**Expediente N°** 023668

**MAÍZ TARDÍO: RESPUESTAS DEL RENDIMIENTO, SUS COMPONENTES Y EL PATRÓN DEL CRECIMIENTO DE LOS GRANOS**

**Unidad Ejecutora:** Franco Pessina

**Palabras claves (Hasta 5):** Mejoramiento genético,Híbridos, Fecha de siembra, Tasa de llenado de grano, Duración del llenado de grano.

**Director:** Ing. Agr. M. Sc. Dr. Incognito Salvador Juan Pablo.

**Cargo:** Jefe de Trabajos Prácticos, Cátedra de Mejoramiento Genético Vegetal. Dedicación exclusiva.

**Número de personal a su cargo:**

**Franco Pessina.** Becario CIN.Proyecto:Maíces tardíos. Interacción del rendimiento de grano, sus componentes y los patrones de crecimiento de los granos con la fecha de siembra. Vigencia 01-04-2018 al 31-03-2019.

**Juan Doll.** Becario CIN.Proyecto: Determinación fenotípica y genética del rendimiento de grano y sus componentes y correlación entre líneas endocriadas parentales y sus híbridos derivados para rasgos de llenado de grano en maíz bajo condiciones de recursos contrastantes. Vigencia 01-04-2019 al 31-03-2020.

**Fecha de iniciación del proyecto:** 04/10/2016**.**

**Duración del plan de trabajo:** Un año. Octubre 2016 a octubre 2017. El segundo año de experimentación (2017-2018) formó parte de una beca de investigación.

ÍNDICE

[RESUMEN 3](#_Toc9805557)

[INTRODUCCÍON 4](#_Toc9805558)

[OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS 7](#_Toc9805559)

[Objetivo general 7](#_Toc9805560)

[Objetivos específicos 7](#_Toc9805561)

[HIPÓTESIS 7](#_Toc9805562)

[MATERIALES Y MÉTODOS 8](#_Toc9805563)

[RESULTADOS E INTERPRETACIÓN DE RESULTADOS 11](#_Toc9805564)

[RESULTADOS 11](#_Toc9805565)

[Descripción de las condiciones ambientales durante los experimentos 11](#_Toc9805566)

[Rendimiento de grano y sus componentes numéricos 12](#_Toc9805567)

[Peso relativo del número y el peso de grano en la determinación del rendimiento 15](#_Toc9805568)

[Patrón de crecimiento del grano: tasa y duración de llenado de grano 16](#_Toc9805569)

[INTERPRETACIÓ DE RESULTADOS 22](#_Toc9805570)

[BIBLIOGRAFÍA 27](#_Toc9805571)

[ANEXO 30](#_Toc9805572)

# 

# RESUMEN

Argentina enfrenta un cambio relevante en su sistema productivo, donde las siembras del cultivo de maíz se están moviendo hacia fechas tardías (FSTA) ya que a pesar de generar rendimientos de grano (RG) potenciales menores presentan mayor estabilidad del mismo. En FSTA, el PG adquiere un rol relevante en la determinación del RG ya que el llenado de los granos sucede en épocas de menor radicación y temperatura. Los objetivos de este trabajo fueron i) evaluar el efecto del atraso de la FS sobre del RG y sus componentes en híbridos comerciales de maíz, ii) determinar el peso relativo de los componentes numéricos del RG en su determinación y iii) evaluar el efecto del atraso en la FS sobre los patrones de crecimiento de los granos. Para ello, se evaluaron seis híbridos comerciales de maíz en FS temprana (FSTE) y FSTA durante dos estaciones de crecimiento. Se determinó el RG y sus componentes (i.e., NG y PG), y se estimó la tasa de llenado de granos (TLG) y la duración de llenado de granos (DLG) utilizando un modelo bi-lineal. Los retrasos en la FSTA generaron menores RG, pero más estables. El PG y su estabilidad fueron relevantes en la determinación de los RG cuando se atrasó la FS. Bajo condiciones ambientales menos limitantes (experimento 1), la elección del híbrido no afectó fuertemente al RG en FSTA mientras que aquellos híbridos con PG alto y estable tendrían ventajas competitivas en FSTA bajo condiciones ambientales más limitantes (experimento 2). Estos altos PG fueron ser alcanzados mediante diferentes combinaciones de TLG y DLG. La DLG presentó ser el componente que mejor explicó las variaciones del PG y fue independiente del tiempo térmico a R1 lo que sugiere que podría mejorarse independientemente del mismo.

# INTRODUCCÍON

El maíz (*Zea mays* L.) constituye uno de los principales cultivos a nivel mundial siendo Argentina uno de los más importantes productores (FAOSTAT, 2017).

En las regiones templado húmedas, que constituyen la principal zona productora de maíz en nuestro país, las fechas de siembra tempranas (FSTE) (Septiembre a mediados de Octubre), fueron mayormente adoptadas por los productores por presentar rendimientos de grano (RG) potenciales elevados y evitar daños producidos por ciertas de plagas como el barrenador del tallo [*Diatraea saccharalis* (Frabricius) Lepidoptera: Crambidae] y la oruga militar tardía [*Spodoptera frugiperda* (Smith) Lepidoptera: Noctuidae] (Caviglia *et al.,* 2014). Sin embargo, la introducción de maíces Bt posibilitó la toma de decisión acerca de las fechas de siembra que maximicen y estabilicen los RG del productor. Esta posibilidad se sostiene sólo si tenemos en cuenta el RG, ya que si consideramos enfermedades de hoja como el tizón (Helminthosporium turcicum) o aspectos ecofisiológicos como la removilización de fotoasimilados, la elección se complejiza.

Bajo esta situación, el productor podría utilizar FSTE buscando altos RG potenciales, corriendo el riesgo de que un déficit hídrico durante el período crítico del cultivo (i.e., 15 días centrados en floración femenina; [PC]) produzca una fuerte caída del mismo, o bien, usar fechas de siembra tardías (FSTA) (fin de Noviembre- principios de Enero) buscando una menor ocurrencia de un déficit hídrico en el PC pero explorando menores RG potenciales en épocas húmedas y con mayores presiones de plagas y enfermedades (Maddonni, 2012). En la actualidad, Argentina enfrenta un cambio en su sistema productivo en el cual las FS se están desplazando hacia FSTA (Gambín *et al.,* 2016), que alcanzaron hasta un 60% del área sembrada (PAS, 2017), convirtiéndose en una alternativa interesante por los buenos y estables RG que obtuvieron durante los últimos años, a pesar de su menor potencialidad respecto a las FSTE (Otegui *et al.,* 2002; Maddonni, 2012).

