



**MAÍZIFICANDO
CONCIENCIA**
XII CONGRESO NACIONAL DE MAÍZ

Eje

Ecofisiología y manejo del cultivo

8, 9 y 10 de Noviembre
Pergamino, BA
UNNOBA



Secretaría de Agricultura,
Ganadería y Pesca
Ministerio de Economía
Argentina

2022





PERÍODOS CRÍTICOS PARA LA EXPRESIÓN DE LA PLASTICIDAD VEGETATIVO-REPRODUCTIVA EN MAICES SEMBRADOS EN BAJA DENSIDAD DE SIEMBRA

Espelet, F.^{1,a}; Rotili, D. H.^{1,2,b}; Maddonni, G. A.^{1,2,c}

1 Cátedra de Cerealicultura, Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, C1417DSE Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina.

2 Instituto de Fisiología y Ecología Vinculado a la Agricultura, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (IFEVA-CONICET), Av. San Martín 4453, C1417DSE Ciudad de Buenos Aires, Argentina.

a fespelet@agro.uba.ar; b rotili@agro.uba.ar; c maddonni@agro.uba.ar

CRITICAL PERIODS FOR THE EXPRESSION OF VEGETATIVE-REPRODUCTIVE PLASTICITY OF LOW-DENSITY MAIZE CROPS

Abstract

During the last decade, maize production in Argentina has expanded to restrictive environments. Low plant densities used to mitigate abiotic stresses, may trigger mechanisms of vegetative (tillers) and reproductive (multiple ears per plant) plasticity. We carried out a comparative analysis of the impact of crop growth reductions at different stages of the cycle, on grain yield and its components in four maize phenotypes with different mechanisms of vegetative-reproductive plasticity (non-prolific + non-tillering; prolific; tillering; prolific + tillering) at 3 plants m⁻². Each phenotype was exposed to growth restrictions (80% reduction in solar radiation) during ca. 15 days at different stages of the cycle (S1: from V₃ to V₇; S2: V₇-V₁₃; S3: V₁₃-R₁ and S4: R₁-R₂), or without growth restrictions (control). For the control, all plastic phenotypes outperformed the non-prolific non-tillering phenotype in terms of yield per unit area, with the prolific + tillering phenotype attaining the highest yield. Treatment S1 affected the production of total tillers per plant and S2 conditioned tiller fertility. For S3, all phenotypes showed a reduction of grain yield of the different ear hierarchies. S4 caused the greatest impact on grain yield of all phenotypes, but the prolific phenotype had the highest yield.

Palabras claves

Maíz, rendimiento, fenotipo, plasticidad, periodos críticos

Keywords

Maize, grain yield, phenotype, plasticity, critical periods



Introducción

En los últimos diez años la producción nacional de maíz se ha duplicado gracias a la introducción del cultivo en ambientes de menor potencialidad (i.e. regiones áridas y semiáridas) (Maddonni et al., 2021), que se caracterizan por presentar suelos con limitaciones en el almacenamiento del agua (e.g. suelos petro-cálcicos, suelos thapto, suelos haplustoles) y precipitaciones medias anuales inferiores a 700 mm, con alta variabilidad interanual (Pascale y Damario, 2004). En estos ambientes antiguamente denominados “marginales” para la producción de este cultivo, prácticas de manejo tales como las siembras tardías y reducciones en la densidad de siembra han permitido incrementar y estabilizar los rendimientos entre años y ambientes (Rotili et al., 2019).

El uso de bajas densidades de siembra puede desencadenar mecanismos de plasticidad vegetativa (contribución al área foliar por los macollos) (Sangoi et al., 2011) y plasticidad reproductiva (producción de múltiples espigas por planta), sustentada por más de una espiga fértil por vástago (prolificidad) (Ciancio et al., 2016) y/o espigas de vástagos secundarios (macollos) con impactos positivos sobre el rendimiento (Ross et al., 2020; Rotilli et al., 2021b). Ambos mecanismos han sido poco investigados debido a que no son rasgos buscados para el cultivo de maíz en ambientes de mayor potencialidad de producción en los que se usan altas densidades de siembra.

