

MEJORAMIENTO DE MAÍZ EN LA ARGENTINA: EFECTO SOBRE EL PROGRESO GENÉTICO DEL RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS

Facundo Curin¹, Karina E. D'Andrea², Sergio F. Luque³, Alfredo G. Cirilo⁴ y María E. Otegui⁵

¹ CONICET-UNNOBA, Pergamino, Buenos Aires, Argentina. E-mail: curin.facundo@inta.gob.ar

² CONICET-FAUBA, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía, Cátedra de Cerealicultura, Buenos Aires, Argentina. E-mail: kdandrea@agro.uba.ar

³ Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Cátedra de Cereales y Oleaginosas, Córdoba, Argentina. E-mail: sluque@agro.unc.edu.ar

⁴ INTA, Estación Experimental Pergamino, Buenos Aires, Argentina. E-mail: cirilo.alfredo@inta.gob.ar

⁵ CONICET-INTA-FAUBA, Estación Experimental Pergamino y Universidad de Buenos Aires, Facultad de Agronomía Argentina, Cátedra de Producción Vegetal, Buenos Aires, Argentina. E-mail: otegui@agro.uba.ar

Recibido: 15/06/2021

Aceptado: 30/09/2021

RESUMEN

Los incrementos necesarios de la producción agropecuaria para satisfacer los requerimientos crecientes de la población dependen fuertemente de la mejora o ganancia global (GG) del rendimiento en grano (RG) de arroz, trigo y maíz (*Zea mays* L.). La GG depende, a su vez, de la ganancia o progreso genético, el cual debe ser cuantificado con frecuencia para detectar posibles estancamientos y evaluar su contribución a la GG. En el presente trabajo se analizó el progreso genético, en % año⁻¹ (PG%), alcanzado para el cultivo de maíz en la zona núcleo maicera de la Argentina. Para ello, se emplearon los datos de experimentos conducidos en INTA Pergamino (33°56'S, 60°34'O) con 17 híbridos de maíz liberados entre 1965 y 2015, creciendo a una densidad de 9 plantas m⁻² sin restricciones hídrico-nutricionales ni por agentes bióticos. Se cuantificó el RG, sus componentes numéricos (NG: número de granos m⁻², PIG: peso individual del grano) y sus determinantes fisiológicos (BIOM: biomasa total a madurez, IC: índice de cosecha). Se determinó un PG% para RG de 1,14% año⁻¹, que disminuyó a 0,97% año⁻¹ al incluir sólo híbridos simples liberados a partir de 1993. También existió progreso genético para NG (1,27-1,30% año⁻¹) y BIOM (0,63-0,46% año⁻¹), pero no para PIG. El IC mostró progreso (0,79-0,82% año⁻¹) hasta 1993-1996, cuando se estabilizó. El aporte del progreso genético a la GG de RG en Pergamino varió entre 48,3 y 39,8% según se consideren todos los híbridos o solamente los híbridos simples a partir de 1993.

Palabras clave: *Zea mays*, ganancia de rendimiento, biomasa aérea, índice de cosecha, número de granos.

MAIZE BREEDING EFFECTS ON THE GENETIC PROGRESS FOR GRAIN YIELD AND ITS PHYSIOLOGICAL DETERMINANTS IN THE ARGENTINA

SUMMARY

The increase in agricultural production needed to satisfy the increasing global demand depends upon the global gain (GG) in grain yield (GY) of rice, wheat and maize (*Zea mays* L.). The GG in GY depends upon the genetic gain or genetic progress (GP), which needs a frequent quantification to detect possible plateauing and the evaluation of its contribution to the GG. We analyzed the GP, in % year⁻¹ (GP%), reached by maize crops in the main producing region of the Argentina. We used data from experiments developed at INTA Pergamino (33°56'S, 60°34'W) with 17 hybrids released between 1965 and 2015, growing at 9 plants m⁻² with no water or nutrient restrictions and free from biotic agents. We quantified GY, its numeric components (KN: kernel number m⁻², KW: individual kernel weight) and its physiological determinants (BIOM: shoot biomass at maturity, HI: harvest index). A GP% of 1.14% year⁻¹ was established for GY, which decreased to 0.97% year⁻¹ when only F1 hybrids released since 1993 were included in the analysis. We also detected genetic progress for KN (1.27-1.30% year⁻¹) and BIOM (0.63-0.46% year⁻¹) but not for KW. A GP% of 0.79-0.82% year⁻¹ was computed for HI up to 1993-1996, but it plateaued thereafter. The GP contribution to the GG in GY at the Pergamino area ranged between 48.3% for the whole data set and 39.8% for F1 hybrids during the post-1993 period.

Key Words: *Zea mays*, yield gain, shoot biomass, harvest index, kernel number.

INTRODUCCIÓN

El aumento de la población, conjuntamente con la mejora de su dieta y su mayor requerimiento de biocombustibles y biomateriales, acrecentará la demanda mundial de alimentos (Andrade, 2011). Se estima que, para cubrir dicha demanda, en el año 2050 será necesario duplicar la producción que las especies más requeridas (arroz, trigo, maíz y soja) tenían en 2008 (Ray *et al.*, 2013). Este desafío puede alcanzarse por dos vías no excluyentes: aumentar la superficie destinada a dichas especies y aumentar su rendimiento. Sin embargo, se considera que aumentar la superficie agrícola no sería posible sin poner en riesgo la sostenibilidad de los nuevos ambientes destinados a producción, ubicados en regiones frágiles como selvas y bosques (Viglizzo y Jobbágy, 2012). Consecuentemente, la vía más recomendable es el aumento de rendimiento. En el caso del cultivo de maíz, la ganancia global de rendimiento a nivel mundial ha sido de aproximadamente 66 kg ha⁻¹ año⁻¹ desde 1960 hasta la actualidad (Otegui *et al.*, 2021), equivalente a aproximadamente 1,77% año⁻¹. Esta ganancia resulta tanto de la mejora genética como de las mejoras de manejo del cultivo y la interacción entre ambas (Tollenaar y Lee, 2002; Lee y Tollenaar, 2007).

