



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS**

Campo Experimental Villarino C.C. N° 14  
S2125ZAA | Zavalla | Santa Fe | Argentina  
Tel/Fax: +54 0341 497-0080  
www.fcagr.unr.edu.ar  
agro@unr.edu.ar



**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**

**EVALUACIÓN DE LOS COMPONENTES DE VARIANCIAS GENÉTICAS  
ASOCIADOS AL EFECTO DEL GOLPE DE CALOR EN CRUZAMIENTO  
DIALÉLICO DE UN GRUPO DE LÍNEAS DE MAÍZ**

**JORGE DAMIAN PARRADO**

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER EN GENÉTICA VEGETAL**

**DIRECTOR: Ing. Agr. MSc. Roberto Lorea**

**CO- DIRECTOR: Ing. Agr. Mg. Francisco Canteros**

**ASESOR: Ing. Agr. MSc. Lía Belén Olmedo Pico**

**AÑO: 2019**



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS**  
Campo Experimental Villarino C.C. N° 14  
S2125ZAA | Zavalla | Santa Fe | Argentina  
Tel/Fax: +54 0341 497-0080  
www.fcagr.unr.edu.ar  
agro@unr.edu.ar

**EVALUACIÓN DE LOS COMPONENTES DE VARIANCA GENÉTICA  
ASOCIADOS AL EFECTO DEL GOLPE DE CALOR EN CRUZAMIENTO  
DIALÉLICO DE UN GRUPO DE LÍNEAS DE MAÍZ**

JORGE DAMIAN PARRADO

Ingeniero Agrónomo – Universidad Nacional de Tucumán

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Magister en \_\_\_\_\_, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en \_\_\_\_\_, durante el período comprendido entre \_\_\_\_\_, bajo la dirección de\_\_\_\_\_.

Nombre y firma del Maestrando

Nombre y firma del Director

Nombre y firma del Co – Director

Defendida: .....de 20\_\_.

## **Publicaciones y Presentaciones a Congresos**

- 2016. **Efecto del estrés por alta temperatura en el período crítico de híbridos experimentales.** Parrado J.D.; Lorea R.D.; Canteros, F.H. y Olmedo Pico L.B. XXXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. 13 al 16 de noviembre. Corrientes. Argentina.
- 2017. **Estudio de la aptitud combinatoria general y específica para el rendimiento de grano en 6 líneas de maíz (*Zea mays* L.).** Parrado J.D., F.H. Canteros, R.D. Lorea. XLVI Congreso Argentino de Genética. IV Jornada regional NOA. 1 al 4 de octubre de 2017. Centro de Integración Ciudadana: San Fernando del Valle de Catamarca. Catamarca. Argentina.

## Índice

Publicaciones y Presentaciones a Congresos .....	i
Índice general .....	ii
Índice de tablas .....	iv
Índice de figuras .....	vi
Abreviaturas y Símbolos .....	xii
Resumen .....	ix
Abstract .....	xi
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Revisión de antecedentes .....	1
1.1.1 Producción de maíz: requerimientos y restricciones .....	1
1.1.2 Temperaturas supra-óptimas: su efecto sobre la determinación del rendimiento en grano de maíz .....	2
1.1.3 Mejoramiento de maíz para ambientes proclives a temperaturas supra-óptimas ...	4
1.2 Hipótesis .....	6
1.3 Objetivos .....	7
1.3.1 Objetivo General.....	7
1.3.2 Objetivos Específicos .....	7
<b>Capítulo 2. Materiales y métodos .....</b>	<b>8</b>
2.1 Diseño experimental y tratamientos .....	8
2.2 Mediciones .....	11
2.2.1 Rendimiento y componentes de rendimiento .....	11
2.2.1.1 Rendimiento en grano .....	11
2.2.1.2 Número de grano.....	11
2.2.1.3 Peso de grano .....	11
2.2.1.4 Prolificidad .....	11
2.2.1.5 Diámetro de espiga.....	11
2.2.1.6 Largo de espiga .....	11
2.2.2 Componentes Ecofisiológicos de rendimiento .....	11
2.2.2.1 Radiación fotosintéticamente activa .....	11
2.2.2.2 RFA interceptada por el cultivo.....	11
2.2.2.3 Biomasa .....	12
2.2.2.4 Tasa de crecimiento del cultivo .....	12
2.2.2.5 Uso aparente de reservas.....	12
2.2.2.6 Eficiencia en el uso de la radiación.....	13
2.2.2.7 Índice de Cosecha .....	13
2.2.3 Indicadores de estatus .....	13
2.2.3.1 Índice de verdor .....	13
2.2.3.2 Acartuchamiento de hojas .....	13
2.2.3.3 Temperatura foliar.....	14
2.2.3.4 Panojas vanas.....	14
2.2.4 Variables Fenológicas .....	14
2.2.4.1 Floración Masculina y femenina.....	14
2.2.4.2 Intervalo antesis – floración femenina .....	15
2.2.4.3 Madurez Fisiológica.....	15
2.3 Análisis estadísticos .....	15

<b>Capítulo 3. Resultados .....</b>	<b>19</b>
3.1 Rendimiento y componentes de rendimiento.....	20
3.1.1 Rendimiento en grano .....	20
3.1.2 Número de grano .....	24
3.1.3 Peso de grano .....	24
3.1.4 Prolificidad.....	24
3.1.5 Diámetro de espiga.....	25
3.1.6 Largo de espiga.....	25
3.2 Componentes Ecofisiológicos de rendimiento.....	25
3.2.1 RFA interceptada por el cultivo en periodo crítico .....	25
3.2.2 Biomasa.....	26
3.2.3 Tasa de crecimiento del cultivo .....	29
3.2.4 Uso aparente de reservas.....	32
3.2.5 Eficiencia en el uso de la radiación .....	32
3.2.6 Índice de Cosecha.....	32
3.3 Indicadores de estatus .....	33
3.3.1 Índice de verdor.....	33
3.3.2 Temperatura foliar .....	36
3.3.3 Acartuchamiento de hojas.....	37
3.3.4 Panojas vanas.....	37
3.4 Variables Fenológicas .....	37
3.4.1 Floración Masculina y femenina .....	37
3.4.2 Intervalo antesis – floración femenina .....	38
3.4.3 Madurez Fisiológica.....	42
3.5 Índice de susceptibilidad y plasticidad fenotípica .....	42
3.6 Asociaciones entre caracteres .....	45
3.6.1 En Híbridos .....	45
3.6.2 En Líneas .....	47
3.7 Análisis de componentes principales .....	47
3.7.1 En Híbridos .....	47
3.7.2 En Líneas .....	48
3.8 Control genético de los caracteres evaluados .....	51
3.8.1 Aptitud combinatoria gral y específica en ambiente térmico estresado .....	51
3.8.2 Aptitud combinatoria gral y específica en ambiente térmico control.....	57
 <b>Capítulo 4. Discusión .....</b>	 <b>63</b>
4.1 Rendimiento y sus componentes .....	64
4.2 Captura de luz y producción de biomasa .....	66
4.3 Capacidad fotosintética e índice de cosecha .....	67
4.4 Índice de verdor, temperatura foliar y acartuchamiento .....	69
4.5 Variables fenológicas .....	70
4.6 Índice de susceptibilidad y plasticidad fenotípica .....	71
4.7 Asociaciones entre caracteres .....	73
4.8 Control genético de los caracteres .....	77
 <b>Capítulo 5. Conclusiones.....</b>	 <b>83</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>86</b>
<b>Anexos .....</b>	<b>93</b>
<b>Anexo 1 .....</b>	<b>93</b>

## Índice de tablas

Tabla 1. Genotipos utilizados en el experimento y esquema del cruzamiento dialélico. L: líneas, HS: híbridos simples .....	9
Tabla 2. Rendimiento en grano y sus componentes numéricos para 15 híbridos de maíz.....	22
Tabla 3. Rendimiento en grano y sus componentes numéricos para 6 líneas de maíz .....	23
Tabla 4. Intercepción de radiación solar fotosintéticamente activa por el cultivo y biomasa aérea para 15 híbridos de maíz ..	27
Tabla 5. Intercepción de radiación solar fotosintéticamente activa por el cultivo y biomasa aérea para 6 líneas de maíz .....	28
Tabla 6. Tasa de crecimiento del cultivo, uso aparente de reservas, eficiencia de uso de la radiación solar e índice de cosecha para 15 híbridos de maíz .....	28
Tabla 7. Tasa de crecimiento del cultivo, uso aparente de reservas, eficiencia de uso de la radiación solar e índice de cosecha para 6 líneas de maíz .....	28
Tabla 8. Índice de verdor medido con SPAD y temperatura foliar para 15 híbridos de maíz.	34
Tabla 9. Índice de verdor medido con SPAD y temperatura foliar para 6 líneas de maíz .....	35
Tabla 10. Análisis de Kruskal Wallis para acartuchamiento de hojas en 15 híbridos de maíz en tratamiento control y estrés .....	36
Tabla 11. Análisis de Kruskal Wallis para acartuchamiento de hojas en 6 líneas de maíz en tratamiento control y estrés .....	37
Tabla 12. Variables fenológicas para 15 híbridos de maíz .....	39
Tabla 13. Variables fenológicas para 6 líneas de maíz .....	40
Tabla 14. Unidades térmicas de emergencia a floración para 15 híbridos de maíz para tratamientos control y estrés térmico .....	41
Tabla 15. Correlaciones entre HSI, rendimiento bajo estrés y rendimiento bajo control. Los datos corresponden a los 15 híbridos. ....	42
Tabla 16. Valores de índice de susceptibilidad al calor y porcentaje de disminución de rendimiento bajo estrés para 15 híbridos de maíz .....	43
Tabla 17. Correlaciones entre HSI, rendimiento bajo estrés y rendimiento bajo control. Los datos corresponden a las 6 líneas endocriadas .....	43

Tabla 18. Valores de índice de susceptibilidad al calor y porcentaje de disminución de rendimiento bajo estrés para 6 líneas endocriadas de maíz .....	44
Tabla 19. Correlaciones fenotípicas, genéticas y ambientales ( $r_f$ , $r_g$ y $r_a$ ) en ambiente control y estresado entre rendimiento y algunos caracteres para 15 híbridos y 6 líneas de maíz .....	46
Tabla 20. Estimativas de los cuadrados medios de aptitud combinatoria general (ACG), aptitud combinatoria específica (ACE) y del error, y media de los cuadrados de los efectos para algunos caracteres de maíz bajo estrés, de acuerdo al Método 4, Modelo 1, de Griffing	52
Tabla 21. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general ( $\hat{G}_i$ ) para caracteres en seis líneas de maíz bajo estrés y desviaciones estándar (DP) de los efectos de los padres.....	53
Tabla 22. Estimación de los efectos de la aptitud combinatoria específica ( $S_{ii}$ y $S_{ij}$ ) de híbridos bajo estrés para caracteres de maíz y desviaciones estándar (DP) de los efectos de dos F1 con y sin parental común y entre dos parentales .....	56
Tabla 23. Estimativas de los cuadrados medios de aptitud combinatoria general (ACG), aptitud combinatoria específica (ACE) y del error, y media de los cuadrados de los efectos para algunos caracteres de maíz sin estrés, de acuerdo al Método 4, Modelo 1, de Griffing ..	58
Tabla 24. Estimación de los efectos de aptitud combinatoria general ( $\hat{G}_i$ ) para caracteres en seis líneas de maíz sin estrés y desviaciones estándar (DP) de los efectos de los padres .....	59
Tabla 25. Estimación de los efectos de la aptitud combinatoria específica ( $S_{ii}$ y $S_{ij}$ ) sin estrés para caracteres de maíz y desviaciones estándar (DP) de los efectos de dos F1 con y sin parental común y entre dos parentales .....	61
Tabla 26: Resumen de valores IRg para cada carácter bajo estrés y sin estrés .....	62

## Índice de figuras

Figura 1. Acartuchamiento de hojas en maíz. Las fotos muestran escalas de 1, 2, 3, 4, 5. ....	13
Figura 2. Temperaturas máximas diarias en ambiente estresado (rojo) y control (azul), precipitaciones (celeste), DPV (gris) y radiación fotosintéticamente activa diaria (amarillo) para promedio de 15 híbridos de maíz. S: fecha de siembra; VE: fecha de emergencia; R1: floración femenina; MF: fecha de madurez fisiológica. ....	19
Figura 3. Temperaturas máximas diarias en ambiente estresado (rojo) y control (azul), precipitaciones (celeste), DPV (gris) y radiación fotosintéticamente activa diaria (amarillo) para promedio de 6 líneas de maíz. S: fecha de siembra; VE: fecha de emergencia; R1: floración femenina; MF: fecha de madurez fisiológica. ....	20
Figura 4. Relación entre el rendimiento del cultivo y la fecha de floración femenina en el ambiente estresado para híbridos (A) y líneas (B).....	21
Figura 5. Plasticidad fenotípica de los caracteres medidos en dos ambientes térmicos (control y estrés) en 6 líneas y 15 híbridos derivados. ....	45
Figura 6. Análisis de componentes principales de 15 híbridos de maíz en ambiente control (puntos azules) y estresado por altas temperaturas (puntos rojos). ....	49
Figura 7. Análisis de componentes principales de 6 líneas de maíz en ambiente control (puntos azules) y estresado por altas temperaturas (puntos rojos) .....	50