La capacidad de contribución del macollaje al rendimiento del maíz sería dependiente de la oferta de recursos en etapas vegetativas (emisión y crecimiento de macollos) y reproductivas (fertilidad de los macollos) del cultivo (Rotili et al., 2021b; Veenstra et al., 2021). No obstante, este rasgo podría resultar negativo para el rendimiento del maíz en suelos con poca capacidad de almacenamiento de agua, ya que el mayor consumo hídrico durante el período vegetativo promovido por la mayor superficie transpirativa sería detrimental para el consumo de agua y el crecimiento en etapas reproductivas. Esto traería como consecuencia una mayor competencia por recursos entre el vástago principal y los macollos, durante el periodo crítico del cultivo centrado en floración, determinando menores tasas de crecimiento por vástago, e impactando en el componente principal del rendimiento, i.e. número de granos por espiga (Kapanigowda et al., 2010). Si bien los antecedentes mencionados sugieren la existencia de diferentes momentos críticos para la contribución al rendimiento en fenotipos macolladores, no existen estudios eco-fisiológicos que los hayan identificado.

El mecanismo de prolificidad es definido como la habilidad de las plantas de depositar granos en más de una espiga fértil por vástago, i.e., espiga apical y subapical (Pan et al., 1984). Al proveer únicamente una plasticidad de naturaleza reproductiva, permitiría incrementar el rendimiento por planta según las condiciones ambientales centradas en floración, sin modificar el consumo en etapas vegetativas ni determinar una competencia por radiación entre vástagos (Ross et al., 2020; Rotilli et al., 2021b). Por el contrario, limitaciones al crecimiento de las plantas alrededor de floración, dadas por una menor disponibilidad de recursos (agua o nutrientes) reducen la contribución de la prolificidad al rendimiento en grano (Ciancio et al., 2016; Parco et al., 2020).

El objetivo de este trabajo fue realizar un análisis comparado del impacto de una reducción en el crecimiento del cultivo (estrés por sombreo) en diferentes momentos del ciclo, sobre el rendimiento y sus componentes numéricos en fenotipos de maíz con diferentes mecanismos de plasticidad vegetativo-reproductiva en baja densidad.



Materiales y Métodos

Se realizó un ensayo (2021/22) en el campo experimental del departamento de Producción Vegetal de FAUBA (35° 34'S, 58° 29'O), para evaluar el efecto de una restricción al crecimiento durante diferentes etapas del cultivo. Se evaluaron 4 híbridos comerciales de maíz que representan fenotipos contrastantes en sus mecanismos de plasticidad vegetativo-reproductiva cuando no existen restricciones al crecimiento del cultivo a lo largo del ciclo (Next 22.6: no prolífico + no macollador flex, DK6910: prolífico, AX7784: macollador, DM2738: prolífico + macollador). Cada fenotipo fue expuesto a restricciones al crecimiento (reducción de ca. 80% de la radiación solar incidente sin afectar la calidad de la luz) durante algún momento del ciclo (S1: entre V₃-V₇; S2: entre V₇-V₁₃; S3: entre V₁₃-R₁ y S4: entre R₁-R₂), o sin restricción (C: control), siendo V el número de hojas totalmente expandidas, R₁ floración femenina y R₂ cuaje de granos (Ritchie y Hanway, 1982).

La fecha de siembra fue el 22/10/2021, en una densidad baja (3 pl m⁻²) que permite expresar los rasgos de plasticidad (Rotili et al., 2021b). Se utilizó un diseño factorial en bloques completamente aleatorizados con 3 repeticiones. Los tratamientos (combinación de fenotipo y sombreado) se aleatorizaron dentro de cada bloque. Cada unidad experimental (parcela) consistió en 6 hileras de cultivo de 4 m de longitud distanciadas a 0,7 m. El experimento fue conducido bajo riego por goteo, sin limitación nutricional y con controles químicos y mecánicos de malezas, plagas y enfermedades.

En V₃ se marcaron 8 plantas por parcela, para los registros periódicos de fenología que permitió establecer el inicio y fin de cada tratamiento. Previo a la cosecha, se contabilizó en cada planta, el número de macollos con al menos una espiga granada (número de macollos fértiles) y el número de macollos totales. En madurez fisiológica se cosecharon las 8 plantas de cada parcela para estimar el rendimiento en grano del cultivo y sus componentes numéricos. De cada planta, se registró el número espigas por planta de diferente orden, apical (E1), sub-apical (E2) y de macollos (Emac). Luego, de ingresadas las espigas en estufa, se determinó el rendimiento por planta proveniente de dichas espigas a partir del peso de sus granos con balanza de precisión. El número de granos de cada espiga se calculó a través del producto entre el número de hileras por espiga y el número de granos por hilera (promedio de tres hileras) en espigas de granazón parejas y mediante el conteo de la totalidad de los granos en espigas mal granadas. El peso de los granos fue estimado a partir del cociente entre el rendimiento por planta y el número de granos por planta. El rendimiento del cultivo fue expresado por unidad de superficie, multiplicando el rendimiento promedio de las 8 plantas por parcela por la densidad de siembra. En cada fenotipo y para cada tratamiento de sombreado, se expresó en términos porcentuales el rendimiento en relación con el rendimiento del control. De la misma manera, también se expresaron para cada tratamiento de sombreado el número de espigas por planta y el número de granos por espiga.

