

DESEMPEÑO DE ARQUETIPOS DE MAÍZ (*Zea mays* L.) EN DOS DENSIDADES DE POBLACIÓN

PERFORMANCE OF MAIZE IDEOTYPES (*Zea mays* L.) IN TWO PLANT DENSITIES

Marlen G. Hidalgo-Sánchez, Víctor A. González-Hernández*, Leopoldo E. Mendoza-Onofre,
Nicacio Cruz-Huerta, Iván Ramírez-Ramírez

Genética. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados, 56230. Montecillo, Estado de México. (vagh@colpos.mx)

RESUMEN

El objetivo del presente estudio fue contrastar las respuestas morfológicas y fisiológicas de arquetipos de maíz, al duplicar la densidad de siembra, además de identificar arquetipos eficientes para futuros programas de mejoramiento genético. Al respecto se postula que los arquetipos más rendidores de grano son también más eficientes en desempeño fisiológico. El diseño experimental fue de bloques al azar con arreglo de parcelas divididas; la parcela grande fue densidad de población, y la parcela chica el arquitecto, con cuatro repeticiones. Mediante variables morfológicas, fisiológicas y componentes del rendimiento se identificaron los genotipos con el mejor desempeño agronómico y mayor eficiencia fisiológica. El factor arquitecto (A) tuvo mayor efecto en las variables respecto a los factores densidad de población (D) e interacción D × A. El aumento en la D causó un incremento del rendimiento de grano ($p \leq 0.05$) debido principalmente al aumento del índice de área foliar, sin modificar la tasa fotosintética ($p=0.05$). Los arquetipos sobresalientes fueron las líneas endogámicas L95 y L145, la variedad Dulce y los híbridos LPG133 y HS2 por sus índices de área foliar ($>3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$), niveles de intercepción de radiación fotosintética ($>89\%$), altas tasas de fotosíntesis instantánea ($>39 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), prolíficidad (>1.4 mazorcas por planta) y alto rendimiento de grano (6 a 18 t ha^{-1}), en promedio de las dos densidades.

Palabras clave: arquitecto de maíz, orientación de la hoja, LOV, fotosíntesis, índice de área foliar, rendimiento.

INTRODUCCIÓN

El maíz (*Zea mays* L.) es uno de los cereales que más se producen y consumen en el mundo (FAO-AMIS, 2018) y por el incremento de

* Autor para correspondencia ♦ Author for correspondence.

Recibido: agosto, 2018. Aprobado: enero, 2020.

Publicado como ARTÍCULO en Agrociencia 54: 491-504. 2020.

ABSTRACT

The objective of this study was to compare the morphological and physiological responses of maize ideotypes (*Zea mays* L.) at double planting density, as well as to identify efficient ideotypes for future breeding programs. It is postulated that higher grain-yielding ideotypes are also more physiologically efficient. The experimental design was random blocks arranged in a split plot design; the large plots corresponded to population densities, and the small plots to ideotypes, with four repetitions. Morphological and physiological variables, as well as yield components, allowed the identification of genotypes with better agronomic performance and greater physiological efficiency. The ideotype factor (A) had a more significant effect on the measured variables than population density (D) and D × A interaction factors. The increase in D caused an increment in grain yield ($p \leq 0.05$) mainly due to the increase in leaf area index, without modifying the photosynthetic rate ($p=0.05$). The outstanding ideotypes were inbred lines L95 and L145, the Dulce variety, and hybrids LPG133 and HS2, due to their higher values of leaf area index ($>3 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$), levels of photosynthetic radiation interception ($>89\%$), instant photosynthesis rate ($>39 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), prolificacy (>1.4 ears per plant), and grain yield (6 to 18 t ha^{-1}), on average of the two densities.

Key words: maize ideotype, leaf orientation, LOV, photosynthesis, leaf area index, yield.

INTRODUCTION

Maize (*Zea mays* L.) is one of the most produced and consumed cereals worldwide (FAO-AMIS, 2018), and the increasing population requires a corresponding increment in maize production. According to Rötter *et al.* (2015), the main challenge for producers and breeders in the 21st century is to achieve food security, as well

la población es evidente la necesidad de aumentar su producción. Según Rötter *et al.* (2015), el principal desafío para los productores y mejoradores del siglo XXI es lograr la seguridad alimentaria, además de mitigar los daños provocados por eventos climáticos extremos como sequías u olas de calor, por lo cual ellos remarcan la importancia de diseñar “plantas modelo” o arquetipos.

Mock y Pearce (1975) definieron al arquetipo ideal de maíz como una planta con hojas erectas arriba de la mazorca y horizontales debajo de la misma, espiga pequeña, tolerante a altas densidades y prolífica. A la fecha, la definición de arquetipo ha escalado de definir el comportamiento de una sola planta a basarse en el comportamiento del cultivo (Andrivon *et al.*, 2013) por lo cual se define como la combinación de rasgos morfológicos, fisiológicos y genéticos que optimicen el desarrollo del cultivo para un ambiente en particular (Martre *et al.*, 2015) que influyan en su fotosíntesis, crecimiento y producción de grano (Sharma *et al.*, 2013), con la finalidad de producir mayor calidad y cantidad de grano, aceites u otros productos de importancia antropocéntrica (Laurila *et al.*, 2012).

La estructura del dosel depende del índice de área foliar y de la geometría del cultivo (Stewart *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2011). Una arquitectura óptima del dosel permite una captura de luz eficiente y una mejor circulación del aire, lo cual repercute de manera directa en la fotosíntesis y en el rendimiento final de grano (Liu *et al.*, 2012; Truong *et al.*, 2015; Shi *et al.*, 2016).

El desempeño del cultivo depende de parámetros morfológicos y fisiológicos como área foliar, ángulo y orientación de la hoja, y tasa de fotosíntesis, por lo que su optimización puede constituir un método para incrementar el rendimiento de grano en maíz (Huang *et al.*, 2017). Esto es porque el rendimiento potencial está determinado por la energía radiante disponible, la eficiencia en la captura de la radiación y la conversión de la energía en biomasa aprovechable (Long *et al.*, 2015).

Según Zhu *et al.* (2012), el mejoramiento de maíz por medio de la selección de características morfológicas de plantas ha contribuido al reciente aumento del rendimiento y la resistencia a condiciones adversas como sequía y altas densidades de siembra, aunque ello no se ha reflejado en incremento de la tasa fotosintética por unidad de área. No obstante,

as to mitigate damages caused by extreme climatic events such as droughts or heat waves and, therefore, they emphasize the importance of designing “model plants” or ideotypes.

Mock and Pearce (1975) defined the ideal maize ideotype as a plant with erect short leaves above the ear and longer horizontal leaves under it, a small spike, tolerant to high plant densities, and prolific. To date, the definition of ideotype has escalated from defining the behavior of a single plant to the behaviour of a crop (Andrivon *et al.*, 2013). Thus, ideotype is the combination of morphological, physiological and genetic traits that optimize the crop development for a particular environment (Martre *et al.*, 2015), by increasing photosynthesis rate, plant growth, and grain production (Sharma *et al.*, 2013), in order to produce higher quality and quantity of grains, oils or other products of anthropocentric importance (Laurila *et al.*, 2012).