## **Abreviaturas y Símbolos**

AAPRESID: Asociación Argentina de Productores en Siembra Directa

ACE: aptitud combinatoria específica

ACG: aptitud combinatoria general

ASI: intervalo entre antesis y floración femenina

Biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica

Biomasa\_post: biomasa posterior al estrés

Biomasa\_pre: biomasa previa al estrés

CC\_llen: crecimiento de cultivo durante llenado efectivo de grano

CP: componentes principales

DE: diámetro de espiga

Diftemp: diferencia entre temperatura foliar y ambiental

DismRend: porcentaje de disminución de rendimiento

EUR: eficiencia del uso de la radiación fotosintéticamente activa

EUR\_llen: eficiencia del uso de la radiación fotosintéticamente activa durante llenado efectivo de grano

EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación fotosintéticamente activa durante periodo crítico de fijación de grano

Exp1: Experimento 1

Exp2: Experimento 2

fRFAi: fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo

G: genotipo

$\hat{G}_i$ : estimación de los efectos de la aptitud combinatoria general

HS: híbrido simple

HSI: índice de susceptibilidad al calor

IC: índice de cosecha

IIACS: Instituto de investigación animal del chaco semiárido

INTA: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria

IPCC: Intergovernmental panel on climate change

IRg: importancia relativa entre aptitud combinatoria general y específica

L: línea

LDT: larga duración térmica

LE: largo de espiga

MF: madurez fisiológica  
NG: número de granos por m<sup>-2</sup>  
NOA: noroeste argentino  
PC: período crítico de fijación de grano  
PCA: análisis de componentes principales  
PG: peso de grano  
Prol: prolificidad  
R1: floración femenina  
Rend: rendimiento  
RFA: radiación fotosintéticamente activa  
RFA<sub>0</sub>: radiación fotosintéticamente activa fuera del invernáculo  
RFA<sub>BC</sub>: radiación fotosintéticamente activa bajo el canopeo  
RFAi<sub>llen</sub>: radiación fotosintéticamente activa interceptada durante llenado efectivo de grano  
RFAi<sub>pc</sub>: radiación fotosintéticamente activa interceptada durante periodo crítico de fijación de grano  
RFA<sub>sc</sub>: radiación fotosintéticamente activa tomada sobre el canopeo  
S: siembra  
S<sub>ij</sub>: estimación de los efectos de la aptitud combinatoria específica  
SPAD: índice de verdor  
SPAD<sub>postband</sub>: índice de verdor tomado posterior al estrés en hoja bandera  
SPAD<sub>postesp</sub>: índice de verdor tomado posterior al estrés en hoja porta espiga  
SPAD<sub>preband</sub>: índice de verdor tomado previo al estrés en hoja bandera  
SPAD<sub>preesp</sub>: índice de verdor tomado previo al estrés en hoja porta espiga  
T: temperatura  
Tassel blast: panojas vanas sin emisión de polen  
TCC: tasa de crecimiento de cultivo  
TCC<sub>llen</sub>: tasa de crecimiento de cultivo durante llenado efectivo de grano  
TCC<sub>pc</sub>: tasa de crecimiento de cultivo durante período crítico de fijación de grano  
TC: temperatura control  
TE: temperatura estrés  
UAR: uso aparente de reservas  
UGD: unidades de grados días  
VE: emergencia  
VT: antesis

## RESUMEN

El Clima futuro se verá afectado por una mayor variabilidad en la temperatura y el aumento de la frecuencia de días calientes. El maíz es uno de los cultivos base para satisfacer las demandas crecientes de la alimentación humana y animal además de su importancia socio-económica y cultural. Ante este escenario, el desafío futuro será producir más en ambientes con limitaciones para el cultivo (mayor temperatura, sequías, suelos marginales, etc.), poniendo mayor énfasis en incrementar los pisos de producción que en los techos en ambientes favorables. Comprender el comportamiento de ciertos caracteres en líneas endocriadas y sus híbridos y su correlación con el rendimiento, identificando alelos deseables puede aumentar la eficiencia a la mejora del rendimiento (Rend) bajo estrés por altas temperaturas. Este trabajo propone caracterizar el germoplasma de maíz utilizado por el programa de mejoramiento del Instituto de Investigación Animal del Chaco Semiárido (IIACS) y del INTA Pergamino en cuanto a la tolerancia a estrés por temperaturas supra-óptimas durante el periodo crítico de fijación de granos (PC) e identificar caracteres asociados a rendimiento que permitan la selección indirecta en dicho germoplasma.

Se realizaron dos experimentos en el campo del INTA Leales, localidad Leales-Provincia de Tucumán (27 ° 03 'S, 64 ° 15' O, 330 msnm) durante la campaña 2015-2016. Un experimento corresponde a híbridos (Exp. 1) y otro a líneas (Exp. 2), cada uno de ellos conducidos en dos ambientes térmicos independientes diferenciados por la temperatura máxima diaria alcanzada durante el periodo crítico de fijación de granos. En el primer experimento los tratamientos incluyeron un arreglo factorial de dos ambientes térmicos (control y estrés) y 15 híbridos de maíz (resultantes del cruzamiento dialélico parcial de las 6 líneas), mientras que en el segundo experimento los tratamientos incluyeron un arreglo factorial de dos ambientes térmicos (control y estrés) y 6 líneas endocriadas (L1, L2, L3, L4 de origen tropical; L5, L6 de origen templado). En cada experimento los tratamientos se distribuyeron en un diseño de bloque completo al azar, con tres repeticiones.

Tanto en híbridos como líneas evaluadas en el presente trabajo se encontró variabilidad fenotípica en la mayoría de los caracteres estudiados para estrés por temperaturas supra-óptimas en el periodo crítico de fijación de grano.

El estrés por altas temperaturas durante el periodo crítico disminuyó el rendimiento, sin embargo, esta modificación del rendimiento dependió del genotipo. En general los híbridos tropicales presentaron mayores rendimientos en ambiente estresado comparado con

los híbridos templado x tropical y templado. Se pudieron identificar los híbridos tropicales HS9 y HS10 como tolerantes al golpe de calor en periodo crítico. Mientras que como susceptibles se identificaron los híbridos con fondo genético templado x tropical y templado. En cuanto a las líneas, la tropical L3 se comportó como tolerante a temperaturas supra-óptimas en el periodo crítico de fijación de granos, por el contrario, la línea templada L5 fue muy susceptible a este estrés.

Altos rendimientos en grano estuvieron asociados a mayores números de granos por  $m^{-2}$  (NG), peso de grano (PG), diámetro de espiga (DE), largo de espiga (LE), prolificidad (prol), biomasa en madurez fisiológica (Biomasa\_mf), tasa de crecimiento de cultivo durante el llenado efectivo de grano (TCC\_llen), tasa de crecimiento de cultivo en el periodo crítico de fijación de granos (TCC\_pc), índice de cosecha (IC) e índice de verdor post-tratamiento tomado en hoja de espiga (SPAD\_postesp), así como también a menores valores de intervalo antesis-floración femenina (ASI), acartuchamiento y uso aparente de reservas (UAR) (este último en líneas). De estos caracteres asociados a rendimiento, PG, prolificidad, DE, LE y SPAD\_postesp presentaron baja plasticidad fenotípica, seguidos por acartuchamiento y Biomasa\_mf con plasticidad intermedia, por lo tanto, podrían ser considerados caracteres secundarios.

Si bien sería conveniente contar con la información de otra campaña de evaluación, la información obtenida en el presente ensayo permite establecer una estrategia de uso del germoplasma evaluado para iniciar un programa de mejoramiento de germoplasma de maíz con elevada tolerancia al golpe de calor en periodo crítico de fijación de grano, teniendo en cuenta que las interpretaciones se limitan a los genotipos evaluados y los ambientes específicos de este trabajo.

En un programa de mejoramiento se podría utilizar la línea L3 como dadora de genes responsables de tolerancia a temperaturas supra-óptimas durante el periodo crítico de fijación de granos. Además, combinar esta línea tolerante con otra cuya combinación sea heterótica puede ser relevante para generar un híbrido tolerante a temperaturas supra-óptimas en periodo crítico de fijación de grano y con alto potencial de rendimiento. En condiciones de estrés por altas temperaturas el rendimiento y la mayoría de los caracteres relacionados con éste estuvieron controlados por efectos aditivos, por lo tanto, sería conveniente evaluarlos durante el desarrollo de las líneas *per se*. Por el contrario, los caracteres ASI y largo de espiga estuvieron controlados por efectos no aditivos, es decir que en este caso habría que evaluarlos en los híbridos experimentales producidos por las líneas mejoradas de los diferentes patrones heteróticos.

## **ABSTRACT**

### **EVALUATION OF THE COMPONENTS OF GENETIC VARIANCE ASSOCIATED WITH THE EFFECT OF HEAT STRESS ON THE DIALLEL CROSS OF MAIZE LINES**

The future challenge will be to produce more corn and other crops, in stressed environments. Two experiments were carried out at IIACS-INTA, Leales, Tucumán, during 2015-2016 season. The treatments included a factorial arrangement of two thermal environments (control and stress) and 6 inbred lines (Exp.2) or 15 hybrids (diallel cross of the inbred lines) (Exp.1). The hybrids and lines showed phenotypic variability in most of the evaluated traits for heat stress during critical period (PC). The tropical hybrids (HS9 and HS10) and inbred line (L3) were identified as tolerant. Hybrids with a temperate x tropical and temperate background and inbred line L5 were identified as susceptible. High grain yields were associated with higher grain number, grain weight, ear diameter, ear length, prolificacy, biomass at physiological maturity, crop growth rate during PC, crop growth rate during grain filling, harvest index and leaves green index post stress in ear leaf, as well as lower values of anthesis-silking interval, leaf rolling and apparent use of reserves (the last one only in inbred lines). Therefore, a breeding program focused on the development of hybrids adapted to the NOA region could be initiated.

# CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

## 1.1 Revisión de antecedentes

### 1.1.1 Producción de maíz: requerimientos y restricciones

Existe evidencia de que las temperaturas medias globales están aumentando y el clima se está volviendo cada vez más errático, con un aumento de la sequía en algunas zonas y excesos hídricos en otras. Los modelos climáticos globales predicen incrementos de la temperatura media ambiente que varían entre 1,8 y 5,8°C a finales de este siglo (IPCC, 2007). El Clima futuro también se verá afectado por una mayor variabilidad en la temperatura y el aumento de la frecuencia de días calientes (Pittock, 2003). Así, los retos futuros de la producción de cultivos en los trópicos estarán relacionados con tolerancia a altas temperaturas y bajas precipitaciones (Sivakumar *et al.*, 2005).

El mundo se enfrenta al desafío de producir más maíz, de manera responsable y sustentable. El maíz es un cultivo base para la alimentación humana, además de su importancia socio-económica y cultural. Según estimaciones del USDA (U.S. Department of agriculture) la producción mundial de maíz durante la campaña 2018/2019 será de 1.052 millones de toneladas (en 2016 la producción mundial de maíz alcanzó las 1.060 millones de toneladas de grano, con un rendimiento promedio de 5,6 t.ha<sup>-1</sup>, en un área de casi 180 millones de ha <http://www.fao.org/faostat>). Argentina participó con el 3,7 % de la producción global de maíz, pero es el tercer país exportador de este cereal. Ante este escenario, el desafío futuro será producir más en ambientes con limitaciones para el cultivo (mayor temperatura, sequías, suelos marginales, etc.), poniendo mayor énfasis en incrementar los pisos de producción que los techos en ambientes favorables.