Los efectos de los factores fenotipo, tratamiento y sus interacciones fueron evaluados mediante un análisis de la varianza (ANOVA) a partir de una prueba LSD de Fischer para establecer la existencia de diferencias significativas entre los valores medios.



Resultados

1. Producción de macollos totales por planta y macollos fértiles

El fenotipo macollador presentó para todas las condiciones el mayor número de macollos totales por planta (Tabla 1). El tratamiento S1 (en todos los fenotipos) y S2 (sólo en el flex y en el prolífico) afectaron la producción de macollos totales (Figura 1).

Tabla 1: macollos por planta, número de espigas por planta, número de granos por espiga, peso de mil granos y rendimiento del cultivo para cuatro fenotipos de maíz (M: macollador, P: prolífico, P+M: prolífico + macollador, F: flex) evaluados en 4 tratamientos de sombreado (S1: V₃-V₇, S2: V₇-V₁₃, S3: V₁₃-R₁, S4: R₁-R₂) y sin sombra (C: control) en un experimento a campo

	Macollos pl ⁻¹		Nº espigas pl ⁻¹				Nº granos espiga ⁻¹				P1000 (g)	Rendimiento (g m ⁻²)				
	Totales	Fértiles	E1	E2	Emac	Total	E1	E2	Emac	Total		E1	E2	Emac	Total	
Fenot																
M	1.69a	0.71a	1.00a	0.10c	0.74b	1.84c	603a	11c	228a	842c	317a	598a	8c	191a	797b	
P	0.26d	0.24b	1.00a	0.73a	0.31c	2.03b	628a	301 a	88b	1017b	274c	542c	218a	71b	831b	
P+M	1.24b	0.76a	1.00a	0.83a	1.01a	2.85a	509b	300a	269a	1078a	280c	453d	233a	212a	898a	
F	0.58c	0.25b	0.99a	0.27b	0.25c	1.51d	627a	83b	70b	781d	300b	577b	65b	57b	699c	
p	***	***	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	
Trat																
C	1.36 a	1.09a	1.00a	0.56ab	1.14b	2.7a	627b	216b	471a	1315a	296b	594a	175a	393a	1162a	
S1	0.02c	0.02c	1.00a	0.59ab	0.02c	1.61c	657a	236ab	3c	897b	296b	602a	180a	2c	785b	
S2	0.85b	0.18b	1.00a	0.69a	0.18c	1.86b	614b	275a	31c	921b	280c	538b	199a	27c	765b	
S3	1.37a	0.98a	1.00a	0.49b	1.35a	2.84a	542c	128c	262b	932b	279c	484c	92b	198b	774b	
S4	1.14a	0.20b	0.99a	0.07c	0.20c	1.26d	518c	12d	53c	583c	314a	495c	9c	44c	548c	
p	***	***	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	
Fenot x T																
p	***	***	ns	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	*	

Dentro de cada columna los * indican diferencias significativas $p < 0.05$. * $0.05 < p < 0.01$; ** $0.01 < p < 0.0001$; *** $p < 0.0001$; ns indica diferencias no significativas.

Los fenotipos macollador y prolífico + macollador presentaron el mayor número de macollos fértiles por planta, y este rasgo se redujo fuertemente con S4>S2 en el macollador y con S2>S4 en el prolífico-macollador (Tabla 1, Figura 1).

2. Contribución de espigas de diferente orden al número de espigas por planta

El número de espigas por planta difirió entre fenotipos siendo el prolífico + macollador el que manifestó el mayor número por la contribución de espigas subapicales y de macollos en todos los tratamientos con excepción del S4 (Tabla 1). Los tratamientos de sombreado tuvieron un impacto diferencial según el fenotipo (Figura 2). Por ejemplo, para el prolífico + macollador, el mayor número de espigas por planta se registró en el tratamiento S3 (44.5% superior al control) por incrementarse el número de espigas de macollos (existiendo macollos con más de una espiga), mientras que los tratamientos de S1 y S2 impactaron negativamente sobre el número de espigas de macollos. Para todos los fenotipos, el tratamiento S4 generó la mayor reducción del número de espigas por planta (sub-apicales + macollos).