Las FSTA ubican el ciclo ontogénico del cultivo en momentos del año con temperaturas y radiaciones muy diferentes a las presentes en FSTE produciendo cambios en su RG final. Las altas temperaturas presentes durante el período vegetativo acortan el ciclo de crecimiento por una aceleración de los estados fenológicos (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui *et al.,* 1995) mientras que el periodo reproductivo (fijación y llenado de granos) transcurre bajo condiciones de menor temperatura y mayor humedad. Sin embargo, no necesariamente se reduce la captación de radiación solar y la producción de biomasa en respuesta a la alta radiación solar incidente (Caviglia *et al*., 2014). La eficiencia en el uso de la radiación puede mantenerse durante el período vegetativo, pero decae con el atraso de la fecha de siembra en el período post-floración femenina por las condiciones ambientales a la que está sometido el cultivo. Estos cambios, se traducen en diferentes respuestas del RG y sus determinantes numéricos al atraso en la fecha de siembra según el ambiente, la densidad de siembra y la nutrición mineral.

Las variaciones en el RG se encuentran principalmente determinadas por el número de granos (NG) (Early *et al*., 1967; Fischer, 1975). Sin embargo, para un NG determinado existe un amplio rango de RG alcanzable debido a los cambios en el peso individual de los granos (PG) (Borrás y Gambín, 2010). Las FSTA proponen un nuevo paradigma en el estudio de las estrategias de generación del RG, ya que los resultados obtenidos por varios autores detectan variaciones del impacto del NG y PG en la determinación del RG bajo estas condiciones (Cirilo y Andrade, 1994; Tsimba *et al.,* 2013; Bonelli *et al*., 2016).

Bajo ciertas condiciones ambientales, las variaciones en el PG llegaron a explicar el mismo porcentaje que el NG en la determinación del RG en FSTA debido a que probablemente el mejoramiento genético focalizó sus esfuerzos en aumentar la potencia de los destinos (i,e, fijar más grano) pero prestó poca atención en mantener niveles de fuente que produzcan un buen llenado de los mismos. De este modo, el PG en híbridos comerciales se ha vuelto más propenso a ser limitado por fuente durante el periodo de llenado del grano (Echarte *et al.,* 2006; Cerrudo et al., 2013; Bonelli *et al.,* 2016) a medida que se retrasa la fecha de siembra. Así, la relación fuente:destino (F:D; i.e., la cantidad de asimilados disponibles para el crecimiento de cada grano) puede caer disminuyendo consecuentemente el PG. Por esta razón, el PG podría incrementar su importancia en la determinación del RG en FSTA, sin embargo, no existe evidencia experimental fuerte que lo demuestre.

La determinación del PG se divide comúnmente en tres fases: fase lag, el período efectivo de llenado del grano y la fase de secado de maduración (Bewley y Black, 1985). La fase lag es un período de división celular activa caracterizada por el aumento del contenido de agua casi sin acumulación de materia seca. El período efectivo de llenado del grano se caracteriza por la rápida acumulación de materia seca a una tasa constante resultante de la deposición de reservas. La mayoría de las diferencias genotípicas en PG están relacionadas con los cambios en la tasa de llenado del grano (TLG) en este período. En determinado momento, se detienen los depósitos de biomasa y se establece la duración total de llenado de grano (DLG). Este momento es conocido como madurez fisiológica (Shaw y Loomis 1950). Todos estos rasgos varían entre germoplasma exótico y élite (Borrás *et al.,* 2009).

De esta manera, resulta fundamental evaluar no sólo cómo se modifica el peso relativo de los determinantes numéricos del RG ante atrasos en las fechas de siembra sino también determinar la respuesta del patrón de crecimiento de los granos (TLG y DLG) que generan los diferentes PG.

# OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS

## Objetivo general

Estudiar el efecto del atraso en la fecha de siembra sobre la variabilidad genotípica para las estrategias de generación del RG y el patrón de crecimiento de los granos.

## Objetivos específicos

1. Evaluar el efecto del atraso en la fecha de siembra sobre los componentes del rendimiento en diversos híbridos comerciales de maíz.
2. Determinar el peso relativo de los componentes numéricos del RG en su determinación.
3. Evaluar el efecto del atraso en la fecha de siembra sobre los patrones de crecimiento de los granos durante el período de llenado de los granos en diversos híbridos comerciales de maíz.

# HIPÓTESIS

1. Las FSTE generan mayores y más variables RG que las FSTA.
2. El atraso en la fecha de siembra aumenta el porcentaje del RG que es explicado por las variaciones en el PG en híbridos comerciales de maíz.
3. El atraso en la fecha de siembra, a pesar de acortar la duración del llenado, produce mayores pesos de grano a través de un aumento en las tasas de llenado en híbridos comerciales de maíz.

# MATERIALES Y MÉTODOS

Se llevaron a cabo dos experimentos en el Campo Experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Lomas de Zamora (FCA-UNLZ; 34° 47’ 22,53’’S, 58°27’1.067’’O) en las campañas 2016-2017 (Experimento 1: Exp1) y 2017-2018 (Experimento 2: Exp2). Los tratamientos fueron evaluados bajo un diseño de parcelas divididas con 2 y 3 repeticiones para Exp1 y Exp2, respectivamente. Seis híbridos comerciales provenientes de 4 empresas (KM3800 y KM4500 de KWS, DK 72-10 de Dekalb, AX7761 de Nidera y Next 20.6 y Next 22.6 de DOW) fueron cultivados en dos fechas de siembra (4 y 11 de noviembre: FSTE y 21 y 7 de diciembre: FSTA, para Exp1 y Exp2, respectivamente). La evaluación de los genotipos de la empresa KWS, formaron parte de una red de ensayos que posee la empresa con el objetivo de evaluar la respuesta del cultivo a diferentes prácticas de manejo. Los genotipos de las empresas KWS, DOW y Nidera fueron provistos y seleccionados por cada empresa como los recomendados para FSTE y FSTA.