En el noroeste argentino (NOA), el principal factor condicionante del crecimiento de maíz es la oferta de agua. El régimen monzónico determina que más del 80 % del total de lluvias anuales (aproximadamente 1100 mm) tenga lugar durante los meses de verano (diciembre-marzo) (Dirección de estadística de Tucumán, anuario estadístico 2004/2005). Por lo tanto, la fecha de siembra de los cultivos de maíz en secano no tiene lugar antes de mediados de noviembre, lo cual expone a los cultivos a temperaturas muy elevadas en parte de su ciclo. Consecuentemente, en todos estos escenarios productivos actuales debe

considerarse el estrés por golpes de calor. Los mayores efectos de los mismos sobre el rendimiento, son provocados cuando ocurren durante la floración reduciendo el principal componente numérico del rendimiento que es el número de granos (Rattalino Edreira y Otegui, 2012). El período entre la polinización y la fertilización de los ovarios en los tejidos reproductivos femeninos se destacó como el período crítico que controla el rendimiento de grano bajo estrés por calor (Cicchino *et al.*, 2011). Por su parte, la incidencia de eventos de golpe de calor durante el llenado de los granos afecta al rendimiento y su calidad, mediante interrupciones prematuras del llenado y cambios en las dinámicas de deposición de almidón, aceite y proteína (Cheikh y Jones, 1994; Wilhelm *et al.*, 1999; Monjardino *et al.*, 2005).

### **1.1.2 Temperaturas supra-óptimas: su efecto sobre la determinación del rendimiento en grano de maíz**

El umbral de temperatura máxima en maíz, por encima del cual se considera la existencia de estrés térmico, es de 35°C, valor que ha surgido de diversos estudios donde fue evaluado el impacto de las altas temperaturas sobre procesos de desarrollo, crecimiento y eventos reproductivos (Tollenaar *et al.*, 1979; Berry y Bjorkman, 1980), aunque puede haber diferencia entre germoplasma templado y tropical. El estrés por golpe de calor puede definirse como un ascenso de temperatura por encima de un valor umbral y durante un período de tiempo suficiente que provoca daños irreversibles en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Wahid *et al.*, 2007). La tolerancia al calor se define como la capacidad de la planta para crecer y producir rendimiento económico bajo altas temperaturas (Wahid *et al.*, 2007). En las regiones templadas, el estrés por calor ha sido reportado como una de las causas más importantes de la reducción del rendimiento y la producción de materia seca en muchos cultivos, incluido el maíz (Giaveno y Ferrero, 2003).

Según varios autores, el estrés térmico afecta la disponibilidad y viabilidad del polen (Schoper *et al.*, 1986, 1987; Mitchell y Petolino, 1988), la desecación del polen es función de la temperatura del aire y la viabilidad decrece linealmente con la humedad del polen (Fonseca y Westgate, 2005).

Por otro lado, estudios realizados en diferentes condiciones sobre la determinación del rendimiento de grano en maíz destacan la importancia del número de grano por m<sup>2</sup> y su

asociación con la tasa de crecimiento de planta y espiga durante el periodo crítico de fijación de grano (Tollenaar *et al.*, 1992; Andrade *et al.*, 1999; Cicchino *et al.*, 2010b; Rattalino Edreira y Otegui, 2012).

Así mismo, varios estudios sobre la respuesta de los híbridos de maíz templado y tropical a episodios breves de temperatura supra-óptima alrededor de floración determinaron que la ventaja del fondo genético tropical parecía estar relacionada con la reducción del aborto de grano (Rattalino Edreira *et al.*, 2011) y el índice de cosecha estable (Rattalino Edreira y Otegui, 2012) bajo estrés por calor.

En los trópicos el rendimiento del maíz está limitado por destinos reproductivos (Goldsworthy, 1974; Andrade, 1992). Cuando ocurre esta limitación, según Andrade *et al.* (1996), se debe trabajar mediante manejo o mejoramiento genético, sobre los factores que permitan incrementar el número de granos por unidad de superficie (tasa de crecimiento de cultivo, la partición a espigas y la cantidad de granos fijados por unidad de peso de espiga en el periodo crítico alrededor de floración). Los genotipos templados presentan una mayor eficiencia en la fijación de granos y mayor partición de materia seca hacia grano (Aluko *et al.*, 1987; Andrade *et al.*, 1996; Romani *et al.*, 2010). Por lo tanto, combinar ambas estrategias de generación de rendimiento podría ser relevante para incrementar el rendimiento en el NOA.

Según Beltrán *et al.* (2003) una variabilidad genética adecuada bajo estrés, una alta correlación entre líneas e híbridos, facilidad y velocidad de medición, y una alta correlación con rendimiento son aspectos que hacen útiles los caracteres secundarios para la selección bajo condiciones de estrés. En diferentes trabajos alrededor del mundo se reportaron asociaciones negativas entre el rendimiento bajo estrés térmico y ASI, panojas vanas, senescencia; mientras que en otros casos se encontraron asociaciones positivas entre el rendimiento bajo estrés y biomasa en madurez fisiológica, número de granos, tasa de crecimiento de cultivo durante el periodo crítico, porcentaje de cuajado de granos y contenido de clorofila, entre otros caracteres (Tassawar *et al.*, 2006; Cicchino *et al.*, 2010b; Kaur *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2012; Ordóñez *et al.*, 2015; Zaidi *et al.*, 2016; Alam *et al.*, 2017). Este trabajo busca explorar esa variabilidad en los genotipos utilizados por el programa de mejoramiento de INTA y encontrar caracteres de fácil determinación

asociados a rendimiento que podrían brindar eficiencia y practicidad al momento de evaluar y seleccionar germoplasma adaptado al NOA.

### **1.1.3 Mejoramiento de maíz para ambientes proclives a temperaturas supra-óptimas**

Uno de los objetivos más importantes de los mejoradores de maíz ha sido optimizar la estabilidad del rendimiento del cultivo frente a estrés abiótico y biótico (Campos *et al.*, 2006). Comprender el comportamiento de ciertos caracteres en líneas endocriadas y sus híbridos y su correlación con el rendimiento, identificando alelos deseables puede agregar eficiencia a la mejora del rendimiento bajo estrés por altas temperaturas. Castro-Nava *et al.* (2011) informaron que las variedades nativas de áreas que tienen altas temperaturas pueden proporcionar una fuente útil de nuevos alelos para la tolerancia al calor, sin embargo, el reducido rendimiento potencial de grano fue la principal restricción de uso de este tipo de germoplasma tropical. Esta tendencia se atribuyó principalmente al escaso interés e investigación de las empresas de semillas (Duvick, 2005), en gran parte enfocada al germoplasma dirigido a ambientes templados de alto rendimiento. La productividad superior de los genotipos templados respecto de los tropicales está relacionada con las diferencias en el índice de cosecha (Fischer y Palmer, 1984) y eficiencia en la fijación de granos y rendimiento por unidad de recurso disponible (agua, N, etc) (Aluko *et al.*, 1987; Andrade *et al.*, 1996) y no con las variaciones en la captura de luz o la eficiencia de uso de radiación (Lafitte y Edmeades, 1997). Sin embargo, algunos mejoradores desarrollaron híbridos comerciales cruzando líneas de origen templado con otras de fondo genético tropical, con el fin de combinar las características responsables del alto potencial de rendimiento de las primeras con las de mejor adaptación a los ambientes tropicales de las segundas (Griffing y Lindstrom, 1954; De Marchi y Biasutti, 1999; Abadassi y Hervé, 2000; Lewis *et al.*, 2003; Vasic *et al.*, 2006; Whitehead *et al.*, 2006; Romani *et al.*, 2009; Romani, Matías tesis maestría UBA, 2016)

Muhammad *et al.* (2003) informaron que la selección basada únicamente en el carácter de rendimiento de grano es menos eficaz que la selección basada en los caracteres que lo componen. Por otra parte, Bello *et al.* (2010) informaron que el conocimiento de la

asociación entre el rendimiento y los caracteres que lo componen y de estos últimos entre sí, puede mejorar la eficiencia de selección en el mejoramiento de plantas.

El mejoramiento empírico, que se basa en la selección directa por rendimiento, tiene un éxito limitado bajo condiciones de algunos estreses como la sequía. En estos casos aumenta la incidencia de las interacciones genotipo por año y genotipo por localidad, lo cual provoca una baja heredabilidad del rendimiento (Monneveux y Ribaut, 2006; Araus *et al.*, 2008; Lopes *et al.*, 2011; Prasanna *et al.*, 2012). Alternativamente, el mejoramiento analítico consiste en el uso de caracteres secundarios para la selección fenotípica o eventualmente complementar la selección basada en el rendimiento. Este enfoque puede mejorar la selección cuando el/los caracter/es secundario/s de interés exhibe/n suficiente variabilidad genética, su heredabilidad es más alta que la del rendimiento y su correlación con el mismo es elevada (Bänziger y Lafitte, 1997).

En un esquema de mejoramiento puramente analítico, el ideotipo sería reemplazado por un índice de selección formulado en base al peso ajustado de los diferentes caracteres considerados durante el fenotipado (Araus *et al.*, 2012). Está ampliamente aceptado que la heredabilidad de un carácter disminuye a medida que la plasticidad fenotípica aumenta, debido a los efectos ambientales. La plasticidad fenotípica está inversamente relacionada con la capacidad predictiva de las líneas para formar híbridos, esto quiere decir que caracteres con alta asociación parental-progenie (buen predictor) tienen baja plasticidad fenotípica y viceversa (Sadras y Slafer, 2012). Numerosos experimentos realizados bajo estrés hídrico concluyen que las ganancias genéticas de rendimiento bajo condiciones de déficit hídrico estuvieron asociadas a incrementos en prolificidad, índice de cosecha y biomasa, y a reducciones en ASI, aborto de granos y senescencia foliar (Bolaños y Edmeades, 1993 a, b; Bänziger *et al.*, 1999; Chapman y Edmeades, 1999; Monneveux *et al.*, 2006; Al-Naggar *et al.*, 2015). Sin embargo, son aún reducidos los trabajos de campo sobre temperaturas supra-óptimas.

Finalmente, para adaptar las nuevas variedades de cultivos al clima futuro, tenemos que entender cómo éstos responden a temperaturas elevadas y cómo la tolerancia al calor se puede mejorar (Halford, 2009). Para ello, resulta fundamental conocer la existencia de variabilidad genotípica en la tolerancia a este estrés. La evaluación de la aptitud combinatoria general (ACG) y específica (ACE) mediante cruzamientos dialélicos

es eficiente en la clasificación de progenitores e identifica fuentes de germoplasma útiles en programas de mejoramiento genético (Castañón-Nájera *et al.*, 2005).

Preciado *et al.* (2005) señalan que, al detectarse efectos mayores en la aptitud combinatoria general, es conveniente explotar la porción aditiva de la varianza genética, mediante métodos de mejoramiento intrapoblacional; por el contrario, en cruzamientos donde se detectan efectos mayores de aptitud combinatoria específica, sería adecuado explorar esa heterosis mediante métodos de mejoramiento interpoblacional.

De acuerdo con Cruz y Regazzi (2001), una estimación baja de los efectos de la aptitud combinatoria general ( $\hat{G}_i$ ), positivo o negativo, indica que el valor de la aptitud combinatoria general de la línea, que se obtiene en base a las combinaciones híbridas en las que participó, es similar a la media total de la población dialélica. Si los valores  $\hat{G}_i$  son altos, positiva o negativa, hay evidencias de que la línea en cuestión es muy superior o inferior a las demás líneas del dialelo, con relación al valor medio de la progenie para el carácter en cuestión.

Los efectos de la habilidad combinatoria específica ( $S_{ij}$ ), que se calcula como la desviación del comportamiento con relación de lo que cabría esperar basándose en la habilidad combinatoria general, son medida de los efectos no aditivos. Son deseables aquellas combinaciones híbridas con estimaciones  $S_{ij}$  más favorables, que incluyan al menos un padre que ha presentado el efecto más favorable de  $\hat{G}_i$  (Cruz y Regazzi, 2001).

Este trabajo propone evaluar el germoplasma de maíz utilizado por el programa de mejoramiento del Instituto de Investigación Animal del Chaco Semiárido (IIACS) y de la Estación Experimental Agropecuaria Pergamino de INTA (EEA INTA Pergamino) en cuanto a la tolerancia a estrés por temperaturas supra-óptimas durante el periodo crítico de fijación de granos (PC) e identificar caracteres asociados a rendimiento que permitan la selección indirecta en dicho germoplasma.

## 1.2 Hipótesis

- Existe variabilidad genotípica para la tolerancia a estrés térmico alrededor de floración en el germoplasma utilizado por los programas de mejoramiento de maíz del Instituto de Investigación Animal del Chaco Semiárido y de la Estación Experimental Agropecuaria Pergamino de INTA.

- Existen caracteres asociados a rendimiento que permitan la selección indirecta por tolerancia a estrés térmico en el germoplasma indicado.
- Las líneas tropicales del mencionado programa, desarrolladas en ambientes con altas temperaturas, poseen genes que aportan a la tolerancia a estrés térmico.

### **1.3 Objetivos**

#### **1.3.1 Objetivo general**

Evaluar los efectos del estrés térmico producido durante el período crítico de fijación de granos en un grupo de líneas e híbridos de maíz pertenecientes a los programas de mejoramiento de maíz de INTA Leales (IIACS) y la EEA INTA Pergamino.