Las ganancias genéticas obtenidas a través del mejoramiento vegetal han sido responsables de una proporción importante de las mejoras globales del rendimiento en grano de maíz, con estimaciones que le atribuyen hasta más de un 50% de estas últimas (Duvick, 2005). En esta especie, una parte importante de la ganancia genética se debió primero a un aprovechamiento creciente de la heterosis (*e.g.* pasar de poblaciones a híbridos y luego de híbridos dobles a simples) y más recientemente a la introducción de eventos transgénicos (Cooper *et al.*, 2004). Estos últimos no sólo redujeron las mermas de rendimiento por agentes bióticos, también permitieron cambios en el manejo del cultivo (*e.g.* atraso en la época de siembra) que no eran posibles sin contar con una adecuada protección de cultivos ante un aumento importante de la incidencia de insectos (Eyhéabide, 2002). Respecto a los caracteres asociados al aumento del rendimiento, diversos estudios coinciden en identificar a la mejora del número de granos como la principal responsable del mismo (Bolaños y Edmeades, 1993; Duvick, 2005). Estos autores destacan también que el incremento de este componente pudo trasladarse a mejoras del rendimiento gracias a una mejora sostenida de la fuente

de asimilados en posfloración (*e.g.* mayor crecimiento durante el período comprendido entre floración y madurez fisiológica; Tollenaar, 1991), evitando una caída compensatoria del peso individual del grano (Luque *et al.*, 2006).

En el caso de la Argentina, todos los trabajos orientados a estimar el progreso genético incluyeron híbridos con distinto nivel de heterosis (Eyhéabide *et al.*, 1994; Luque *et al.*, 2006; Di Matteo *et al.*, 2016), por lo que se desconoce el efecto del mejoramiento genético correspondiente exclusivamente a híbridos simples, cuya adopción cobró importancia a partir de la década de 1990. Si el aumento en el nivel de heterosis (*e.g.* vigor híbrido) es el factor más determinante del aumento del rendimiento en maíz, entonces el progreso genético al considerar exclusivamente híbridos simples podría ser inferior al estimado en estudios previos, pues desaparecerían los incrementos promovidos por el aumento de heterosis. El objetivo del presente trabajo fue analizar el progreso genético alcanzado para el rendimiento en grano de maíz al evaluar híbridos con diferente nivel de heterosis (*e.g.* dobles, de tres vías y simples) como también sólo híbridos simples. Se tuvieron en cuenta híbridos representativos del mercado argentino desde la década de 1960, independientemente de la empresa productora, como así también, focalizando en un único programa como forma genuina de evaluar los efectos de la selección (Luque *et al.*, 2006). Otro objetivo de este trabajo fue identificar el progreso genético para los determinantes fisiológicos (*e.g.* producción de biomasa e índice de cosecha) y componentes numéricos del rendimiento (*i.e.* número de granos y peso individual del grano) en los grupos genotípicos de interés. Para tal fin se re-analizaron datos previamente publicados provenientes de ensayos conducidos en un mismo sitio experimental de la zona núcleo maicera de la Argentina (Luque *et al.*, 2006; D'Andrea *et al.*, 2008; Curin *et al.*, 2020).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los datos utilizados en este trabajo provienen de experimentos realizados en parcelas a campo conducidos en la Estación Experimental Pergamino (33°56'S, 60°34'O) del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) durante (i) 1996-1997 y 1997-1998 (Luque *et al.*, 2006), (ii) 2001-2002 y 2002-2003 (D'Andrea *et al.*, 2008) y (iii) 2014-2015 y 2016-2017 (Curin *et al.*, 2020) (Cuadro 1). Los detalles experimentales se pueden encontrar en las publicaciones

referidas. En términos generales, las siembras tuvieron lugar durante el mes de octubre, sobre un suelo Argiudol típico. El diseño experimental fue siempre en parcelas divididas, con la densidad de plantas en la parcela principal y los híbridos en la subparcela. Se utilizaron diferentes densidades, pero en este análisis sólo se consideró la de 9 plantas m⁻², que fue común a todos los experimentos y maximizó los rendimientos tanto en híbridos antiguos como modernos. Las parcelas tuvieron siempre 5 surcos distanciados a 0,7 m y una longitud mínima de 7 m. Todos los experimentos tuvieron tres repeticiones, fueron regados y fertilizados para evitar restricciones hídrico-nutricionales, y recibieron los controles químicos y mecánicos necesarios para evitar la incidencia de agentes bióticos. Los híbridos utilizados en cada experimento representaron a los más utilizados por los agricultores dentro de su tipo de cruzamiento (doble, tres vías y simples o F1) durante al menos 5 años desde su liberación al mercado (Cuadro 1).

Las variables medidas en cada parcela fueron: (i) el rendimiento en grano (RG, en kg ha⁻¹), (ii) sus componentes numéricos (e.g. el número de granos m⁻² –NG– y el peso individual del grano –PIG– en mg), y (iii) sus determinantes fisiológicos (e.g. la biomasa total aérea a madurez fisiológica –BIOM– en kg ha⁻¹ y el índice

de cosecha –IC= RG/BIOM–). Los datos de cada híbrido para cada variable (Y_n) fueron estandarizados (Y_{est}) en forma relativa al valor correspondiente a un híbrido de referencia (Y_{HR}), como se describe en la Ecuación 1. Para tal fin se tomó a un híbrido de 1993, como en Di Matteo *et al.* (2016). En el presente trabajo, los híbridos elegidos fueron el DK752 (en todos los experimentos excepto en 2016-2017) y el DK 664 (2016-2017).

$$Y_{est} = (Y_n - Y_{HR}) / Y_{HR} \quad \text{Ecuación 1}$$

Se aplicó análisis de regresión a la relación entre variables. El progreso genético (PG) de cada variable también se evaluó mediante análisis de regresión de los valores estandarizados (Ecuación 1) respecto al año de liberación (ADL) y se expresó en forma porcentual (% año⁻¹). Para esto último, los datos (cada punto corresponde a la combinación de híbrido × campaña evaluada) se agruparon en (i) todos los híbridos, independientemente del nivel de heterosis y compañía de origen (n= 34), (ii) sólo los híbridos F1 (n= 24), (iii) sólo los híbridos de la compañía con más híbridos evaluados (Dekalb), independientemente del nivel de heterosis de los mismos (n=22), y (iv) sólo híbridos F1 de Dekalb (n= 11). Finalmente, se calculó la ganancia

Cuadro 1. Características de los híbridos y las campañas donde fueron evaluados respectivamente.