Las fechas de siembra se asignaron a las parcelas principales mientras que los híbridos a las sub-parcelas. Cada sub-parcela consistió de cuatro hileras de 5 m de longitud distanciadas a 0.5 m. Las mismas fueron sembradas manualmente a razón de tres semillas por posición y cuando el cultivo alcanzó el estado de tercera hoja ligulada (V3; Ritchie et al., 1993) se raleó hasta alcanzar la densidad deseada de 8 pl m-2 para FSTE y de 6.8 pl m-2 para FSTA. La decisión de utilizar una densidad 15% menor en FSTA que en FSTE, fue tomada debido al mayor crecimiento vegetativo que presentan las plantas en FSTA creciendo bajo condiciones libres de estrés. Luego del raleo, en cada sub-parcela se marcaron sobre la hilera central, 5 plantas en competencia perfecta y en similar estado fenológico sobre las cuales se realizaron las mediciones no destructivas que serán descriptas más adelante. Los ensayos se conservaron libres de malezas, enfermedades y plagas por medio de controles químicos y mecánicos y fueron llevados a cabo en condiciones de secano.

Estos experimentos se fertilizaron a la siembra con 80 kg ha-1 deFosfato Diamónico y en el estado de V6 se realizó una fertilización nitrogenada con una dosis de 150 kg N ha-1 y 100 kg N ha-1 de para FSTE y FSTA, respectivamente. La dosis menor en FSTA se debe a que las mayores mineralizaciones de materia orgánica en estas fechas proveen mayores cantidades de nitrógeno que en FSTE.

Una vez alcanzada la madurez fisiológica se procedió a realizar la cosecha individual de las plantas marcadas. Las espigas fueron secadas hasta peso constante para determinar el rendimiento de grano por hectárea (RG) y sus componentes numéricos, NG y PG.

Para determinar la TLG y la DLG se procedió a muestrear dos espigas de cada sub-parcela, en intervalos de tiempo de entre 5 a 7 días, comenzando 10 días después de que el 50% de las plantas marcadas entró en floración femenina y terminando al menos tres semanas posteriores a la formación de la capa negra o capa de abscisión. De dichas espigas, se extrajeron 30 granos centrales que fueron secados y pesados para registrar su peso seco. La TLG y la DLG fueron determinadas para cada combinación de genotipo × repetición ajustando un modelo bi - lineal siguiendo el procedimiento de Borrás et al. (2009). Se presenta una descripción esquemática en la siguiente figura:



**Figura 1.** Figura esquemática que describe los caracteres fenotípicos de llenado de grano: peso de grano (PG), tasa de llenado de grano (TLG) y duración del llenado de grano (DLG).

Los efectos de los experimentos, las fechas de siembra, híbridos y sus interacciones sobre los rasgos medidos se evaluaron mediante un análisis de la varianza (ANVA) basado sobre las correspondientes fuentes de error de un diseño de sub-parcelas, utilizando modelos lineales mixtos. El experimento se incluyó como una variable clasificatoria. Sin embargo, un ANVA se llevó a cabo para cada experimento a fin de explorar detalladamente la interacción fecha de siembra × híbrido para todos los rasgos. La prueba de diferencia mínima significativa (DMS) de Fisher se utilizó para establecer la existencia de diferencias significativas entre valores medios. Las funciones ajustadas a las relaciones entre rasgos se llevaron a cabo usando GradPad Prism (GraphPad Prism version 6.00 para Windows) por un análisis de regresión y la hipótesis nula de una misma función fue testeada con un α = 0.05. Se usó un intervalo de confianza del 95% para estimar las diferencias significativas entre híbridos para los parámetros de las funciones ajustadas. Se utilizó una matriz de correlación para explorar las correlaciones lineales entre rasgos.

# RESULTADOS E INTERPRETACIÓN DE LOS RESULTADOS

## RESULTADOS

### Descripción de las condiciones ambientales durante los experimentos

La temperatura media del aire durante el Exp1 fue levemente mayor a la del Exp2 en la mayor parte del ciclo del cultivo (Figura 1A). Las precipitaciones diarias difirieron entre Exps a lo largo del ciclo del cultivo (Figura 1B), registrándose una precipitación acumulada de 679.5 mm para el Exp1 y 495.6 mm para el Exp2, con mayor concentración de las mismas al final del ciclo en ambos experimentos. Estas condiciones definieron diferentes ambientes para el crecimiento vegetativo y reproductivo de las plantas.

****

**Figura 2.** Temperatura media del aire (**A**) y precipitaciones diarias (**B**) durante dos estaciones de crecimiento de los cultivos (líneas continuas: experimento 1 (Exp1), líneas discontinuas: experimento 2 (Exp2). Las líneas horizontales representan el tiempo térmico acumulado desde floración femenina (R1) a madurez fisiológica (líneas negras: Exp1,continua: FSTE y discontinua: FSTA; líneas grises: Exp2, continua: FSTE y discontinua: FSTA). El tiempo desde la siembra es expresado en unidades de tiempo térmico con una temperatura base de 8°C.

### Rendimiento de grano y sus componentes numéricos

Las diferencias en las condiciones ambientales entre experimentos se reflejaron en varios rasgos de la planta. Se detectó interacción Exp × FS × H significativa para RG, NG y PG (*p* < 0.0001, *p* < 0.01, *p* < 0.001; respectivamente, Cuadro Anexo I). Por esta razón y con el objetivo de analizar detalladamente las interacciones entre FS × H, se analizó cada Exp individualmente (Cuadro I).

En el Exp1, se detectaron diferencias significativas entre H para RG y PG (*p* < 0.0001) mientras que la FS afectó al RG y al NG (*p* < 0.0001), alcanzando la FSTE, los valores más altos para ambas variables (Cuadro I y Figura 3A, B y C). A pesar de no haberse encontrado diferencias significativas entre FS para PG, este último fue mayor en FSTA. Los H KM 4500, DK 72-10 y AX 7761, con un orden de mérito diferente, presentaron los más altos valores de RG y PG, en ambas FS. Para este Exp, el RG varió en un rango de 7346.0 a 11362.2 Kg ha-1 mientras que el NG y PG variaron desde 2819.2 a 3964.8 granos m-2 y 241.3 a 327.4 mg grano-1, respectivamente. En el Exp2, se detectaron diferencias significativas para H, FS y su interacción para RG (*p* < 0.0001), NG (*p* < 0.0001) y PG (*p* < 0.0001). El H Next 22.6 y DK 72-10 generaron los mayores RG en FSTE a través de su NG mientras que KM 4500 tuvo un RG alto y estable a través de las FS debido principalmente a su alto PG (Cuadro I). Las variaciones de RG, NG y PG fueron desde 6615.5 a 10907.2 Kg ha-1, 2740.4 a 3894.4 granos m-2 y 202.3 a 310.3 mg grano-1, respectivamente (Cuadro I).