#### **1.3.2 Objetivos específicos**

- Evaluar características agronómicas en líneas de maíz y sus cruzas afectadas en forma diferencial por estrés térmico.
- Estudiar las asociaciones entre los caracteres agronómicos involucrados en la respuesta del germoplasma de maíz al estrés térmico durante el período crítico de fijación de granos y de estos con el rendimiento en grano.
- Determinar los componentes genéticos involucrados en las características agronómicas asociadas con la respuesta al estrés térmico.

## CAPÍTULO 2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.1 Diseño experimental y tratamientos

Se realizaron dos experimentos, uno para líneas y otro para híbridos (resultantes de las combinaciones de dichas líneas), en el campo del INTA Leales, localidad Leales- Provincia de Tucumán (27 ° 03 'S, 64 ° 15' O, 330 msnm) durante la campaña 2015-2016, sobre un suelo homogéneo tipo Hapludol cumúlico (Zuccardi *et al.*, 1985), con textura franco limoso. Cada uno de estos experimentos conducidos en dos ambientes térmicos independientes lindantes diferenciados por la temperatura máxima diaria alcanzada durante el periodo crítico de fijación de granos. Los ambientes térmicos fueron generados en dos invernáculos, dentro de cada invernáculo se separó una sección para híbridos y otra para líneas. Los tratamientos incluyeron un arreglo factorial de dos ambientes térmicos (control y estrés) y 15 híbridos de maíz (Exp. 1) y 6 líneas endocriadas (Exp. 2).

En cada experimento los tratamientos se distribuyeron en un diseño de bloque completo al azar, con tres repeticiones dentro de cada ambiente térmico. La unidad experimental fue de 7 m<sup>2</sup>, 2 surcos de 5 m de largo distanciados a 0,7 m. Si bien no existió bordura entre parcelas (debido al espacio físico de los invernáculos) se tuvo la precaución de separar líneas de híbridos y de esta manera unificar lo máximo posible las alturas de ambos cultivares.

Ambientes térmicos:

Los dos ensayos fueron conducidos en igualdad de condiciones de control de malezas, plagas y disponibilidad de agua y nutrientes. Con el uso de dos estructuras de polietileno (invernáculos) se generaron dos niveles de temperaturas máximas diarias cuando el germoplasma alcanzó el periodo crítico de fijación de grano: temperatura control –TC- ( $T < 35^{\circ}\text{C}$ ) y temperatura estrés –TE- ( $T > 35^{\circ}\text{C}$ ), ya que se consideró como golpe de calor a una temperatura superior a 35°C a nivel de espiga al menos durante 1 hora (Barnabás *et al.*, 2008). El nivel TE consistió en cubrir un invernáculo de estructura metálica de 500 m<sup>2</sup> con un plástico LDT de 200  $\mu$  (25 % de atenuación de la radiación incidente) alrededor de floración (7 días antes y 7 días después de R1). El aumento de la temperatura comenzó cuando el 50 % de las plantas en las parcelas de cada cultivar

alcanzaron aproximadamente V16 (Ritchie y Hanway, 1982) y terminó 7 días después del inicio de floración. El nivel TC consistió en abrir los laterales y las puertas del invernáculo con el fin de que la temperatura en el interior fuera similar a la temperatura externa. Sin embargo, dado que la presencia del plástico LDT como techo en el nivel TC incrementaba la temperatura dentro del mismo se optó por reemplazar el plástico LDT (durante PC) por una malla plástica de 25 % de intercepción (misma intercepción producida por el plástico LDT). Una vez superado el PC se retiraron techos y laterales de ambos invernáculos.

Se registraron temperaturas horarias del aire en cada invernáculo utilizando sensores conectados a data loggers (Marca: ETI, Modelo: thermadata logger). Los sensores se colocaron dentro de cada invernáculo a 1,2 m del suelo (aproximadamente altura de espiga principal). Se colocaron dos sensores por invernáculo bien distribuidos con el fin de registrar algún posible diferencial de temperatura dentro de los mismos.

#### Material genético:

Se utilizaron 4 líneas tropicales de maíz pertenecientes al programa de mejoramiento del INTA Leales (L1, L2, L3, L4), 2 líneas templadas de maíz pertenecientes al programa de mejoramiento de EEA INTA Pergamino (L5, L6) y 15 híbridos simples (HS) resultantes de los cruzamientos dialélicos parciales entre ellas (Tabla 1). Los cruzamientos fueron realizados en la campaña anterior a los ensayos (2014-2015). Las líneas fueron seleccionadas por presentar distinto grado de adaptación a ambientes con regímenes térmicos contrastantes (F. Canteros y R. Lorea, comunicación personal, 02/06/2014), determinado visualmente (sin haber sido cuantificado); por otro lado, estas líneas son representativas del germoplasma utilizado en la región ya que fueron parentales de algunos híbridos registrados y adoptados por productores de la región NOA (H45, H35 e INTA 2012). Se sembró escalonadamente desde el 24/08/2015 hasta 03/09/2015 con el fin de hacer coincidir la floración de los distintos genotipos, con una densidad de 6 plantas m<sup>2</sup> (densidad recomendada para la zona). Alrededor de cada invernáculo se sembraron dos surcos de borduras con el fin de asegurar la presencia de polen viable dentro de los invernáculos. La siembra se realizó en forma manual utilizando tres semillas por golpe, para luego ser raleadas a una planta por golpe en V3 (Ritchie y Hanway, 1982). Los genotipos fueron sembrados en esta fecha con el objetivo de reducir la probabilidad de

ocurrencia de elevadas temperaturas durante PC que hubiera dificultado el manejo del nivel control.

**Tabla 1. Genotipos utilizados en el experimento y esquema del cruzamiento dialélico. L: líneas, HS: híbridos simples.**

Genotipos

	L1	Origen:	Tropical	Grupo heterótico	TUXPEÑO/ETO
Líneas	L2		Tropical		TUXPEÑO/ETO
	L3		Tropical		TUXPEÑO/ETO
	L4		Tropical		TUXPEÑO/ETO
	L5		Templado		R49022 x M370
	L6		Templado		F2 ACA 2000
	Híbridos	HS7	Cruzamiento: ♀L2 X ♂L1		
HS8			♀L3 X ♂L1		
HS9			♀L3 X ♂L2		
HS10			♀L4 X ♂L1		
HS11			♀L4 X ♂L2		
HS12			♀L4 X ♂L3		
HS13			♀L5 X ♂L1		
HS14			♀L5 X ♂L2		
HS15			♀L5 X ♂L3		
HS16			♀L5 X ♂L4		
HS17			♀L6 X ♂L1		
HS18			♀L6 X ♂L2		
HS19			♀L6 X ♂L3		
HS20			♀L6 X ♂L4		
HS21			♀L6 X ♂L5		

Si bien, existieron picos de temperaturas máximas cercanas a 35°C antes y después del PC, estos eventos afectaron en igual magnitud ambos ambientes térmicos. La estimación de la fecha de siembra se realizó utilizando información (generada en los programas de mejoramiento) de los requerimientos térmicos de cada genotipo para alcanzar floración. El sitio experimental fue irrigado durante toda la estación de crecimiento mediante un sistema de riego por goteo, manteniendo el contenido hídrico del suelo cercano a capacidad de campo. Todas las parcelas fueron fertilizadas con urea en V6 (Ritchie y Hanway, 1982) a razón de 200 kg ha<sup>-1</sup> de N. El cultivo se mantuvo libre de malezas, insectos y enfermedades mediante controles químicos y manuales (herbicidas: atrazina y S-metolacoloro; insecticidas: fipronil, lambdacialotrina, deltametrina).

## 2.2 Mediciones

Las variables cuantificadas con su respectiva forma de medición fueron:

### 2.2.1. Rendimiento y componentes de rendimiento

**2.2.1.1 Rendimiento en grano (Rend):** se cosecharon manualmente las espigas presentes de 2 m<sup>2</sup> de la parte central de cada unidad experimental y se desgranaron manualmente. El rendimiento se expresó en base seca.

**2.2.1.2. Número de granos (NG):** se determinó indirectamente mediante la relación rendimiento/peso de grano.

**2.2.1.3. Peso de grano (PG):** se determinó tomando tres muestras de 200 granos por parcela, secados en estufa a 90°C hasta obtener peso constante, expresado en el peso de un grano.

**2.2.1.4 Prolificidad (Prol):** se calculó en base al total de espigas cosechadas por planta en madurez fisiológica. Todas las espigas con al menos un grano fijado fueron consideradas.

**2.2.1.5. Diámetro de espiga (DE):** se midió en cosecha en la parte central de la espiga con un calibre digital (Marca Blue point MCAL6A), considerando el promedio de cinco espigas representativas de cada parcela.

**2.2.1.6. Largo de espiga (LE):** se midió en cosecha con un calibre digital, considerando el promedio de cinco espigas representativas de cada parcela.

### 2.2.2. Componentes ecofisiológicos de rendimiento

**2.2.2.1. Radiación fotosintéticamente activa (RFA; en MJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>):** Durante todo el ciclo del cultivo se registró diariamente la radiación fotosintéticamente activa incidente mediante una estación meteorológica automática (Marca Davis Modelo Vantage Pro 2 y software de procesamiento de datos WeatherLink 5.9.3), ubicada a 300 m de la unidad experimental.

**2.2.2.2. RFA interceptada por el cultivo (fRFAi):** se midió a lo largo del ciclo utilizando un sensor lineal de 1 m de longitud (LI-COR, Lincoln, Nebraska), siguiendo la metodología de Gallo y Daughtry (1986). En cada unidad experimental se registraron semanalmente mediciones instantáneas de la RFA: (i) una fuera del invernáculo (RFA<sub>0</sub>; en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), (ii) una sobre el canopeo dentro del

invernáculo ( $RFA_{SC}$  en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y (iii) tres por debajo de las hojas verdes basales y por arriba de las senescentes ( $RFA_{BC}$ ). Las mediciones se realizaron entre las 12 y 14 h en días diáfanos ubicando el sensor en forma perpendicular a las hileras, quedando el sensor cubierto completamente por los dos surcos. La  $fRFA_i$  diaria entre observaciones fue estimada por interpolación lineal. La RFA interceptada por el cultivo durante periodo crítico ( $RFA_i_{pc}$ ) y llenado efectivo de grano ( $RFA_i_{llen}$ ) se calculó mediante la suma diaria del producto entre RFA y  $fRFA_i$  en cada periodo. En cada fecha de medición, los valores de  $fRFA_i$  se calcularon a partir la ecuación (2.1)

$$fRFA_i = 1 - (RFA_{BC} / RFA_{SC}) \quad (2.1)$$

**2.2.2.3. Biomasa (en  $\text{g m}^{-2}$ ):** se realizaron muestreos destructivos de cinco plantas consecutivas por unidad experimental en tres momentos: alrededor de seis días antes del inicio del estrés ( $Biomasa_{pre}$ ), seis días después de la finalización del estrés ( $Biomasa_{post}$ ) y en madurez fisiológica (capa negra visible en los granos de la porción media de la espiga) ( $Biomasa_{mf}$ ). Los días posteriores al muestreo de  $Biomasa_{pre}$  y anteriores de  $Biomasa_{post}$  fueron necesarios para colocar y retirar el plástico de cada invernáculo. En cada muestreo las plantas se cortaron al ras del suelo, se llevaron a estufa de circulación de aire forzada a  $60^\circ\text{C}$  hasta peso constante y se pesaron.

**2.2.2.4. Tasa de crecimiento del cultivo (TCC, en  $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ):** se determinó en dos periodos; (i) durante PC del cultivo ( $TCC_{pc}$ ) y (ii) en llenado efectivo de grano ( $TCC_{llen}$ ). La tasa de crecimiento del cultivo se estimó a partir de los valores de biomasa observados (en V14, R2 y R6) mediante el cociente entre la biomasa acumulada por el cultivo (en  $\text{g m}^{-2}$ ) y el tiempo transcurrido (en días) en cada período.

**2.2.2.5. Uso aparente de reservas (UAR):** Siguiendo la metodología propuesta por Rattalino Edreira *et al.* (2012), donde el rendimiento en grano del cultivo fue analizado en términos de la contribución aparente de reservas y el crecimiento del cultivo durante el llenado efectivo de grano ( $CC_{llen} = Biomasa_{R6} - Biomasa_{R2}$ ), asumiendo que (i) la acumulación de biomasa en granos es despreciable hasta R2, (ii) el uso aparente de reservas ( $UAR = Rend - CC_{llen}$ ), y

(iii) no existió crecimiento del cultivo durante el llenado efectivo de granos, (es decir,  $CC\_llen = 0$ ) cuando  $biomasa_{R6} \leq biomasa_{R2}$ . Para un cultivo dado, existe (i) uso aparente de reservas cuando  $Rend > CC\_llen$  (es decir,  $UAR > 0$ ), (ii) compensación entre el uso de reservas y el crecimiento del cultivo cuando  $Rend = CC\_llen$  (es decir,  $UAR = 0$ ), y (iii) acumulación aparente de reservas cuando  $Rend < CC\_llen$  (es decir,  $UAR < 0$ ).

