

Determinantes del peso de grano en cultivares nativos e híbridos de maíz*

Determinants of grain weight in native cultivars and hybrids of maize

Esmeralda Corona-Mendoza¹, Carlos Gustavo Martínez-Rueda^{1§} y Gaspar Estrada-Campuzano¹

¹Universidad Autónoma del Estado de México- Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma del Estado de México, Campus Universitario "El Cerrillo". Carretera. Toluca-Ixtlahuaca km 15, entronque al Cerrillo Toluca, México. C. P. 50200, Tel y fax (722) 296-55-18. (e.c.mendoza@hotmail.com), (gestradac@uaemex.mx). [§]Autor para correspondencia: cgmartinezr@uaemex.mx.

Resumen

El objetivo del presente trabajo fue estudiar los parámetros fisiológicos que explican las variaciones en el peso individual de grano entre cultivares nativos e híbridos y analizar el avance genético en el rendimiento de grano de maíz de valles altos. Se evaluaron dos cultivares nativos (Ixtlahuaca y Jiquipilco), dos híbridos antiguos (H-30 y H-32) y dos modernos (Z-60 y H-40), en cuatro ambientes contrastantes, variando la fecha de siembra (FO: óptima 2/04/09 y FT: tardía 30/04/09) y sistemas de producción (SA: antiguo 5 plantas m⁻², 80N-40P-00K y SM: moderno 8 plantas m⁻², 180N-90P-60K), durante 2009 en Toluca, México. Existieron diferencias significativas entre genotipos y ambientes para el peso máximo de grano (PMG), rendimiento de grano (RG) y sus principales componentes, sin que se presentaran efectos de interacción GxA. Las variaciones en el PMG se explicaron principalmente por cambios en la tasa de llenado de grano (TLLG). En la FO, los cultivares nativos mostraron mayor PMG y contenido máximo de agua en el grano (CMAG) debido a una mayor TLLG. La capacidad potencial de demanda (CPD) fue mayor en los híbridos modernos, y estuvo directamente relacionada ($R^2=0.89, p<0.01$) con un mayor RG. Los híbridos modernos en los cuatro ambientes presentaron mayor RG, superando en promedio a los cultivares nativos en 2.27 t ha⁻¹ y a los

Abstract

The objective of this work was to study the physiological parameters that explain variations in individual grain weight among native cultivars and hybrids and analyze the genetic advance in grain yield of highland maize. There were evaluated two native cultivars (Ixtlahuaca and Jiquipilco), two ancient hybrid (H-30 and H-32) and two modern (Z-60 and H-40), in four contrasting environments, varying planting date (OD: optimal 2/4/09 and LD: late 30/04/09) and production systems (AS: ancient 5 plants m⁻², 80N-40P-00K and MS: modern 8 plants m⁻², 180N-90P-60K), in 2009 in Toluca, Mexico. There were significant differences between genotypes and environments for maximum grain weight (MGW), grain yield (GY) and its major components, without GxA interaction effects. Variations in the MGW were mainly explained by changes in the grain filling rate (GFR). In the OD, native cultivars showed higher MGW and maximum water content in the grain (MWCG) due to increased RGF. The potential capacity of demand (PCD) was higher in modern hybrids, and was directly related ($R^2=0.89, p<0.01$) with a higher GY. The modern hybrids in the four environments had higher GY, exceeding in average the native cultivars at 2.27 t ha⁻¹ and to ancient hybrids in 1.59 t ha⁻¹. These results indicate that genetic progress achieved with modern hybrids from Highlands is based on a more stable GN and MGW.

* Recibido: enero de 2012
Aceptado: agosto de 2012

híbridos antiguos en 1.59 t ha⁻¹. Estos resultados indican que el avance genético logrado con los híbridos modernos de Valles Altos se fundamenta en una mayor estabilidad del PMG y NG.

Palabras clave: *Zea mays* L., contenido de agua en el grano, peso máximo de grano, tasa de llenado del grano.

Introducción

En maíz (*Zea mays* L.), el rendimiento de grano (RG) depende del número de granos por unidad de superficie (NG) y del peso individual de grano (PIG) obtenidos a la cosecha (Borrás *et al.*, 2003). El peso potencial que puede alcanzar el grano difiere del peso que alcanza a madurez fisiológica, debido a factores agronómicos y ambientales (e.g. fecha de siembra, densidad de población, nitrógeno disponible, temperatura, estrés hídrico) y a factores intrínsecos del genotipo (e.g. ciclo ontogénico, relaciones fuente-demanda, tolerancia a estrés biótico y abiótico) que pueden limitar la disponibilidad de asimilados durante la etapa de llenado del grano (Borrás *et al.*, 2003 y 2009).

El crecimiento de los granos se describe usualmente en términos de acumulación de materia seca y contenido de agua (Bewley y Black, 1985), y se divide en tres fases que ocurren justamente después de la floración femenina (R₁): i) la fase de crecimiento lento o "fase lag"; ii) el periodo efectivo de llenado de grano (PELLG) o crecimiento lineal; y iii) la fase estacionaria cuando se alcanza la madurez fisiológica (Gambín *et al.*, 2006).

Durante el PELLG ocurre una alta tasa de acumulación de materia seca y continua incrementándose el contenido de agua hasta que se alcanza un punto máximo a partir del cual el agua es desplazada por la materia seca que sigue acumulándose en el grano (Egli, 1998). En la última fase, el grano continua perdiendo agua hasta alcanzar un peso máximo de materia seca con valores cercanos a 35% de humedad justamente cuando se llega a la etapa de madurez fisiológica (R₆) (Gambín *et al.*, 2006; Borrás y Gambín, 2010).

El estudio cuantitativo del crecimiento del grano se basa en la estimación de dos componentes fisiológicos: i) la tasa de llenado del grano (TLLG) referida como la cantidad de materia seca acumulada en el grano por unidad de tiempo térmico; y ii) el periodo efectivo de llenado del grano

Key words: *Zea mays* L., grain filling rate, maximum grain weight, water content in grain.

Introduction

In maize (*Zea mays* L.), grain yield (GY) depends on the number of grains per unit area (NG) and individual grain weight (IGW) obtained at harvest (Borrás *et al.*, 2003). The potential weight that grain can reach differs from the weight that reaches to physiological maturity, due to agronomic and environmental factors (eg planting date, population density, available nitrogen, temperature, water stress) and intrinsic factors of genotype (eg ontogenetic cycle, source-sink relations, tolerance to biotic and abiotic stress) that may limit the availability of assimilates during the grain filling stage (Borrás *et al.*, 2003 and 2009).

The grain growth is usually described in terms of accumulation of dry matter and water content (Bewley and Black, 1985), and is divided into three phases which occur just after female flowering (R₁): i) the phase of slow growth or "lag phase"; ii) the effective period of grain filling (EPGF) or linear growth; and iii) the stationary phase when it reaches physiological maturity (Gambín *et al.*, 2006).

During EPGF occurs a high rate of accumulation of dry matter and continues increasing the water content until a peak is reached from which the water is displaced by the dry matter that continues accumulating in the grain (Egli, 1998). In the last phase, the grain continues to lose water until reaching a maximum weight of dry matter with values close to 35% moisture just when it reaches the stage of physiological maturity (R₆) (Gambín *et al.*, 2006; Borrás and Gambín, 2010).

The quantitative study of grain growth is based on estimating two physiological components: i) the grain filling rate (GFR) referred to as the cumulative amount of dry matter in the grain per unit of thermic time; and ii) the effective period of grain filling (EPGF) expressed as the thermal time duration from the end of the lag phase and until it reaches the maximum grain weight. In corn, the joint variation of both parameters generates significant changes in grain weight by genotype, environment and the interaction between them (Borrás *et al.*, 2009).

(PELLG) expresado como la duración en tiempo térmico a partir de la finalización de la fase *lag* y hasta que se alcanza el peso máximo de grano. En maíz, la variación conjunta de ambos parámetros genera cambios importantes en el peso del grano en función del genotipo, del ambiente y de la interacción entre ambos (Borrás *et al.*, 2009).