The canopy structure depends on the leaf area index and the crop geometry (Stewart *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2011). An optimal canopy architecture allows efficient light capture and better air circulation, which directly affects photosynthesis and final grain yield (Liu *et al.*, 2012; Truong *et al.*, 2015; Shi *et al.*, 2016).

Crop performance depends on morphological and physiological parameters such as leaf area, leaf angle and leaf orientation, and photosynthetic rate, so their optimization may be a method to increase grain yield in maize (Huang *et al.*, 2017). Altogether, the available radiant energy, the efficiency of radiation capture, and the conversion of energy into usable biomass determine potential yield (Long *et al.*, 2015).

According to Zhu *et al.* (2012), maize breeding through the selection of plant morphological traits has contributed to the recent increase in yield and resistance to adverse conditions such as drought and high planting densities, although the photosynthetic rate per leaf area unit has not increased. However, through genetic breeding the length of the photosynthetic period has increased due to longer growth cycles (Richards, 2000); thus, it is considered that higher canopy photosynthesis is essential for increased yield that meets future demands.

Grain yield is mainly determined by the number of grains per plant and by the weight of individual grains, which in turn are highly influenced by the

mediante el mejoramiento genético se ha conseguido aumentar la duración de la fotosíntesis debido al incremento del ciclo de crecimiento (Richards, 2000), por lo cual se considera que el aumento de la fotosíntesis del dosel es esencial para incrementar el rendimiento y afrontar las demandas futuras.

El rendimiento de grano está determinado de forma principal por el número de granos por planta y por el peso individual de grano, los cuales son altamente influenciados por el aumento en la densidad de siembra (Shi *et al.*, 2016) y por la prolificidad, la cual es la capacidad del maíz producir más de una mazorca en la misma planta (Tinca *et al.*, 2015).

Hoy en día, las técnicas de cultivo recientes se basan en las altas densidades de población. Sin embargo, si se establece un número de plantas superior al óptimo aumenta la competencia por luz, agua y nutrientes (Sher *et al.*, 2017); por el contrario, si se establecen pocas plantas por superficie se presentan problemas con malezas y desperdicio de suelo (Njoka *et al.*, 2005). Una planta de maíz tolerante a altas densidades de población debe tener hojas angostas, menor ángulo de inserción y mayor valor de orientación de la hoja (VOH) por arriba de la mazorca, hojas pequeñas y colgadas cerca de la mazorca y hojas pequeñas y erectas en la parte alta de la planta (Gou *et al.*, 2017; Huang *et al.*, 2017).

El objetivo del presente estudio fue medir el desempeño en características morfológicas y fisiológicas de arquetipos de maíz, al duplicar la densidad de población, e identificar arquetipos eficientes para futuros programas de mejoramiento genético. Al respecto se postula que los arquetipos más eficientes en desempeño fisiológico son también más rendidores de grano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal y localización del cultivo

El experimento se estableció en el Campo Experimental del Colegio de Postgrados Campus Montecillo, ubicado en Texcoco, Estado de México (19° 28' 4.16" N, 98° 53' 50.53" O, y altitud de 2250 m). El estudio incluyó nueve arquetipos de maíz (Cuadro 1) cultivados en dos densidades de población. Los arquetipos incluyeron seis líneas contrastantes en porte y orientación de hoja, una variedad regional llamada Dulce, y como testigos dos híbridos comerciales: HS2 de arquitectura convencional y PG133 de hoja erecta.

increase in plant density (Shi *et al.*, 2016) and by prolificacy, which is the ability of maize to produce more than one ear on the same plant (Tinca *et al.*, 2015).

Nowadays, high plant population densities characterize modern cultivation techniques. However, a higher-than-optimal number of plants triggers an increased competition for light, water and nutrients (Sher *et al.*, 2017); on the contrary, problems with excess of weeds and soil waste arise when few plants per surface are established (Njoka *et al.*, 2005). A maize plant tolerant to high population densities should have narrow leaves, lower leaf insertion angle, higher leaf orientation value (LOV) above the ear, larger and hanging horizontal leaves near the cob, and small and erect leaves in the upper part of the plant (Gou *et al.*, 2017; Huang *et al.*, 2017).

The objective of this study was to measure the performance of maize ideotypes in morphological and physiological characteristics, when doubling the population density, and to identify efficient ideotypes for future genetic breeding programs. It is postulated that the most efficient ideotypes in physiological performance will also yield more grain.

MATERIALS AND METHODS

Plant material and crop location

The experiment was established at the Experimental Field of the Montecillo Campus, Colegio de Postgraduados, located in Texcoco, State of Mexico (19° 28' 4" N, 98° 53' 50" W, and altitude of 2250 m). The study included nine maize ideotypes (Table 1) grown in two population densities. These varieties included six experimental inbred lines contrasting on leaf angle and orientation, plus one regional variety called "Dulce", and two commercial hybrids as controls: HS2 of conventional architecture (tall plant with horizontal leaves), and PG133 (tall plant with erect leaves).

Sowing and cultivation conditions

Sowing was carried out on April 5, 2017, under irrigated field conditions. Each ideotype was established in two population densities (62,500 and 125 000 plants ha^{-1}), by sowing two seeds every 10 cm for the high density, or every 20 cm for the low density. At 58 d after planting (DAP), excess plants were removed to leave one plant per cluster. The experimental plot had four rows, 80 cm wide and 2 m long. To control the bud

Siembra y condiciones de cultivo

La siembra se efectuó el 5 de abril de 2017 en condiciones de riego, cada arquetipo se estableció en dos densidades de población (62 500 y 125 mil plantas ha⁻¹), con dos semillas cada 10 cm, para la densidad alta, y cada 20 cm, para la densidad baja. A los 58 d después de la siembra (dds) se eliminaron las plantas en exceso para dejar una planta por mata. La parcela experimental tuvo cuatro surcos de 80 cm de ancho y 2 m de largo. Para el control de gusano cogollero se hicieron dos aplicaciones de Malathion® 50 CE (515 g i. a. L⁻¹ de Malatión) con una dosis de 7.5 mL L⁻¹ agua, y dos aplicaciones de Gramoxone® (200 g L⁻¹ i.a. Paraquat) con una dosis de 6.66 mL L⁻¹ agua y dos deshierbes manuales para el control de malezas.

Variables morfológicas

Altura de mazorca y de planta

Las variables de altura se registraron con base en el Manual de Descriptores para Maíz (IBPGR, 1991), cuando las plantas alcanzaron su altura máxima en dos plantas útiles por parcela. La altura de mazorca se midió desde el nivel del suelo hasta el nudo de la mazorca superior, y la altura de planta desde el nivel del suelo a la base de la inflorescencia masculina (panícula).