Híbrido	Año de liberación	Compañía	Tipo de cruzamiento	Endosperma predominante	Campaña de evaluación					
					1996-97	1997-98	2001-02	2002-03	2014-15	2016-17
F 880	1965	Dekalb	Doble	Flint	X	X				
M 400	1978	Morgan	Doble	Flint	X	X				
DK 2F10	1978	Dekalb	Simple	Flint			X	X	X	
AX 252	1981	Nidera	Simple	Flint			X	X		
Maizal 86	1985	Cargill	Simple	Flint	X	X				
DK 4F37	1985	Dekalb	Doble	Flint	X	X				
DK 3F24	1987	Dekalb	Tres vías	Flint			X	X		
AX 258	1990	Nidera	Tres vías	Flint × Dent			X	X		
DK 752	1993	Dekalb	Simple	Flint × Dent	X	X	X	X	X	
DK 664	1993	Dekalb	Simple	Flint × Dent						X
C 280	1995	Cargill	Simple	Flint × Dent	X	X				
DK 757	1997	Dekalb	Simple	Flint × Dent		X				
AX 889	2001	Nidera	Simple	Dent			X	X		
AW 190*	2002	Dekalb	Simple	Dent					X	X
DK 72-10*	2012	Dekalb	Simple	Dent					X	X
DK 70-20*	2015	Dekalb	Simple	Dent						X
DK 73-20*	2015	Dekalb	Simple	Dent						X

* Híbridos con eventos de protección contra insectos y resistencia a herbicidas (VTP3).

global de RG (GG_{RG} , en % año⁻¹) para el partido de Pergamino a partir de datos del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (<http://datosestimaciones.magyp.gob.ar/>; accedido en junio de 2021). Para tal fin, los valores de cada año también se estandarizaron respecto al rendimiento medio alcanzado en esa localidad durante el año 1993 y la GG_{RG} se obtuvo como la pendiente de la regresión respecto al tiempo (e.g. años de la serie evaluada). La participación del progreso genético para RG (PG_{RG} %) respecto de la GG_{RG} % se calculó como el cociente entre ambas variables ($PG_{RG}\%/GG_{RG}\%$) y se expresó en forma porcentual.

RESULTADOS

Relación entre variables

El rendimiento en grano (RG, en kg ha⁻¹) se asoció de manera significativa ($P \leq 0,001$) con todas las variables evaluadas, excepto con el peso individual del grano, PIG (Figura 1). Se destacó el incremento sostenido del RG en respuesta al aumento de la biomasa total aérea a madurez fisiológica –BIOM– (Figura 1c), mientras que tanto la respuesta al número de granos –NG– (Figura 1a) como al índice de cosecha –IC– (Figura 1d) presentaron una tendencia a estabilizarse a partir de un cierto valor de la variable analizada. Dicha estabilización fue mayor en el caso del NG, en que la respuesta del RG se redujo

un 76% a partir de 4536 granos m⁻² (Figura 1a). Para el IC, en cambio, la respuesta del RG se redujo sólo un 36,6% a partir de IC= 0,44 (Figura 1d). Las respuestas observadas del RG al NG y al IC se explicarían por la relación negativa detectada entre los componentes del RG (Figura 2). Según esta relación, el PIG de los híbridos evaluados se mantuvo relativamente constante (la pendiente b_1 no difirió significativamente de 0) hasta un valor de ca. 3834 granos m⁻², a partir del cual el PIG declinó. Esta caída, no obstante, no trajo aparejada una compensación total entre componentes del RG que impidiera el aumento de este último (Figura 2), pero sí una menor respuesta al aumento del NG (Figura 1a).

Progreso genético (PG)

Tomando como referencia el año 1993, el mejoramiento genético produjo un progreso del RG (PG_{RG} %) de 1,14% año⁻¹ entre 1965 y 2015 (Figura 3a). Esta ganancia no difirió sustancialmente (1,12% año⁻¹) al considerar sólo los híbridos F1 (Figura 3f), aunque tuvo lugar recién a partir de 1982. También se registró una respuesta positiva sostenida a los efectos del mejoramiento genético para el NG (Figuras 3b y 3g) y la BIOM (Figuras 3d y 3i). La ganancia registrada en el caso del NG no fue muy diferente para el conjunto de datos (1,27% año⁻¹) respecto a los híbridos F1 (1,30% año⁻¹),

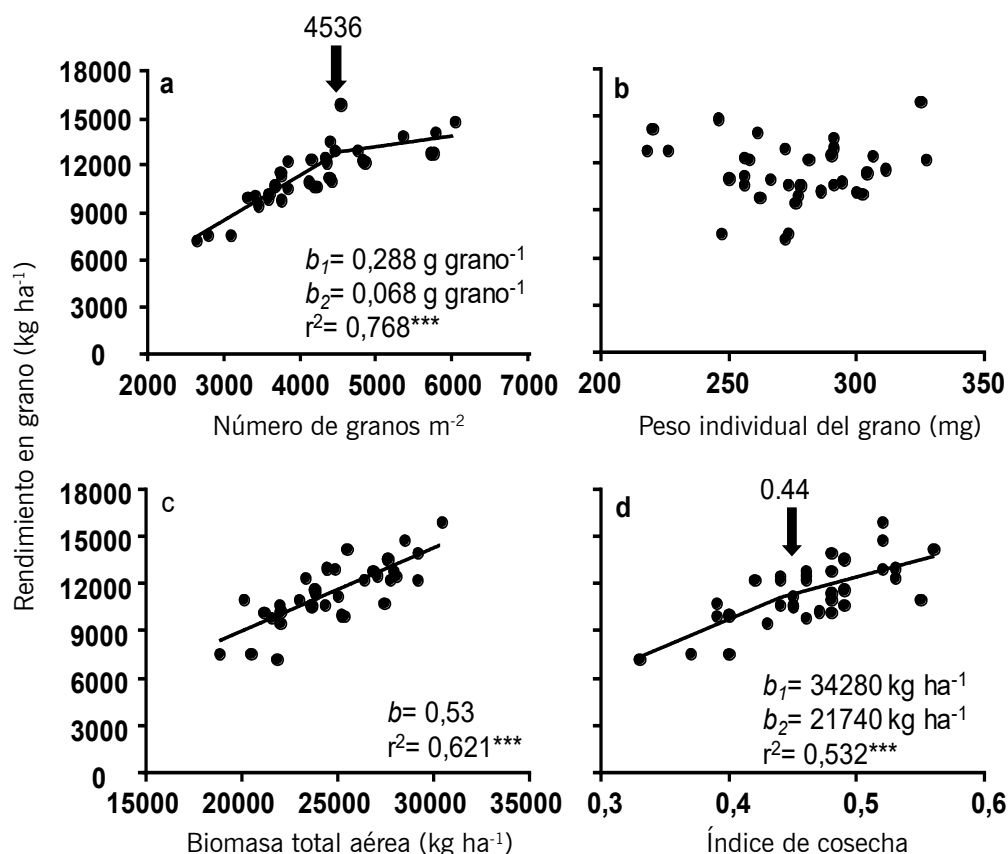


Figura 1. Respuesta del rendimiento en grano a (i) sus componentes numéricos, por ejemplo, el número de granos m⁻² (a) y el peso del grano (mg) (b), y (ii) sus determinantes fisiológicos, por ejemplo, la biomasa total aérea a madurez fisiológica (kg ha⁻¹) (c) y el índice de cosecha (d). Las líneas negras representan los modelos lineales (c) y bilineales (a y d) ajustados. Cada punto representa un híbrido en alguno de los tres conjuntos de experimentos evaluados (Cuadro 1). En cada panel se indica la pendiente de los modelos (b) y el coeficiente de determinación (r^2). Las flechas negras señalan el punto de inflexión en el caso de los modelos bilineales. *** indica $P \leq 0,001$.