**Cuadro I.** Rendimiento de grano ha-1 (RG), número de granos m-2 (NG) y peso del grano (PG) de seis híbridos de maíz (H) cultivados en dos fechas de siembra [temprana (FSTE) y tardía (FSTA)] en dos experimentos a campo (Exp).

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Exp1 |  | Híbrido | RG | NG | PG |
|  |  |  | (kg ha-1) | (granos m-2) | (mg grano-1) |
| Fecha | FSTE | KM 3800 | 9787.2 | 3964.8 | 249.4 |
|  |  | KM 4500 | 11363.2 | 3714.4 | 306.8 |
|  |  | DK 72-10 | 11214.4 | 3764.8 | 298.2 |
|  |  | AX 7761 | 11068.8 | 3705.6 | 300.2 |
|  |  | Next 20.6 | 10947.2 | 3902.4 | 278.2 |
|  |  | Next 22.6 | 9112.3 | 3811.2 | 241.3 |
|  |  | **Media** | **10582.2** | **3810.5** | **279.0** |
|  | FSTA | KM 3800 | 8930.4 | 3337.4 | 267.9 |
|  |  | KM 4500 | 9577.1 | 3079.0 | 312.9 |
|  |  | DK 72-10 | 9059.6 | 3113.0 | 292.8 |
|  |  | AX 7761 | 9365.6 | 2864.1 | 327.4 |
|  |  | Next 20.6 | 8415.0 | 3026.0 | 278.4 |
|  |  | Next 22.6 | 7346.0 | 2819.2 | 261.8 |
|  |  | **Media** | **8782.3** | **3039.8** | **290.2** |
|  |  |  |  |  |  |
| FS | *p* |  | \*\*\*\*(483.5) | \*\*\*\*(141.2) | Ns |
| H | *p* |  | \*\*\*\* (837.5) | ns | \*\*\*\*(21.7) |
| H×FS | *p* |  | Ns | ns | Ns |
| Exp2 |  | Híbrido | RG | NG | PG |
|  |  |  | (kg ha-1) | (granos m-2) | (mg grano-1) |
| Fecha | FSTE | KM 3800 | 8914.6 | 3246.4 | 277.8 |
|  |  | KM 4500 | 9557.5 | 3318.4 | 293.3 |
|  |  | DK 72-10 | 10106.6 | 3689.6 | 274.8 |
|  |  | AX 7761 | 8473.6 | 3308.8 | 252.2 |
|  |  | Next 20.6 | 8190.9 | 3416.5 | 240.0 |
|  |  | Next 22.6 | 10907.2 | 3894.4 | 280.3 |
|  |  | **Media** | **9358.4** | **3479.0** | **269.7** |
|  | FSTA | KM 3800 | 6615.5 | 2740.4 | 245.5 |
|  |  | KM 4500 | 10063.0 | 3292.5 | 310.3 |
|  |  | DK 72-10 | 6975.4 | 2783.0 | 252.6 |
|  |  | AX 7761 | 8707.6 | 3270.8 | 265.2 |
|  |  | Next 20.6 | 9309.8 | 3608.0 | 258.2 |
|  |  | Next 22.6 | 7070.8 | 3455.3 | 202.3 |
|  |  | **Media** | **8123.7** | **3191.6** | **255.7** |
|  |  |  |  |  |  |
| FS | *p* |  | \*\*\*\* (447.6) | \*\*\*\*(136.3) | \*\*(10.5) |
| H | *p* |  | \*\*\*\* (776.9) | \*\*\*\*(236.6) | \*\*\*\* (18.3) |
| H×FS | *p* |  | \*\*\*\*(1103.1) | \*\*\*\*(336.0) | \*\*\*\*(26.1) |

Los niveles de significancia de cada tratamiento y las interacciones de cada rasgo son indicados por símbolos: \* *p* < 0.05; \*\* *p* < 0.01; \*\*\* *p* < 0.001; \*\*\*\* *p* < 0.0001; ns: diferencias no significativas. Las diferencias mínimas significativas son detalladas entre paréntesis.

### Peso relativo del número y el peso de grano en la determinación del rendimiento

Las FS generaron cambios en las relaciones alométricas entre el RG y sus componentes, indicando que una misma función no puede explicar la relación entre estos rasgos para el conjunto de datos de cada Exp.

El NG explicó en promedio un 40% de las variaciones en RG (Figura 3A) mientras que el PG explicó hasta un 57% del mismo (Figura 3B) sin observarse compensación significativa entre ambos componentes del RG (Figura 3C). No obstante, para ambos Exps, el PG tuvo un mayor peso relativo (i.e., mayor *r*2) en la determinación del RG en las FSTA. A pesar de los bajos valores explicados por el NG, posiblemente debido a las condiciones de secano (Exp1 y Exp2), sumado a eventos de sequía y granizo en el Exp2, los resultados evidencian la importancia del PG y su estabilidad en la determinación del RG en FSTA.



**Figura 3.** Relación entre el rendimiento de grano (RG) con **A**) el número de granos por m2 (NG m-2), **B**) el peso individual de los granos (PG) y **C**) entre el PG y el NG m-2 de los seis híbridos de maíz, cultivados en dos fechas de siembra (temprano (FSTE); símbolos blancos y tardía (FSTA): símbolos grises) en dos experimentos (círculos: experimento 1 (Exp1); cuadrados: experimento 2 (Exp2). Cada símbolo identifica el valor de una repetición. En A y B las líneas representan la función lineal ajustada a cada relación en la condición indicada. En C las líneas discontinuas indican iso-rendimiento desde los 3000 Kg ha-1 (a la izquierda) a 15000 Kg ha-1 (a la derecha). Los coeficientes de determinación son detallados en la figura.