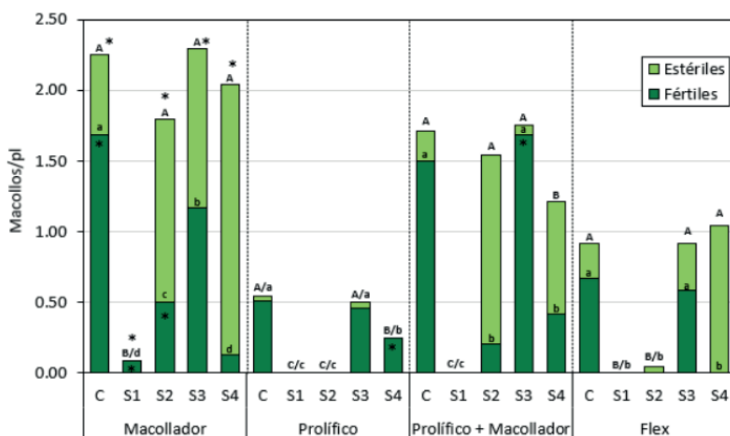


Figura 1: Producción de macollos totales por planta (altura total de las barras) y de macollos fértiles para cada uno de los 4 fenotipos sin (C) y con (S1-4) tratamientos de sombreado. En color verde oscuro se indica el número de macollos que presentaron al menos una espiga fértil a cosecha (fértiles) y en verde claro los estériles. Los asteriscos (*) identifican el mayor número de macollos totales y fértiles entre fenotipos para cada tratamiento de sombreado



3. Componentes numéricos y rendimiento por unidad de superficie

Las diferencias en el número de granos por planta entre tratamientos resultaron muy marcadas en todos los fenotipos, siendo el prolífico y el prolífico + macollador relativamente más estables entre tratamientos de sombreado (Tabla 1 y Figura 3). Las mayores caídas de este componente se registraron con S4 para todos los fenotipos y también con S1 en el macollador, por afectar el número de espigas de macollos y por su incapacidad para fijar granos en espigas subapicales.

El peso de los granos difirió entre fenotipos y momentos de sombreado (Tabla 1) registrándose los máximos valores para el prolífico, prolífico + macollador y flex en S4 (ca. 315 mg) y para el macollador en S1 y S2 (ca. 339 mg). Los tratamientos S2 (prolífico y flex) y S3 (macollador y prolífico + macollador) generaron los menores pesos de los granos (257 mg y 270 mg; respectivamente).

Para la condición sin sombreado (C), todos los fenotipos plásticos superaron en términos de rendimiento por unidad de área al fenotipo flex, destacándose el prolífico + macollador por el alto aporte que generaron al rendimiento las espigas de macollos (Tabla 1 y Figura 4). En todos los fenotipos, el tratamiento S1 canceló el rendimiento proveniente de los macollos debido su efecto sobre el número de macollos por planta (Figura 1), presentando el mayor rendimiento el fenotipo prolífico + macollador. Para el fenotipo macollador y el flex, el tratamiento S1 redujo el rendimiento un ca. 40% debido a no presentar otros mecanismos de compensación tales como la prolificidad (vs reducción <30%, en el prolífico y prolífico + macollador). El tratamiento S2 que impactó principalmente sobre la fertilidad de los macollos fue más detrimental para el macollador (ca. 35% de reducción), que sin embargo alcanzó el mayor rendimiento entre fenotipos por el mayor rendimiento de la espiga apical. Con S3 todos los fenotipos mostraron una reducción del rendimiento de las espigas de diferente jerarquía, alcanzado el mayor rendimiento el prolífico + macollador por el mayor rendimiento de los macollos. Finalmente, S4 tuvo el mayor impacto sobre el rendimiento de todos los fenotipos, siendo prácticamente absoluto su efecto negativo sobre espigas subapicales y/o de macollos y con mayor disminución del rendimiento de la espiga apical en el flex y el macollador, lo que posicionó al prolífico como el fenotipo de mayor rendimiento (Figura 4).