En algunos cultivos de grano como la soya (*Glycine max* L.) (Swank y Egli, 1987) y el maíz (Gambín *et al.*, 2006) se sabe que existe una estrecha relación entre la dinámica de acumulación de materia seca y el contenido de agua en los granos

En los Valles Altos de México los trabajos realizados para estudiar el crecimiento de grano en maíz se han enfocado principalmente a determinar la dinámica de acumulación de materia seca (López-Santillana *et al.*, 2004) y estudiar el papel que tienen las relaciones hídricas en el grano sobre la CPD y el rendimiento potencial de grano en híbridos modernos de valles altos (Martínez-Rueda *et al.*, 2010); sin embargo, no se han hecho estudios retrospectivos donde se haya evaluado el avance genético para rendimiento de grano que se ha alcanzado con los híbridos modernos con relación a los híbridos antiguos y los cultivares nativos de esta región, y establecer si existen diferencias en los patrones de crecimiento que siguen este tipo de variedades en la determinación del peso final de grano.

Con base en lo anterior, se realizó el presente trabajo con el objetivo de estudiar la variación en los parámetros de crecimiento que determinan el peso final de grano, la capacidad potencial de la demanda y el rendimiento de grano en cultivares nativos e híbridos antiguos y modernos de maíz de Valles Altos, en función a los cambios en fecha de siembra, densidad de población y dosis de fertilización.

Materiales y métodos

Condiciones generales del área de estudio

El presente trabajo se estableció durante el ciclo agrícola primavera-verano 2009 en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México (19° 42' latitud norte y 99° 41' latitud norte) a 2 640 msnm (García, 1988). El suelo en el sitio de estudio correspondió a un arcillo limoso tipo franco (Vertisol Pélico; USDA, soil survey system), y el análisis físico-

In some grain crops such as soybeans (*Glycine max* L.) (Swank and Egli, 1987) and maize (Gambín *et al.*, 2006) it is known that there is a close relationship between the dynamics of dry matter accumulation and water content in grains.

In the Highlands of Mexico the work done to study the growth of grain corn have focused mainly to determine the dynamics of dry matter accumulation (López-Santillana *et al.*, 2004) and to study the role in water relations in grain over PCD and grain yield potential of grain in modern hybrids from highlands (Martínez-Rueda *et al.*, 2010), however, have not been made retrospective studies which have assessed the genetic advance for grain yield that has been achieved with modern hybrids with relation to ancient hybrids and native cultivars from this region, and to establish if whether there are differences in growth patterns that follow this type of varieties in determining the final grain weight.

Based on the above, this study was performed in order to study the variation in growth parameters that determine the final grain weight, potential capacity of demand and grain yield in native cultivars and ancient and modern hybrids of maize from the Highlands, according to changes in planting date, population density and fertilization doses.

Materials and methods

General conditions of the study area

This study was established during the season spring-summer 2009 in the experimental field of the Faculty of Agricultural Sciences at the Autonomous University of the State of Mexico (19° 42' north latitude and 99° 41' north latitude) to 2640 meters above sea level (García, 1988). The soil in the study site corresponded to a silty clay loam (Pellic Vertisol; USDA Soil Survey system), and the physical-chemical analysis (0-60 cm depth) prior to the establishment of the experiment indicated a pH slightly acid 6.2 (1:2 H₂O), 0.4% M. O. (Walkey-Black), 0.18% N₂ (Kjeldahl) and 0.55 mg kg⁻¹ of P₂O₅ (Olsen).

Structure of the field experiment, genetic material and statistical analysis

The experiment grouped four contrasting environments that were generated from the combination of two sowing dates and two production systems as described in Table 1.

químico (0-60 cm de profundidad) previó al establecimiento del experimento indicó un valor de pH ligeramente ácido de 6.2 (1:2 H₂O), 0.4% M. O. (Walkey-Black), 0.18% N₂ (Kjeldahl) y 0.55 mg kg⁻¹ de P₂O₅ (Olsen).

Estructura del experimento de campo, material genético y análisis estadístico

El experimento agrupó cuatro ambientes contrastantes que se generaron de la combinación entre dos fechas de siembra y dos sistemas de producción como se describe en el Cuadro 1. Se evaluó la respuesta de seis genotipos de maíz ampliamente utilizados en los Valles Altos de México; dos genotipos nativos (Ixtlahuaca y Jiquipilco), dos híbridos antiguos de cruza doble (H-30 y H-32) liberados por el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en 1974 y dos híbridos modernos de cruza trilineal Z-60 y H-40 (registrados por la productora de semillas ASGROW® e INIFAP en 1990 y 1994, respectivamente).

Los genotipos dentro de cada ambiente se establecieron en un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones, en parcelas de cuatro surcos de 7 m de longitud y 0.80 m de separación, considerándose como parcela experimental útil a los 5 m interiores de los dos surcos centrales (8 m²). La siembra se realizó manualmente depositando dos semillas a una distancia de 0.20 y 0.125 m, y para obtener las densidades de estudio de 5 plantas m⁻² y 8 plantas m⁻² las parcelas fueron raleadas en V₃ dejando una planta por mata.

El nitrógeno fue aplicado en forma de urea (46% N), el fósforo como superfosfato de calcio simple (46% P) y el potasio como cloruro de potasio (60% K), para los ambientes FOSA y FTSA el N se fraccionó en dos partes 40 kg N ha⁻¹ en VE (emergencia) y 40 kg N ha⁻¹ en V₈ (ocho hojas liguladas). Mientras que, para la FOSM y FTSM se realizaron tres aplicaciones de 60 kg N ha⁻¹ para cada una de las etapas de VE, V₈ y V₁₂, el P y K se aplicaron en su totalidad en la etapa de VE. La maleza se controló manual y químicamente (atrazina a dosis de 2 kg de i.a. ha⁻¹, en preemergencia y en V₄) y el ataque de insectos se previno con zeta-cipermetrina a dosis de 1.5 l de i.a. ha⁻¹ en las etapas de V₄ y V₈. En ambas fechas de siembra se utilizó un sistema de riego con goteros para favorecer la germinación de la semilla y la emergencia de las plántulas.

It was evaluated the response of six maize genotypes widely used in the high valleys of Mexico; two native genotypes (Ixtlahuaca and Jiquipilco), two ancient hybrids of double cross (H-30 and H-32) released by the National Institute of Forest, Agriculture and Livestock Research (INIFAP) in 1974 and two modern hybrid of trilinear crosses Z-60 and H-40 (registered by the ASGROW® seed producer and INIFAP in 1990 and 1994, respectively).

The genotypes within each environment were established in an experimental design of complete randomized block with three replications in plots of four rows of 7 m long and 0.80 m apart, regarded as a useful experimental plot at 5 m inland of the two central rows (8 m²). Sowing was done manually depositing two seeds at a distance of 0.20 and 0.125 m, and to obtain the densities for the study of 5 plants m⁻² and 8 plants m⁻² plots were thinned in V₃ leaving a plant per plant.

Nitrogen was applied as urea (46% N), phosphorus as single calcium superphosphate (46% P) and potassium as potassium chloride (60% K), to environments ODAS and LDMS, N was fractionated in two parts 40 kg N ha⁻¹ in VE (emergence) and 40 kg N ha⁻¹ in V₈ (eight leaves ligulated). While, for ODMS and LDMS were made three applications of 60 kg N ha⁻¹ for each of the stages of VE, V₈ and V₁₂, the P and K were applied in full in the VE stage. The weeds were controlled manually and chemically (atrazine at doses of 2 kg of i.a. ha⁻¹, in pre emergence and in V₄) and insect attack was prevented with zeta-cypermethrin at doses of 1.5 l i.a. ha⁻¹ in V₄ and V₈ stages. In both planting dates was used a drip irrigation system to promote seed germination and seedling emergence.

Study variables

In stage V₁₂, 18 plants were labeled with complete competence within each experimental plot, which were observed periodically to register in time the female flowering date of the main ear (R₁, at least a visible stigma out of the bracts) from each plant labeled. The grain sample began 15 days after R₁ and subsequent samplings at intervals of 5 days until the grain dry weight remained constant and reached physiological maturity (R₆; maximum grain weight at 35% moisture).

The grain sample consisted in harvesting the main cob (transported in sealed bags), and in the laboratory in a moist chamber, a sample of 10 to 20 grains of the middle part of

Cuadro 1. Estructura de los ambientes de evaluación para el ciclo agrícola primavera-verano de 2009.
Table 1. Structure of the evaluation environments for the agricultural cycle spring-summer 2009.