**2.2.2.6. Eficiencia en el uso de la radiación (EUR; g MJ<sup>-1</sup>):** la eficiencia en el uso de la radiación se calculó como el cociente entre la biomasa aérea (en g m<sup>-2</sup>) y la RFAi (en MJ m<sup>-2</sup>); esta variable se determinó para dos periodos: (i) EUR durante el periodo crítico (EUR<sub>pc</sub>), calculada como la biomasa aérea acumulada por el cultivo durante el PC (en g m<sup>-2</sup>) y la RFAi acumulada (en MJ m<sup>-2</sup>) durante el mismo periodo. (ii) (EUR<sub>llen</sub>) calculada como la biomasa aérea acumulada por el cultivo durante el llenado de grano (en g m<sup>-2</sup>) y la RFAi acumulada (en MJ m<sup>-2</sup>) durante el mismo.

**2.2.2.7. Índice de Cosecha (IC):** se calculó como la relación entre el rendimiento en grano por m<sup>2</sup> y la biomasa aérea por m<sup>2</sup> del cultivo a madurez fisiológica en base seca.

### 2.2.3. Indicadores de estatus

**2.2.3.1. Índice de verdor (SPAD):** se realizaron mediciones con SPAD (Minolta) en hoja bandera (SPAD<sub>band</sub>) y hoja de la espiga (SPAD<sub>esp</sub>) en tres plantas por parcela, durante pre (SPAD<sub>pre</sub>) y post estrés (SPAD<sub>post</sub>).

**2.2.3.2. Acartuchamiento de hojas (acartuchamiento):** se determinó por medio de escalas visuales (1= sin enrollamiento, 5= enrollamiento completo) durante el momento de estrés siguiendo escala propuesta por Bänziger *et al.* (2000).

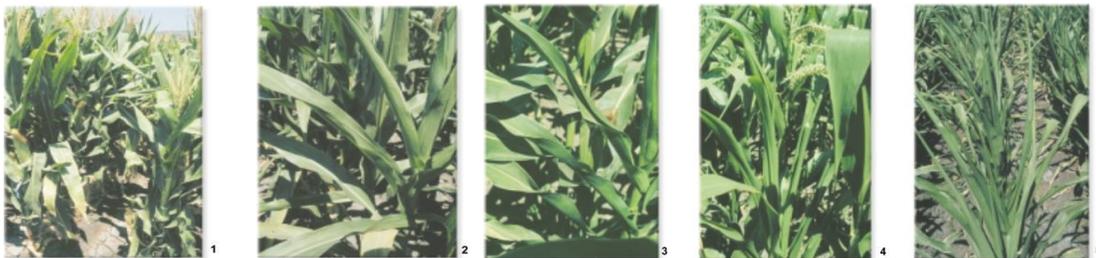


Figura 1. Acartuchamiento de hojas en maíz. Las fotos muestran escalas de 1, 2, 3, 4, 5.

**2.2.3.3. Temperatura foliar:** se realizaron mediciones de temperatura foliar en hoja bandera en tres plantas por parcela con el uso de un termómetro infrarrojo (CEM Infrared Thermometer DT-810) durante el periodo de estrés siguiendo la metodología utilizada por Nielsen y Anderson (1989). El termómetro infrarrojo se mantuvo lo más cerca posible de la hoja sin sombrearla. El sol estaba en la parte posterior del operador y la posición de la hoja era casi perpendicular al haz solar incidente. No hubo nubes durante el período de medición. El momento para la toma de datos fue entre las 12 y 14 h, colocando el termómetro a una distancia constante de aproximadamente 20 cm y en un ángulo constante. Simultáneamente se registró la temperatura del aire mediante sensores ubicados a 1,2 m desde el suelo. Con la temperatura foliar y la temperatura ambiental se generó una nueva variable que consistió en la diferencia entre la temperatura foliar y la ambiental (Diftemp). Las altas temperaturas usualmente causan cierre estomático, como respuesta indirecta al efecto del incremento del déficit de presión de vapor (DPV) (Lösch, 1979). Como consecuencia, el cese de la transpiración origina una elevación de la temperatura foliar que puede afectar los procesos fotosintéticos. En maíz, esta metodología se utilizó en numerosos trabajos bajo estrés hídrico (Cárcova *et al.*, 1998; Liu *et al.*, 2011; Masuka *et al.*, 2012) sin embargo, en estrés por temperaturas supra-óptimas en maíz fue implementada en pocos trabajos (Frey *et al.*, 2015). En trigo esta diferencia de temperatura se reconoció como indicador del estado hídrico general de la planta (Ehrlér, 1972; Jackson *et al.*, 1981; Blum *et al.*, 1982; Idso, 1982) y usada en tolerancia al calor (Amani *et al.*, 1996; Reynolds *et al.*, 1998) y sequía (Blum *et al.*, 1989; Rashid *et al.*, 1999; Royo *et al.*, 2002)

**2.2.3.4. Panojas vanas (Tassel blast):** siguiendo la metodología de Chen *et al.* (2012), se determinó el número de panojas sin emisión de polen por parcela entre cinco a siete días después del estrés.

## **2.2.4. Variables Fenológicas**

**2.2.4.1. Floración Masculina (VT) y femenina (R1):** Se determinaron las unidades de grados días (UGD) transcurridos entre emergencia–VT y emergencia–R1. Se consideró VT y R1 cuando el 50 % de las plantas de cada parcela alcanzaron

antes de la emisión de estigmas en cada unidad experimental; las sumas térmicas (UGD) se calcularon de acuerdo con Muchow (1990) de la siguiente manera:

$$UGD = [(TMAX + TMÍN) / 2] - TBASE \quad (2.2)$$

donde: TMAX = la temperatura del aire máxima diaria, TMÍN = la temperatura del aire mínima diaria y Tbase = Es la temperatura debajo de la cual, el desarrollo no progresa. Se consideró TBASE para el maíz en 10°C, según Lindquist *et al.* (2005).

**2.2.4.2. Intervalo antesis – floración femenina (ASI):** intervalo entre antesis y R1 se calculó mediante la diferencia R1-VT en unidades grados días.

**2.2.4.3. Madurez Fisiológica:** se determinaron las UGD necesarias para alcanzar R6 tomándose como TBASE 10°C;

### 2.3 Análisis estadísticos:

Las variables fueron analizadas mediante ANAVA con el programa Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2018). Se ajustó un modelo de ANAVA para un diseño factorial con las repeticiones anidadas dentro del factor ambiente térmico, ya que los bloques dentro de un ambiente son diferentes a los bloques dentro de otro ambiente.

$$\text{Modelo: } Y_{ijk} = \mu + G_i + T_j + T_j > R_k + (GT)_{ij} + E_{ijk} \quad (2.3)$$

donde,  $Y_{ijk}$  es la variable respuesta,  $\mu$  es la media general, G es el efecto debido al genotipo, T es el efecto debido al ambiente térmico,  $T_j > R$  es el efecto de las repeticiones dentro de cada ambiente térmico,  $(GT)_{ij}$  es el efecto de la interacción entre los efectos de genotipo y ambiente térmico y E es el error aleatorio.

Para cada variable se corroboraron los supuestos del ANAVA, se evaluó el efecto de los tratamientos y sus interacciones y, para determinar diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) entre las medias se aplicó la prueba de formación de grupos excluyentes DGC (Di Renzo *et al.*, 2002). La variable acartuchamiento fue analizada mediante el método de análisis de la varianza no paramétrico de Kruskal Wallis.

La tolerancia de los genotipos al calor se calculó con un índice de susceptibilidad al calor (HSI por su sigla en inglés heat susceptibility index) para cada híbrido y línea usando la ecuación (2.4) de Fischer y Maurer (1978), la misma tiene en cuenta el rendimiento en grano en condiciones de estrés vs no estrés.

$$HSI = (1 - Y_h / Y) / (1 - X_h / X) \quad (2.4)$$

donde,  $Y_h$  e  $Y$  son las medias fenotípicas de rendimiento para cada genotipo bajo condiciones de estrés térmico y de control, respectivamente, y  $X_h$  y  $X$  son las medias fenotípicas de rendimiento para todos los genotipos bajo condiciones de estrés térmico y de control, respectivamente.

Se determinó la plasticidad fenotípica para los caracteres evaluados, cada variable se normalizó para una comparación en común tanto de híbridos como líneas (Sadras y Slafer, 2012). Para ello, se obtuvieron los percentiles 50 (mediana), 10 y 90 para cada genotipo (6 líneas y 15 híbridos) y luego se promediaron dentro de cada grupo. El valor de la mediana se estableció en 1, y los percentiles 10 y 90 se expresaron proporcionales a la mediana para cada carácter.

Se calculó el coeficiente de correlación lineal entre rendimiento y otras variables. La estimación de los coeficientes de correlación fenotípicos ( $r_F$ ), genéticos ( $r_G$ ) y ambientales ( $r_A$ ), para cada par de caracteres, se realizó mediante el uso del programa computacional GENES, desarrollado por Cruz (2013).

El programa aplica las fórmulas clásicas de correlación:

1. Correlación fenotípica ( $r_{F(xy)}$ );  $(r_{F(xy)}) = COV_{F(xy)} / S_{F(x)} \cdot S_{F(y)}$
2. Correlación genética ( $r_{G(xy)}$ );  $(r_{G(xy)}) = COV_{G(xy)} / S_{G(x)} \cdot S_{G(y)}$
3. Correlación ambiental ( $r_{A(xy)}$ );  $(r_{A(xy)}) = COV_{A(xy)} / S_{A(x)} \cdot S_{A(y)}$

en donde:  $r_{(XY)}$  y  $COV_{(XY)}$  son las correlaciones y covarianzas fenotípicas, genéticas y ambientales entre los caracteres X e Y, respectivamente;  $S(x)$  y  $S(y)$  son las desviaciones estándar fenotípicas, genéticas y ambientales de X e Y, respectivamente.

Una vez estimados los coeficientes de correlación se confirmó la significancia estadística para cada "r", comparando cada r con una tabla t de valores de coeficiente de correlación simples asociados a los niveles de significancia de 5 y 1 % de probabilidad.

Además, se realizó un análisis de componentes principales (PCA)

Los ángulos más pequeños entre los vectores en la misma dirección indicaron correlación fenotípica positiva y alta de los caracteres.

La estimación de los componentes genéticos se obtuvo por medio del análisis de diseños dialélicos propuestos por Griffing (1956) mediante el uso del programa

computacional GENES, desarrollado por Cruz (2013). Se utilizó el Método IV de Griffing con el objeto de estimar los efectos ACG y ACE de las líneas en cada ambiente (Griffing, 1956).

Los efectos de ACG representan efectos aditivos de genes y son valores relativos con suma=0. Los efectos de ACE representan efectos de genes dominantes. El modelo genético de efectos fijos utilizado para estimar el efecto de la habilidad combinatoria general y específica fue:

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + E_{ijk} \quad (2.5)$$

donde:  $Y_{ij}$  = valor fenotípico observado de la cruce con los progenitores  $i$  y  $j$ ,  $\mu$  = media de la población,  $g_i$  ( $g_j$ ) = efecto de ACG para el  $i$ -ésimo ( $j$ -ésimo) progenitor,  $s_{ij}$  = efecto de ACE de las cruces entre el  $i$ -ésimo y el  $j$ -ésimo progenitor,  $E_{ijk}$  = error experimental.

Con la media de cada variable se calculó la Aptitud Combinatoria General (ACG) y la Aptitud Combinatoria Específica (ACE) y su importancia relativa “IRg”, que es una medida de sus respectivos valores como predictores de híbridos simples (Baker, 1978), según la fórmula:

$$IRg = \frac{2\sigma^2_{acg}}{2\sigma^2_{acg} + \sigma^2_{ace}} \quad (2.6)$$

Esta variable puede tomar valores de cero a uno. Cuanto mayor es IRg, mayor es la importancia relativa de ACG respecto de ACE; tomándose como parámetro el valor de 0,6 según experimentos previos de otros autores. Es decir, en aquellas variables con valores de  $IRg \geq 0,6$  se consideran preponderantes los efectos de ACG, en aquellas con valores de  $IRg < 0,6$  se consideran preponderantes los efectos de ACE. Con valores de IRg cercanos a cero, la predicción debe basarse en ambos tipos de efectos.

Los componentes de varianza asociados a ACG y ACE se obtuvieron de las respectivas esperanzas de cuadrados medios.