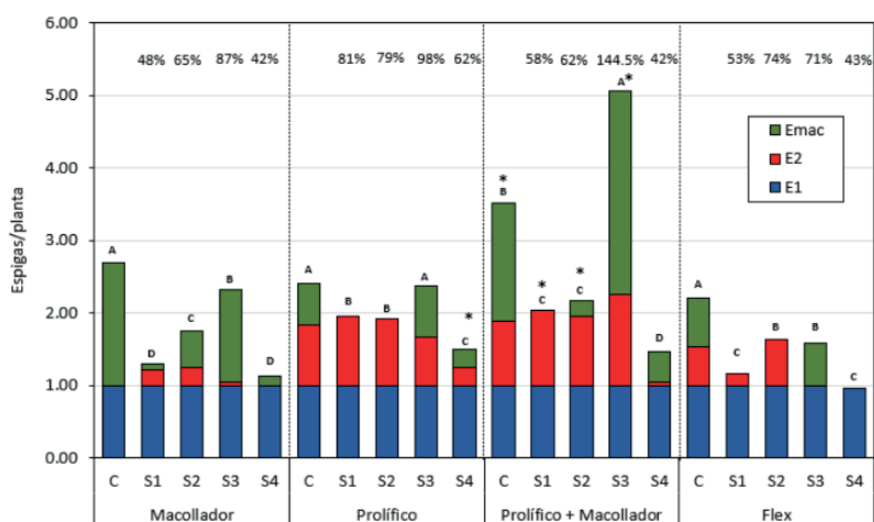


Figura 2: Producción de espigas totales por planta (altura total de las barras) para cada uno de los 4 fenotipos sin (C) y con (S1-4) tratamientos de sombreado. En color azul se puede observar el aporte de espigas apicales, en rojo subapicales y en verde espigas de macollos. En la parte superior se describe en porcentaje la relación del número de espigas totales respecto al control para cada tratamiento. Los asteriscos (*) muestran para cada tratamiento el fenotipo superior.

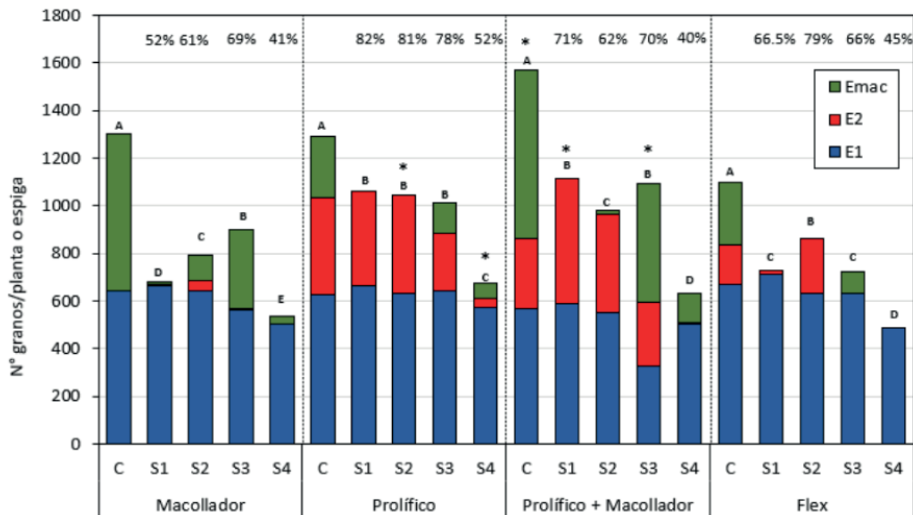


Figura 3: Numero de granos/planta (altura total de las barras) para cada uno de los 4 fenotipos sin (C) y con (S1-4) tratamientos de sombreo. En color azul se puede observar el número de granos correspondiente a espigas apicales, en rojo subapicales y en verde el de macollos. En la parte superior se describe en porcentaje la relación del número de granos por planta respecto al control para cada tratamiento. Los asteriscos (*) muestran para cada tratamiento el fenotipo superior.