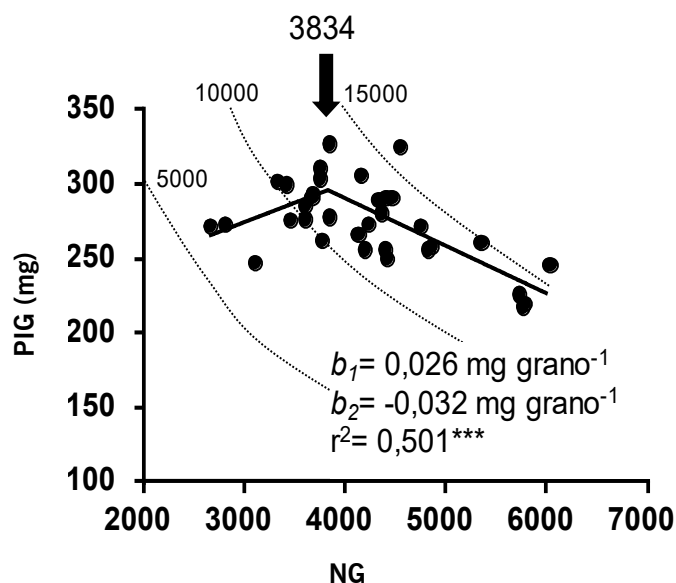


Figura 2. Respuesta del peso individual del grano (PIG) al número de granos m^{-2} (NG). Cada punto representa un híbrido en alguno de los tres conjuntos de experimentos evaluados (Cuadro 1). Se indican las pendientes del modelo bilineal ajustado b y el coeficiente de determinación r^2 . La flecha negra señala el punto de inflexión y las líneas punteadas corresponden a isocuantas para rendimiento en grano de 5.000, 10.000 y 15.000 $kg\ ha^{-1}$. *** indica $P \leq 0,001$.

aunque sí declinó un 27% para la BIOM al considerar sólo híbridos F1 (0,63% $año^{-1}$ y 0,46% $año^{-1}$ considerando todos los híbridos o sólo los F1, respectivamente). También se verificó progreso genético para el IC (Figuras 3e y 3j). Este progreso no difirió sustancialmente entre el conjunto de híbridos (0,79% $año^{-1}$) y los híbridos F1 (0,82% $año^{-1}$), pero tuvo lugar hasta 1996 ó 1993, respectivamente. A partir de esos años, la ganancia en IC declinó entre 80 y 77%, respectivamente. El único rasgo para el cual no se registró progreso genético fue el PIG, que hasta evidenció una leve (0,29% $año^{-1}$), aunque no significativa, tendencia a declinar para el conjunto de híbridos. Esta tendencia se acentuó ($P < 0,05$) al considerar sólo los híbridos F1 (0,66% $año^{-1}$).

En líneas generales, las tendencias descritas se repitieron al considerar exclusivamente el programa más representativo en cuanto al número de híbridos evaluados (Figura 4). El $PG_{RG}\%$ casi no difirió (1,07-1,05% $año^{-1}$) al incluir todos los híbridos sin discriminar por el nivel de heterosis (Figura 4a) o sólo los híbridos F1 (Figura 4f), aunque en el segundo caso el progreso