Ambiente	Denominación	Fecha de siembra	Sistema de producción
1) Fecha de siembra óptima Sistema de producción antiguo [†]	FOSA	02/04/09	5 plantas m ² 80N-60P-00K
2) Fecha de siembra óptima Sistema de producción moderno [§]	FOSM	02/04/09	8 plantas m ² 180N-90P-60K
3) Fecha de siembra tardía Sistema de producción antiguo	FTSA	30/04/09	5 plantas m ² 80N-60P-00K
4) Fecha de siembra tardía Sistema de producción moderno	FTSM	30/04/09	8 plantas m ² 180N-90P-60K

[†]Fuente: CIDAGEM, 1976; [§]Fuente: ICAMEX, 2004.

Variables de estudio

En la etapa V₁₂ se etiquetaron 18 plantas con competencia completa dentro de cada parcela experimental, las cuales se observaron periódicamente para registrar de forma puntual la fecha de floración femenina de la mazorca principal (R₁; por lo menos un estigma visible fuera de las brácteas) de cada planta etiquetada. El muestreo de grano se inició 15 días después de R₁ y los subsecuentes muestreos a intervalos de 5 días, hasta que el grano mantuvo su peso seco constante y se alcanzó la etapa madurez fisiológica (R₆; máximo peso del grano con 35% de humedad).

El muestreo de grano consistió en cosechar la mazorca principal (transportada en bolsas herméticas), y en el laboratorio dentro de una cámara húmeda se tomó una muestra de 10 a 20 granos de la parte media de la mazorca (entre la espiguilla 10 y 15 de la parte basal a la apical) (Borrás *et al.*, 2003; Gambín *et al.*, 2007). Se registró el peso fresco de los granos muestreados (PFG) y su peso seco (PSG) después de secar la muestra de granos en una estufa con aire forzado a 70 °C por 72 h.

Los valores de PFG y PSG fueron utilizados para calcular el porcentaje de humedad en el grano $HG = 1 - [(PFG - PSG) / PFG]$, mientras que el contenido de agua en el grano (mg grano⁻¹) fue calculado como $CAG = PFG - PSG$. La tasa de llenado del grano (TLLG) y la duración del periodo efectivo de llenado del grano (PELLG) se determinaron con los datos de cada una de las parcelas a través de un modelo bilineal ($R^2 = 0.96$ a 0.98), utilizando el programa Table Curve[®] (Jandel Scientific, 1991); estimando el PSG como una función del tiempo térmico acumulado (TT; grados días °C d⁻¹) de R₁ a R₆, como se indica en la ecuación (1):

the cob (between the 10 and 15 spikelet of the basal to apical part) (Borrás *et al.*, 2003; Gambín *et al.*, 2007). Fresh weight of the grain (FWG) sampled was recorded and dry weight (DWG) after drying the grain sample in a forced air oven at 70 °C for 72 h.

The FWG and DWG values were used to calculate the percentage of moisture in the grain $MG = 1 - [(FWG - DWG) / FWG]$, whereas the water content in the grain (grain mg⁻¹) was calculated as $WCG = FWG - DWG$. The grain filling rate (GFR) and the duration of the effective period of grain filling (EPGF) was determined with the data from each plot using a bilinear model ($R^2 = 0.96$ to 0.98), using the program Table Curve[®] (Jandel Scientific, 1991); estimating the DWG as a function of cumulative thermal time (TT; degrees day °C d⁻¹) of R₁ to R₆, as shown in equation (1):

$$DWG = (a + bTT \text{ (for } TT \leq c)) + (a + bc \text{ (for } TT > c)) \quad (1)$$

Where: DWG= dry weight of grain (mg grain⁻¹); a= intercept (mg); b= grain filling rate (mg grain⁻¹ °C d⁻¹); and c= duration of total effective period of grain filling (°C d⁻¹).

The accumulated TT per day was estimated as the difference between average air temperature and the base temperature (0 °C) (Melchiori and Caviglia, 2008; Borrás *et al.*, 2009). Daily temperatures were obtained from a weather station (Davis, Weather Monitor II, USA) located 500 m from the experiment.

The maximum grain weight (MGW) was estimated from the model (1) and was defined as the dry weight in mg grain⁻¹ which reached the grain at the end of EPGF. The maximum

$$\text{PSG} = (a + b\text{TT (para } \text{TT} \leq c)) + (a + bc \text{ (para } \text{TT} > c)) \quad (1)$$

Donde: PSG= peso seco del grano (mg grano^{-1}); a = intercepto (mg); b = tasa de llenado del grano ($\text{mg grano}^{-1} \text{ }^\circ\text{Cd}^{-1}$); y c = duración total del periodo efectivo de llenado del grano ($^\circ\text{C d}^{-1}$).

El TT acumulado por día fue estimado como la diferencia entre la temperatura media del aire y la temperatura base ($0 \text{ }^\circ\text{C}$) (Melchiori y Caviglia, 2008; Borrás *et al.*, 2009). Las temperaturas diarias se obtuvieron de una estación meteorológica (Davis, weather monitor II, USA) ubicada a 500 m del experimento.

El peso máximo del grano (PMG) se estimó a partir del modelo (1) y estuvo definido como el peso seco en mg grano^{-1} que alcanzó el grano al término del PELLG. El contenido máximo de agua en el grano (CMAG) se estimó de acuerdo con Gambín *et al.* (2007) a través de un modelo cúbico ($R^2=0.84$ a 0.96), en donde se relacionó el CAG y HG (Melchiori y Caviglia, 2008), y se obtuvo como el CMAG alcanzado para un contenido de HG de 55% como se describe en la ecuación (2):

$$\text{CMAG} = a + b(0.55) + c(0.55)^2 + d(0.55)^3 \quad (2)$$

Donde: CMAG= contenido máximo de agua en el grano (mg grano^{-1}); a = intercepto (mg), b , c ; y d = parámetros empíricos del modelo.

La capacidad potencial de la demanda (CPD; g m^{-2}) fue calculada como el producto entre el número de granos m^{-2} (NG) y el CMAG, y la tasa de crecimiento de la capacidad potencial de la demanda (TCCPD; $\text{g m}^{-2} \text{ }^\circ\text{Cd}^{-1}$) como el producto del NG por la TLLG (Melchiori y Caviglia, 2008). El rendimiento de grano (RG; 14% de humedad) se estimó cosechando manualmente 20 plantas de la parcela útil, y el número de granos por unidad de superficie (NG) mediante el conteo del número de granos por mazorca de una muestra de 10 plantas, para cada tratamiento.

Análisis estadístico

Con los valores de los parámetros obtenidos de los modelos (1) y (2) y el resto de las variables estudiadas se realizó el análisis de varianza combinado (ANDEVA) que integró a los cuatro ambientes de estudio y comparaciones de medias con la prueba de la diferencia significativa honesta ($p < 0.05$) utilizando el paquete estadístico SAS® (SAS Institute, 2004), las relaciones

water content in the grain (MWCG) was estimated according to Gambín *et al.* (2007) through a cubic model ($R^2=0.84$ to 0.96), where the WCG and MG were related (Melchiori and Caviglia, 2008), and was obtained as the MWCG reached for a MG content of 55% as described in equation (2):

$$\text{MWCG} = a + b(0.55) + c(0.55)^2 + d(0.55)^3 \quad (2)$$

Where: MWCG= maximum water content in the grain (mg grano^{-1}); a = intercept (mg), b , c ; y d = empirical parameters of the model.

The potential capacity of demand (PCD; g m^{-2}) was calculated as the product between the number of grains m^{-2} (NG) and MWCG, and the growth rate of the potential capacity of demand (GRPCD; $\text{g m}^{-2} \text{ }^\circ\text{Cd}^{-1}$) as the product of the NG per the GFR (Melchiori and Caviglia, 2008). Grain yield (GY, 14% moisture) was estimated by hand harvesting 20 plants in the useful plot, and the number of grains per unit area (NG) by counting the number of grains per cob of a sample of 10 plants for each treatment.

Statistical analysis

With the values of the parameters obtained from models (1) and (2) and the rest of the studied variables were made the combined analysis of variance (ANOVA) which integrated the four environments of study and comparison of means with the test honestly significant difference ($p < 0.05$) using the SAS® statistical package (SAS Institute, 2004), the relationships between variables, were studied through linear, bilinear and cubic regression according to the variable using the program Table Curve® (Jandel Scientific, 1991).