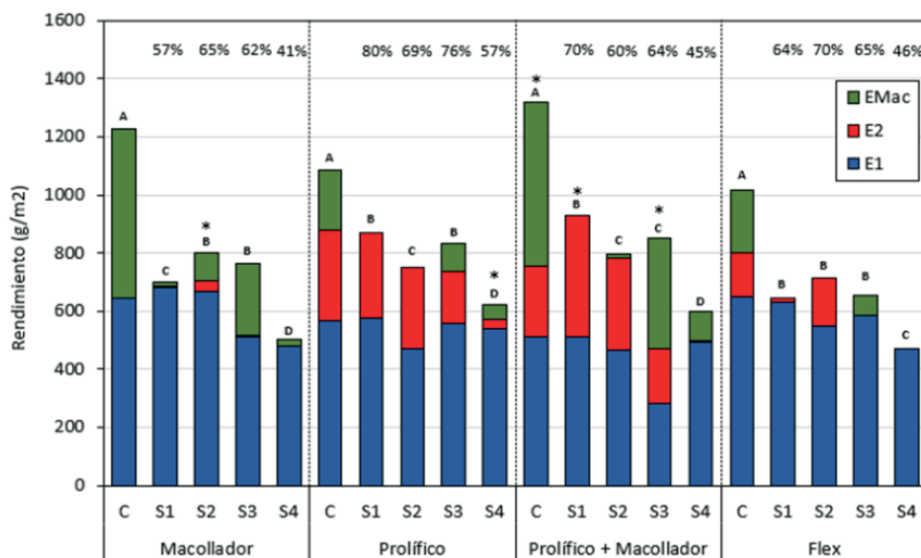


Figura 4: Rendimiento por metro cuadrado (altura total de las barras) para cada uno de los 4 fenotipos y el tratamiento correspondiente en cada caso. En color azul se puede observar el rendimiento de espigas apicales, en rojo subapicales y en verde el rendimiento de macollos. En la parte superior se describe en porcentaje la relación de rendimiento respecto al control para cada tratamiento. Los asteriscos (*) muestran para cada tratamiento el fenotipo superior.

Discusión

Los ambientes marginales para la producción de maíz pueden generar escenarios impredecibles de restricciones hídricas en diferentes momentos del ciclo de los cultivos (Rotili et al., 2021a). En estos ambientes, los bajos contenidos de materia orgánica también pueden promover restricciones nutricionales desde etapas tempranas del cultivo afectando probablemente al macollaje (Veenstra et al., 2021), o cercanas a floración comprometiendo el rendimiento aportado por las espigas secundarias en híbridos prolíficos (Parco et al., 2022). Poder identificar el fenotipo mejor adaptado para un determinado escenario restrictivo, aseguraría el éxito reproductivo del cultivo (Rotili et al., 2020). Si bien los antecedentes mencionados sugieren la existencia de diferentes momentos críticos



para la contribución al rendimiento de espigas de diferente orden, no existen estudios eco-fisiológicos que los hayan identificado.

En general, los factores restrictivos del crecimiento, tales como disponibilidad hídrica, nutricional, operan sobre los mismos procesos funcionales que la radiación (Fischer & Palmer 1984). La metodología de sombreos realizada en este experimento, ya fue utilizada para reducir el crecimiento de las plantas afectando los componentes numéricos y en consecuencia el rendimiento final de los cultivos de grano (Fischer, 1975; Andrade et al., 1999). La principal ventaja es su efecto inmediato que puede ser revertido cuando se retira la imposición, a diferencia de otro tipo de estreses (hídrico, nutricional) en los que su efecto es gradual, agudizándose a medida que se incrementa la demanda del cultivo (Hammer et al., 2014). De esta manera, los tratamientos evaluados representarían situaciones exploradas a campo por cultivos con diferentes estrategias de plasticidad vegetativo-reproductiva (Rotili et al., 2021b). Así, por ejemplo, el tratamiento control representaría ambientes de suelos profundos con elevado contenido de materia orgánica y/o escasas limitaciones hídricas y/o nutricionales (e.g. maíces tardíos de primera). Un escenario de S1 sería esperable en maíces de segunda luego de un cultivo de invierno, en el que la oferta de recursos inicial podría verse comprometida por la extracción del cultivo antecesor, pero luego sería revertida con fertilización hacia V₇ y por las lluvias estivales. La condición de S2 estaría asociada a un maíz de segunda sobre un perfil hídrico medianamente cargado y fertilizado temprano que no comprometería el crecimiento en etapas iniciales y la generación de macollos (V₃-V₇), pero si su crecimiento posterior al ocurrir una sequía entre V₇ y V₁₃, (Figura 1), para luego mejorar nuevamente la condición. Finalmente, S3 y S4 se asemejarían a maíces tempranos con buena provisión de recursos en etapas iniciales, sujetos a deficiencia hídrica alrededor del período crítico desencadenando un estrés en pre (S3) o post (S4) floración.

