maddonni et al., 2003). Para ajustar estos modelos deberían conducirse experimentos a campo en los que un conjunto de genotipos pisingallo sea fertilizado a través de un amplio rango de dosis de nitrógeno (e.g. 0–300 kg N ha⁻¹) y en distintas localidades a fin de generar modelos robustos a través de una serie de distintos ambientes. Los resultados de dicho trabajo pueden ayudar a los agricultores a ajustar la dosis de nitrógeno adicionado por medio de fertilizantes para maximizar el beneficio económico, no sólo considerando el rendimiento en grano sino también la mejora en el precio por tonelada de grano a través de un hipotético mayor volumen de expansión.

4.3.4. Ajuste de la densidad de siembra para maximizar el rendimiento potencial en maíz pisingallo

El ajuste de la densidad de siembra es de vital importancia para lograr altos rendimientos en cultivos de granos. La densidad de siembra adecuada para un ambiente y genotipo en particular es aquella que maximiza la captura de recursos por unidad de área cultivada pero no es tan alta como para que la competencia entre plantas reduzca demasiado el índice de cosecha. Debido a que la planta de maíz pisingallo tiene frecuentemente menor área foliar y menor altura, su cultivo es sembrado a una densidad de plantas levemente mayor que en maíces dentados. En cultivos de maíz convencional, aumentos en la

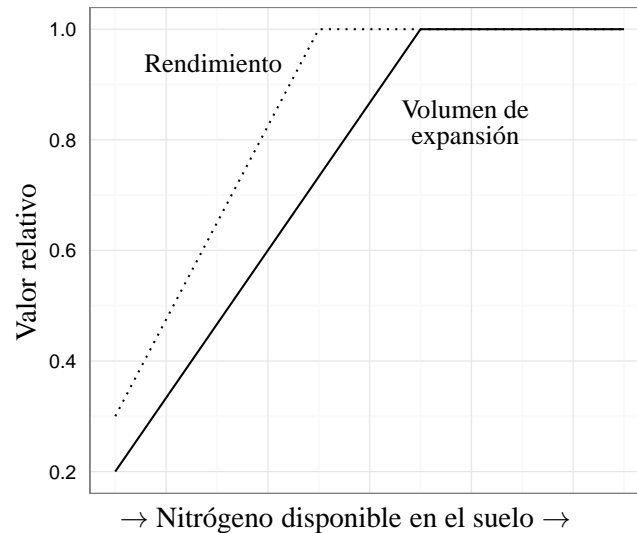


Figura 4.1: Diagrama hipotético de las respuestas del volumen de expansión y del rendimiento en grano de maíz pisingallo a la disponibilidad de nitrógeno del suelo.

densidad de plantas más allá del óptimo determinado por el ambiente reducen el índice de cosecha a través de reducciones en el crecimiento de las plantas en torno a floración que disminuyen el número de granos por planta y reducciones en la disponibilidad de asimilados durante el llenado que bajan el peso de grano a cosecha.

Los resultados presentados en el Capítulo 2 de la presente tesis hacen suponer que aumentos en la densidad de siembra más allá de las habitualmente utilizadas pueden aprovechar la relativa estabilidad del peso de grano en maíces pisingallo ante reducciones en la disponibilidad de asimilados para aumentar los rendimientos. Es decir, el rendimiento aumentará en la medida en que (i) el número de granos por planta disminuya menos que proporcionalmente cuando se lo compara con el número de granos que una planta adicional aporta en una unidad de superficie cultivada, y (ii) la estabilidad del peso de grano a pesar de las reducciones en la disponibilidad de asimilados ocasionadas por la mayor competencia entre plantas durante el llenado efectivo mantenga el peso de grano a valores constantes.

Considero pertinente realizar experimentos a campo en los que se exploren densidades de siembra mayores a las habitualmente utilizadas en la producción de maíz pisingallo. Estos experimentos tendrían como objetivo determinar la densidad de siembra óptima que maximiza el rendimiento de maíces pisingallo y que mantiene la calidad de grano dentro de un rango de valores aceptable. Debe tenerse en consideración que, debido a su menor diámetro de caña (Fig. 1.2, Capítulo 1), el quiebre y vuelco de plantas puede surgir como un problema. Considero que el logro de mayor resistencia de caña por parte de los programas de mejoramiento será de vital importancia para mejorar el rendimiento potencial en maíz pisingallo.