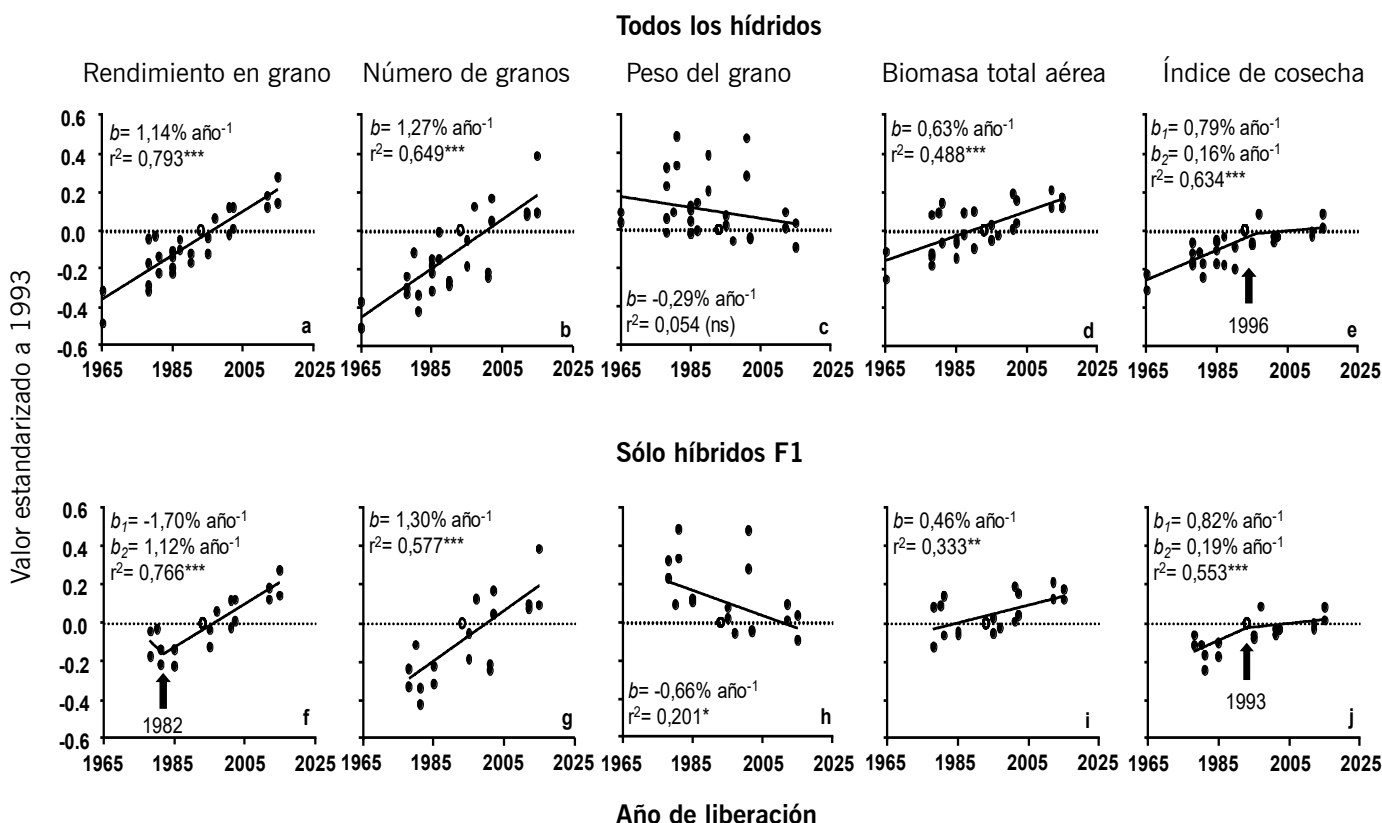


Figura 3. Progreso genético (en % $año^{-1}$) para (i) el rendimiento en grano (a y f), (ii) sus componentes numéricos, el número de granos (b y g) y el peso individual del grano (c y h), y (iii) sus determinantes fisiológicos, la biomasa total aérea hasta madurez fisiológica (d e i) y el índice de cosecha (e y j). Los valores estandarizados (Ecuación 1) de cada variable se agrupan en aquellos correspondientes a (i) todos los híbridos a través de todos los experimentos (a-e; paneles superiores), y (ii) sólo los híbridos F1 (f-j; paneles inferiores). El punto vacío representa los datos correspondientes a 1993. Las líneas llenas representan los modelos lineales y bilineales ajustados. Se indican las pendientes de dichos modelos (b) y también el coeficiente de determinación (r^2). Para los modelos bilineales, las flechas negras señalan el año del punto de inflexión.

*, **, *** indican $P \leq 0,05$, $P \leq 0,01$, y $P \leq 0,001$, respectivamente. ns: no significativo.

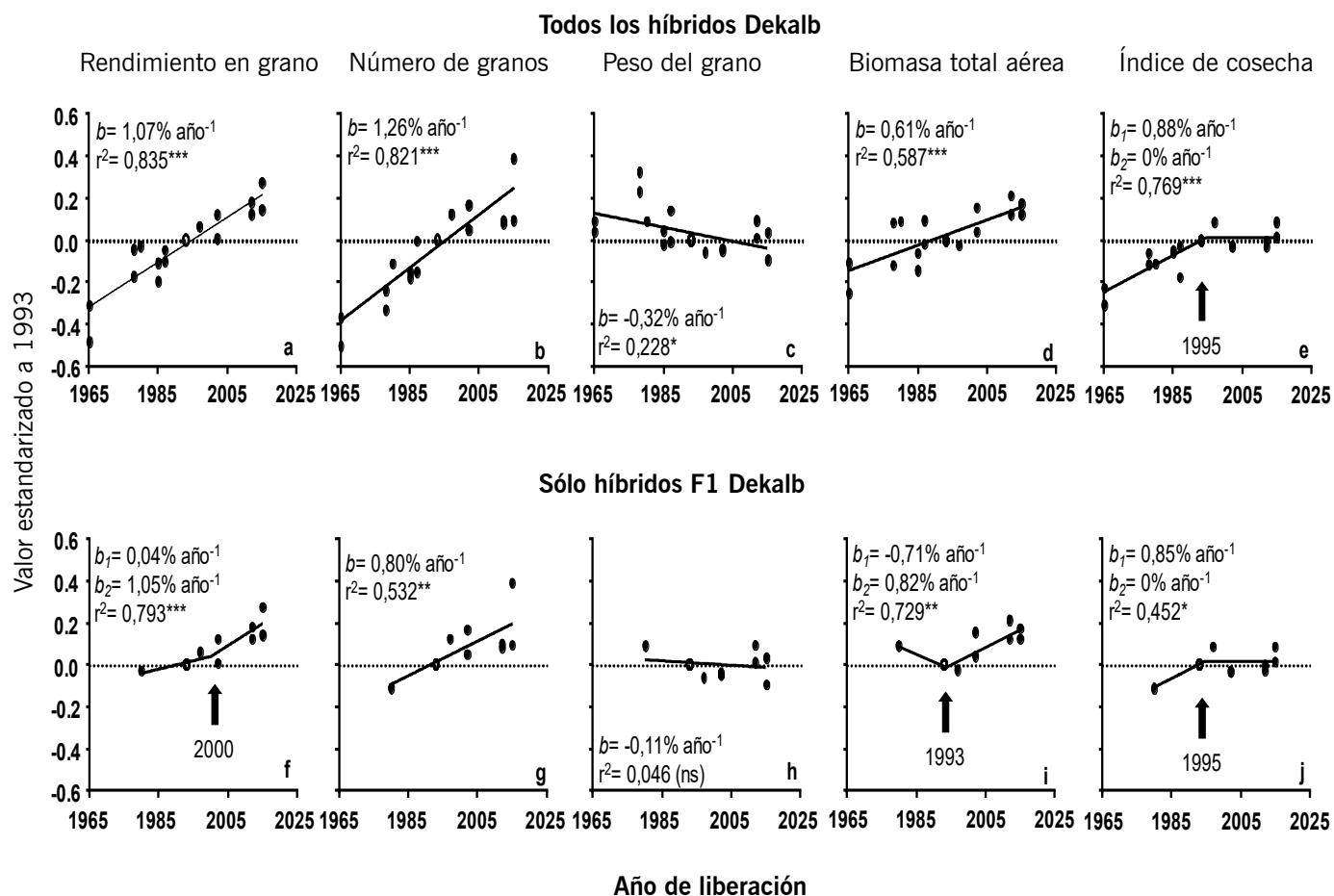


Figura 4. Progreso genético (en % año⁻¹) para (i) el rendimiento en grano (a y f), (ii) sus componentes numéricos, el número de granos (b y g) y el peso del grano (c y h), y (iii) sus determinantes fisiológicos, la biomasa total aérea hasta madurez fisiológica (d e i) y el índice de cosecha (e y j). Los valores estandarizados (Ecuación 1) de cada variable se agrupan en aquellos correspondientes a (i) todos los híbridos de la empresa Dekalb a través de todos los experimentos (a-e; paneles superiores), y (ii) sólo los híbridos F1 de Dekalb (f-j; paneles inferiores). El punto vacío representa los datos correspondientes a 1993. Las líneas llenas representan los modelos lineales y bilineales ajustados. Se indican las pendientes de dichos modelos (b) y también el coeficiente de determinación (r^2). Para los modelos bilineales, las flechas negras señalan el año del punto de inflexión.