Results and discussion

Growing conditions

Weather conditions differed for the crop growth cycle of the two evaluated planting dates. The optimum planting date in the flowering period were registered the highest average of air temperature and precipitation from $15.10 \text{ }^\circ\text{C}$ and 293 mm, which for the late date ($14.53 \text{ }^\circ\text{C}$ and 263 mm). In both planting dates during the grain filling period the average air temperature did not vary markedly ($14.83 \text{ }^\circ\text{C}$).

entre variables se estudiaron a través de regresiones lineales, bilineales y cúbicas según la variable utilizando el programa Table Curve® (Jandel Scientific, 1991).

Resultados y discusión

Condiciones de crecimiento

Las condiciones meteorológicas difirieron para el ciclo de crecimiento del cultivo de las dos fechas de siembra evaluadas. En la fecha de siembra óptima, en el periodo de floración se registraron las mayores temperaturas medias del aire y precipitación de 15.10 °C y 293 mm, que para la fecha tardía (14.53 °C y 263 mm). En ambas fechas de siembra, durante el periodo de llenado del grano la temperatura media del aire no varió marcadamente (14.83 °C).

Sin embargo, en la fecha de siembra tardía la ocurrencia de heladas tempranas en el valle coincidió con el periodo de crecimiento del grano de los maíces nativos, acortando el periodo de llenado, por lo que no fue posible estudiar los parámetros relacionados con el crecimiento de grano en dichos cultivares. La precipitación total del ciclo del cultivo fue similar entre fechas de siembra ca. 760 mm, distribuidos regularmente a través del tiempo. La duración de la estación de crecimiento del cultivo, para la fecha de siembra óptima fue de alrededor de 180 dcc y para la fecha de siembra tardía de ca. 210 dcc.

Parámetros de crecimiento del grano y determinación del peso máximo de grano

Se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre ambientes para todos los parámetros de crecimiento del grano, mientras que para genotipos únicamente se presentó variación significativa en el contenido máximo de agua (CMAG) y el peso máximo de grano (PMG), no se detectaron efectos significativos para la interacción G x A (Cuadro 2). En los dos sistemas de producción, la fecha de siembra tardía impactó negativamente ($p < 0.05$) al PMG al disminuir la tasa de llenado de grano (TLLG), sin que hubiera diferencias significativas en el periodo efectivo de llenado de grano (PELLG).

Éstos resultados junto con otras evidencias obtenidas en regiones templadas indican que en el maíz cuando se retrasa la siembra se reduce el PMG debido a una menor oferta recursos ambientales (e.g. menor radiación incidente y

However, in the late planting date the occurrence of early frost in the valley coincided with the period of grain growth of native maize, shortening the filling period, so it was not possible to study the parameters related to growth grain in these cultivars. Total precipitation in the crop cycle was similar between planting dates ca, 760 mm, evenly distributed over time. The length of the crop growing season, for optimum planting date was around 180 dcc and late planting date of ca. 210 dcc.

Grain growth parameters and determining the maximum grain

Significant differences were observed ($p < 0.05$) between environments for all parameters of grain growth, whereas only genotypes showed significant variation in the maximum water content (MWC) and the maximum grain weight (MGW), not significant effects for interaction G x A (Table 2) were detected. In both production systems, the late planting date impacted negatively ($p < 0.05$) to MGW to decrease the grain filling rate (GFR), with no significant differences in the effective period of grain filling (EPGF).

These results together with other evidence obtained from temperate regions indicate that when planting is delayed in maize the MGW is reduced due to lower supply in environmental resources (eg minor incident radiation and temperature) resulting in low crop growth rates during the EPGF. While in optimal planting dates the potential capacity of grains to store assimilates is given by the photosynthetic rate of the plant during the grain filling period (Cirilo and Andrade, 1996). In the LDMS, the greatest contribution of nitrogen increased the MWCG in contrast with ODMS where MWCG was reduced (Table 2).

These results differ from those observed by Melchiori and Caviglia (2008) who found that an increased nitrogen input increases MWCG in an optimum planting date, but not in a late planting date, and Martínez-Rueda *et al.* (2010) who reported that in modern hybrids of maize from Highlands, MWCG increases with higher doses of nitrogen, regardless of planting date. Based on this and according to Borrás *et al.* (2003); Gambín and Borrás (2010) it can be inferred that under the environment with LDMS the potential grain weight (estimated from the MWCG) was limited by a lower contribution of assimilates during the EPGF, indicated by lower MGW (287-321 mg grain⁻¹), and that the observed increase in the MGW from 298 to 349 mg grain⁻¹

temperatura) que se traduce en bajas tasas de crecimiento del cultivo durante el PELLG. Mientras que, en fechas de siembra óptimas la capacidad potencial de los granos para almacenar asimilados está dada por la tasa fotosintética de la planta durante el periodo de llenado del grano (Cirilo y Andrade, 1996). En la FTSM, el mayor aporte de nitrógeno incrementó el CMAG en contraste con la FOSM en donde el CMAG se redujo (Cuadro 2).

in a ODMS is associated with higher rates of growth of the plant in flowering due to increased availability of nitrogen (Melchiori and Caviglia, 2008) (Table 2).

In analyzing the response of the six genotypes across the four environments of evaluation, was found a wide variation for GFR (0.280-0.362 mg grain⁻¹ °C d⁻¹), EPGF (939-1122 C d-1), MWCG (169-246 mg grain⁻¹) and the

Cuadro 2. Comparación de medias de la interacción GxA y significancia estadística de los valores de F para la tasa de llenado del grano (TLLG), periodo efectivo de llenado del grano (PELLG) y contenido máximo de agua en el grano (CMAG), en cultivares nativos de maíz, híbridos antiguos e híbrido modernos de Valles Altos de México establecidos en cuatro ambientes contrastantes.

Table 2. Comparison of means of G x A interaction and statistical significance of the F values for grain filling rate (GFR), effective period of grain filling (EPGF) and maximum water content in the grain (MWCG) in native cultivars maize, ancient hybrids and modern hybrids from Highlands of Mexico established in four contrasting environments.

Genotipo /ambiente		TLLG (mg grano ⁻¹ °Cd ⁻¹)	PELLG (°C d ⁻¹)	CMAG (mg grano ⁻¹)	PMG
Ixtlahuaca	FOSA	0.362	967	225	350
	FOSM	0.347	1007	222	349
	FTSA	SD	ND	222	ND
	FTSM	SD	ND	233	ND
Jiquipilco	FOSA	0.361	939	226	339
	FOSM	0.347	972	214	337
	FTSA	SD	ND	220	ND
	FTSM	SD	ND	246	ND
H-30	FOSA	0.290	1122	195	323
	FOSM	0.340	965	204	328
	FTSA	0.312	993	210	309
	FTSM	0.314	1024	209	321
H-32	FOSA	0.332	964	197	320
	FOSM	0.321	1023	187	328
	FTSA	0.280	994	195	278
	FTSM	0.292	961	206	279
Z-60	FOSA	0.314	982	200	307
	FOSM	0.311	960	169	298
	FTSA	0.288	973	203	279
	FTSM	0.282	1017	194	287
H-40	FOSA	0.329	992	198	326
	FOSM	0.329	995	198	327
	FTSA	0.305	985	204	300
	FTSM	0.288	1037	209	298
DSH (0.05)		NS	NS	NS	36
ANDEVA					
Fuente de Variación					
Ambiente (A)		**	*	*	**
Genotipo (G)		NS	NS	**	**
GxA		NS	NS	NS	NS

DSH= diferencia significativa honesta para cada genotipo dentro de los cuatro ambientes de estudio (sin incluir a los cultivares nativos); *, **, NS= significancia de los tratamientos con $p=0.05$; $p=0.01$ y no significativo, respectivamente; ND= no determinado.