Tamaño y orientación de la hoja

Las mediciones se efectuaron en las últimas tres hojas. Las variables de respuesta medidas fueron: ángulo de inserción de la hoja, longitud de la lámina foliar y longitud al cuelgue de la lámina foliar, las cuales se utilizaron para determinar un valor de

worm pest (*Spodoptera frugiperda*), Malathion® 50 CE (515 g i.a. L⁻¹ of Malathion) was sprayed twice at a dose of 7.5 mL L⁻¹ of water, and two applications of Gramoxone® at 6.66 mL L⁻¹ were made for weed control, plus two manual weeding events.

Morphological variables

Height of ear and plant

The height variables were recorded according to the Corn Descriptors Manual (IBPGR, 1991), on two plants per plot when they had reached their maximum height. Ear height was measured from the ground level to the upper ear node, while plant height was measured from the ground level to the base of the male inflorescence (panicle).

Leaf size and orientation

The following variables were measured on the upper three leaf blades: leaf insertion angle, leaf length, and hanging leaf length, which were used to calculate the leaf orientation value (LOV) through Equation 1, proposed by Ku *et al.* (2010).

$$VOH = \sum \frac{(90 - \theta) \times \left(\frac{Lf}{LL} \right)}{n} \quad (1)$$

where *n*: number of leaves measured per plant; θ : angle of leaf; *Lf*: distance from the ligule to the inclination point (hanging point); and *LL*: leaf blade length.

The leaf insertion angle (θ) was measured with the Clinometer® application installed on an iPhone 4S™ mobile

Cuadro 1. Características fenotípicas de los arquetipos de maíz evaluados.
Table 1. Phenotypic characteristics of the evaluated maize ideotypes.

Arquetipo	Características
L13	Valles altos, porte medio
L63	Valles altos, hojas erectas, porte bajo
L71	Tipo Tropicalita, prolífica, porte medio
L95	Valles altos/Tropicalita, prolífica
L126	Valles altos, hojas erectas, porte bajo
L145	Porte medio, hojas erectas
V. Dulce	Tipo Tropicalita/Valles altos, grano rojo, prolífica
T PG133	Híbrido de porte alto, hojas erectas, maíz blanco, prolífica
T HS2	Híbrido comercial del C.P, de porte alto y alto rendimiento.

L=Línea endogámica; V=Variedad; T=Testigo híbrido ♦ L=Inbred line; V=Variety; T=Hybrid control.

orientación de la hoja, VOH (LOV es su sigla en inglés, “Leaf Orientation Value”), mediante la Ecuación 1 propuesta por Ku *et al.* (2010).

$$VOH = \sum \frac{(90 - \theta) \times \left(\frac{Lf}{LL} \right)}{n} \quad (1)$$

donde n : número de hojas medidas, θ : ángulo de la hoja, Lf : distancia de la lígula al punto de inclinación (cuelgue), y LL : longitud de la lámina foliar.

El ángulo de inserción de la hoja se registró con la aplicación Clinometer® instalada en un teléfono móvil iPhone 4S™ y esta variable se definió desde la vertical del tallo a la lígula de la lámina foliar. La longitud de la lámina foliar (LL) se definió como la distancia desde la lígula al ápice de la lámina, y la longitud al cuelgue (Lf) como la distancia desde la lígula al punto en que la lámina cambia de orientación. Para clasificar los arquetipos evaluados según el ángulo de inserción de la hoja, se usó la Guía Técnica para la Descripción Varietal de Maíz (SNICS, 2014), la cual las cataloga como hojas erectas cuando tienen ángulos de inserción menores de 30° y semierectas cuando están entre 30 y 60°.

Variables fisiológicas

Tasa instantánea de fotosíntesis (A)

La tasa instantánea de fotosíntesis (A) se midió en hojas madur RFA igual o mayor a 1500 fotones $m^{-2} s^{-1}$, con el cielo despejado o escaso de nubes. La concentración de CO_2 en el aire osciló de 400 a 420 ppm.

Índice de área foliar (IAF) y radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAI)

Estas dos variables IAF y RFAI se midieron en la etapa de floración con un analizador de dosel vegetal LAI 2200C® (LICOR, Inc., USA). En cada parcela se hicieron dos lecturas por arriba del dosel y cuatro lecturas por debajo del mismo, a nivel del suelo y en forma diagonal entre los surcos intermedios. El sensor (lente) fue cubierto con un filtro de 45° para evitar el efecto de sombra de la persona que mide. Con los datos registrados el instrumento calculó el IAF promedio por parcela, así como el RFAI promedio por parcela (Ecuación 2).

$$IPAR(\%) = \frac{RFA_i}{PAR_i} \times 100 \quad (2)$$

phone; this variable was recorded as the distance from the stem vertical line to the leaf ligule. The leaf blade length (LL) was measured as the distance (cm) from the leaf ligule to the leaf apex, and the hanging leaf length (Lf) was recorded as the distance from the ligule to the point where the leaf changes orientation (*i.e.*, it starts to hang). Ideotypes were classified by the leaf insertion angle according to the Technical Guide for the Varietal Description of Corn (SNICS, 2014), which classifies the measured leaves as erect when their insertion angles are less than 30°, or semi-erect when the angle is between 30 and 60°.

Physiological variables

Instant photosynthesis rate (A)

The instantaneous photosynthesis rate (A) was measured on mature leaves where the upper ear is inserted, with a portable Li-6400® photosynthesis apparatus (LICOR, Inc., USA). These measurements were taken in the period from 65 to 100 DAP, between 11:00 and 14:00 when PAR was equal to or greater than 1500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, corresponding to clear skies or scarce clouds. The CO_2 concentration in the air ranged from 400 to 420 ppm.

Leaf area index (LAI) and intercepted photosynthetically active radiation (IPAR)

These two variable were measured during the blooming stage with an LAI 2200C® canopy analyzer (LICOR, Inc., USA). In each plot two readings were made above the canopy and four readings at ground level and diagonally between the intermediate rows. The sensor (lens) was covered with a 45° filter to avoid the shadowing effect of the person measuring. With the data recorded, the instrument calculated the mean leaf area index per plot, as well as the average IPAR per plot (Equation 2):

$$IPAR(\%) = \frac{RFA_i}{PAR_i} \times 100 \quad (2)$$

Yield components

Prolificity

After each maize ideotype reached kernel physiological maturity stage, verified in each plot by the appearance of the black layer as proposed by Eastin *et al.* (1972), the total number of plants was counted in the intermediate rows, and the number of plants with two or more ears. The prolificity index (PI) was

Componentes del rendimiento

Prolificidad

Una vez que los arquetipos alcanzaron la madurez fisiológica del grano, verificada en cada parcela mediante la aparición de la capa negra conforme al método propuesto por Eastin *et al.* (1972), se contó el número de plantas finales de los surcos intermedios y las plantas con dos o más mazorcas. El IP (Ecuación 3) se calculó a partir del número de plantas a la cosecha.

$$IP = 1 + \frac{\text{Núm. de plantas con doble mazorca}}{\text{Núm. de plantas a la cosecha}} \quad (3)$$

Peso de grano por mazorca

En la etapa de madurez fisiológica se muestraron dos plantas por parcela de cada arquetipo para determinar en ellas el peso seco de grano por planta. Para ello las mazorcas de cada planta se desgranaron, el grano se embolsó y se secó en una estufa con aire forzado Felisa 291 (Méjico) a 72 °C durante 48 h.