El cálculo es como sigue:

$$\sigma^2_{acg} = \frac{[CM_{acg} - CMe]}{p - 2} \quad (2.7)$$

$$\sigma^2_{ace} = \frac{[CM_{ace} - CMe]}{1} \quad (2.8)$$

donde  $\sigma^2_{acg}$  y  $\sigma^2_{ace}$  son los componentes de varianza asociados a ACG y ACE, respectivamente;  $CM_{acg}$ ,  $CM_{ace}$  y  $CMe$  son los cuadrados medios de ACG, ACE y residual respectivamente; “p” es el número de líneas progenitoras.

## CAPÍTULO 3. RESULTADOS

Las temperaturas máximas diarias alcanzadas en cada invernáculo pueden observarse en la (Fig. 2 y 3). En los híbrdos el estrés térmico abarcó el periodo comprendido entre el 06 y 22 de noviembre, en el caso de las líneas el estrés ocurrió entre el 15 de noviembre y 1 de diciembre. Puede observarse que los dos ambientes térmicos generados por los invernáculos estuvieron diferenciados por las temperaturas máximas diarias alcanzadas alrededor de R1, tanto en híbrdos (Fig. 2) como en líneas (Fig. 3). Si bien se observa estrés térmico antes y después del estrés térmico artificial (tanto en líneas como híbrdos), estos eventos afectaron en igual magnitud ambos ambientes térmicos. Los datos meteorológicos de radiación, lluvias y evapotranspiración pueden consultarse en el anexo 1. Junto con la siembra se debió cubrir con plástico ambos invernáculos con el fin de incrementar la temperatura edáfica y así permitir una germinación uniforme de los diferentes cultivares, en una primera instancia esto incrementó la temperatura ambiental hasta un máximo cercano a 50°C, posteriormente se pudo regular en mejor medida el incremento de temperatura.

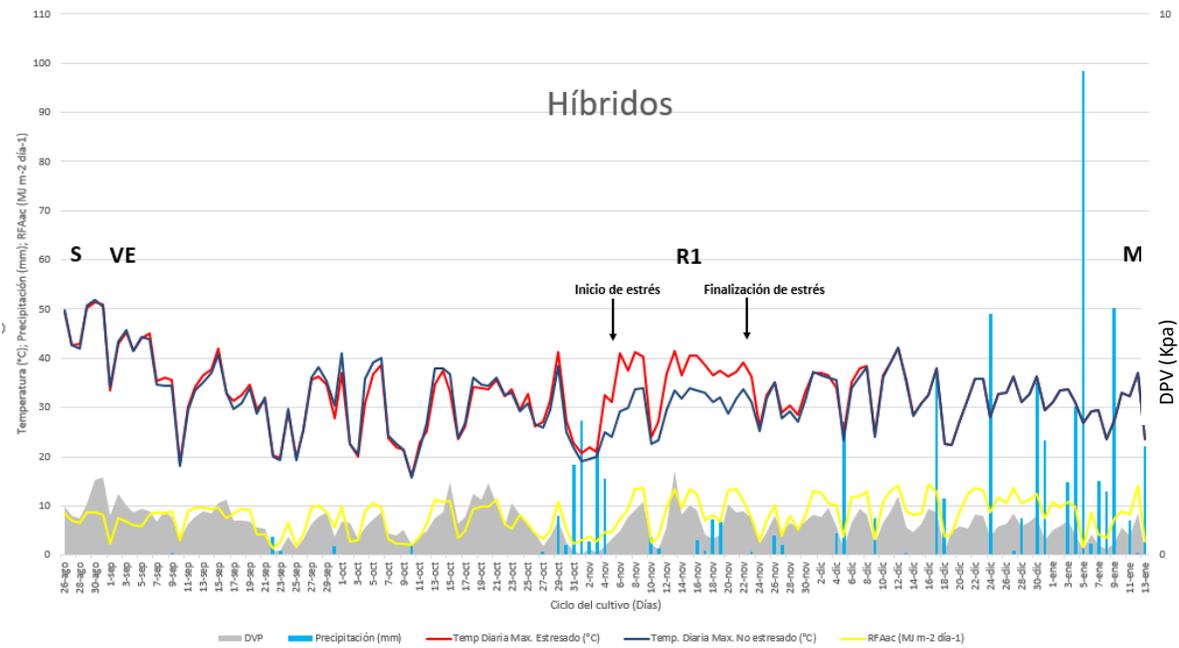


Figura 2. Temperaturas máximas diarias en ambiente estresado (rojo) y control (azul), precipitaciones (celeste), DPV (gris) y radiación fotosintéticamente activa diaria (amarillo) para promedio de 15 híbrdos de maíz. S: fecha de siembra; VE: fecha de emergencia; R1: floración femenina; MF: fecha de madurez fisiológica.

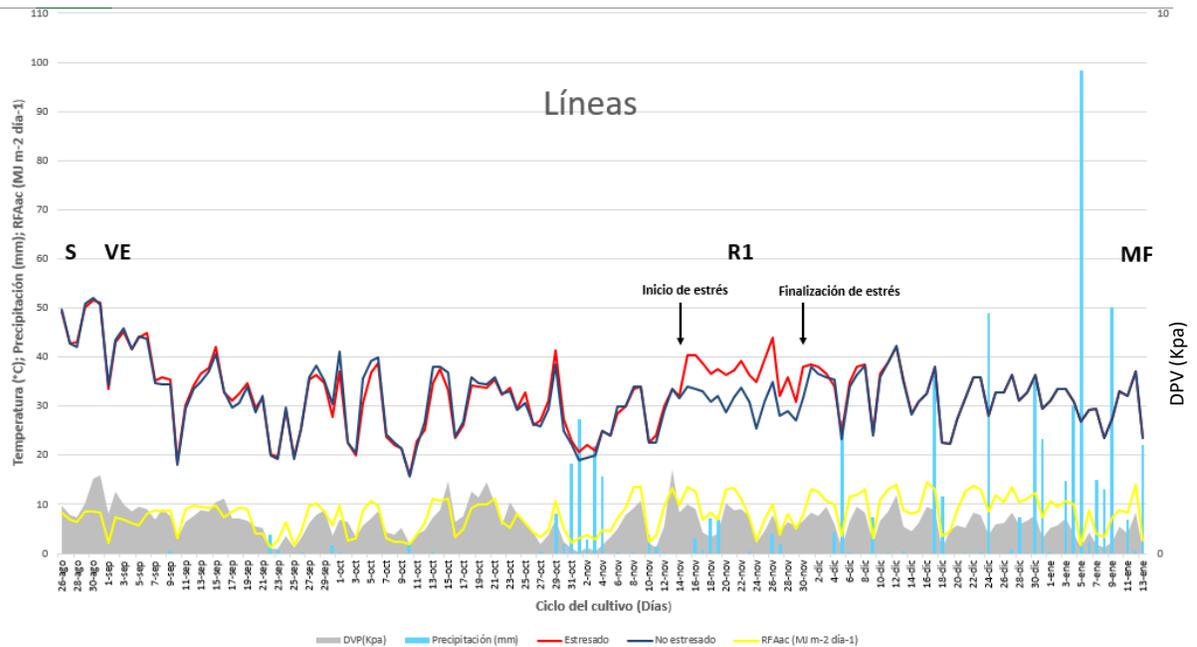


Figura 3. Temperaturas máximas diarias en ambiente estresado (rojo) y control (azul), precipitaciones (celeste), DPV (gris) y radiación fotosintéticamente activa diaria (amarillo) para promedio de 6 líneas de maíz. S: fecha de siembra; VE: fecha de emergencia; R1: floración femenina; MF: fecha de madurez fisiológica.

De acuerdo al ANAVA, en los materiales evaluados, se pudo apreciar efecto significativo de genotipo en la mayoría de los caracteres evaluados, a excepción de Biomasa\_post, TCC\_pc, UAR, EUR\_pc, Diftemp (en híbridos) y de prol y Diftemp (en líneas). Esto indica que existe suficiente variabilidad fenotípica en muchos de los caracteres estudiados.

### 3.1. Rendimiento y componentes de rendimiento

#### 3.1.1. Rendimiento en grano

En los híbridos Rend mostró efecto estadísticamente significativo de interacción T x G, G y T (Tabla 2), lo que indica que los híbridos presentaron diferente comportamiento de acuerdo al ambiente térmico donde se desarrollaron. Bajo condiciones control, HS8 y HS9, resultado de la combinación de dos líneas tropicales, fueron los que presentaron mayor rendimiento (11272,08 y 9826,33 kg ha<sup>-1</sup>, respectivamente), en tanto bajo estrés se destacaron con altos rendimientos HS7, HS8, HS9, HS10, HS11, HS12 (todos tropicales) y HS17 (templado x tropical). El híbrido HS21, combinación de dos líneas templadas, fue el que menos rendimiento tuvo en ambas condiciones, sin embargo, bajo estrés no difirió

significativamente del resto de los híbridos de origen templado x tropical (HS13, HS14, HS15, HS16, HS18, HS19, HS20). El HS13 mostró la mayor caída de rendimiento a través de los ambientes (8062,23 vs 1482,4 kg ha<sup>-1</sup>). Se observó una caída generalizada en el rendimiento de grano a través de los ambientes térmicos, siendo significativo para la mayoría de los híbridos a excepción de HS9 y HS10, por lo tanto, estos híbridos se comportaron como tolerantes a dicho estrés. Estos últimos híbridos presentaron caída de Rend de aprox 2300 y 900 kg ha<sup>-1</sup>, lo que indicaría un elevado error experimental que podría haber estado dado por el tamaño de parcelas y un número pequeño de plantas muestreadas, entre otros factores. No obstante, fueron válidos con el fin de explorar la variabilidad genética en la tolerancia a estrés térmico existente en el germoplasma utilizado.

En las líneas Rend mostró efecto significativo de interacción T x G, T y G (Tabla 3). Destacándose en ambiente control la línea L1 con alto Rend y las líneas L2 y L5 con bajos Rend, mientras que en el ambiente estresado presentaron alto Rend las líneas L1, L3, L4, y L6 y bajo Rend las líneas L2 y L5. En cuanto a la caída de Rend a través de los ambientes pudieron destacarse las líneas L3 y L4 ya que no presentaron caídas significativas en su rendimiento.

Se pudo determinar que esta sensibilidad diferencial de los genotipos al estrés no presentó un efecto confundido debido a una asociación entre la disponibilidad de polen y el ciclo de cada cultivar, ya que no existió ninguna tendencia en la relación Rend y R1 bajo estrés (Fig. 4).

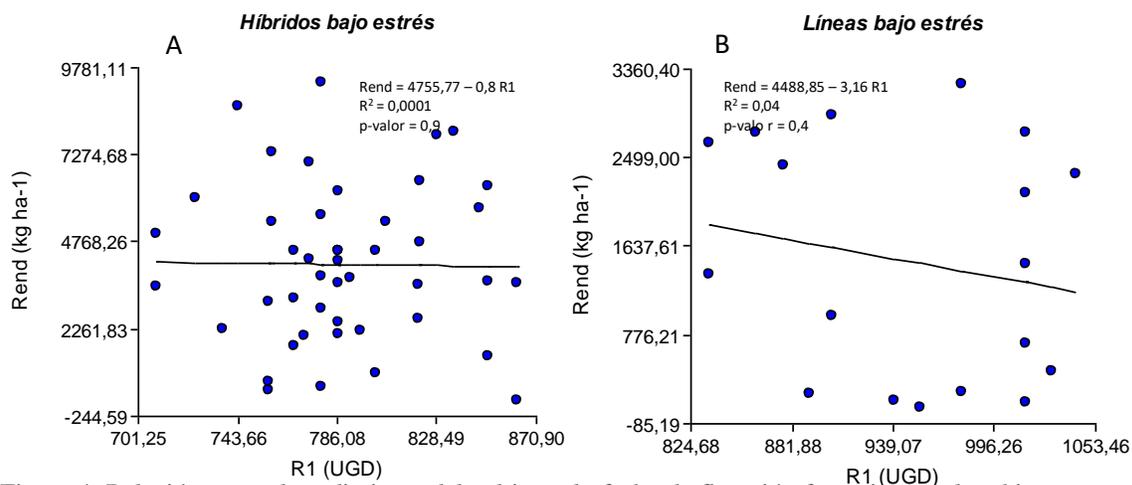


Figura 4. Relación entre el rendimiento del cultivo y la fecha de floración femenina en el ambiente estresado para híbridos (A) y líneas (B). Rend: rendimiento, R1: floración femenina.