Éstos resultados difieren con lo observado por Melchiori y Caviglia (2008) quienes encontraron que un mayor aporte de nitrógeno incrementa el CMAG en una fecha de siembra óptima, pero no en una fecha de siembra tardía, y con Martínez-Rueda *et al.* (2010) quienes reportaron en híbridos modernos de maíz de Valles Altos incrementos en el CMAG con altas dosis de nitrógeno, independientemente de la fecha de siembra. Con base en esto y de acuerdo con Borrás *et al.* (2003); Borrás y Gambín (2010) se puede inferir que, bajo el ambiente con FTSM el peso potencial del grano (estimado a partir del CMAG) estuvo limitado por un menor aporte de asimilados durante el PELLG, indicado por los menores PMG (287 a 321 mg grano⁻¹), y que el incremento observado en el PMG de 298 a 349 mg grano⁻¹ en una FOSM está asociado a mayores tasas de crecimiento de la planta en floración por efecto de una mayor disponibilidad de nitrógeno (Melchiori y Caviglia, 2008) (Cuadro 2).

Al analizar la respuesta de los seis genotipos a través de los cuatro ambientes de evaluación se observó una amplia variación para TLLG (0.280 a 0.362 mg grano⁻¹°Cd⁻¹), PELLG (939 a 1122 C d⁻¹), CMAG (169 a 246 mg grano⁻¹) y para el PMG (278 a 350 mg grano⁻¹) (Cuadro 2). Estos resultados junto con otras evidencias muestran que existe un efecto diferencial en la respuesta de los componentes de crecimiento del grano en función del ambiente de producción y del genotipo (Melchiori y Caviglia, 2008; Martínez-Rueda *et al.*, 2010).

La TLLG y el PELLG son atributos que actúan de forma independiente en la determinación del peso de grano (Borrás *et al.*, 2009), pero la TLLG es el componente que explica en mayor medida las diferencias en el PMG, cuando se manipula de la fuente durante el PELLG en híbridos antiguos e híbridos modernos de maíz (Echarte *et al.*, 2006) o ante cambios en la fecha de siembra, fertilización nitrogenada (Melchiori y Caviglia, 2008) y densidad de población (Martínez-Rueda *et al.*, 2010). En este caso al estudiar de forma conjunta la contribución de los dos componentes del crecimiento de grano para los seis genotipos en los cuatro ambientes de estudio, se observó que las diferencias en el PMG se explican estrecha y significativamente por las variaciones entre ambos componentes la TLLG y el PELLG ($R^2=0.99, p<0.01$), con un efecto positivo de la TLLG sobre el PMG ($R^2=0.90, p<0.01$) (Figura 1).

Se observaron diferentes combinaciones entre la TLLG, PELLG y PMG; por ejemplo, variaciones en el PMG entre genotipos con un similar PELLG fueron atribuibles

MGW (278-350 mg grain⁻¹) (Table 2). These results together with other evidence show that there is a differential effect on the response of grain growth components depending on the production environment and genotype (Melchiori and Caviglia, 2008; Martínez-Rueda *et al.*, 2010).

The GFR and EFGF are attributes that act independently in determining grain weight (Borrás *et al.*, 2009), but the GFR is the component that further explains the differences in the MGW, when handling the source during EPGF in ancient and modern hybrids of maize (Echarte *et al.*, 2006) or before changes in planting date, nitrogen fertilization (Melchiori and Caviglia, 2008) and population density (Martínez-Rueda *et al.* 2010). In this case by jointly study the contribution of the two components of the grain growth of the six genotypes in the four environments of study, it was observed that the differences in the MGW are explained narrowly and significantly by the variations between the two components GFR and EPGF ($R^2=0.99, p<0.01$), with a positive effect of the GFR on the MGW ($R^2=0.90, p<0.01$) (Figure 1).

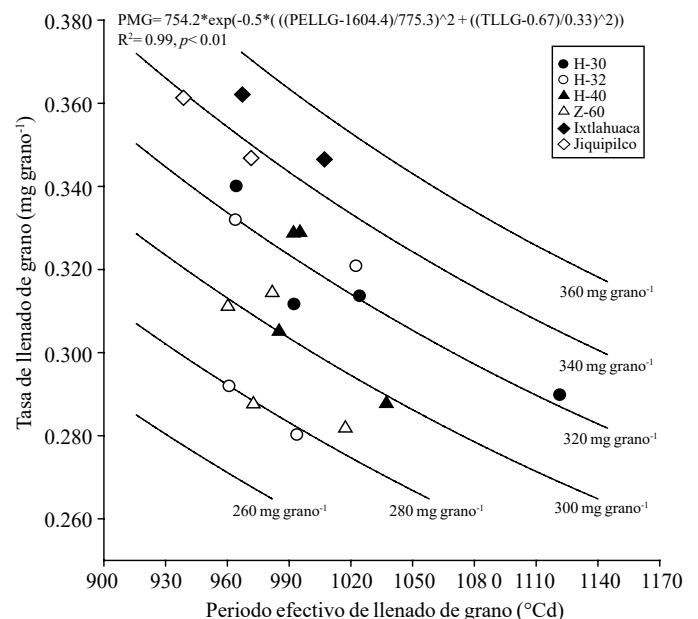


Figura 1. Peso máximo del grano (isolíneas) como una función de la tasa de llenado del grano y periodo efectivo de llenado del grano en cultivares nativos de maíz, híbridos antiguos e híbrido modernos de Valles Altos de México establecidos en cuatro ambientes contrastantes.

Figure 1. Maximum weight of grain (isolines) as a function of grain filling rate and effective period of grain filling in maize native cultivars, ancient hybrids and modern hybrids from Highlands of Mexico established in four contrasting environments.

principalmente a las variaciones en la TLLG, resaltando los maíces nativos por presentar los mayores PMG (337 a 350 mg grano⁻¹) como resultados de una mayor TLLG y con un PELLG similar o menor al del resto de los genotipos (Cuadro 2; Figura 1). En contraste, el híbrido moderno Z-60 alcanzó menores promedios PMG a través de los ambientes, con menores PELLG y TLLG en la fecha de siembra tardía (Cuadro 2; Figura 1).

Dentro de los cuatro ambientes, los cultivares nativos mostraron los mayores CMAG (222 a 246 mg grano⁻¹) vs. híbridos antiguos (195 a 210 mg grano⁻¹) e híbridos modernos (169 a 204 mg grano⁻¹). H-32 mostró los menores CMAG a través de los ambientes y H-30 presentó mayores CMAG en la FTSA, FTSM y FOSM. De los híbridos modernos, H-40 mostró la menor variación en el CMAG por efecto de la fecha de siembra y sistema de producción. Z-60 obtuvo los mayores CMAG en la FOSA y FOSM en comparación con la FTSA y FTSM (Cuadro 2).

Éstos resultados permiten afirmar que en los cultivares nativos de Valles Altos de México la generación de granos de mayor peso, cuando la fecha de siembra se hace en forma oportuna, constituye un rasgo adaptativo, que podría explotarse en la generación de nuevas variedades o híbridos con alto peso individual de grano, y corroboran el hecho de que el CMAG es un parámetro estrechamente relacionado con el peso potencial que tiene el grano de almacenar asimilados y/o el peso potencial que el grano es capaz de alcanzar en madurez fisiológica (Melchiori y Caviglia, 2008; Borrás *et al.*, 2009).

Capacidad potencial de la demanda y determinación del rendimiento potencial de grano

Se observaron diferencias significativas ($p < 0.01$) entre genotipos y ambientes el número de granos (NG), capacidad potencial de demanda (CPD), tasa de crecimiento de la CPD (TCCPD) y rendimiento de grano (RG), sin que hubiera efectos significativos ($p > 0.05$) para la interacción GxA en estas variables (Cuadro 3). El ambiente con FOSM vs FTSA, promovió incrementos sobre el NG (55%), CPD (51%) y el RG (52%), y la TCCPD se incrementó 66% al comparar la FOSM vs. FTSM (Cuadro 3). Melchiori y Caviglia (2008), y Martínez-Rueda *et al.* (2010) observaron tendencias similares. La respuesta promedio de los genotipos a través de los cuatro ambientes de estudio varió a partir de 1 093 a 3 968 granos m⁻², de 243 a 770 g m⁻² y de 0.545 a 1.285 g m⁻² °Cd⁻¹ para el NG, CPD y TCCPD, respectivamente (Cuadro 3). Los

Different combinations were observed between GFR, EPGF and MGW; such as variations in the MGW between genotypes with a similar EPGF were attributable primarily to changes in the GFR, highlighting the native maize by presenting the highest MGW (337-350 mg grain⁻¹) as a result of an increased GFR and with a similar EPGF or lower than the genotypes (Table 2; Figure 1). In contrast, the modern hybrid Z-60 reached lower averages of MGW through environments with lower EPGF and GFR in the late planting date (Table 2; Figure 1).