*, **, *** indican $P \leq 0,05$, $P \leq 0,01$, $P \leq 0,001$, respectivamente. ns: no significativo.

se registró más claramente a partir del año 2000. La mejora del NG para todo el conjunto de híbridos Dekalb fue similar ($1,26\% \text{ año}^{-1}$) a la estimada para todos los híbridos evaluados (Figura 4b vs 3b), pero disminuyó un 36,5% al considerar sólo los híbridos F1 de Dekalb. La mejora del NG fue parcialmente compensada por la disminución estimada para el PIG a través de todos los híbridos (Figura 4c), mientras que el PIG no mostró tendencia significativa al considerar sólo los híbridos F1 (Figura 4h). De modo similar, existió una mejora de la BIOM, tanto para el conjunto de híbridos (Figura 4d) como los híbridos F1 (Figura 4i), aunque en los híbridos F1 dicha mejora se verificó luego de una tendencia a declinar entre 1980 y 1993. El IC de los híbridos de Dekalb respondió de manera uniforme a los efectos del mejoramiento genético, presentando una clara ganancia ($0,88\text{-}0,85\% \text{ año}^{-1}$) hasta 1995 y estabilizándose a partir de entonces.

Contribución del mejoramiento genético a la ganancia global de rendimiento

La ganancia global de RG en grano (GG_{RG}) para el partido de Pergamino durante los últimos 50 años (período entre las cosechas de 1970 y 2020) fue de $141,6 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Estandarizada respecto al rendimiento de la cosecha 1993, la $GG_{RG}\%$ fue de $2,36\% \text{ año}^{-1}$ (Figura 5a). Se estimó entonces que el mejoramiento genético contribuyó con ca. 48,3% a la mejora global de RG considerando todos los híbridos evaluados. Teniendo en cuenta exclusivamente el período posterior a 1993, en que empezaron a predominar los híbridos simples y rápidamente (desde 1997) los híbridos simples genéticamente modificados, las estimaciones fueron de (i) $2,46\% \text{ año}^{-1}$ para la $GG_{RG}\%$ (Figura 5b), y (ii) $0,97\% \text{ año}^{-1}$ para el progreso genético ($PG_{RG}\%$). Para este conjunto de datos, la contribución del mejoramiento genético a la ganancia

global de RG sería de 39,8%, lo cual representaría una caída del 17,7% en los últimos 27 años.

DISCUSIÓN

En el presente trabajo se analizaron los efectos del mejoramiento genético sobre el rendimiento en grano (RG) del maíz, sus componentes numéricos y sus determinantes fisiológicos, utilizando para ello un conjunto de experimentos conducidos en un mismo sitio, con híbridos representativos de distintas épocas del mejoramiento desde 1965 hasta la actualidad y cuyo ambiente objetivo de selección o "target environment" fue el del ambiente de evaluación (e.g. siembras tempranas en la zona núcleo maicera de la Argentina). En primer lugar se estableció que el RG de maíz estuvo principalmente asociado con el número de granos, en coincidencia con estudios llevados a cabo en el mismo ambiente (Otegui, 1995; Otegui *et al.*, 1995). A diferencia de trabajos previos, en los cuales el RG también se correlacionó positivamente con el peso individual del grano (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui *et al.*, 1995), en este trabajo el RG no guardó relación con ese componente (Figura 1b). Esta diferencia podría atribuirse a que en el presente trabajo sólo se incluyeron fechas de siembra tempranas (Octubre) en las que la oferta de radiación solar durante el llenado del grano es elevada (Borrás *et al.*, 2004), mientras los trabajos previos mencionados también incluyeron siembras tardías que suelen penalizar a este componente (Mercau y Otegui, 2015; Bonelli *et al.*, 2016). En relación a los

determinantes fisiológicos (e.g. biomasa e índice de cosecha), el RG se asoció significativa y positivamente a ambos, confirmando la importancia de aumentar la producción de biomasa (Tollenaar, 1989) y su asignación a estructuras reproductivas (Edmeades *et al.*, 1999) para aumentar el RG.

Los resultados obtenidos confirman las tendencias indicadas por Di Matteo *et al.* (2016) para un conjunto similar de híbridos evaluados en un ambiente fuera de la zona maicera núcleo (e.g. Balcarce). Estos autores señalaron que el progreso genético porcentual ($PG_{RG}\%$) relativo al híbrido de 1993 era de $0,83\%$ año⁻¹, algo inferior al estimado en el presente trabajo sin discriminar por nivel de heterosis ($1,07$ y $1,14\%$ año⁻¹ según se consideren sólo los híbridos Dekalb o todo el conjunto de híbridos, respectivamente). La diferencia entre estudios se amplía sustancialmente al incluir sólo los híbridos F1, en que tanto el trabajo de Di Matteo *et al.* (2016) como el de Curin *et al.* (2020) refieren valores de $PG_{RG}\%$ ($0,39$ y $0,5\%$ año⁻¹, respectivamente) muy inferiores a los aquí estimados para el período post 1993 ($0,83\%$ año⁻¹; Figura 5b). Las diferencias podrían explicarse por el menor número de híbridos incluidos en ambos trabajos previos y el ambiente de evaluación en el caso de Di Matteo *et al.* (2016). Independientemente de estas consideraciones, los estudios son coincidentes con nuestras estimaciones respecto a los rasgos secundarios determinantes de la mejora observada en el RG. Se destaca así (i) la mejora de la biomasa total (Di Matteo *et al.*, 2016; Curin *et al.*, 2020) y del número de granos