**Tabla 2. Rendimiento en grano y sus componentes numéricos para 15 híbridos de maíz**

Híbridos	Rend (kg.ha-1)		NG (granos.m2)		PG (g)		Prol (n°espigas.pl-1)		DE (mm)		LE (mm)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
HS7	7188,95 b A	4922,93 a B	2377,73 b A	1486,92 0a B	302,37 c	335,20 b	1,13	1,27 a	43,40 b A	35,65 b B	128,87 a	129,00 a
HS8	11272,08 a A	7113,20 a B	3261,10 a A	1925,70 a B	345,76 b	366,30 a	1,00	1,00 b	47,39 a A	46,49 a A	150,59 a	157,62 a
HS9	9836,23 a A	7563,08 a A	3120,38 a A	2360,49 a B	315,28 c	323,33 b	1,07	1,13 b	46,56 a A	44,52 a B	141,41 a	151,81 a
HS10	7193,14 b A	6289,22 a A	2327,61 b A	1982,15 a A	309,00 c	316,54 b	1,00	1,13 b	46,36 a A	42,43 a B	130,51 a	136,27 a
HS11	8500,38 b A	5520,61 a B	2813,52 b A	1824,42 a B	301,40 c	306,20 b	1,13	1,33 a	44,73 b A	42,52 a A	140,05 a	142,05 a
HS12	7676,71 b A	4819,88 a B	2530,87 b A	1706,31 a B	303,37 c	285,24 c	1,00	1,13 b	48,23 a A	45,69 a A	120,35 a	136,69 a
HS13	8062,23 b A	1482,40 b B	2240,59 b A	421,41 b B	363,55 a	351,80 a	1,00	1,00 b	46,20 a A	25,79 d B	149,13 a	130,61 a
HS14	8283,66 b A	2356,14 b B	2564,50 b A	755,10 b B	322,34 b	310,60 b	1,00	0,87 b	43,41 b A	38,04 b A	132,11 a	116,36 b
HS15	6889,22 b A	2819,30 b B	2060,88 b A	856,54 b B	332,55 b	325,61 b	1,00	1,07 b	44,66 b A	41,66 a A	129,26 a	103,99 b
HS16	8082,07 b A	3463,49 b B	2504,00 b A	1104,58 b B	322,73 b	314,38 b	1,00	0,93 b	45,71 a A	36,53 b B	141,18 a	134,58 a
HS17	8351,54 b A	5023,01 a B	2449,39 b A	1430,63 a B	341,30 b	353,26 a	1,00	1,07 b	43,99 b A	41,38 a A	127,25 a	152,61 a
HS18	7238,27 b A	3208,45 b B	2389,60 b A	1106,09 b B	303,60 c	291,11 c	0,93	1,00 b	43,71 b A	36,95 b B	135,42 a	128,31 a
HS19	6289,71 b A	3388,49 b B	2089,00 b A	1220,03 b B	301,86 c	276,02 c	1,00	1,13 b	42,56 b A	39,34 b A	128,38 a	130,28 a
HS20	7683,39 b A	2949,65 b B	2660,57 b A	1029,51 b B	289,94 c	283,82 c	1,00	0,87 b	44,88 b A	36,54 b B	138,92 a	151,09 a
HS21	1630,04 c A	889,61 b B	534,65 c A	316,10 b A	302,24 c	279,53 c	0,67	0,47 c	39,47 c A	30,59 c B	105,07 b	79,18 c
Media	7611,84 A	4120,63 B	2394,96 A	1301,73 B	317,15 A	314,60 A	1,00 A	1,03 A	44,71 A	39,16 B	132,90 A	133,29 A
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns		ns		ns	
E.E.	294,04		76,17		4,56		0,04		0,42		2,61	
Temperatura	0,0011**		0,0005**		0,7125		0,5766		0,0007**		0,9225	
Genotipo	<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**	
Temperatura>bloque	0,0366*		0,1647		0,002**		0,0252*		0,1649		0,0576	
Genotipo*Temperatura	0,0027**		0,0201*		0,0267*		0,4092		<0,0001**		0,0098**	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. Rend: rendimiento, NG: número de granos, PG: peso de grano, prol: prolificidad, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga. TC: temperatura control en periodo crítico, TE: temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes (p > 0,05) entre nivel TC y TE.

**Tabla 3. Rendimiento en grano y sus componentes numéricos para 6 líneas de maíz.**

Líneas	Rend (kg.ha-1)		NG (granos.m2)		PG (g)		Prol (n°espigas.pl-1)		DE (mm)		LE (mm)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
L1	5146,73 a A	2209,79 a B	1738,92	682,51 a	300,74	317,63 a	1,03 A	1,13 A	41,24	35,22 b	134,29 a	135,59 a
L2	1817,41 c A	450,61 b B	663,20	173,32 b	274,89	259,87 b	1,20 A	0,60 B	38,03	31,55 c	117,41 b	91,98 b
L3	2739,30 b A	2759,65 a A	1039,68	1043,88 a	263,34	264,64 b	1,00 A	0,97 A	42,05	41,30 a	92,80 c	88,48 b
L4	2713,44 b A	1498,18 a A	1282,82	651,78 a	217,48	230,60 c	1,17 A	1,03 A	36,62	34,09 c	83,98 c	95,27 b
L5	1124,79 c A	251,71 b B	483,65	133,84 b	232,56	201,77 c	1,04 A	0,73 B	34,75	25,16 d	94,62 c	89,83 b
L6	3478,06 b A	1981,91 a B	1501,51	892,97 a	230,60	220,65 c	1,14 A	1,10 A	35,45	32,20 c	94,28 c	97,90 b
Media	2836,62 A	1525,30 B	1118,56 A	578,51 B	253,27 A	249,19 A	1,10 A	0,93 B	38,03 A	33,08 B	102,73 A	99,92 A
Shapiro-Wilks	Ns		ns		ns		ns		ns		ns	
E.E.	275,92		121,38		2,67		0,93		0,72		3,29	
Temperatura	0,0259*		0,0346*		0,3406		0,0138*		0,0119*		0,6601	
Genotipo	<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**		0,0554		<0,0001**		<0,0001**	
Temperatura>bloque	0,0523		0,0273*		0,9027		0,5145		0,1875		0,0201*	
Genotipo*Temperatura	0,0405*		0,0694		0,4550		0,0144*		0,0612		0,0066**	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. Rend: rendimiento, NG: número de grano, PG: peso de grano, prol: prolificidad, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga. TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes (p > 0,05) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes (p > 0,05) entre nivel TC y TE.

### **3.1.2 Número de granos**

En los híbridos NG mostró efecto estadísticamente significativo de interacción T x G, G y T (Tabla 2). Los híbridos HS8 y HS9 presentaron los mayores valores de NG en condición control. Los híbridos HS7, HS8, HS9, HS10, HS11, HS12 (todos de origen tropical) y HS17 mostraron los mayores valores de NG bajo estrés. El HS13 fue el que presentó la mayor caída en el NG entre ambiente control y estrés. El HS21 presentó el menor NG en ambas condiciones, sin embargo, bajo estrés no se diferenció estadísticamente del resto de los híbridos de origen templado x tropical (HS13, HS14, HS15, HS16, HS18, HS19, HS20). La variación del NG a través de los ambientes térmicos fue significativa para la mayoría de los híbridos a excepción de los híbridos HS10 y HS21 donde la caída de NG no fue estadísticamente significativa (Tabla 2).

En las líneas, para NG hubo efecto significativo de G y T (Tabla 3). Las altas temperaturas afectaron NG en la mayoría de las líneas, siendo de 578,51 granos m<sup>-2</sup> bajo estrés y de 1118,56 granos m<sup>-2</sup> bajo control. Con altos valores de NG se destacaron las líneas L1, L3, L4 y L6, mientras que L2 y L5 presentaron bajo NG. La línea L3 fue la que presentó mayor tolerancia al estrés térmico, ya que su NG resultó constante a través de los ambientes térmicos.

### **3.1.3. Peso de grano**

En los híbridos el PG mostró efecto significativo de interacción T x G y G (Tabla 2). En condición control se destacó con alto PG el híbrido HS13, mientras que con bajo PG de destacaron HS7, HS9, HS10, HS11, HS12, HS18, HS19, HS20 y HS21, el resto de los híbridos presentaron PG intermedios. Bajo estrés, presentaron elevado PG los híbridos HS8, HS13 y HS17, mientras que reducido PG presentaron los híbridos HS12, 18, HS19, HS20 y HS21.

Para las líneas existió efecto significativo de G (Tabla 3). La línea L1 presentó el mayor PG y las líneas L4, L5, y L6 mostraron los menores valores.

### **3.1.4. Prolificidad**

En los híbridos, el carácter prolificidad mostró efecto significativo de G (Tabla 2). Con alta prolificidad se destacaron HS7 y HS11, mientras que con baja prolificidad se destacó HS21 (híbrido templado). Algunos híbridos tendieron a incrementar su prol con

estrés, mientras que otros disminuyeron su prolificidad. En el caso de incrementos de prol podría deberse a una respuesta de la planta frente a la limitación de los destinos reproductivos generada por el estrés.

En el caso de las líneas, la prolificidad mostró efecto significativo de interacción T x G y T (Tabla 3). Existió una disminución significativa de la prolificidad en las líneas L2 y L5 cuando pasaron de ambiente control a estrés. Las líneas L1, L3 y L6 se destacaron ya que mantuvieron prácticamente invariable su prol a través de los ambientes térmicos.

#### **3.1.5. Diámetro de espigas**

En los híbridos DE mostró efecto estadísticamente significativo de interacción T x G, G y T (Tabla 2). Bajo control se destacaron con alto DE los híbridos HS8, HS9, HS10, HS12, HS13 y HS16, mientras que el HS21 mostró el menor DE. Los híbridos que presentaron mayor DE bajo estrés fueron HS8, HS9, HS10, HS11, HS12, HS15 y HS17, mientras que con bajo DE, en similares condiciones, se destacó el HS13. El híbrido HS13 fue el que presentó mayor caída de DE a través de los ambientes térmicos (de 46,2 a 25,79 mm). La variación del DE entre ambientes no fue significativo para los híbridos HS8, HS11, HS12, HS14, HS15, HS17, HS19.

El DE en líneas mostró solo efecto de G y T (Tabla 3). Todas las líneas presentaron una disminución en el DE cuando estuvieron bajo estrés, pasando de 38,03 mm de promedio bajo control a 33,08mm bajo estrés. La línea L3 se destacó con alto DE con y sin estrés, mientras que las líneas L5 mostraron bajo DE.

#### **3.1.6. Largo de espigas:**

En los híbridos LE mostró efecto estadísticamente significativo de interacción T x G y G (Tabla 2). El híbrido HS21 mostró el menor LE en ambas condiciones térmicas.

En el caso de las líneas LE mostró efecto estadísticamente significativo de T x G y G (Tabla 3). La línea L1 mostró el mayor valor de LE tanto en ambiente control como en estrés.

### **3.2. Componentes ecofisiológicos de rendimiento:**

#### **3.2.1. RFA interceptada por el cultivo en periodo crítico (RFAi\_pc)**

En el caso de los híbridos, la RFAi\_pc mostró efecto significativo de G y T (Tabla 4). En general los híbridos bajo estrés presentaron mayores valores de RFAi\_pc que bajo

control (157,82 y 141,86 MJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, respectivamente). Se destacó con alto valor de RFAi\_pc el HS8 y con bajo valor el HS16.

En las líneas, RFAi\_pc mostró efecto significativo de G y T (Tabla 5). En general las líneas bajo estrés presentaron mayor RFAi\_pc que cuando estuvieron en el ambiente control (138,85 y 115,03 MJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, respectivamente). Presentaron los mayores valores las líneas L1, L2 y L3, mientras que las líneas L4, L5 y L6 presentaron los menores valores. Si bien el estrés térmico está asociado a una reducción de la expansión foliar, opuesto a lo que ocurrió en el presente trabajo, cabe destacar que al inicio del periodo crítico las plantas en el ambiente control fueron mayores (también observado a través de su Biomasa\_pre). Esto podría deberse a la instalación de la malla plástica en el ambiente control previo a la generación del estrés que, si bien presentaba similar interceptación de radiación que el polietileno, este último genera una mayor radiación difusa. A pesar de esto, el estrés afectó otras variables relacionadas con esta, por lo tanto, el efecto del estrés podría haber sido subestimado.

### **3.2.2. Biomasa**

En híbridos, Biomasa\_pre mostró efecto estadísticamente significativo de G y T (Tabla 4). Los híbridos desarrollados bajo control presentaron menor valor de Biomasa\_pre que los desarrollados bajo estrés (0,39 y 0,44 kg m<sup>-2</sup>, respectivamente). Si bien esto no debería ocurrir, pudieron haber intervenido diferentes factores generando este efecto (aclarado anteriormente). Con altos valores de Biomasa\_pre se destacaron los híbridos HS9, HS13, HS14 y HS15. En el caso de Biomasa\_post solo hubo efecto significativo de T, invirtiéndose el comportamiento de este carácter pre-estrés, es decir, existiendo mayor biomasa en ambiente control (1,16 vs 0,94 kg m<sup>-2</sup>). Para el caso de Biomasa\_mf en híbridos, hubo tanto efecto significativo de T como de G (Tabla 4). En general los híbridos bajo control presentaron mayores valores de Biomasa\_mf que bajo estrés (2,07 y 1,77 kg m<sup>-2</sup>, respectivamente). Con altos valores de Biomasa\_mf se destacaron el híbrido HS8 seguido por el HS9 (ambos tropicales) y con bajo valor el HS21 (templado). Los híbridos HS7, HS9, HS11 y HS12 presentaron las menores caídas de Biomasa\_mf bajo estrés, mientras que HS10 incrementó su biomasa\_mf bajo estrés.