Within the four environments, native cultivars showed the highest MWCG (222-246 mg grain⁻¹) vs. ancient hybrids (195-210 mg grain⁻¹) and modern hybrids (169-204 mg grain⁻¹). H-32 showed the lowest MWCG through environments and H-30 showed higher MWCG in LDAS, LDMS and ODMS. Modern hybrids, H-40 showed the least variation in MWCG by effect of planting date and production system. Z-60 obtained the highest MWCG in ODAS and ODMS in comparison with LDAS and LDMS (Table 2).

These results confirm that in native cultivars from Highlands of Mexico the generation of heavier grains, when the planting date is done in a timely manner, constitutes an adaptive trait that could be exploited in the generation of new varieties or hybrids with high individual grain weight, and corroborate the fact that the MWCG is a parameter closely related to weight potential that grains has to store assimilates and the potential weight that grain is capable of reaching in physiological maturity (Melchiori and Caviglia, 2008; Borrás *et al.*, 2009).

Potential capacity of demand and determining the grain yield potential

Significant differences were observed ($p < 0.01$) between genotypes and environments in the number of grains (NG), potential capacity of demand (PCD), growth rate of PCD (GRPCD) and grain yield (GY), with no significant effects ($p > 0.05$) for GXA interaction in these variables (Table 3). The environment with ODMS vs. LDAS, promoted increases on NG (55%), PCD (51%) and the GY (52%), and the GRPCD increased 66% when compared to ODMS vs LDAS (Table 3). Melchiori and Caviglia (2008), and Martínez-Rueda *et al.* (2010) observed similar trends. The average response of genotypes across the four environments of study, ranged from 1093-3968 grains m⁻², from 243 to 770 g m⁻² and 0.545-1.285 g m⁻² °Cd⁻¹ for NG, PCD and GRPCD, respectively (Table 3). The modern hybrids, Z-60 and H-40

híbridos modernos, Z-60 y H-40 presentaron los mayores incrementos en el NG de ca. 1 000 granos m^{-2} al contrastar la FOSM y FOSA, e incrementos de sólo 692 y 703 granos m^{-2} entre la FTSA y FTSM. Dentro de los cultivares nativos, Jiquipilco fue el más sensible al aumento de la densidad de población registrando ganancias de sólo 313 granos m^{-2} al cambiar del ambiente con FOSA al FOSM (Cuadro 3).

showed the highest increases in NG of ca. 1000 grains m^{-2} by contrasting the ODMS and ODAS, and increases of only 692 and 703 grains m^{-2} between LDAS and LDMS. Within native cultivars, Jiquipilco was the most sensitive to an increase in population density registering winnings of only 313 grains m^{-2} by changing the environment with ODAS to ODMS (Table 3).

Cuadro 3. Comparación de medias de la interacción G x A y significancia estadística de los valores de F para el número de granos (NG), capacidad potencial de la demanda (CPD), tasa de crecimiento de la capacidad potencial de la demanda (TCCPD) y rendimiento de grano (RG), en cultivares nativos de maíz, híbridos antiguos e híbrido modernos de Valles Altos de México establecidos en cuatro ambientes contrastantes.

Table 3. Comparison of means of the G x A interaction and statistical significance of the F values for the number of grains (NG), potential capacity of demand (PCD), the growth rate of potential capacity of demand (GRPCD) and grain yield (GY) in native maize cultivars, ancient hybrids and modern hybrids from Highlands of Mexico established in four contrasting environments.

Genotipo-ambiente		NG (# m^{-2})	CPD (g m^{-2})	TCCPD (g $m^{-2} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)	RG (t ha^{-1})
Ixtlahuaca	FOSA	1963	450	0.706	7.21
	FOSM	2697	620	0.940	9.77
	FTSA	1093	243	ND	3.35
	FTSM	1473	345	ND	4.44
Jiquipilco	FOSA	2292	520	0.826	8.92
	FOSM	2605	559	0.940	9.89
	FTSA	1573	355	ND	5.84
	FTSM	1537	378	ND	5.11
H-30	FOSA	2876	562	0.836	9.54
	FOSM	3780	770	1.285	11.39
	FTSA	1755	369	0.545	5.28
	FTSM	1791	373	0.561	5.59
H-32	FOSA	2131	421	0.709	7.12
	FOSM	2792	524	0.893	9.23
	FTSA	1977	385	0.555	5.38
	FTSM	2160	450	0.638	4.88
Z-60	FOSA	3044	605	0.959	9.65
	FOSM	3968	671	1.234	12.00
	FTSA	2373	481	0.680	6.90
	FTSM	3076	595	0.866	8.47
H-40	FOSA	2696	533	0.886	8.97
	FOSM	3510	694	1.155	11.12
	FTSA	1936	396	0.592	6.11
	FTSM	2628	545	0.755	7.83
DSH (0.05)		1201	290	0.387	3.85
ANDEVA					
Fuente de Variación					
Genotipo (G)		**	**	**	**
Ambiente (A)		**	**	**	**
GxA		NS	NS	NS	NS

DSH= diferencia significativa honesta para cada genotipo dentro de los cuatro ambientes de estudio (sin incluir a los cultivares nativos); *, **, NS= significancia de los tratamientos con $p=0.05$; $p=0.01$ y no significativo, respectivamente; ND= no determinado.

La CPD estimada como el producto del NG y TLLG, varió en respuesta a los cambios en el NG generados por la fecha de siembra y densidad de población. Fechas de siembra óptimas promovieron una mayor CPD en la mayoría de los genotipos, excepto en el híbrido antiguo H-32 que mostró mayor CPD en ambas fechas de siembra bajo el sistema de producción moderno. No obstante, los híbridos modernos en comparación con los híbridos antiguos y cultivares nativos, mantienen una mayor CPD bajo fechas de siembra óptimas (incluyendo a H-30) y fechas de siembra tardías en ambos sistemas de producción (Cuadro 3).

Los híbridos modernos y el híbrido antiguo H-30 obtuvieron las más altas TCCPD en la fecha de siembra óptima bajo el sistema de producción antiguo (0.836 a 0.959 g m⁻² °Cd⁻¹) y sistema de producción moderno (1.155 a 1.285 g m⁻² °Cd⁻¹), y los cultivares nativos y el híbrido antiguo H-32 las TCCPD más bajas en los ambientes de estudio. En la fecha de siembra tardía en ambos sistemas de producción H-30 obtuvo las menores TCCPD en contraste con el resto de los híbridos (Cuadro 3).

El RG se redujo en promedio 3.83 t ha⁻¹ al retrasar 28 días la fecha de siembra (Cuadro 1); como indican Otegui *et al.* (1995), en ambientes templados el atraso en la fecha de siembra desplaza el periodo reproductivo del cultivo hacia el otoño generando pérdidas en el RG de ca. 100 kg ha⁻¹ por día de demora en la siembra, o de alrededor de 2 t ha⁻¹; caídas que podrían ser mayores cuanto más declina la radiación y la temperatura. El RG de los genotipos a través de los cuatro ambientes de estudio varió a partir de 3.35 a 12 t ha⁻¹. Los cultivares nativos e híbridos antiguos mostraron las mayores variaciones en el RG por efecto de la fecha de siembra en el sistema de producción moderno (4.35 a 5.8 t ha⁻¹) y menores cambios en el sistema de producción antiguo (1.75 a 4.26 t ha⁻¹). En los híbridos modernos el RG fue más estable en el sistema de producción moderno (3.29 a 3.53 t ha⁻¹) y antiguo (2.75 a 2.86 t ha⁻¹) al comparar entre fechas de siembra (Cuadro 3). En general, los cultivares nativos e híbridos antiguos fueron más sensibles a condiciones ambientales adversas, reduciendo drásticamente el NG y RG en ambientes con FT (Cuadro 3).

En el caso del maíz, las condiciones ambientales desfavorables reducen el número de granos por planta debido a menores tasas de crecimiento de la planta en el periodo reproductivo y alteraciones en la sincronía de floración, afectando directamente al RG (Cárcova *et al.*, 2000). Aunque, en este estudio no se reportan datos de la tasa de crecimiento y la sincronía de floración en otros trabajos se ha determinado

The PCD estimated as the product of the NG and GFR, varied in response to changes in the NG generated by planting date and population density. Optimal planting dates promoted a higher PCD in most genotypes, except in the ancient hybrid H-32 that showed a higher PCD in both planting dates under modern production system. However, modern hybrids compared with ancient hybrids and native cultivars, maintained a higher PCD under optimal planting dates (including H-30) and late planting dates in both production systems (Table 3).