Medición del rendimiento

El rendimiento de grano se determinó con el producto del peso de grano por planta y la densidad de población (Ecuación 4).

$$Rend(t ha^{-1}) = PGR \times DP \quad (4)$$

donde *Rend*: rendimiento de grano, *PGR*: peso de grano por planta, y *DP*: densidad de población.

Diseño experimental y análisis estadísticos

El diseño experimental en campo fue de bloques al azar con cuatro repeticiones, en arreglo factorial de parcelas divididas: la parcela grande (PG) fue la densidad de población y la parcela chica (PCH) fue el arquetipo. Para el análisis estadístico se utilizó un análisis de parcelas divididas en bloques al azar, mediante un análisis de varianza individual y una prueba de comparación de medias de Tukey ($p \leq 0.05$) con InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2008).

Previo a los análisis de varianza, con los datos de cada variable se realizaron pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas. En su caso, cuando fue necesario los datos se transformaron para cumplir la normalidad. Los resultados se presentaron en su escala original.

calculated from the number of plants harvested according to Equation 3:

$$PI = 1 + \frac{\text{Number of plants with two ears}}{\text{Number of harvested plants}} \quad (3)$$

Grain weight per ear

At physiological maturity, two plants of each ideotype were sampled per plot to determine the dry grain weight per plant. The ears of each plant were threshed, and the grain was bagged and dried in a forced air stove (Felisa 291, Mexico) at 72 °C for 48 h.

Grain yield

The grain yield was calculated with the product of grain weight per plant multiplied by the population density (Equation 4).

$$Rend(t ha^{-1}) = PGR \times DP \quad (4)$$

where *Rend*: grain yield; *PGR*: grain weight per plant (in t); and *PD*: population density.

Experimental design and statistical analyses

The statistical design in the field experiment was random blocks with four repetitions, in a factorial arrangement of a split plot design, where the large plots (PG) corresponded to the population densities, and the small plots (PCH) to the maize ideotypes. For the statistical analysis an analysis of variance of split plots divided into random blocks was used, through individual variance analysis and a means comparison by the Tukey test ($p \leq 0.05$), with the InfoStat statistical package (Di Rienzo *et al.*, 2008).

Before the variance analyses, data for each variable were submitted to a normality and homogeneity variance tests, and data were transformed when necessary to meet normality. The results are reported in their original scale.

RESULTS AND DISCUSSION

Morphological characteristics

Height of ear and plant

The statistical analyses showed that the plant architecture (*i.e.*, the ideotype, A) was the only

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características morfológicas

Altura de mazorca y de planta

El análisis estadístico mostró que la arquitectura de la planta (*i. e.*, el arquetipo, A) fue el único factor que afectó significativamente a las alturas de planta y de mazorca ($p \leq 0.05$), mientras que los factores densidad de población (D) y la interacción D × A no tuvieron efecto alguno. La altura de planta (AP) y la de mazorca (AMZ) son atributos importantes de la arquitectura de la planta, porque se asocian con el incremento histórico del rendimiento de maíz (Zhou *et al.*, 2016), con la tolerancia a altas densidades de población y con la resistencia al acame (Li *et al.*, 2016). El promedio de (AP) de los arquetipos de las dos densidades fluctuó de 136 a 294 cm, y la altura de mazorca de 59 a 175 cm (Figura 1). Según la comparación de medias se identificaron dos grupos: arquetipos de porte bajo (líneas L63, L71, L126 y L145), y de porte alto (líneas L13 y L95, Var. Dulce, e híbridos LPG133 y HS2). El arquetipo más bajo fue la línea L126 y el más alto el híbrido HS2, con

factor that significantly affected plant and ear heights ($p \leq 0.05$), while the population density (factor D) and the D × A interaction factors had no significant effect. Plant height (AP) and ear height (AMZ) are essential attributes of plant architecture, because they are associated to the historical increase in maize yield (Zhou *et al.*, 2016), with tolerance to high population densities and resistance to lodging (Li *et al.*, 2016). The average plant height (AP) of the ideotypes evaluated in the two densities fluctuated from 136 to 294 cm, while ear height ranged from 59 to 175 cm (Figure 1). According to the mean comparison test, two groups were identified: low bearing ideotypes (lines L63, L71, L126, and L145) and high bearing (inbred lines L13 and L95, Var. Dulce, and hybrids LPG133 and HS2). The shortest ideotype was line L126, and the tallest was the HS2 hybrid, with a difference in plant height of 158 cm between the two ideotypes.

Leaf size and orientation

The ideotype factor (A) had a significant influence ($p \leq 0.05$) on the two leaf morphology variables (leaf insertion angle and leaf orientation value, LOV).

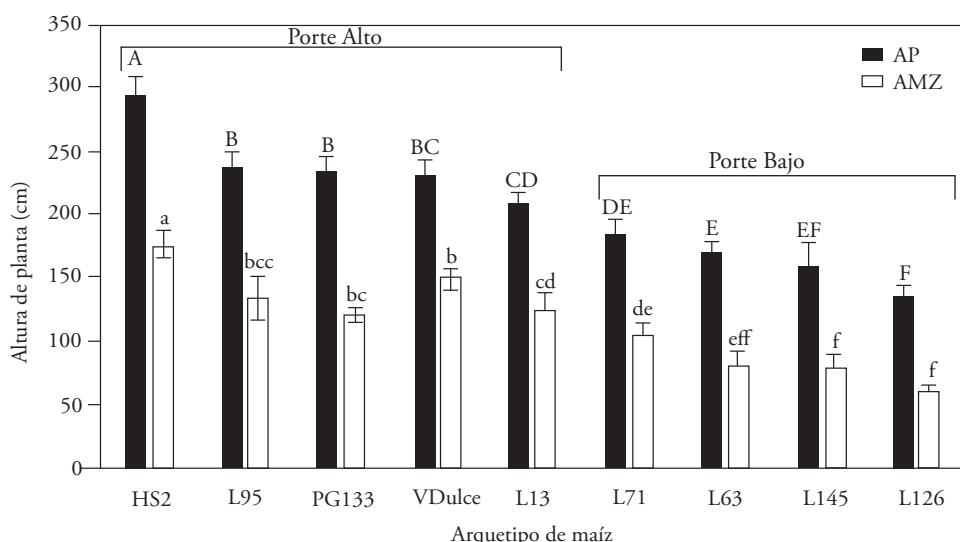


Figura 1. Alturas de mazorca (AMZ) y de planta (AP) de nueve arquetipos de maíz, en promedio de dos densidades de población (62 500 y 125 000 plantas ha^{-1}).

Medias con letras mayúsculas distintas indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) para altura de planta. Medias con letras minúsculas distintas indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) para altura de mazorca.

Figure 1. Ear height (AMZ) and plant height (AP) of nine maize ideotypes, averaged in two population densities (62 500 and 125 000 plants ha^{-1}).

Means with different capital letters indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$) in plant height. Means with different lowercase letters indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$) for ear height.

una diferencia de 158 cm de altura de planta entre ambos.