### Patrón de crecimiento del grano: tasa y duración de llenado de grano

La importancia del PG en la determinación del RG en FSTA llevó a disectar al PG en sus componentes fisiológicos, TLG y DLG, para explicar cuáles son los cambios en estos rasgos que determinan las variaciones del PG al atrasar la FS.

En el Exp1, para la TLG, hubo diferencias significativas (*p* < 0.05) entre FS e H, donde la FSTA registró la mayor TLG explicando así el mayor PG obtenido en dicha FS (Cuadro II). El mayor PG fue alcanzado por KM 4500, como fue mencionado anteriormente, y estuvo generado conjuntamente por su elevada TLG y DLG mientras que para otro H de elevado PG, AX 7761, sus variaciones se asociaron a una baja TLG que fue compensada por su mayor DLG. Además, DK 72-10 presentó un alto PG por presentar la TLG más alta pero la menor DLG en ambas FS. Estos resultados indicarían que los diferentes H podrían alcanzar valores similares de PG a través de diferentes combinaciones de TLG y DLG (Figura 4A). La TLG y la DLG variaron desde 0.27 a 0.35 mg °Cdia-1 grano-1 y desde 1075.5 a 1323.0 °Cdía, respectivamente.

En el Exp2, hubo diferencias significativas (*p* < 0.05, Cuadro II) entre FS para DLG, donde la FSTA produjo un menor PG final explicado por una menor DLG (Figura 4D). A pesar de que no existieron diferencias significativas entre H (Cuadro II), KM 4500, que tuvo un alto PG en ambas FS, se destacó del resto de los H principalmente por un sostenimiento de la DLG a través de las FS (Figura 4B). La variación de la TLG y la DLG fue desde un 0.26 a 0.30 mg °Cdia-1 grano-1 y 952.2 a 1279.0 °Cdía, respectivamente.

A pesar de la influencia de la TLG sobre el PG en el Exp1 y Exp2 (Cuadro II y Figura 4B y D), ésta no determinó fuertemente el PG (Figura 5A). En contraste, la DLG se asoció positivamente con el PG en ambos Exps.En el Exp1, explicó casi el 40% del PG en ambas FS mientras que, en el Exp2 llegó a explicar un 80 % del PG para la FSTA (Figura 5B).

**Cuadro II.** Patrón de crecimiento de grano, tasa de llenado de grano (TLG) y duración de llenado de grano (DLG) de seis híbridos de maíz (H) cultivados en dos fechas de siembra (FS) [temprana (FSTE) y tardía (FSTA)] en dos experimentos a campo (Exp).

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Exp1 |  | Hibrido | TLG | DLG |
|  |  |  | (mg °Cdía-1 grano-1) | (°Cdía) |
| Fecha | FSTE | KM 3800 | 0.28 | 1227.0 |
|  |  | KM 4500 | 0.30 | 1309.5 |
|  |  | DK 72-10 | 0.31 | 1155.0 |
|  |  | AX 7761 | 0.27 | 1323.0 |
|  |  | Next 20.6 | 0.26 | 1156.5 |
|  |  | Next 22.6 | 0.28 | 1161.0 |
|  |  | **Media** | **0.28** | **1222.0** |
|  | FSTA | KM 3800 | 0.32 | 1121.0 |
|  |  | KM 4500 | 0.31 | 1199.0 |
|  |  | DK 72-10 | 0.35 | 1075.5 |
|  |  | AX 7761 | 0.28 | 1220.0 |
|  |  | Next 20.6 | 0.29 | 1176.5 |
|  |  | Next 22.6 | 0.30 | 1128.0 |
|  |  | **Media** | **0.31** | **1153.3** |
|  |  |  |  |  |
| FS | *p* |  | \*(0.02) | Ns |
| H | *p* |  | \*(0.03) | Ns |
| H×FS | *p* |  | ns | Ns |
| Exp2 |  | Híbrido | TLG | DLG |
|  |  |  | (mg °Cdía-1 grano-1) | (°Cdía) |
| Fecha | FSTE | KM 3800 | 0.29 | 1195.0 |
|  |  | KM 4500 | 0.28 | 1245.6 |
|  |  | DK 72-10 | 0.26 | 1221.0 |
|  |  | AX 7761 | 0.30 | 1093.3 |
|  |  | Next 20.6 | 0.28 | 1185.6 |
|  |  | Next 22.6 | 0.29 | 1230.6 |
|  |  | **Media** | **0.28** | **1195.2** |
|  | FSTA | KM 3800 | 0.30 | 952.2 |
|  |  | KM 4500 | 0.28 | 1279.0 |
|  |  | DK 72-10 | 0.26 | 1095.6 |
|  |  | AX 7761 | 0.28 | 1125.5 |
|  |  | Next 20.6 | 0.29 | 980.6 |
|  |  | Next 22.6 | 0.27 | 1073.3 |
|  |  | **Media** | **0.28** | **1084.4** |
|  |  |  |  |  |
| FS | *p* |  | ns | \*(91.1) |
| H | *p* |  | ns | Ns |
| H×FS | *p* |  | ns | Ns |

Los niveles de significancia de cada tratamiento y las interacciones de cada rasgo son indicados por símbolos: \* *p* < 0.05; \*\* *p* < 0.01; \*\*\* *p* < 0.001; \*\*\*\* *p* < 0.0001; ns: diferencias no significativas. Las diferencias mínimas significativas son detalladas entre paréntesis.

A través de los híbridos, la compensación entre TLG y DLG (Figura 6A) muestra que para este conjunto de híbridos los procesos parecerían no ser independientes y podría explicar la falta de diferencias entre FS para PG en el Exp1 (Cuadro I; Figura 4C).

****

**Figura 4.** Relación entre el peso de grano (PG) y el tiempo térmico para los seis híbridos de maíz evaluados (ver referencias en la figura) en **A**) el experimento 1 y **B**) el experimento 2 y para fecha de siembra temprana (FSTE; línea continua) y tardía (FSTA; línea discontinua) en **C**) el experimento 1 y **D**) el experimento 2 y. Las líneas representan la función bi-lineal ajustada para el conjunto de datos para cada híbrido (A y B) y para cada fecha (C y D) en cada experimento.