The modern hybrids and the ancient hybrids H-30 obtained the highest GRPCD in optimum planting date under the ancient production system (0.836-0.959 g m⁻² °Cd⁻¹) and in modern production system (1.155-1.285 g m⁻² °Cd⁻¹), and native cultivars and ancient hybrid H-32 the lowest GRPCD in the studied environments. In the late planting date in both production systems H-30 obtained the lowest GRPCD in contrast to the rest of the hybrids (Table 3).

The GY was reduced on average 3.83 t ha⁻¹ by delaying 28 days the planting date (Table 1); as indicated by Otegui *et al.* (1995), in temperate environments the delay in planting date moves the reproductive period of the crop to fall generating losses of GY of ca. 100 kg ha⁻¹ per day of delay in planting, or about 2 t ha⁻¹; falls that may be higher as radiation and temperature declines. The GY of genotypes across the four environments of study ranged from 3.35 to 12 t ha⁻¹. The native cultivars and ancient hybrids showed the highest variations in GY due to planting date in the modern production system (4.35 to 5.8 t ha⁻¹) and minor changes in the ancient production system (1.75 to 4.26 t ha⁻¹). In modern hybrids the GY was more stable in the modern production system (3.29 - 3.53 t ha⁻¹) and ancient (2.75 - 2.86 t ha⁻¹) by comparing between planting dates (Table 3). In general, native cultivars and ancient hybrids were more sensitive to adverse environmental conditions, drastically reducing the NG and GY in environments with LD (Table 3).

In the case of maize, unfavorable environmental conditions reduce the number of grains per plant due to lower rates of plant growth in the reproductive period and changes in the timing of flowering, directly affecting GY (Cárcova *et al.*, 2000). Although in this study did not report data on the growth rate and flowering synchrony in other studies have found that ancient hybrids reported the lowest rates of plant growth Lee and Tollenaar (2007) and for the case of native

que los híbridos antiguos reportan las menores tasas de crecimiento por planta Lee y Tollenaar (2007) y para el caso de los cultivares nativos, intervalos antesis-floración femenina más largos (Kibet *et al.*, 2009), siendo estos los atributos que podrían estar limitando la producción final de grano en dichos cultivares.

En forma contraria, los híbridos modernos mantuvieron mayores niveles de RG en ambientes limitantes, en este caso bajo fecha de siembra tardía y mayor competencia entre plantas (FTSM) o con menor disponibilidad de nitrógeno (FTSA), en comparación con los híbridos antiguos y cultivares nativos; tal como se ha reportado en otros trabajos, los híbridos modernos presentan mayor adaptación a condiciones desfavorables que los híbridos antiguos (Echarte *et al.*, 2006; Lee y Tollenaar, 2007).

La relación fuente-demanda durante el periodo crítico (15 días pre y 15 días posfloración) es determinante en el establecimiento del número de granos (capacidad potencial de la demanda) y del peso potencial del grano (Gambín *et al.*, 2007; Borrás y Gambín, 2010); pues este periodo coincide con la fase temprana del llenado del grano (fase lag) en la que se diferencia el número de células endospermáticas o amiloplasto que definen la capacidad de almacenamiento y tamaño potencial del grano (Reddy y Daynard, 1983). Por lo que, la competencia por asimilados entre los granos ocurre durante todo el PELLG (Borrás y Gambín, 2010). Al respecto, nuestros resultados muestran que la CPD incrementa linealmente a medida que aumenta el NG ($R^2=0.93$, $p<0.01$) (Figura 2A), y en menor medida por efecto del CMAG (Figura 2B), esto concuerda con estudios previos realizados en Valles Altos de México (Martínez-Rueda *et al.*, 2010) y en Argentina (Melchiori y Caviglia, 2008), los que señalan que la CPD incrementa principalmente por el NG, además de la contribución del CMAG. En los cultivares nativos el mayor CMAG no compensó la caída en la CPD, que se explica por un menor NG, en contraste con los híbridos antiguos e híbridos modernos (Cuadro 2; Figura 2A y 2B).

De igual forma, la TCCPD incrementó linealmente a medida que la CPD se aumentó ($R^2=0.94$, $p<0.01$); al comparar la respuesta conjunta de los genotipos de maíz de Valles Altos de México con la tendencia que se muestra en la investigación conducida en Argentina por Melchiori y Caviglia (2008), que evalúan diferentes niveles de nitrógeno (0, 50 y 200 kg ha⁻¹) y fechas de siembra, ambos trabajos coinciden en el rango de valores de la CPD y TCCPD, y en la pendiente de la relación entre estas variables de 0.002 g m⁻² °Cd⁻¹.

cultivars, interval of longer female anthesis-flowering (Kibet *et al.*, 2009), being these attributes which might be limiting the final production of grain in these cultivars.

On the contrary, modern hybrids maintained higher levels of GY on limiting environments, in this case under late sowing date and increased competition between plants (LDMS) or reduced availability of nitrogen (LDAS) compared with ancient hybrids and native cultivars; such as has been reported in other studies, modern hybrids have better adaptation to unfavorable conditions that ancient hybrids (Echarte *et al.*, 2006; Lee and Tollenaar, 2007).

The source-sink relationship during the critical period (15 days before and 15 days post flowering) is crucial in establishing the number of grains (potential capacity of demand) and potential grain weight (Gambín *et al.*, 2007; Borrás and Gambín, 2010); so this period coincided with the early stage of grain filling (lag phase) which differs in the number of endosperm cells or amyloplast that define the storage capacity and / or size of grain potential (Reddy and Daynard, 1983). So, competition for assimilates between grains occurs throughout the EPGF (Borrás and Gambin, 2010). In this regard, our results show that the PCD increases linearly by increasing the NG ($R^2=0.93$, $p<0.01$) (Figure 2A), and to a lesser extent by effect of the MWCG (Figure 2B), this is consistent with previous studies made in Highlands of Mexico (Martínez-Rueda *et al.*, 2010) and Argentina (Melchiori and Caviglia, 2008), which indicate that the PCD increases mainly by the NG, besides the contribution of MWCG. In the native cultivars the highest MWCG did not offset the fall in the PCD, which is explained by a lower NG, in contrast with the ancient hybrids and modern hybrids (Table 2, Figure 2A and 2B).

Similarly, the GRPCD increased linearly as the PCD was increased ($R^2=0.94$, $p<0.01$) when comparing the joint response of maize genotypes from Highlands of Mexico with the trend shown in research conducted in Argentina by Melchiori and Caviglia (2008), evaluating different levels of nitrogen (0, 50 and 200 kg ha⁻¹) and planting dates, both studies coincide in the range of values of the PCD and GRPCD, and in the slope of the relationship between these variables 0.002 g m⁻² °Cd⁻¹.

Jointly, the PCD and NG explained 89% and 87% the variations in GY of the six genotypes in the four environments (Figures 2A and 2B, respectively), as reported

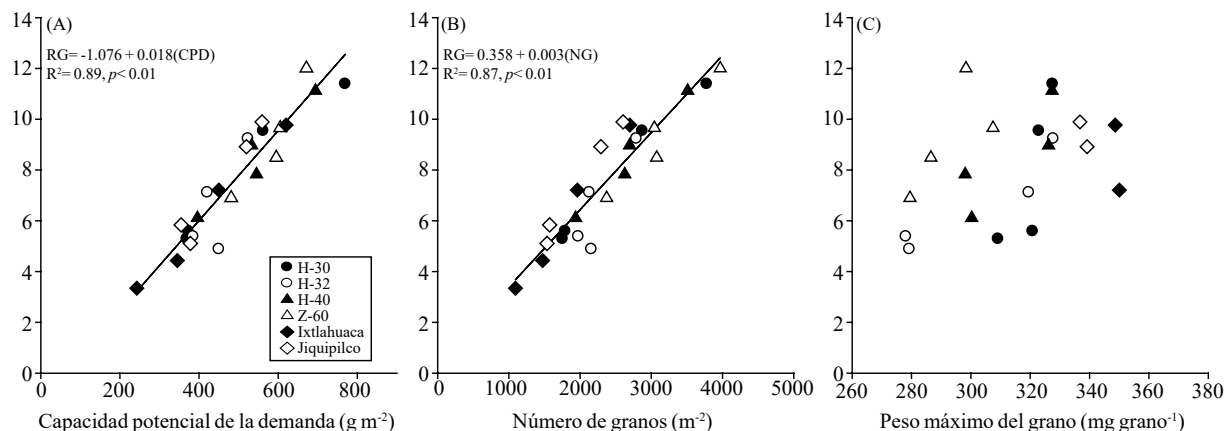


Figura 2. Rendimiento de grano como una función de la capacidad potencial de la demanda A) número de granos por unidad de superficie; B) y peso máximo del grano; y C) en cultivares nativos de maíz, híbridos antiguos e híbrido modernos de Valles Altos de México establecidos en cuatro ambientes contrastantes.