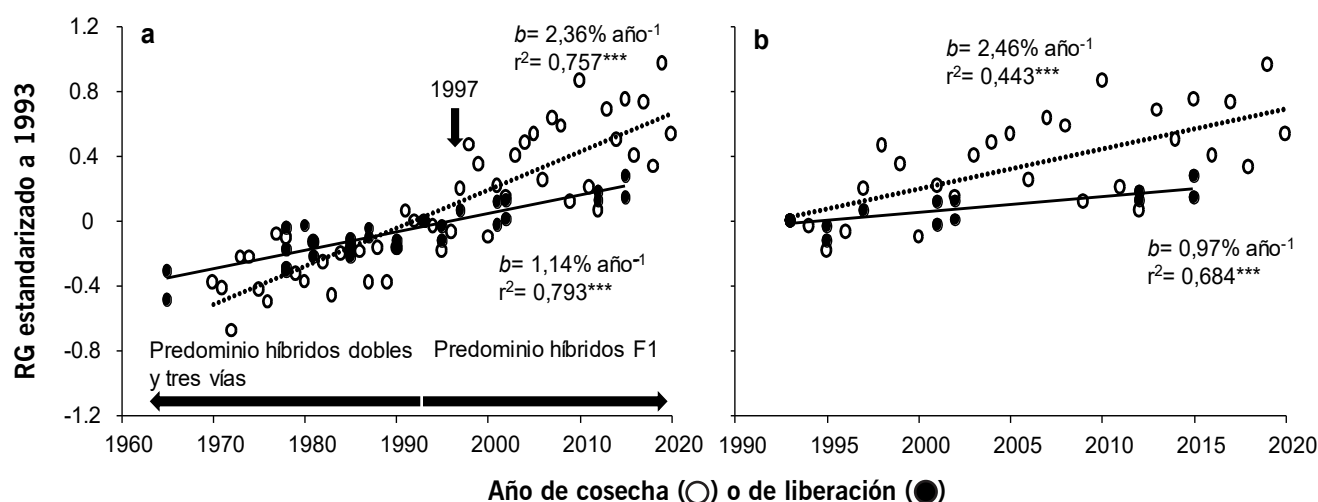


Figura 5. Rendimiento en grano (RG) estandarizado correspondiente a (i) el partido de Pergamino (círculos blancos), y (ii) los experimentos incluidos en el presente trabajo (círculos negros). Los datos para Pergamino corresponden a la serie histórica desde 1970 a la actualidad (a) o desde 1993 a la actualidad (b). Los datos experimentales corresponden a (a) todos los híbridos evaluados en todos los experimentos ($n = 34$), o (b) sólo a híbridos F1 liberados desde 1993 ($n = 17$). Las líneas (punteadas para el partido de Pergamino y llenas para los experimentos) representan los modelos lineales ajustados a cada conjunto de datos, de los cuales se indica la pendiente (b) y el coeficiente de determinación (r^2). En (a), la flecha vertical señala el lanzamiento al mercado de híbridos genéticamente modificados (1997) y las flechas horizontales destacan el tipo de híbrido predominante en el mercado.

(Di Matteo *et al.*, 2016), (ii) la estabilidad o tendencia levemente negativa (según el conjunto considerado) del peso individual del grano (Di Matteo *et al.*, 2016), y (iii) la mejora en el índice de cosecha sólo apreciable para el período previo a 1993 (Di Matteo *et al.*, 2016; Curin *et al.*, 2020). El aumento sostenido de la biomasa sería atribuible a las mejoras registradas en la tolerancia al estrés (Tollenaar y Wu, 1999) como el provocado por el aumento de densidad de plantas (Chen *et al.*, 2016; Di Matteo *et al.*, 2016) que, combinado con un incremento del hábito erectófilo de las hojas (Duvick, 2005; Fischer y Edmeades, 2010), ha promovido una mejora en la eficiencia en el uso de la radiación y el crecimiento durante el período crítico para la determinación del número de granos (Luque *et al.*, 2006). La tendencia nula o incluso negativa del peso individual del grano contrasta con los resultados obtenidos en otros ambientes del hemisferio norte y a mayor latitud que la del presente trabajo (e.g. asociación positiva entre RG y PIG; Chen *et al.*, 2016), y podría atribuirse a la mayor limitación por fuente para el llenado de los granos en esas condiciones ambientales (Borrás *et al.*, 2004), las cuales requieren de un esfuerzo del mejoramiento para evitar una compensación total entre el número y el peso individual de los granos. En cuanto al índice de cosecha, la ausencia de ganancia desde la década de 1990 podría atribuirse al hecho de haber alcanzado valores superiores a 0,5 (Figura 2) y consecuentemente ya cercanos al que se considera máximo para no incurrir en problemas de quebrado de caña (Hay, 1995), aunque algunos estudios recientes sugieren que aún existiría posibilidad de algún aumento en maíz a través de la reducción de altura asociada a la inhibición de la síntesis de giberelinas (Hütsch y Schubert, 2017). Las tendencias tanto en el RG como así también en sus componentes numéricos y determinantes fisiológicos se ratificaron al considerar exclusivamente los híbridos provenientes del programa dominante en el análisis, un resultado esperable dada la mayor participación de híbridos pertenecientes al mismo en el estudio global.

Finalmente, los efectos de la mejora genética sobre el RG del maíz y su participación en la ganancia global de rendimiento han recibido siempre atención por parte de investigadores y fitomejoradores. Las estimaciones de dicha contribución, sin embargo, son muy variables y generalmente referidas a la ganancia global a nivel país o grandes regiones (Duvick, 2005; Tollenaar y Lee, 2006), lo cual implica sesgos pronunciados. En el presente trabajo utilizamos resultados de progreso

genético correspondientes a un número importante de estaciones de crecimiento (seis) provenientes de un mismo sitio experimental y las referimos a la ganancia global correspondiente al mismo ambiente (Pergamino) y período representado por los híbridos incluidos en el análisis. Estimamos así en un 48,3% la contribución de la genética a la mejora global del RG de maíz para el período 1970-2020 en la zona núcleo maicera de la Argentina. Dicha contribución disminuyó al 39,8% cuando sólo se consideró el período 1993-2020, en que la ganancia genética estuvo definida exclusivamente por híbridos F1. Dado que la ganancia genética en dicho período no disminuyó al considerar sólo híbridos simples, una explicación posible para su menor contribución a la ganancia global sería la adopción importante de siembras tardías en el cultivo de maíz, las cuales tuvieron un aumento sostenido a partir de 2008 (Otegui *et al.*, 2021). Estas siembras exponen al cultivo a condiciones más desventajosas durante el llenado de los granos (Bonelli *et al.*, 2016), que se asemejan más a las de regiones de alta latitud del hemisferio norte (Chen *et al.*, 2016), donde las limitaciones por fuente aumentan en posfloración (Maddonni *et al.*, 1998; Kiniry y Otegui, 2000). Esto demandará una atención diferencial por parte del mejoramiento genético local, que aún hoy se encuentra más concentrado en atender las siembras tempranas.

CONCLUSIONES

El mejoramiento genético de maíz ocurrido entre 1965 y 2015 ha sido capaz de sostener una ganancia de rendimiento superior o cercana al 1% anual en condiciones potenciales de producción. Dicha ganancia representa una proporción importante de la mejora global de rendimiento registrada en un sitio muy representativo del ambiente objetivo de selección (la región maicera núcleo de la Argentina), siendo el resto de la ganancia global atribuible al manejo, aunque la división entre ambas fuentes de mejora no debe considerarse categórica pues existe una fuerte interacción entre ambas. Sí es importante destacar que en el presente análisis no se detectó una disminución sustancial del progreso genético atribuible al hecho de haberse alcanzado la máxima heterosis con la liberación significativa al mercado de híbridos simples, por lo tanto, se rechaza la hipótesis planteada. No obstante, existen indicios de un leve retroceso y, especialmente, de una menor participación de la ganancia genética en la ganancia global desde la adopción masiva de híbridos

simples. Una explicación posible a este fenómeno sería la adopción importante de siembras tardías en el cultivo de maíz, las cuales aún no son atendidas con igual intensidad que las tempranas por los programas de mejoramiento orientados a la región templada.