BIBLIOGRAFÍA

- Actis M (2007) Calidad industrial de maíz colorado duro para elaboración de corn flakes: Influencia del ambiente y el manejo del cultivo en el rendimiento de flaking grits y las propiedades térmicas del almidón. Tesis MSc. Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad de Mar del Plata. 151 pp.
- Ademiluyi TF, Mepba HD (2009) Effects of engineering properties on the poppability of Nigerian popcorn. *International Journal of Food Engineering* **5**(1).
- Agricultural Alumni Seed Improvement Association, Inc. Romney, Indiana, USA. Disponible en: <http://www.agalumniseed.com> (Verificado el 18 de Mayo de 2011.)
- Allred-Coyle TA, Toma RB, Reiboldt W, Thakur M (2000) Effects of moisture content, hybrid variety, kernel size, and microwave wattage on the expansion volume of microwave popcorn. *International Journal of Food Sciences and Nutrition* **51**(5), 389–394.
- Anderson WK, Shackley BJ, Sawkins D (1998) Grain yield and quality: does there have to be a trade-off? (Reprinted from *Wheat: Prospects for global improvement*, 1998). *Euphytica* **100**(1–3), 183–188.
- Andrade FH, Vega C, Uhart S, Cirilo A, Cantarero M, Valentinuz O (1999) Kernel number determination in maize. *Crop Science* **39**(2), 453–459.
- Ashman RB (1979) Measurement of popping expansion volume from small samples. Research report submitted to the Popcorn Institute. Purdue University, West Lafayette, IN.
- Beloso M (2007). El pochoclo, de punta a punta. Agroalimentos: la producción de maíz pisingallo. Suplemento Rural. Diario Clarín. 12 de Mayo de 2007. Disponible en: <http://www.clarin.com/suplementos/rural/2007/05/12/r-01416929.htm> (Verificado el 18 de Mayo de 2011.)
- Borrás F, Seetharaman K, Yao N, Robutti JL, Percibaldi NM, Eyhérabide GH (2006) Relationship between popcorn composition and expansion volume and discrimination of corn types by using zein properties. *Cereal Chemistry* **83**(1), 86–92.
- Borrás L, Curá JA, Otegui ME (2002) Maize kernel composition and post-flowering source-sink ratio. *Crop Science* **42**(3), 781–790.
- Borrás L, Gambín BL (2010) Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *Field Crops Research* **118**(1), 1–12.

- Borrás L, Westgate ME (2006) Predicting maize kernel sink capacity early in development. *Field Crops Research* **95**(2–3), 223–233.
- Borrás L, Westgate ME, Astini JP, Echarte L (2007) Coupling time to silking with plant growth rate in maize. *Field Crops Research* **102**(1), 73–85.
- Borrás L, Westgate ME, Otegui ME (2003) Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source-sink ratio in maize. *Annals of Botany* **91**(7), 857–867.
- Borrás L, Zinselmeier C, Senior ML, Westgate ME, Muszynski MG (2009) Characterization of grain-filling patterns in diverse maize germplasm. *Crop Science* **49**(3), 999–1009.
- Breitenbach JW, Axmann H (1973) Popcorn polymers. *Adv Chem Ser* **12**, 110–124.
- Brewbaker JL, Larish LB, Zan GH (1996) Pericarp thickness of the indigenous American races of maize. *Maydica* **41**(2), 105–111.
- Byrd JE, Perona MJ (2005) Kinetics of popping of popcorn. *Cereal Chemistry* **82**(1), 53–59.
- Ceylan M, Karababa E (2002) Comparison of sensory properties of popcorn from various types and sizes of kernel. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **82**(1), 127–133.
- Cheng P, Ygaripey, Raghavan GSV (2004) Mechanical properties of popcorn with different moisture levels. En: *ASAE Annual International Meeting 2004*, pp. 6851–6860.
- D'Andrea KE, Otegui ME, Cirilo AG, Eyhérabide GH (2009) Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Research* **114**(1), 147–158.
- Da Silva WJ, Vidal BC, Martins MEQ, Vargas H, Pereira C, Zerbetto M, Miranda LCM (1993) What makes popcorn pop? *Nature* **362**(6419), 417.
- De Wet JMJ, Harlan JR (1972) Origin of maize: The tripartite hypothesis. *Euphytica* **21**(2), 271–279.
- Dombrink-Kurtzman MA, Bietz JA (1993) Zein composition in hard and soft endosperm of maize. *Cereal Chemistry* **70**, 105–108.
- Echarte L, Andrade FH, Sadras VO, 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**(2–3), 307–312.
- Echarte L, Andrade FH, Vega CRC, Tollenaar M (2004) Kernel number determination in argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* **44**(5), 1654–1661.
- Echarte L, Tollenaar M (2006) Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Science* **46**(2), 870–878.