Figure 2. Grain yield as a function of the potential capacity of demand A) number of grains per unit area, and B) maximum grain weight, and C) in native maize cultivars, ancient hybrids and modern hybrids from Highlands of Mexico established in four contrasting environments.

De forma conjunta, la CPD y el NG explicaron 89% y 87% las variaciones en el RG de los seis genotipos en los cuatro ambientes (Figuras 2A y 2B, respectivamente), tal como lo reportan otros trabajos (Melchiori y Caviglia, 2008; Martínez-Rueda *et al.*, 2010). Otras aproximaciones han demostrado que el RG es usualmente más limitado por la demanda que por la fuente (Borrás *et al.*, 2003). Al analizar, el RG en función de sus dos componentes numéricos se observa que, en efecto el NG fue el componente que explicó en mayor medida las diferencias en la productividad de los genotipos (Figura 2B) (Melchiori y Caviglia, 2008).

Se ha evidenciado de manera consistente la mayor tolerancia que presentan los híbridos modernos en condiciones limitantes que a menudo resultan en mayores tasas de crecimiento por planta en floración, mayor número de granos por planta, mayores tasas de acumulación de materia seca durante el PELLG, además de menores tasa de senescencia foliar durante el periodo de llenado del grano (Lee y Tollenaar, 2007). En general, se observó que los híbridos modernos presentan como estrategia para mantener mayores RG, un mayor NG (Cuadro 3; Figura 2A y 2B), como lo reportan Echarte *et al.* (2006).

Conclusiones

Los cultivares nativos, los híbridos antiguos e híbridos modernos de maíz de los Valles Altos de México difieren significativamente en el peso individual del grano y en los

in other studies (Melchiori and Caviglia, 2008; Martínez-Rueda *et al.*, 2010). Other approaches have shown that the GY is usually more limited by the demand than by the source (Borrás *et al.*, 2003). When analyzing, the GY in function of its two numerical components is observed that, indeed the NG was the component that explained in further the differences in productivity of the genotypes (Figure 2B) (Melchiori and Caviglia, 2008).

It has been consistently shown greater tolerance that modern hybrids present in limiting conditions that often result in higher growth rates per plant in flowering, higher number of grains per plant, higher rates of dry matter accumulation during EPGF, also a lower rate of leaf senescence during the grain filling period (Lee and Tollenaar, 2007). In general, it was observed that modern hybrids presented as strategy to maintain higher GY, an increased NG (Table 3, Figure 2A and 2B), as reported by Echarte *et al.* (2006).

Conclusion

The native cultivars, ancient hybrids and modern hybrids of maize from Highlands of Mexico differ significantly in the individual weight of the grain and the components that determine it. The filling rate further explained variations in the maximum weight of the grain. The native cultivars in environments with optimal planting date had the highest grain weight and maximum water content in the grain.

componentes que lo determinan. La tasa de llenado explicó en mayor medida las variaciones en el peso máximo del grano. Los cultivares nativos, en ambientes con fecha de siembra óptima presentaron el mayor peso de grano y contenido máximo de agua en el grano. La capacidad potencial de la demanda estimada en una etapa temprana del llenado de grano y el rendimiento incrementaron linealmente con el número de granos. En los cuatro ambientes, los híbridos modernos superaron el rendimiento de grano de los cultivares nativos e híbridos antiguos.

Las modificaciones en el sistema de producción no han alterado significativamente los atributos que definen el peso del grano, pero han promovido incrementos importantes en la capacidad potencial de la demanda. En los híbridos modernos, la mayor tolerancia al retraso en la fecha de siembra, a altas densidades de población y a una menor disponibilidad de nitrógeno se manifiesta a través de mejoras genéticas en el número de granos y en un peso de grano más estable.

Literatura citada

- Bewley, J. D. and Black, M. 1985. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum. New York. London. 445 p.
- Cárcova, J.; Uribe Larrea, M.; Borrás, L.; Otegui, M. E. and Westgate, M. E. 2000. Synchronous Pollination Within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Sci.* 40:1056-1061.
- Centro de Investigaciones para el Desarrollo Agrícola y Ganadero del Estado de México (CIDAGEM). 1976. *Agenda técnica para la región de Toluca, México*. 9 p.
- Cirilo, A. G. and Andrade, F. H. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Sci.* 36:325-331.
- Echarte, L.; Andrade, F. H.; Sadras, V. O. and Abbate, P. 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crop Res.* 96:307-312.
- Egli, D. B. 1998. *Seed Biology and the yield of grain crops*. CAB International. Wallingford. UK.
- Gambín, B. L.; Borrás, L. and Otegui, M. E. 2007. Source-sink and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Res.* 95:316-326.
- The potential capacity of demand estimated at an early stage of grain filling and yield increased linearly with the number of grains. In the four environments, modern hybrids outperformed the grain yield of native cultivars and ancient hybrids.
- The changes in the production system have not significantly altered the attributes that define the weight of a grain but have promoted significant increases in potential capacity of demand. In modern hybrids, greater tolerance to delayed planting date, to high population densities and lower nitrogen availability is manifested through genetic improvements in the number of grains and in a more stable grain weight.

End of the English version



- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Instituto Nacional de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 102 p.
- Instituto de Investigación y Capacitación Agropecuaria, Acuícola y Forestal del Estado de México (ICAMEX). 2004. *Guía para la producción de maíz en Valles Altos del Estado de México*, Gobierno del Estado de México, México. 9 p.
- Jandel Scientific. 1991. *Table Curve V. 3.1. User's Manual version 3.0 AISN Software*. Jandel Scientific. Corte Madera, CA, USA.
- Kibet, C. S.; López-Castañeda, C. y Kohashi-Shibata, J. 2009. Efectos del nivel de humedad y nitrógeno en el suelo en el comportamiento de maíces híbridos y criollos de los Valles Altos de México. *Agron. Costarricense.* 33(1):103-120.
- Lee, A. E. and Tollenaar, M. 2007. Physiological basis of successful breeding strategies for maize grain yield. *Crop Sci.* 47:202-215.
- López-Santillán, J. A.; Reyes-Méndez, C. A.; Castro-Nava, S. y Briones-Encinia, E. 2004. Componentes del crecimiento de grano de cultivares prolíficos. *Rev. Fitotec. Mex.* 27:23-24.
- Martínez-Rueda, C. G.; Estrada-Campuzano, G.; Beltrán-Guzmán, V. V.; Ortega-Rojas, G. y Contreras-Rendón, A. 2010. Contenido de agua en el grano y capacidad potencial de demanda en híbridos de maíz para valles altos. *Rev. Fitotec. Mex.* 33:95-100.

- Reddy, V. M. and Daynard, T. B. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica*. 28:339-355.
- Melchiori, R. J. M. and Caviglia, O. P. 2008. Maize kernel growth and kernel water relations as affected by nitrogen supply. *Field Crops Res.* 108:198-205.
- Otegui, M. E.; Nicolini, M. G.; Ruiz, R. A. and Dodds, P. A. 1995. Sowing date effects on grain yield components for different maize genotypes. *Agron. J.* 87:29-33.
- Statistical Analysis System (SAS Institute). 2004. *SAS/STAT User's Guide, Version 8.02*. SAS Institute, Inc. Cary NC, USA. 479 p.
- Swank, J. C.; Egli, D. B. and Pfeiffer, T. W. 1987. Seed growth characteristics of soybean genotypes differing in duration of seed fill. *Crop Sci.* 27:85-89.