**Figura 5.** Relación entre **A**) el peso de grano (PG) y la tasa de llenado de grano (TLG) y **B**) el PG y duración de llenado de grano (DLG) en dos fechas de siembra (temprana (FSTE): símbolos blancos y tardía (FSTA): símbolos grises) en dos experimentos (círculos: experimento 1 (Exp1); cuadrados: experimento 2 (Exp2) para los seis híbridos de maíz evaluados. Cada símbolo identifica el valor de una repetición. Las líneas representan la función lineal ajustada a cada relación en la condición indicada.

Se analizó la relación entre tiempo térmico a floración femenina (TT a R1) y DLG para probar si los genotipos con una mayor DLG también requirieron un tiempo más largo desde la siembra hasta la floración. No existió una relación significativa entre DLG y TT a R1 (Figura 6B). Por esta razón, se puede observar que híbridos (no diferenciados dentro de la figura) con similar TT a R1 pueden presentar diferentes DLG e híbridos con similar DLG varían ampliamente para TT a R1.



**Figura 6.** Relación entre **A**) la duración de llenado de grano (DLG; temperatura base 0°C) y la tasa de llenado de grano (TLG) en dos fechas de siembra (temprana (FSTE): símbolos blancos y tardía (FSTA): símbolos grises) y **B**) la DLG y el tiempo térmico a floración femenina (TT a R1; temperatura base 8°C), para los seis híbridos de maíz evaluados en dos experimentos (círculos: experimento 1 (Exp1); cuadrados: experimento 2 (Exp2). Cada símbolo identifica el valor de una repetición. Las líneas representan la función lineal ajustada a cada relación en la condición indicada.

# INTERPRETACIÓN DE LOS RESULTADOS

Este trabajo reevaluó el efecto de la fecha de siembra sobre el RG de maíz y sus componentes. A diferencia del trabajo de Bonelli *et al.* (2016), las condiciones ambientales (Figura 2) del campo experimental de la FCA-UNLZ presentaron rangos de temperaturas característicos de ambientes templados donde la información acerca del efecto de las FS se encuentra desactualizada. A pesar de que este trabajo exploró condiciones ambientales similares a aquellas presentes en los experimentos de Gambín *et al*. (2016), no hizo hincapié en determinar las ventajas de un método estadístico, sino que se focalizó en estudiar i) la variación del RG y sus componentes, ii) el peso relativo del NG y el PG en la determinación del RG y iii) el patrón de crecimiento de los granos. La fecha de siembra en las regiones templadas determina las condiciones ambientales a las que se expone el cultivo de maíz durante su ciclo productivo.

Los RG de los H comerciales de maíz estudiados en el presente trabajo mostraron, en general, que las FSTE alcanzaron RG potenciales mayores pero un 5% más variables que los RG alcanzados en FSTA a través de los Exps, no rechazando así la primera hipótesis “Las FSTE generan mayores y más variables RG que las FSTA” y sugiriendo que las FSTA tienen un potencial de RG menor, pero podrían ser más estables a través de las diferentes condiciones ambientales. Este comportamiento, coincide con lo reportado por varios autores (Cirilo y Andrade, 1994; Otegui *et al.,* 1995; Tsimba *et al.,* 2013; Papucci *et al.,* 2016) quienes establecieron que las FSTE hacen que el cultivo desarrolle su etapa vegetativa en un momento del año con menor demanda atmosférica y temperaturas moderadas (Figura 1A) mientras que el periodo crítico ocurre con la mayor oferta anual de radiación solar (datos no registrados) generando altas tasas de crecimiento del cultivo y un alto NG fijados siempre y cuando no ocurran eventos de estrés (v.g. térmicos, hídricos, etc.) comunes en estas fechas durante este período. El mayor PG de la FSTA del Exp1, se pudo deber a que la menor fijación de granos en esta fecha generó una mayor disponibilidad de asimilados por grano. En contraste, en el Exp2, la disminución del PG podría deberse a la interrupción del llenado a causa de una disminución fuerte de la relación fuente:destino a causa de los eventos de sequía y granizo imperantes durante este Exp que serán profundizados más adelante.

El peso relativo de los componentes del RG fue descripto a través de diferentes relaciones alométricas en las diferentes combinaciones Exp × FS. El NG, a excepción de la FSTA del Exp1, explicó entre un 40 a 50% de las variaciones en el RG. En contraste, el PG, explicó una mayor variación del RG (ca. 10% adicional) en FSTA. Bajo estas condiciones, se puede combinar un alto NG y una menor calidad ambiental disminuyendo la fuente de asimilados por grano pudiendo acorta la duración del llenado, siendo estos efectos más acentuados en genotipos modernos con alta capacidad para fijar granos (Echarte et al., 2006; Cerrudo et al., 2013; Bonelli et al., 2016; Razquin et al., 2016) y en años con finales de verano y otoños con baja heliofanía. Estas relaciones funcionales explicarían la creciente evidencia de por qué el PG explica en mayor proporción la variación del RG en FSTA (Bonelli et al., 2016; Santillán Hatala et al., 2016; Razquin et al., 2016; Zhou et al., 2017). La mayoría de estos trabajos reportaron resultados para regiones como el SE de Bs. As. y el centro-norte de Córdoba, sin embargo, los hallazgos de la presente investigación representan a las regiones templado-húmedas que constituyen las principales zonas productoras de maíz en Argentina, como el cinturón maicero del norte de Buenos Aires. Los resultados alcanzados en el presente trabajo no permiten rechazar la segunda hipótesis planteada en este trabajo “El atraso en la fecha de siembra aumenta el porcentaje del RG que es explicado por las variaciones en el PG en híbridos comerciales de maíz” ya que una mayor variación del RG es explicado por el PG en FSTA.