- Edmeades GO, Bolaños J, Hernández M, Bello S (1993) Causes for silk delay in a low-land tropical maize population. *Crop Science* **33**(5), 1029–1035.
- Eyhéabide GH, Robutti JL, Borrás FS (1996) Effect of near-infrared transmission-based selection on maize hardness and the composition of zeins. *Cereal Chemistry* **73**(6), 775–778.
- Faleiros RRS, Seebauer JR, Below FE (1996). Nutritionally induced changes in endosperm of shrunken-1 and brittle-2 maize kernels grown in vitro. *Crop Science* **36**, 947–954.
- Fischer RA (1975) Yield potential in a dwarf spring wheat and effect of shading. *Crop Science* **15**(5), 607–613.
- Fleury Rey Y, Bel-Rhliid R, Juillerat MA (2002) Biogenesis of 2-(1-hydroxyethyl)-4,5-dihydrothiazole as precursor of roasted and popcorn-like aroma for bakery products. *Journal of Molecular Catalysis B: Enzymatic* **19–20**, 473–477.
- Gambín BL, Borrás L (2010) Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: A comparison across crop species. *Annals of Applied Biology* **156**(1), 91–102.
- Gambín BL, Borrás L, Otegui ME (2006) Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* **95**(2–3), 316–326.
- Gambín BL, Borrás L, Otegui ME (2007) Kernel water relations and duration of grain filling in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* **101**(1), 1–9.
- Gambín BL, Borrás L, Otegui ME (2008) Kernel weight dependence upon plant growth at different grain-filling stages in maize and sorghum. *Australian Journal of Agricultural Research* **59**(3), 280–290.
- Gaul JA, Rayas-Duarte P (2008) Effect of moisture content and tempering method on the functional and sensory properties of popped sorghum. *Cereal Chemistry* **85**(3), 344–350.
- Gökmen S (2004) Effects of moisture content and popping method on popping characteristics of popcorn. *Journal of Food Engineering* **65**(3), 357–362.
- Goneli ALD, Correa PC, Resende O, Reis Neto SA (2007) Electrical conductivity for quality evaluation of popcorn kernels subjected to mechanical damage. *Biosystems Engineering* **96**(3), 361–367.
- Hamilton TS, Hamilton BC, Johnson BC, Mitchell HH (1951) The dependence of the physical and chemical composition of the corn kernel on soil fertility and cropping system. *Cereal Chemistry* **28**, 163.
- Hood EE, Hood KR, Fritz SE (1991) Hydroxyproline-rich glycoproteins in cell-walls of pericarp from maize. *Plant Science* **79**(1), 13–22.
- Hoseney RC, Zeleznak K, Abdelrahman A (1983) Mechanism of popcorn popping. *Journal of Cereal Science* **1**, 43–52.