Tamaño y orientación de la hoja

El factor arquetipo (A) ejerció influencia significativa ($p \leq 0.05$) en las dos variables de morfología de la hoja (ángulo de inserción y en la orientación de la hoja VOH). El factor densidad (D) sólo afectó ($p \leq 0.05$) VOH, pero no el ángulo de inserción (Cuadro 2); el efecto sobre VOH se atribuye al agrupamiento de las hojas en las condiciones de alta densidad. En contraste, Gou *et al.* (2017) reportaron en sus genotipos de maíz que el aumento de la densidad de población de 4.5 a 10.5 plantas m^{-2} ejerció efecto significativo en el ángulo de inserción de las hojas del dosel.

Los ángulos de inserción promedio entre arquetipos (Cuadro 2) fluctuaron entre 8 y 29°, y así fue posible identificar dos grupos de arquetipos: 1) con ángulos de inserción menores de 20° (L63, L126, L145 y PG133), cuyas hojas eran visiblemente erectas, y 2) con ángulos mayores de 20° (L13, L71, L95, VDulce y el híbrido HS2), que desarrollaron hojas

The plant density factor (D) only affected ($p \leq 0.05$) LOV, but not the insertion angle (Table 2); the effect on LOV is attributed to leaves overcrowding under conditions of high density. In contrast, Gou *et al.* (2017) reported in their studied maize genotypes that the increase in population density from 4.5 to 10.5 plants m^{-2} did have a significant effect on the insertion angle of leaves in the canopy.

The average insertion leaf angle ranged from 8 and 29° (Table 2) among ideotypes, so that it allowed identifying two groups of maize ideotypes: those with insertion angles of less than 20° (L63, L126, L145, and PG133) with visibly erect leaves, and ideotypes with leaf angles higher than 20° (L13, L71, L95, Var. Dulce and the HS2 hybrid), which developed more horizontal leaves. Regarding the leaf orientation value (LOV), ideotypes of erect leaves had values higher than 50, while LOV ranged from 22 to 45 in the ideotypes with horizontal leaves. Since maize leaves change their hanging point (LOV) as the population density is increased, without changing their insertion angles, it is convenient to use LOV as a selection criterion for maize leaf architecture breeding, as recommended by Pepper *et al.* (1977).

Cuadro 2. Medias de ángulo y de orientación de las hojas de nueve arquetipos de maíz crecidos en dos densidades de población (62 500 y 125 000 plantas ha^{-1}).

Tabla 2. Leaf angles and orientation mean values of nine maize ideotypes grown in two population densities (62 500 and 125 000 plants ha^{-1}).

Arquetipo	Ángulo de inserción de la hoja			Valor de orientación de la hoja (LOV)		
	DB	DA	Media de Arquetipos	DB	DA	Media de Arquetipos
L13	25.6	32.8	29.2 A	36.8	53.7	45.2 C
L63	8.0	8.8	08.4 D	81.8	81.1	81.5 A
L71	30.8	24.6	27.7 AB	24.2	42.3	33.3 DE
L95	23.7	20.1	21.9 BC	21.8	23.6	22.7 E
L126	16.0	14.3	15.2 CD	72.0	75.4	73.7 AB
L145	18.3	12.0	15.2 CD	66.0	75.0	70.5 B
VDulce	26.1	27.2	26.7 AB	26.0	36.9	31.4 DE
HS2	25.3	29.9	27.6 AB	27.1	28.6	27.8 DE
PG133	13.4	14.9	14.2 D	53.3	48.0	50.7 C
Media de DP	20.8 X	20.5 X		45.4 Y	51.6 X	

Medias con distintas letras mayúsculas (A-E) indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) entre arquetipos (en promedio de densidades). Medias con distintas letras mayúsculas (X-Y) indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) entre densidades (en promedio de arquetipos). DB: Densidad baja; DA: Densidad alta; DP: Densidad de población ♦ Means with different capital letters (A-E) indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$) between ideotypes (averaged over densities). Means with different capital letters (X-Y) indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$) between densities (averaged over ideotypes).

más horizontales. Los arquetipos de hojas erectas tuvieron VOH promedios por arquetipo mayores de 50, mientras que los VOH de los arquetipos con hojas más horizontales fluctuaron entre 22 y 45. Dado que al aumentar la densidad de población en maíz se modifica su orientación (VOH) y no su ángulo de inserción, es conveniente usar VOH como criterio de selección para el mejoramiento genético, como lo recomendaron Pepper *et al.* (1977).

Características fisiológicas

Los resultados indican que las tres variables fisiológicas medidas (tasa instantánea de fotosíntesis A, índice de área foliar IAF, y radiación fotosintéticamente activa interceptada RFAI) fueron influenciadas ($p \leq 0.05$) por el arquetipo, mientras que la densidad de población (D) afectó solo al IAF, y la interacción D × A tuvo un efecto significativo en IAF y a RFAI (Cuadro 3). La comparación entre arquetipos mostró que la tasa A osciló de 33.4 a 42.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, valores que concuerdan con Liu *et al.* (2012), quienes reportaron tasas de 23 a 33 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en maíz, y con Yan *et al.* (2017) quienes observaron tasas en maíz de 34 a 36.85 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Al respecto, Richards (2000) considera que mediante mejoramiento genético se ha incrementado el período de capacidad fotosintética debido a un mayor ciclo de crecimiento, porque una fotosíntesis más alta por el dosel es esencial para aumentar el rendimiento. Si bien la variación entre arquetipos es aprovechable, Zhu *et al.* (2012) señalan que el mejoramiento de maíz por medio de la selección de características morfológicas ha contribuido al aumento del rendimiento y a la resistencia a condiciones adversas como sequía y altas densidades de siembra, sin que ello se haya reflejado en incremento de la tasa fotosintética por unidad de área. Es decir, aún está pendiente la mejora de cultivos vía una tasa fotosintética mejor.

La manipulación de la densidad de siembra es una de las prácticas con impacto mayor en el IAF y por consiguiente en la intercepción de la radiación (Westgate *et al.*, 2004). Al respecto, el IAF promedio entre arquetipos varió de 2.3 a 4.1, donde los de porte alto (Var. Dulce y los híbridos HS2 y LPG133) alcanzaron los mayores IAF; cabe destacar que la línea endogámica de porte bajo L145 alcanzó un IAF similar al de los tres arquetipos anteriores.

Physiological characteristics

The results obtained indicate that the three physiological variables measured (instantaneous rate of photosynthesis A, leaf area index LAI, and photosynthetically active radiation intercepted PARI) were influenced ($p \leq 0.05$) by the ideotype, while the population density (D) affected only LAI, and the D × A interaction significantly affected LAI and PARI (Table 3). The comparison between ideotypes revealed that A ranged from 33.4 to 42.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, values that agree with Liu *et al.* (2012) who reported rates of 23 to 33 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in maize, and with Yan *et al.* (2017) who observed rates from 34 to 36.85 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ in maize.