BIBLIOGRAFÍA

- Andrade, F. H. (2011). *La tecnología y la producción agrícola El pasado y los actuales desafíos*. Ediciones INTA.
- Bolaños, J. y Edmeades, G. O. (1993). Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Research*, 31(3-4), 253-268. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90065-U](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90065-U)
- Bonelli, L. E., Monzon, J. P., Cerrudo, A., Rizzalli, R. H. y Andrade, F. H. (2016). Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Research*, 198, 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.003>
- Borrás, L., Slafer, G. A. y Otegui, M. E. (2004). Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86(2-3), 131-146. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>
- Chen, K., Camberato, J. J., Tuinstra, M. R., Kumudini, S. V., Tollenaar, M. y Vyn, T. J. (2016). Genetic improvement in density and nitrogen stress tolerance traits over 38 years of commercial maize hybrid release. *Field Crops Research*, 196, 438-451. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.07.025>
- Cirilo, A. G. y Andrade, F. H. (1994). Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Science*, 34(4), 1039-1043. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400040037x>
- Cooper, M., Smith, O. S., Graham, G., Arthur, L., Feng, L. y Podlich, D. W. (2004). Genomics, genetics, and plant breeding: A private sector perspective. *Crop Science*, 44(6), 1907-1913. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.1907>
- Curin, F., Severini, A. D., González, F. G. y Otegui, M. E. (2020). Water and radiation use efficiencies in maize: Breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. *Field Crops Research*, 246, 107683. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107683>
- D'Andrea, K. E., Otegui, M. E. y Cirilo, A. G. (2008). Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Research*, 105(3). <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.007>
- Di Matteo, J. A., Ferreyra, J. M., Cerrudo, A. A., Echarte, L. y Andrade, F. H. (2016). Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Research*, 197, 107-116. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.07.023>
- Duvick, D. N. (2005). The Contribution of Breeding to Yield Advances in maize (*Zea mays* L.). *Advance in Agronomy*, 86, 83-145. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(05\)86002-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(05)86002-X)
- Edmeades, G. O., Bolaños, J., Chapman, S. C., Lafitte, H. R. y Bänziger, M. (1999). Selection Improves Drought Tolerance in Tropical Maize Populations: I. Gains in Biomass, Grain Yield, and Harvest Index. *Crop Science*, 39(5), 1306-1315. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3951306x>
- Eyhéabide, G. H., Damilano, A. L. y Colazo, J. C. (1994). Genetic gain for grain yield of maize in Argentina. *Maydica*, 39(3), 207-211.
- Eyhéabide, G. H. (2002). *Bases para el Manejo del Cultivo de Maíz*. Argentina, INTA. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1055/s-2003-814865>
- Fischer, R. A. T. y Edmeades, G. O. (2010). Breeding and Cereal Yield Progress. *Crop Science*, 50, S-85-S-98. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.10.0564>
- Hay, R. K. M. (1995). Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Annals of Applied Biology*, 126(1), 197-216. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1995.tb05015.x>
- Hütsch, B. W. y Schubert, S. (2017). Harvest Index of Maize (*Zea mays* L.): Are There Possibilities for Improvement? *Advances in Agronomy*, 146, 37-82. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2017.07.004>
- Kiniry, J. R. y Otegui, M. E. (2000). Processes Affecting Maize Grain Yield Potential in Temperate Conditions. En: Otegui, M. E. y Slafer, G. A. (Eds.). *Physiological Bases for Maize Improvement* (pp. 31-46).
- Lee, E. A. y Tollenaar, M. (2007). Physiological Basis of Successful Breeding Strategies for Maize Grain Yield. *Crop Science*, 47 (Supl. dec.), S-202-S-215. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0010IPBS>
- Luque, S. F., Cirilo, A. G. y Otegui, M. E. (2006). Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research*, 95(2-), 383-397. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.04.007>
- Maddonni, G. A., Otegui, M. E. y Bonhomme, R. (1998). Grain yield components in maize. II. Postsilking growth and kernel weight. *Field Crops Research*, 56(3), 257-264. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00093-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00093-2)
- Mercau, J. L. y Otegui, M. E. (2015). A Modeling Approach to Explore Water Management Strategies for Late-Sown Maize and Double-Cropped Wheat-Maize in the Rainfed Pampas Region of Argentina. En: Ahuja, L. R., Ma, L. y Lascano, R. J. (Eds.). *Advances in Agricultural Systems Modeling* (Vol. 5, pp. 351-373). ASA, CSSA, SSSA. <https://doi.org/10.2134/advagricsystmodel5.c13>
- Otegui, M. E. (1995). Prolificacy and grain yield components in modern Argentinian maize hybrids. *Maydica*, 40, 371-376.
- Otegui, M. E., Cirilo, A. G., Uhart, S. A. y Andrade, F. H. (2021). Maize. In V. O. Sadras & D. F. Calderini (Eds.), *Crop Physiology Case Histories for Major Crops* (1ª ed., p. 716). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819194-1.00001-3>
- Otegui, M. E., Nicolini, M. G., Ruiz, R. A. y Dodds, P. A. (1995). Sowing Date Effects on Grain Yield Components for Different Maize Genotypes. *Agronomy Journal*, 87(1), 29-33. <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700010006x>
- Otegui, M. E., Riglos, M. y Mercáu, J. L. (2021). Genetically modified maize hybrids and delayed sowing reduced drought effects across a rainfall gradient in temperate Argentina. *Journal of Experimental Botany*, 1-9. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab139>
- Ray, D. K., Mueller, N. D., West, P. C. y Foley, J. A. (2013). Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS ONE*, 8(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>

- Tollenaar, M. (1989). Genetic Improvement in Grain Yield of Commercial Maize Hybrids Grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Science*, 29(6), 1365. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900060007x>
- Tollenaar, M. (1991). Physiological Basis of Genetic Improvement of Maize Hybrids in Ontario from 1959 to 1988 of major agricultural crops. *Crop Sci.*, 31(1), 119-124.
- Tollenaar, M. y Lee, E. A. (2002). Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Research*, 75(2-3), 161-169. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00024-2](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00024-2)
- Tollenaar, M. y Lee, E. A. (2006). Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *Maydica*, 51(2), 399-408. <https://doi.org/10.1002/jsfa.6239>
- Tollenaar, M. y Wu, J. (1999). Yield improvement in temperate maize is attributable to greater stress tolerance. *Crop Science*, 39(6), 1597-1604. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961597x>
- Viglizzo, E. F. y Jobbágy, E. (2012). Expansión de la frontera agropecuaria en Argentina y su impacto ecológico-ambiental. En: Viglizzo, E. F. y Jobbágy, E. (Eds.). *Expansión de la Frontera Agropecuaria en Argentina y su Impacto Ecológico-Ambiental*. Argentina, INTA.