- Hunter JL, Tekrony DM, Miles DF, Egli DB (1991) Corn Seed Maturity Indicators and Their Relationship to Uptake of C-14 Assimilate. *Crop Science* **31**(5), 1309–1313.
- Jandel Scientific (1991) Table Curve V 3.0. User's manual version 3.0. AISN Software. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Jenner CF, Ugalde TD, Aspinall D (1991) The Physiology of Starch and Protein Deposition in the Endosperm of Wheat. *Functional Plant Biology* **18**(3), 211–226.
- Jones RJ, Simmons SR (1983) Effect of altered source-sink ratio on growth of maize kernels. *Crop Science* **23**, 129–134.
- Jones RJ, Schreiber BMN, Roessler JA (1996) Kernel sink capacity in maize: Genotypic and maternal regulation. *Crop Science* **36**(2), 301–306.
- Kiniry JR, Wood CA, Spanel DA, Bockholt AJ (1990) Seed weight response to decreased seed number in maize. *Agronomy Journal* **82**(1), 98–102.
- Lee EA, Tollenaar M (2007) Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Science* **47** (S3), S202–S213.
- Lopes MA, Larkins BA (1993) Endosperm origin, development, and function. *Plant Cell* **5**(10), 1383–1399.
- Maddonni GA, Ruiz RA, Vilariño P, García de Salomone I (2003) Bases ecofisiológicas de la nutrición en los cultivos de grano. pp. 501–557. En: Satorre EH, Benech Arnold RL, Slafer GA, de La Fuente EB, Miralles DJ, Otegui ME y Savin R (Eds.) *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina. 783 pp.
- MAIZAR (2007) El maíz pisingallo en Argentina. Disponible en: <http://www.maizar.org.ar/vertex.php?id=176> (Verificado el 18 de Mayo de 2011.)
- Martre P, Porter JR, Jamieson PD, Triboi E (2003) Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat. *Plant Physiology* **133**(4), 1959–1967.
- Masagué A, Cirilo AG, Andrade FH (2004) La dureza de grano de maíz (*Zea mays* L.) colorado duro está asociada con la relación fuente-destino postfloración. XXV Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, Santa Rosa, La Pampa, Argentina, pp. 82–83.
- Mohamed AA, Ashman RB, Kirleis AW (1993) Pericarp thickness and other kernel physical characteristics relate to microwave popping quality of popcorn. *Journal of Food Science* **58**(2), 342–346.
- Monsanto Argentina (2008) Maíz: Híbridos Dekalb. Catálogo de Productos.
- Muchow RC (1990) Effect of high-temperature on grain-growth in field-grown maize. *Field Crops Research* **23**(2), 145–158.
- Pan WL, Camberato JJ, Moll RH, Kamprath EJ, Jackson WA (1995) Altering source-sink relationships in prolific maize hybrids: consequences for nitrogen uptake and remobilization. *Crop Science* **35**, 836–845.

- Park D, Maga JA (2002) Effects of storage temperature and kernel physical condition on popping qualities of popcorn hybrids. *Cereal Chemistry* **79**(4), 572–575.
- Parker ML, Grant A, Rigby NM, Belton PS, Taylor JRN (1999) Effects of popping on the endosperm cell walls of sorghum and maize. *Journal of Cereal Science* **30**(3), 209–216.
- Patrick JW (1997) Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. En: *Annual Review of Plant Biology* **48**, 191–222.
- Pearson CJ, Jacobs BC (1987) Yield components and nitrogen partitioning of maize in response to nitrogen before and after anthesis. *Australian Journal of Agricultural Research* **38**, 1001–1009.
- R Development Core Team (2010) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org> (Verificado el 18 de Mayo de 2011.)
- Reddy VM, Daynard TB (1983) Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* **28**, 339–355.
- Reed AJ, Singletary GW, Schussler JR, Williamson DR, Christy AL (1988) Shading effects on dry matter and nitrogen partitioning, kernel number, and yield of maize. *Crop Science* **28**, 819–825.
- Ritchie JT, NeSmith DS (1991) Temperature and crop development. En: *Modelling plant and soil systems*. (Eds. Hanks J, Ritchie JT) pp. 5–29. (American Society of Agronomy. Crop Science Society of America. Soil Science Society of America. Agronomy Series 31: Madison, WI).
- Robutti JL, Borrás FS, Eyhéabide GH (1997) Zein compositions of mechanically separated coarse and fine portions of maize kernels. *Cereal Chemistry* **74**(1), 75–78.
- Rotundo JL, Borrás L, Westgate ME, Orf JH (2009) Relationship between assimilate supply per seed during seed filling and soybean seed composition. *Field Crops Research* **112**(1), 90–96.
- Sadras VO (2007) Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research* **100**(2–3), 125–138.
- SAGPyA (2007). Maíz para consumo humano. Publicaciones Agricultura. Disponible en: <http://www.sagpya.mecon.gov.ar/new/0-0/prensa/publicaciones/maiz/pag35.php> (Verificado el 18 de Mayo de 2011.)
- Sala RG, Andrade FH, Westgate ME (2007) Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source-sink relationship during grain filling. *Crop Science* **47**(2), 711–716.
- Satorre EH, Otegui ME, Maddonni GA, Ruiz RA, Cárcova J, Uribelarrea M, Villalba N (1998) Modelos de producción de maíz para las zonas norte de Buenos Aires y sur de Santa Fe de AACREA. Reporte Pioneer-Cargill-AACREA, 44 pp.