In that regard, Richards (2000) proposed that genetic improvement has increased the period of photosynthetic capacity due to longer growth cycles, since greater photosynthesis by the canopy is essential to increase yield. According to Zhu *et al.* (2012), although variation between ideotypes can be taken advantage of, they point out that maize breeding through the selection of morphological characteristics has contributed to the increase in yield and resistance to adverse conditions such as drought and high sowing densities, without this reflecting in an increase of the photosynthetic rate per area unit. Thus, crop improvement by enhancing photosynthetic rates is still pending.

Manipulation of plant density is one of the practices with the most significant impact on the LAI and, therefore, on radiation interception (Westgate *et al.*, 2004). Concerning this, the average LAI varied between ideotypes from 2.3 to 4.1, where the tallest ideotypes (Var. Dulce, and hybrids HS2 and LPG133) reached the highest LAI; however, it should be highlighted that a low-bearing inbred line (L145) reached a LAI value close to the three ideotypes quoted above.

Results showed small variation for PARI among ideotypes, since most of them intercepted about 90% of PAR, and only the inbred lines L13 and L63 showed a low percentage of interception (Table 3). The ideotypes with higher LAI also had higher PARI, which is consistent with Xue *et al.* (2016) who found that higher LAI is associated with higher radiation interception.

Cuadro 3. Desempeño fisiológico de nueve arquetipos de maíz crecidos en dos densidades de población (62 500 y 125 000 plantas ha⁻¹).

Table 3. Physiological performance of nine maize ideotypes grown in two population densities (62 500 and 125 000 plants ha⁻¹).

Arquetipo	A ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)			IAF ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$)		
	DB	DA	Media de arquetipos	DB	DA	Media de arquetipos
L13	34.3	32.4	33.4 B-C	1.7 i	2.9 d-g	2.3 D
L63	36.2	30.4	33.2 C	2.7 f-g	3.4 d-e	3.0 C-D
L71	39.6	39.9	39.8 A-C	2.4 g-i	3.6 c-d	3.0 C-D
L95	41.3	39.9	40.5 A	2.0 h-i	2.8 e-g	2.4 D
L126	42.7	43.2	42.9 A	2.5 g-h	2.9 d-g	2.7 D-E
L145	41.5	38.1	39.8 A-C	3.3 d-f	4.2 b-c	3.7 A-B
VDulce	38.5	40.0	39.2 A-C	2.3 g-i	4.5 b	3.4 B-C
HS2	36.6	41.4	38.9 A-C	2.6 f-h	5.3 a	4.0 A
PG133	40.9	38.6	39.7 A-C	3.5 d-e	4.6 a-b	4.1 A
Media de DP	39.02 X	38.19 X		2.6 Y	3.8 X	
Arquetipo	RFAI (%)					
	DB	DA	Media de arquetipos			
L13	59.6 e	88.9 a-d	74.2 B			
L63	52.8 e	81.3 d	67.1 B			
L71	82.4 c-d	96.2 a-b	89.3 A			
L95	86.0 a-d	92.5 a-d	89.2 A			
L126	54.5 e	82.1 c-d	68.3 B			
L145	93.3 a-d	93.8 a-d	93.6 A			
VDulce	85.7 b-d	95.5 a-b	90.6 A			
HS2	93.4 a-d	98.1 a	95.8 A			
PG133	88.1 a-d	96.3 a-b	92.2 A			
Media de DP	77.3 X	91.6 X				

Medias con distintas letras mayúsculas de inicio del alfabeto (A-E) indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) entre arquetipos (en promedio de dos densidades). Medias con distintas letras mayúsculas del final (X-Y) indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) entre densidades de población (en promedio de arquetipos). Medias con distintas letras minúsculas (a-e) indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) entre las combinaciones de la interacción de los factores Densidad de Población y Arquetipo (D×A); DB: Densidad baja; DA: Densidad alta. A: Tasa fotosintética instantánea de mediodía ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); IAF: Índice de área foliar ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$); RFAI: Radiación fotosintéticamente activa interceptada (%). DP: Densidad de población ♦ Means with different capital letters of the beginning of the alphabet (A-E) indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$) between ideotypes (on average of two densities). Means with different capital letters at the end (X-Y) indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$) between population densities (on average of ideotypes). Means with different lowercase letters (a-e) indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$) between the combinations of the interaction of the Population Density x Ideotype (D×A) factors. DB = Low plant population density; DA = High plant population density. A = Instant photosynthetic rate at noon ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); LAI = Leaf area index ($\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$); PARI = photosynthetically active radiation intercepted (%). PD = Plant population density. Media de arquetipos = Ideotype average; Media de DP = Plant densities average.

Los resultados mostraron poca variación para RFAI entre arquetipos, porque la mayoría de ellos interceptaron cerca de 90% de la RFA, y sólo las líneas endogámicas L13 y L63 mostraron un porcentaje bajo de intercepción (Cuadro 3). Los arquetipos con

Grain yield and yield components

The increase in population density caused a decrease in the grain weight per ear and in prolificacy. Nonetheless, the overall effect of the increase in

IAF mayor tuvieron también RFAI más alto, lo cual concuerda con Xue *et al.* (2016) quienes encontraron que un IAF más elevado se asocia con una intercepción mayor de la radiación.

Rendimiento de grano y componentes del rendimiento

El aumento en la densidad de población disminuyó el peso de grano por mazorca y de la prolificidad. Sin embargo, el efecto global del aumento de la densidad produjo un incremento en el rendimiento final de grano (Figura 2). Lo anterior concuerda con lo reportado por Xu *et al.* (2017), quienes afirmaron que el aumento en rendimiento de grano en altas densidades de población se debe al incremento en el número de mazorcas por superficie, y no es afectado por el decremento de la prolificidad. El rendimiento de grano está determinado de forma principal por el número de granos por planta y por el peso individual de grano, los cuales son altamente influenciados por el aumento en la densidad de siembra (Shi *et al.*, 2016) y por la prolificidad que es la capacidad del maíz para producir más de una mazorca en la misma planta (Tinca *et al.*, 2015).

density produced an increase in the final grain yield (Figure 2). Similar results were reported by Xu *et al.* (2017) who claim that the increase in grain yield at high population densities is due to the increase in the number of ears per surface, and is not affected by the decrease in prolificacy. Grain yield is primarily determined by the number of grains per plant and by the size (weight) of individual grains, characteristics which are highly influenced by the increase in plant density (Shi *et al.*, 2016) and by the prolificacy which is the ability of maize to produce more than one ear on the same plant (Tinca *et al.*, 2015).

When considering yield components, results showed that the ideotypes that had a higher final grain yield (hybrids LPG133 and HS2) also had the highest rates of prolificacy and higher grain weight per ear, at both population densities (Table 4).

The statistical analyses showed that both population densities and ideotypes had a significant effect on prolificacy; however, in the variables grain weight per ear and grain yield, despite having vast differences between high and low density in several ideotypes, only the effect of the ideotype factor (A) had a highly significant effect ($p \leq 0.01$). This effect is mainly attributed to the wide variation (38 %) that the data sampled show (Figure 2).