Los resultados de este trabajo permiten identificar distintos momentos críticos para la generación de rendimiento en fenotipos de maíz contrastantes, sembrados en baja densidad. En cultivos en densidades altas con fijación de granos en una sola espiga, el rendimiento se reduce fuertemente en una ventana crítica de 30 días centrada alrededor de la floración femenina (i.e., período crítico) (Fischer y Palmer, 1984). Esto se sustenta en que el número de granos de cada planta está fuertemente relacionado con su tasa de crecimiento durante este período (Kiniry y Ritchie, 1985; Andrade et al., 1999). Nuestros hallazgos demuestran que la etapa más crítica para todos los fenotipos en baja densidad ocurriría durante el período de post-floración (S4), debido al impacto del estrés sobre el número de espigas granadas por planta (Figura 2) y principalmente al número de granos (Figura 3) de espigas subapicales y de macollos. Estos resultados podrían estar fundamentados por lo reportado por Parco et al. (2022) para fenotipos prolíficos, en los que una reducción en la tasa de crecimiento por planta afectaría diferencialmente la partición de carbono hacia ambas espigas, incrementando el intervalo anthesis silking de estas espigas (ASI) y el silking entre espigas (ESI). Mayores ASI impactan lineal y negativamente sobre el número de granos de la espiga apical, mientras que aumentos del ESI reducen el número de espigas granadas (i.e. prolificidad) y el número de granos de las sub-apicales (D'Andrea et al., 2022).

Nuestros resultados también permiten afirmar que en los fenotipos macolladores de baja densidad existen, además, otros momentos que son trascendentales para la definición del rendimiento. Restricciones en la oferta de recursos desde etapas iniciales (V₃-V₇) no permitirían expresar el macollaje (Figura 1), implicando caídas del rendimiento (ca. 43% en relación con el control) que no pueden ser revertidas luego de V₇. Este efecto fue documentado por Alam et al. (2014) para sorgo e



hipotetizado por Rotili et al. (2021b) en maíz, pero nunca se había evaluado su efecto mediante un experimento crítico. Tampoco se había reportado un efecto de estrés entre V₇-V₁₃ sobre los mecanismos de generación del rendimiento asociados con el macollaje. Un sombreado durante esa etapa no determinó disminuciones en la producción de macollos, pero sí en el crecimiento y fertilidad de los mismos (Figura 1), probablemente porque durante ese período los macollos presentan i) una menor exploración radical, ii) un sombreado pronunciado por el vástago principal y iii) un muy bajo tamaño del área foliar, lo que reduciría fuertemente su capacidad de crecer en condiciones de baja oferta de recursos. La caracterización del efecto de una restricción sobre la oferta de recursos en distintos momentos del ciclo, junto con experimentos a campo y modelos que incorporen la variabilidad interanual de los ambientes marginales (Rotili et al., 2021a) permitiría una elección más acertada del fenotipo.

Apoyo financiero

El proyecto cuenta con recursos provenientes de los siguientes subsidios:
UBACyT 103BA y PICT 2018-03925 RAICES.