- Shimoni E, Dirks EM, Labuza TP (2002) The relation between final popped volume of popcorn and thermal-physical parameters. *LWT - Food Science and Technology* **35**(1), 93–98.
- Singh V, Barreiro NL, McKinsty J, Buriak P, Eckhoff SR (1997) Effect of kernel size, location, and type of damage on popping characteristics of popcorn. *Cereal Chemistry* **74**(5), 672–675.
- Singletary GW, Below FE (1989) Growth and metabolism of maize kernels cultures in vitro with varying supplies of carbon and nitrogen. *Plant Physiology* **89**, 342–346.
- Song A, Eckhoff SR, Paulsen M, Litchfield JB (1991) Effects Of Kernel Size And Genotype On Popcorn Popping Volume And Number Of Unpopped Kernels. *Cereal Chemistry* **68**(5), 464–467.
- Soylu S, Tekkanat A (2007) Interactions amongst kernel properties and expansion volume in various popcorn genotypes. *Journal of Food Engineering* **80**(1), 336–341.
- Ta CT, Weiland RT (1992) Nitrogen partitioning in maize during ear development. *Crop Science* **32**, 443–451.
- Tanaka W, Cirilo AG, Ruiz RA (2005). El manejo agronómico de maíz colorado duro afecta la calidad comercial del grano. VIII Congreso Nacional de Maíz. AIANBA (Ed.). Pergamino, Bs. As., Argentina, pp. 67–70.
- The popcorn board (2010) 401 North Michigan Ave., Chicago, IL, 60611-4267. Disponible en: <http://www.popcorn.org> (Verificado el 18 de Mayo de 2011.)
- Tollenaar M, Dwyer LM, Stewart DW (1992) Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* **32**, 432–438.
- Tracy WF, Galinat WC (1987) Thickness and cell layer number of the pericarp of sweet corn and some of its relatives. *Hortscience* **22**(4), 645–647.
- Tsai CY, Huber DM, Warren HL (1980) A proposed role of zein and glutelin as N sinks in maize. *Plant Physiology* **66**(2), 330–333.
- Uhart SA, Andrade FH (1995) Nitrogen and carbon accumulation and remobilization during grain filling in maize under different source/sink ratios. *Crop Science* **35**(1), 183–190.
- Vega CRC, Andrade FH, Sadras VO, Uhart SA, Valentinuz OR (2001) Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science* **41**(3), 748–754.
- Wallace JC, Lopes MA, Paiva E, Larkins BA (1990) New method of extraction and quantification of zeins reveal a high content of gamma-zein in modified opaque-2 maize. *Plant Physiology* **92**, 191–196.
- Wyss CS, Czyzewics JR, Below FE (1991) Source-sink control of grain composition in maize strains divergently selected for protein concentration. *Crop Science* **31**, 761–766.

Ziegler KE (1983) Correlations of popping expansion and kernel hardness, Iowa State University annual report to the Popcorn Institute, Iowa State University, Ames, IA.

Ziegler KE (2001) Popcorn. En: Hallauer AR (Ed.), *Specialty corns*. 2a Ed., CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 199–234.