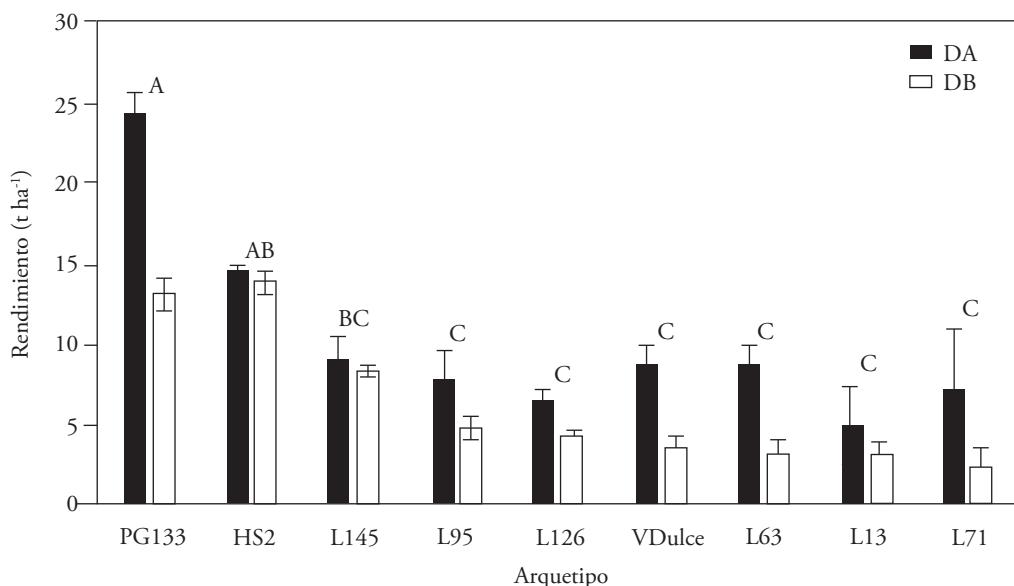


Figura 2. Rendimiento ($t \text{ ha}^{-1}$) de nueve arquetipos de maíz cultivados en densidad baja (DB, 62,500 plantas ha^{-1}) y densidad alta (DA, 125,500 plantas ha^{-1}).

Figure 2. Grain yield ($t \text{ ha}^{-1}$) of nine maize ideotypes grown in low density (DB, 62 500 plants ha^{-1}) and high density (DA, 125 500 plants ha^{-1}).

Al considerar los componentes del rendimiento, se detectó que los arquetipos que tuvieron un rendimiento final mayor de grano (los híbridos LPG133 y HS2) tuvieron también los índices más altos de prolificidad y peso mayor de grano por mazorca, en ambas densidades de población (Cuadro 4).

Los análisis estadísticos demostraron que las densidades de población y los arquetipos tuvieron efecto significativo en la prolificidad. Sin embargo, en las variables peso de grano por mazorca y rendimiento de grano, a pesar de haber amplias diferencias entre la densidad alta y baja en varios arquetipos, sólo el efecto del factor arquetipo (A) tuvo un efecto altamente significativo ($p \leq 0.01$); esto se atribuye principalmente a la variación amplia (38%) que presentaron los datos registrados en el muestreo (Figura 2).

CONCLUSIONES

El aumento de la densidad de población de 62 500 a 125 000 plantas ha^{-1} redujo el grado de cuelgue (inclinación) de las hojas y aumentó el índice de área foliar, la radiación interceptada y los componentes del rendimiento. El aumento del rendimiento de grano, asociado con un número mayor de plantas por superficie, se debió principalmente al aumento del área foliar; pero, no hubo ganancia en la tasa fotosintética unitaria al aumentar D.

CONCLUSIONS

The increase in population density from 62 500 to 125 000 plants ha^{-1} reduced the hanging degree (inclination) of leaves and increased the leaf area index, as well as the intercepted radiation and the yield components. The increase in grain yield, associated with a higher number of plants per surface area, was mainly due to the increase in leaf area index; instead, there was no gain in the photosynthetic rate when increasing plant population density.

The ideotypes that presented adaptation (tolerance) to the high population density were the hybrids HS2 and PG133, especially PG133, the Dulce variety, and two inbred lines, L95 and L145. Their performance was a result of high leaf area indices (except L95), which is why they could intercept a high proportion of the radiation received, produce more grains per ear and per surface, and form larger grains (except L95). The superior performance of the hybrids HS2 and PG133, compared to the other ideotypes, is explained mainly by heterosis. The inbred lines L95 and L145, without having heterosis, demonstrated high physiological efficiency in LAI, A, and PARI, as well as adequate prolificacy, thus demonstrating potential as parental lines of new, improved maize varieties.

—End of the English version—

Cuadro 4. Desempeño agronómico de nueve arquetipos de maíz crecidos en dos densidades de población (62 500 y 125 000 plantas ha^{-1}).

Table 4. Agronomic performance of nine maize ideotypes grown in two population densities (62 500 and 125 000 plants ha^{-1}).

Arquetipo	Prolificidad		Media de arquetipos	Peso de grano por mazorca (g)		
	Densidad baja	Densidad alta		Densidad baja	Densidad alta	Media de arquetipos
L13	1.5	1.3	1.36 CD	25.0	40.4	32.7 C
L63	1.4	1.3	1.32 DE	25.2	70.3	47.7 C
L71	1.7	1.4	1.52 BC	19.2	57.4	38.3 C
L95	1.5	1.2	1.32 DE	38.4	62.9	50.6 C
L126	1.4	1.1	1.26 DE	33.5	51.3	42.4 C
L145	1.6	1.2	1.40 CD	67.1	72.7	69.9 BC
VDulce	1.5	1.3	1.38 CD	27.8	71.4	49.6 C
HS2	1.7	1.4	1.57 B	111.3	117.5	114.4 AB
PG133	1.9	1.5	1.73 A	105.1	196.2	150.6 A
Media de DP	1.6 X	1.3 Y		111.4 X	86.2 X	

Medias con distintas letras indican diferencias significativas (Tukey; $p \leq 0.05$) ♦ Means with different letters indicate significant differences (Tukey; $p \leq 0.05$).

Los arquetipos con adaptación (tolerancia) a la densidad alta de población fueron los híbridos HS2 y PG133, en especial PG133, la variedad Dulce y dos líneas endogámicas L95 y L145, cuyo desempeño se debió a sus índices de área foliar elevados (excepto L95), por lo cual pudieron interceptar una proporción alta de la radiación recibida, producir mayor cantidad de granos por mazorca y por superficie, y formar granos más grandes (excepto L95). El desempeño superior de los híbridos HS2 y PG133 se explica por la heterosis. Las líneas endogámicas L95 y L145, sin tener heterosis, demostraron poseer alta eficiencia fisiológica en IAF, A y RFAI, así como una prolificidad adecuada, con lo cual demuestran potencial como líneas progenitoras de nuevas variedades mejoradas de maíz.