En condiciones de agua y nutrición no limitantes, el PG está más fuertemente asociado con la tasa de crecimiento del grano que con la duración del llenado del grano (Borrás y Otegui, 2001), y la tasa de crecimiento del grano se correlaciona positivamente con el establecimiento de la capacidad del grano como destino (i.e., el número de células del endosperma y amiloplastos) durante las primeras etapas del crecimiento del grano conocido como fase lag (Capitanio *et al.,* 1983; Reddy y Daynard, 1983). Esta capacidad se reconoce como el peso potencial del grano y depende de la disponibilidad de asimilados por grano (i.e., la relación de fuente:destino) durante esta fase (Lemcoff y Loomis, 1994). A pesar de que los Exps de esta investigación fueron llevados a cabo bajo condiciones de secano, las condiciones ambientales del Exp1 (i.e., más favorables) permitieron generar una elevada fijación de granos lo que explica, al menos parcialmente, la elevada TLG de los H KM 4500, DK 72-10 y AX 7761. Estas condiciones favorables podrían haber aumentado la fuerza como destino de los granos generando estas elevadas TLG que también fueron características de la FSTA en dicho Exp. A pesar de ello, bajo esta última condición ambiental (FSTA Exp1), el PG no se relacionó fuertemente a la TLG debido principalmente a la dispersión de los datos. Estos resultados contrastan con los resultados reportados por Cirilo y Andrade (1996), que encontraron que las FSTA produjeron menores PG debido a una menor TLG y DLG afectadas principalmente por una menor temperatura. En contraste con el Exp1, la menor fijación de NG en el Exp2 podría haber impactado uniformemente a los H evaluados generando que la fuerza de sus destinos no difiera y que consecuentemente tampoco lo haga su TLG. Asimismo, el Exp2, mostró una disminución del PG ante el atraso de la FS, asociada principalmente a un impacto negativo del estrés hídrico y el evento de granizo registrados bajo dicha condición. El cese del llenado de grano que generaron dichas condiciones durante el Exp2, también fueron reportadas por Rattalino Edreira *et al.* (2014), quienes encontraron que para híbridos templados el calentamiento durante la primera mitad del llenado de grano generó un cese temprano del llenado de los granos y consecuentemente un menor PG final. Este efecto, en la FSTA del Exp2 del presente trabajo, pudo haberse generado por una disminución en la relación fuente:destino debida a la presencia de los estreses previamente mencionados en conjunto con la falta de reservas en el tallo que no habrían podido sostener la DLG. Los resultados enunciados rechazan parcialmente la tercera hipótesis planteada “El atraso en la fecha de siembra, a pesar de acortar la duración del llenado, produce mayores pesos de grano a través de un aumento en las tasas de llenado en híbridos comerciales de maíz” debido a que en el Exp1, a pesar de que la FSTA generó un PG levemente mayor que en la FSTE y mayores TLG, éstas no se asociaron fuertemente al PG a causa de la dispersión mostrada por los datos registrados mientras que en el Exp2 las FSTA redujeron el PG debido principalmente a una menor DLG asociada a una interrupción temprana del llenado por la presencia estreses.

Difiriendo de los resultados obtenidos por Borrás *et al.* (2009), se registró una compensación parcial entre los componentes del PG (Figura 5A), i.e., que la TLG y DLG no se comportaron de forma independiente, permitiendo que los diferentes H pudieran alcanzar altos y/o similares PG a través de diferentes combinaciones de TLG y DLG en ambas FS (Gambín *et al.,* 2007; Borrás *et al.,* 2009). Esto sugiere que genotipos con tiempos similares a floración pueden tener DLG muy diferentes, y aquellos con DLG similares varían ampliamente en el TT a R1.

En conclusión, las FSTE tuvieron mayor RG potencial y mayor variación del mismo y sus componentes a través de los Exps. En contraste, a pesar de que las FSTA generaron menores RG potenciales presentaron una menor variabilidad en el mismo.

El peso relativo del PG para explicar las variaciones en el RG aumentó significativamente al atrasar la FS.

Bajo condiciones ambientales más favorables (i.e., Exp1) el PG aumentó levemente con el atraso de la FS. Sin embargo y, aunque la TLG también aumentó con el atraso en la FS, ésta no se correlacionó fuertemente con el mayor PG debido principalmente al origen variable de los datos registrados. En cambio, las condiciones estresantes en el Exp2, que podrían haber generado una fuerte caída de la relación fuente:destino en FSTA, generaron un menor PG principalmente asociado a una DLG que cesó tempranamente por efecto de los estreses mencionados previamente.

El mejoramiento de maíces destinados a la producción de grano en fechas tardías debería focalizar sus esfuerzos no sólo en mantener una alta fijación de granos sino en alcanzar una elevada relación fuente:destino y reservas de asimilados en los tallos que permita sostener el llenado efectivo de los granos y amortiguar los sucesos de estrés, respectivamente.

# BIBLIOGRAFÍA

Bewley, J.D., Black, M. 1985. Seeds: physiology of development and germination. Plenum, New York.

Bonelli, L.E., Monzon, J.P., Cerrudo, A., Rizzalli, R.H., Andrade, F.H. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. Field Crops Res. 198, 215–225.

Borrás, L., Otegui, M.E. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source–sink ratio. Crop Sci. 41, 1816-1822.

Borrás, L., Zinselmeier, C., Senior, M.L., Westgate, M.E., Muszynski, M.G. 2009. Characterization of grain-filling patterns in diverse maize germplasm. Crop Sci. 49, 999–1010.

Borrás, L., Ranea, R., Aureli M. C., Zorzin J. L., Ferreyra M. 2012. Crecimiento de los granos de maíz y rendimiento del cultivo. Boletín Técnico Dekalb N°22. Ed. N°1, Dekalb Rinde, 13 pgs.

Borrás, L., Gambín, B.L. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: towards integrating hierarchical scales using a plant biomass framework. Field Crops Res. 118, 1–12.

Capitano, R., Gentinetta, E., Motto, M. 1983. Grain weight and its components in maize inbred lines. Maydica 28, 365-379.

Caviglia, O.P., Melchiori, R.J.M., Sadras, V.O. 2014. Nitrogen utilization efficiency in maize as affected by hybrid and N rate in late-sown crops. Field Crops Res. 168, 27–37.

Cerrudo, A., Di Matteo, J., Fernandez, E., Robles, M., Pico, L.O., Andrade, F.H. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. Crop Pasture Sci. 64, 580–587.

Cirilo, A.G., Andrade, F.H. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. Crop Sci. 36, 325-331.

Cirilo, A.G., Andrade, F.H. 1994. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. Crop Sci. 34, 1039–1043.

Early, E., McIlrath, W., Seif, R. 1967. Effects of Shade Applied at Different Stages of Plant Development on Corn (Zea mays L.) Production 1. Crop Sci. 7, 151-156.