Referencias bibliográficas

- Alam, M.M., Hammer, G.L., van Oosterom, E.J., Cruickshank, A.W., Hunt, C.H., Jordan, D.R., 2014. A physiological framework to explain genetic and environmental regulation of tillering in sorghum. *New Phytol.* 203, 155–167.
- Andrade, F. H., Vega, C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M., & Valentinuz, O., 1999. Kernel Number Determination in Maize. crop physiology & metabolism. *Crop Sci.*, 39, 453–459.
- Ciancio, N., Parco, M., Incognito, S.J.P., Maddonni, G.A., 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Res.* 191, 101–110.
- D'Andrea, K. E., Parco, M., & Maddonni, G. Á. 2022. Maize prolificacy under contrasting plant densities and N supplies: II. Growth per plant, biomass partitioning to apical and sub-apical ears during the critical period and kernel setting. *Field Crops Res.*, 284.
- Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C., 2006. Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red:far-red ratio. *Ann. Bot.* 97, 649–658.
- Fischer, R. A. 1975. Yield Potential in a Dwarf Spring Wheat and the Effect of Shading. *Crop Sci.*, 15(5), 607–.
- Fischer K.S. & Palmer, F.E. 1984. Tropical maize. In P.R. Goldsworthy & N.M. Fisher (Eds.). *The physiology of tropical field crops.* Wiley. p. 213- 248.
- Hall, A.J., Rebella, C.M., Ghersa, C.M., Culot, J.P., 1992. Field-crop systems of the pampas. *Field Crop Ecosystems of the World.* Elsevier, Exeter, pp. 413–450.
- Hammer Graeme L., McLean Greg, Chapman Scott, Zheng Bangyou, Doherty Al, Harrison Matthew T., van Oosterom Erik, Jordan David (2014) Crop design for specific adaptation in variable dryland production environments. *Crop Pasture Sci.* 65, 614-626.
- Kapanigowda, M., Stewart, B.A., Howell, T.A., Kadasrivenkata, H., Baumhardt, R.L., 2010. Growing maize in clumps as a strategy for marginal climatic conditions. *Field Crops Res.* 118, 115–125.
- Kiniry, J.R., Ritchie, J.T. 1985. Shade-sensitive interval of kernel number of maize. *Agron. J.* 77, 711–715.
- Maddonni, G. A., Otegui, M. E., 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Res.* 85, 1-13.
- Maddonni, G. A., Parco, M., & Rotili, D. H. 2021. Maize Crop Structure in Marginal Environments of the Argentina. *Agronomía y Ambiente*, 41(2), 84–99.
- Pan, W.L., Kamprath, E.J., Moll, R.H., Jackson, W.A., 1984. Prolificacy in corn: its effects on nitrate and ammonium uptake and utilization. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 1101–1106.
- Parco, M., Ciampitti, I.A., D'Andrea K.E., Maddonni, G.A. 2020. Prolificacy and Nitrogen Internal Efficiency in Maize Crops. *Field Crops Res.* 107912.
- Parco, M., D'Andrea, K. E., & Maddonni, G. Á. 2022. Maize prolificacy under contrasting plant densities and N supplies: I. Plant growth, biomass allocation and development of apical and sub-apical ears from floral induction to silking. *Field Crops Res.*, 284.
- Pascale, A.J., Damario, E.A., 2004. *Bioclimatología Agrícola Y Agrometeorología.* Buenos Aires: Facultad de Agronomía. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.



Ritchie, S. W., Hanway, J. J., & Benson, G. O. 1982. How a corn plant develops. Iowa State University of Science and Technology. Cooperative Extension Service Ames, Iowa. Special Report.

Rotili, D. H., Giorno, A., Tognetti, P. M., & Maddonni, G. Á. 2019. Expansion of maize production in a semi-arid region of Argentina: Climatic and edaphic constraints and their implications on crop management. *Agric. Water Manag.*, 226(August), 105761.

Rotili, D. H., de Voil, P., Eyre, J., Serafin, L., Aisthorpe, D., Maddonni, G. Á., & Rodríguez, D. 2020. Untangling genotype x management interactions in multi-environment on-farm experimentation. *Field Crops Res.*, 255.

Rotili, D. H., Abeledo, L. G., deVoil, P., Rodríguez, D., & Maddonni, G. Á. 2021a. Exploring the effect of tillers on the water economy, plant growth and kernel set of low-density maize crops. *Agric. Water Manag.*, 243

Rotili, D.H., Sadras, V.O., Abeledo, L.G., Ferreyra, J.M., Micheloud, J.R., Duarte, G., Girón, P., Ermácora, M., Maddonni, G.Á., 2021b. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: a physiological framework. *Field Crops Res.* 265, 108-107.

Rotili, D. H., Abeledo, L. G., Martínez Larrea, S., & Maddonni, G. Á. 2022. Grain yield and kernel setting of multiple-shoot and/or multiple-ear maize hybrids. *Field Crops Res.*, 279.

Sangoi, L., Vargas, V.P., Schweitzer, C., Ferreira da Silva, P.R., Schmitt, A., Vargas, V.P., Trezzi Casa, R., Arruda de Souza, C., 2011. Maize tillering, leaf area, and grain productivity under different spatial arrangement. *Pesqui. Agropecu. Bras.* 46, 609–616.

Veenstra R. L., Messina C. D., Berning D., Haag L. A., Carter P., Hefley T. J., Vara Prasad P.V., Ciampitti I. A. 2021. Effect of tillers on corn yield: Exploring trait plasticity potential in unpredictable environments. *Crop Sci.* 61, 3660–3674.