LITERATURA CITADA

- Andrivon, D., C. Giorgetti, A. Baranger, A. Calonnec, P. Cartolaro, R. Faivre, S. Guyader, P.-E. Lauri, F. Lescourret, and L. Parisi. 2013. Defining and designing plant architectural ideotypes to control epidemics? *Eur. J. Plant Pathol.* 135: 611-617.
- Di Renzo, J., F. Casanoves, M. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, y C. Robledo. 2008. InfoStat software estadístico, versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Eastin J.D., J. H. Hultquist, and C. Y. Sullivan. 1972. Physiologic maturity in grain sorghum. *Crop Sci.* 13: 175-178. doi:10.2135/cropsci1973.0011183X001300020008x
- FAO-AMIS (Food and Agriculture Organization, Agricultural Management Information System Statistics). 2018. World Total Cereals at a glance. <http://statistics.amis-outlook.org/data/index.html>. (Consulta: febrero 2018).
- FAO (Food and Agriculture Organization). 2015. Perspectivas por sectores principales. Producción de cultivos. <http://www.fao.org/tempref/docrep/fao/004/y3557s/y3557s04.pdf>. (Consulta: noviembre 2017).
- Gou, L., J. Xue, B. Qi, B. Ma, and W. Zhang. 2017. Morphological variation of maize cultivars in response to elevated plant densities. *Agron. J.* 109: 1443-1453.
- Huang, S., Y. Gao, Y. Li, L. Xu, H. Tao, and P. Wang. 2017. Influence of plant architecture on maize physiology and yield in the Heilonggang River valley. *The Crop J.* 5: 52-62.
- IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources, CI-MMYT). 1991. Descriptors for Maize. https://archiveecpgr.cgiar.org/fileadmin/bioversity/publications/pdfs/104_Descriptors_for_maize.Descriptores_para_maiz.Descripteurs_pour_le_mais-cache=1415188810.pdf. (Consulta: noviembre 2016)
- Ku, L., W. Zhao, J. Zhang, L. Wu, C. Wang, P. Wang, W. Zhang, and Y. Chen. 2010. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize (*Zea mays* L.). *Theor. Appl. Gen.* 121: 951-959.
- Laurila, H. A., P. Mäkelä, J. Kleemola, and J. Peltonen. 2012. A comparative ideotype, yield component and cultivation value analysis for spring wheat adaptation in Finland. *Agric. Food Sci.* 21: 384-408.
- Li, X., Z. Zhou, J. Ding, Y. Wu, B. Zhou, R. Wang, J. Ma, S. Wang, X. Zhang, and Z. Xia. 2016. Combined linkage and association mapping reveals QTL and candidate genes for plant and ear height in maize. *Front. Plant Sci.* 7: 833.
- Liu, T., F. Song, S. Liu, and X. Zhu. 2011. Canopy structure, light interception, and photosynthetic characteristics under different narrow-wide planting patterns in maize at silking stage. *Spanish J. Agric. Res.* 9: 1249-1261.
- Liu, T., F. Song, S. Liu, and X. Zhu. 2012. Light interception and radiation use efficiency response to narrow-wide row planting patterns in maize. *Austr. J. Crop Sci.* 6: 506.
- Long, S. P., A. Marshall-Colon, and X.-G. Zhu. 2015. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential. *Cell* 161: 56-66.
- Martre, P., B. Quilot-Turion, D. Luquet, M.-M. O.-S. Memmah, K. Chenu, and P. Debaeke. 2015. Model-Assisted Phenotyping and Ideotype Design. *Crop Physiology* (Second Edition). Elsevier. pp: 349-373.
- Mock, J., and R. Pearce. 1975. An ideotype of maize. *Euphytica* 24: 613-623.
- Njoka, E., M. Muraya, and M. Okumu. 2005. Plant density and thinning regime effect on maize (*Zea mays*) grain and fodder yield. *Australian J. Exp. Agric.* 44: 1215-1219.
- Pepper, G., R. Pearce, and J. Mock. 1977. Leaf orientation and yield of maize. *Crop Sci.* 17: 883-886.
- Richards, R. 2000. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J. Exp. Bot.* 51: 447-458.
- Rötter, R., F. Tao, J. Höhn, and T. Palosuo. 2015. Use of crop simulation modelling to aid ideotype design of future cereal cultivars. *J. Exp. Bot.* 66: 3463-3476.
- Sharma, D., G. S. Sanghera, P. Sahu, P. Sahu, M. Parikh, B. Sharma, P. Chaudhari, and B. K. Jena. 2013. Tailoring rice plants for sustainable yield through ideotype breeding and physiological interventions. *Afr. J. Agric. Res.* 8: 5004-5019.
- Sher, A., A. Khan, L. Cai, M. Ahmad, and U. Asharf. 2017. Response of maize grown under high plant density; Performance, issues and management. A critical review. *Adv. Crop Sci. Tech.* 5: 2.
- SNICS (Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas). 2014. Guía Técnica para la Descripción Varietal de Maíz (*Zea mays* L.). <http://snics.sagarpa.gob.mx/dov/Documents/GUIAS/Maiz.pdf>. (Consulta: octubre 2016)
- Stewart, D., C. Costa, L. Dwyer, D. Smith, R. Hamilton, and B. Ma. 2003. Canopy structure, light interception, and photosynthesis in maize. *Agron. J.* 95: 1465-1474.
- Tinca, E., I. Has, and A. Copădean. 2015. Prolificacy study of maize (*Zea mays* L.) inbred lines and hybrids on ARDS-Turda. *Bulletin of the University of Agricultural Sciences & Veterinary Medicine Cluj-Napoca. Agriculture* 72: 547-550.
- Truong, S. K., R. F. McCormick, W. L. Rooney, and J. E. Mullet. 2015. Harnessing genetic variation in leaf angle to increase productivity of sorghum bicolor. *Genetics* 201: 1229-1238.
- Westgate, M. E., M. E. Otegui, and F. H. Andrade. 2004. Physiology of the corn plant. In: Smith, C. W., J. Betrán, and R. A. Runge (eds). *Corn: Origin, History, Technology and Production*. John Wiley & Sons. pp: 235-271.

- Xu, W., C. Liu, K. Wang, R. Xie, B. Ming, Y. Wang, G. Zhang, G. Liu, R. Zhao, and P. Fan. 2017. Adjusting maize plant density to different climatic conditions across a large longitudinal distance in China. *Field Crops Res.* 212: 126-134.
- Xue, J., L. Gou, Y. Zhao, M. Yao, H. Yao, J. Tian, and W. Zhang. 2016. Effects of light intensity within the canopy on maize lodging. *Field Crops Res.* 188: 133-141.
- Yan, P., J. Pan, W. Zhang, J. Shi, X. Chen, and Z. Cui. 2017. A high plant density reduces the ability of maize to use soil nitrogen. *PloS One* 12: 1-12.
- Zhou, Z., C. Zhang, Y. Zhou, Z. Hao, Z. Wang, X. Zeng, H. Di, M. Li, D. Zhang, and H. Yong. 2016. Genetic dissection of maize plant architecture with an ultra-high density bin map based on recombinant inbred lines. *BMC Genomics* 17: 178.
- Zhu, X.-G., Q. Song and D. R. Ort. 2012. Elements of a dynamic systems model of canopy photosynthesis. *Current Opinion Plant Biol.* 15: 237-244.