Echarte, L., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Abbate, P. 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. Field Crops Res. 96, 307–312.

FAOSTAT, 2017. Datos sobre alimentación y agricultura. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. <http://www.fao.org/faostat/en/#home>.

Fischer, R.A. 1975. Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shadding. Crop Sci. 29, 732-735.

Gambín, B.L., Coyos, T., Di Mauro, G., Borrás, L. 2016. Exploring genotype, management, and environmental variables influencing grain yield of late-sown maize in central Argentina. Agricultural Systems. 146, 11-19.

Gambín, B., Borrás, L., Otegui, M. 2007. Kernel water relations and duration of grain filling of maize temperate hybrids. Field Crops Research 101, 1-9.

GraphPad Prism version 6.00 for Windows, GraphPad Software La Jolla California USA. www.graphpad.com.

Lemcoff, J.H., Loomis, R.S. 1994. Nitrogen and density influences on silk emergence, endosperm development, and grain yield in maize (Zea mays L.). Field Crops Research 38, 63-72.

Maddonni, G.A. 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina-a probabilistic approach. Theor. Appl. Climatol. 107, 325–345.

Otegui, M.E., Nicolini, M.G., Ruiz, R.A., Dodds, P.A. 1995. Sowing date effects on grain yield components for different maize genotypes. Agron. J. 87, 29–33.

Otegui, M.E., Mercau, J; Menéndez, F. 2002. Estrategias de manejo para la producción de maíz tardío y de segunda. En Guía Dekalb del cultivo de maíz, Ed. Satorre, Dekalb, 293 pgs.

PAS, 2017. Informe Cierre de Campaña, Maíz 2017/18. Panorama Agrícola Semanal. Departamento de Estimaciones Agrícolas, Bolsa de Cereales.

Papucci, S.; González, A.; Cruciani, M; Tuttolomondo, G.; González, M. 2016. Maíces tempranos versus tardíos. Cátedra de Sistemas de Cultivos Extensivos - Facultad de Ciencias Agrarias – UNR. Artículo de divulgación, Agromensajes 46, 39-45.

Rattalino Edreira, J.I., Mayer, L. I., Otegui, M. E. 2014. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Kernel growth, water relations and assimilate availability for grain filling. Field Crops Research 166, 162–172.

Razquin, C.J., Maddonni, G.A., Vega, C.R.C. 2016. Estabilidad de la eficiencia en el uso de la radiación solar durante el llenado de granos en maíz (Zea mays, l.) cultivado en fecha de siembra tardía. En: SAFV (Ed.), XXXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, Corrientes, p. 127.

Reddy, V.M., T.B. Daynard. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filing and kernel size in corn. Maydica. 28, 339–355.

Ritchie, S.W., Hanway, J.J., Benson, G.O. 1993. How a Corn Plant Develops. Iowa State Univ. Special Report 48.

Santillán Hatala, A.C., Ogando, F.A., Raspa, F.A., Incógnito, S.J.P., Maddonni, G.A., López, C.G., Vega, C.R.C., 2016. Variabilidad genotípica en el proceso de removilización de biomasa y su asociación con el rendimiento en el cultivo de maíz. XXXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, Corrientes, p. 131.

Shaw, R.H., and W.E. Loomis. 1950. Bases for the prediction of corn yields. Plant Physiol. 25, 225-244.

Tsimba, R., Edmeades, G.O., Millner, J.P., Kemp, P.D. 2013. The effect of planting date on maize grain yields and yield components. Field Crops Res. 150, 135–144.

Zhou, B., Yue, Y., Sun, X., Ding, Z., Ma, W., & Zhao, M. 2017. Maize kernel weight responses to sowing date-associated variation in weather conditions. The Crop Journal, 5, 43-51.

# ANEXO

**Cuadro Anexo I.** Rendimiento de grano ha-1 (RG), número de granos m-2 (NG) y peso del grano (PG) de seis híbridos de maíz (H) cultivados a dos fechas de siembra (FS) [temprana (FSTE) y tardía (FSTA)] en dos experimentos a campo (Exp). Los niveles de significancia de cada tratamiento y las interacciones de cada rasgo son indicados por símbolos: \* *p* < 0.05; \*\* *p* < 0.01; \*\*\* *p* < 0.001; \*\*\*\* *p*<0.0001; ns: diferencias no significativas. Las diferencias mínimas significativas son detalladas entre paréntesis.

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
|  |  | RG | NG | PG |
|  |  | (kg ha-1) | (granos m-2 ) | (mg grano-1) |
| Experimento | 1 | 9682.2 a | 3425.1 | 284.6 a |
|  | 2 | 8724.8 b | 3327.5 | 262.8 b |
|  | *p* | \*\*\*\* | ns | \*\*\*\* |
|  |  |  |  |  |
| Fecha | FSTE | 9847.9 a | 3611.6 a | 273.4 |
|  | FSTA | 8355.3 b | 3114.4 b | 269.9 |
|  | *P* | \*\*\*\* | \*\*\*\* | ns |
|  |  |  |  |  |
| Híbrido | KM 3800 | 8402.5 c | 3256.4 c | 260.4 c |
|  | KM 4500 | 10074.2 a | 3341.9 bc | 305.0 a |
|  | DK 72-10 | 9179.4 b | 3317.3 bc | 276.4 b |
|  | AX 7761 | 9241.2 b | 3287.8 c | 280.8 b |
|  | Next 20.6 | 9101.8 b | 3480.2 ab | 261.2 c |
|  | Next 22.6 | 8685.0 bc | 3531.0 a | 245.4 d |
|  | *p* | \*\*\*\* | \* | \*\*\*\* |
| Exp × FS | *p* | ns | \*\*\*\* | \*\* |
| Exp × H | *p* | \*\*\* | \*\*\*\* | \*\*\* |
| H × FS | *p* | \*\*\*\* | \*\* | \*\*\* |
| Exp × FS × H | *p* | \*\*\*\* | \*\* | \*\*\* |

Dentro de cada columna, letras diferentes indican diferencias significativas (*p* < 0.05). El nivel de significancia de los tratamientos y las interacciones son indicadas con símbolos: \* *p* < 0.05; \*\* *p* < 0.01; \*\*\* *p* < 0.001; \*\*\*\* *p* < 0.0001; ns: diferencias no significativas.