En el caso de las líneas, para el carácter Biomasa\_pre solo hubo efecto significativo de genotipo G (Tabla 5), destacándose con elevados valores de Biomasa\_pre las líneas L1,

L2 y L3. Para la variable Biomasa\_post existió efecto significativo de interacción G x T y G. En este caso se destacaron bajo control la línea L2 con alto valor y L4 y L6 con bajos valores. Mientras que bajo estrés se destacaron las líneas L1 y L2 con altos valores y las líneas L5 y L6 con bajos valores. Para el carácter Biomasa\_mf en líneas existió efecto significativo de G y T. Las líneas mostraron una caída en la biomasa\_mf bajo estrés con respecto al control (0,89 y 1,03 kg m<sup>-2</sup>, respectivamente). Se destacó la L1 y L2, con elevada Biomasa\_mf, mientras que la línea L5 presentó la menor Biomasa\_mf. La línea L3 no presentó caídas en Biomasa\_mf a través de los ambientes térmicos.

**Tabla 4. Intercepción de radiación solar fotosintéticamente activa por el cultivo y biomasa aérea para 15 híbridos de maíz**

Híbridos	RFAi_pc (MJ.m-2.d-1)		Biomasa_pre (kg.m2)		Biomasa_post (kg.m2)		Biomasa_mf (kg.m2)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
HS7	135,62	156,65 b	0,33	0,36 b	1,47	0,87	2,13	1,88 c
HS8	155,26	173,94 a	0,41	0,41 b	1,14	1,14	2,84	2,37 a
HS9	152,41	159,88 b	0,41	0,51 a	1,11	1,05	2,35	2,12 b
HS10	147,66	151,23 b	0,35	0,42 b	1,15	0,81	1,76	1,92 c
HS11	144,33	156,38 b	0,36	0,45 b	1,17	0,83	2,11	1,84 c
HS12	145,34	154,06 b	0,40	0,43 b	0,99	1,00	2,03	1,94 c
HS13	139,74	165,54 b	0,39	0,50 a	1,29	1,11	2,26	1,65 c
HS14	142,46	147,51 b	0,52	0,49 a	1,36	1,01	2,27	1,70 c
HS15	145,50	160,23 b	0,47	0,51 a	1,18	1,04	1,89	1,57 d
HS16	119,77	151,69 c	0,32	0,51 b	0,93	0,92	1,98	1,79 c
HS17	145,60	166,04 b	0,36	0,51 b	1,38	0,93	2,24	1,99 b
HS18	138,29	158,81 b	0,36	0,44 b	1,12	0,91	2,11	1,60 c
HS19	142,68	151,32 b	0,36	0,41 b	1,25	0,81	1,91	1,39 d
HS20	133,25	159,34 b	0,39	0,37 b	0,93	0,90	1,98	1,70 c
HS21	139,94	154,71 b	0,30	0,35 b	1,00	0,76	1,24	1,16 e
Media	141,86 B	157,82 A	0,39 B	0,44 A	1,16 A	0,94 B	2,07 A	1,77 B
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns	
E.E.	3,27		0,01		0,02		0,04	
Temperatura	0,026*		0,0103*		0,0034**		0,0074**	
Genotipo	0,0008**		0,0023**		0,7712		<0,0001**	
Temperatura>bloque	0,0003**		0,5184		0,8726		0,0804	
Genotipo*Temperatura	0,1805		0,1672		0,8866		0,0581	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. RFAi\_pc: radiación fotosintéticamente activa durante el periodo crítico, Biomasa\_pre: biomasa previa al estrés, Biomasa\_post: biomasa posterior al estrés, Biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

**Tabla 5. Intercepción de radiación solar fotosintéticamente activa por el cultivo y biomasa aérea para 6 líneas de maíz**

Líneas	RFPI_pc (MJ.m-2.d-1)		Biomasa_pre (kg.m2)		Biomasa_post (kg.m2)		Biomasa_mf (kg.m2)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
L1	129,75	145,43 a	0,15	0,24 a	0,59 b	0,86 a	1,33	1,08 a
L2	125,33	147,80 a	0,21	0,17 a	0,66 a	0,76 a	1,41	1,10 a
L3	129,09	164,51 a	0,18	0,18 a	0,55 b	0,58 b	1,04	1,12 b
L4	99,70	130,70 b	0,13	0,17 b	0,39 c	0,59 b	0,89	0,75 c
L5	112,84	126,31 b	0,11	0,14 b	0,48 b	0,42 c	0,61	0,48 d
L6	93,48	113,91 b	0,04	0,05 c	0,32 c	0,31 c	0,9	0,79 c
Media	115,03 B	138,85 A	0,14 A	0,16 A	0,50 A	0,59 A	1,03 A	0,89 B
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns	
E.E.	4,57		0,01		0,05		0,03	
Temperatura	0,0182*		0,1422		0,1935		0,0217*	
Genotipo	0,0020**		<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**	
Temperatura>bloque	0,2933		0,1793		0,0006**		0,4773	
Genotipo*Temperatura	0,7941		0,0947		0,0018**		0,1526	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. RFPI\_pc: radiación fotosintéticamente activa durante el periodo crítico, Biomasa\_pre: biomasa previa al estrés, Biomasa\_post: biomasa posterior al estrés, Biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

### 3.2.3. Tasa de crecimiento del cultivo

En los híbridos, la TCC<sub>pc</sub> mostró efecto significativo de T (Tabla 6), en general se observó una disminución en la TCC<sub>pc</sub> bajo estrés (18,05 g m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) con respecto al control (28,49 g m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Los híbridos HS8 y HS12 mostraron similares TCC<sub>pc</sub> entre ambos ambientes térmicos.

En las líneas, TCC<sub>pc</sub> mostró efecto significativo tanto de interacción T x G como de G (Tabla 7). En ambiente control se destacaron las líneas L1, L2, L3 y L5 con elevada TCC<sub>pc</sub>. Bajo estrés se destacaron las líneas L1 y L2 con elevadas TCC<sub>pc</sub> y las líneas L5 y L6 con baja TCC<sub>pc</sub>.

En el caso de la TCC<sub>llen</sub> de híbridos, hubo solo efecto significativo de G, siendo el HS 21 el único híbrido que se diferenció del resto con una TCC<sub>llen</sub> inferior (Tabla 6).

La TCC<sub>llen</sub> en líneas mostró efecto tanto de interacción T x G, como de T y G (Tabla 7). Se observó una alteración en la TCC<sub>llen</sub> a través de los ambientes en las líneas L1, L2 y L4. La línea templada L5 presentó baja TCC<sub>llen</sub> en ambas condiciones, esta línea bajo control mostró una TCC<sub>llen</sub> significativamente inferior al resto de las líneas, mientras que bajo estrés presentó similares TCC<sub>llen</sub> a las líneas L1 y L4. La línea L3 presentó mayor TCC<sub>llen</sub> bajo estrés aunque sin ser estadísticamente significativa.

**Tabla 6. Tasa de crecimiento del cultivo, uso aparente de reservas, eficiencia de uso de la radiación solar e índice de cosecha para 15 híbridos de maíz**

Híbridos	TCC_pc (g.m-2.d-1)		TCC_llen (g.m-2.d-1)		UAR		EUR_pc (g.MJ-1)		IC (%)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
HS7	42,24	18,74	16,10	25,10 a	0,06	-0,51	6,65	3,26	33,75 a A	26,21 a A
HS8	26,81	26,88	33,19	26,64 a	-0,58	-0,52	4,64	4,16	39,69 a A	30,01 a A
HS9	25,79	17,14	24,06	21,92 a	-0,25	-0,32	4,62	2,86	41,86 a A	35,65 a A
HS10	29,50	14,26	14,45	25,94 a	0,11	-0,49	5,35	2,53	40,89 a A	32,76 a A
HS11	28,12	14,05	18,20	22,01 a	-0,09	-0,46	5,47	2,43	40,29 a A	29,91 a A
HS12	21,89	20,93	20,09	19,21 a	-0,28	-0,46	4,05	3,71	37,83 a A	24,84 a B
HS13	31,42	22,46	20,65	13,37 a	-0,17	-0,39	6,01	3,65	35,67 a A	8,97 b B
HS14	31,06	19,12	19,70	17,13 a	-0,08	-0,45	6,01	3,46	36,39 a A	13,87 b B
HS15	26,34	19,39	13,98	11,53 a	-0,02	-0,25	4,96	3,28	36,41 a A	17,95 a B
HS16	22,39	15,19	24,07	21,87 a	-0,24	-0,52	5,16	2,71	40,85 a A	19,35 a B
HS17	37,73	15,49	20,90	23,05 a	-0,03	-0,55	7,06	2,52	37,29 a A	25,29 a B
HS18	28,00	17,33	22,77	17,23 a	-0,27	-0,37	5,50	2,91	34,30 a A	20,05 a B
HS19	33,05	15,00	13,96	14,46 a	-0,03	-0,24	6,30	2,69	32,93 a A	24,38 a A
HS20	19,71	19,49	21,97	20,21 a	-0,29	-0,51	4,09	3,27	38,83 a A	16,35 a B
HS21	23,38	15,27	5,86	10,05 b	0,08	-0,31	5,62	2,67	13,15 b A	7,67 b B
Media	28,49 A	18,05 B	19,33 A	19,31 A	-0,14 A	-0,42 B	5,56 A	3,07 B	36,01 A	22,29 B
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns		ns	
E.E.	0,88		1,22		0,05		0,18		1,42	
Temperatura	0,0019**		0,9932		0,0152*		0,0007**		0,0024**	
Genotipo	0,9076		0,0257*		0,8402		0,9692		<0,0001**	
Temperatura>bloque	0,8298		0,4019		0,4949		0,8824		0,0191*	
Genotipo*Temperatura	0,8325		0,8604		0,9680		0,8818		0,0089**	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. TCC\_pc: tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento del cultivo durante el llenado efectivo de grano, UAR: uso aparente de reservas, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, IC: índice de cosecha, TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipos a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

**Tabla 7. Tasa de crecimiento del cultivo, uso aparente de reservas, eficiencia de uso de la radiación solar e índice de cosecha para 6 líneas de maíz**

Líneas	TCC_pc (g.m-2.d-1)		TCC_llen (g.m-2.d-1)		UAR		EUR_pc (g.MJ-1)		IC (%)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
L1	13,38 a	19,29 a	15,42 a A	5,12 b B	-0,23 b	-0,01 a	3,40 a	4,23 a	38,70	20,45 a
L2	13,57 a	16,72 a	16,46 a A	8,95 a B	-0,57 c	-0,37 b	3,67 a	3,73 b	12,89	4,13 b
L3	11,23 a	12,49 b	10,76 a A	12,21 a A	-0,22 b	-0,26 b	2,89 a	2,43 c	26,38	24,69 a
L4	7,89 b	13,27 b	10,79 a A	3,65 b B	-0,23 b	-0,03 a	2,57 a	3,27 b	30,49	19,98 a
L5	11,39 a	8,69 c	2,72 b A	1,30 b A	-0,01 a	-0,03 a	3,58 a	2,22 c	18,41	5,24 b
L6	8,61 b	9,76 c	12,38 a A	9,06 a A	-0,23 b	-0,23 b	3,02 a	2,45 c	38,67	25,09 a
Media	11,10 A	13,37 A	11,42 A	6,72 B	-0,25 A	-0,15 A	3,19 A	3,05 A	27,58 A	16,58 B
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns		ns	
E.E.	1,31		1,06		0,04		0,26		2,60	
Temperatura	0,2731		0,0349*		0,1587		0,7368		0,0337*	
Genotipo	<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**		0,0112*		<0,0001**	
Temperatura>bloque	0,0004**		0,0802		0,0241*		0,0304*		0,0355*	
Genotipo*Temperatura	0,0095**		0,0205*		0,0259*		0,0487*		0,3344	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. TCC\_pc: tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento del cultivo durante el llenado efectivo de grano, UAR: uso aparente de reservas, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, IC: índice de cosecha, TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

#### **3.2.4. Uso aparente de reservas**

En los híbridos, UAR mostró efecto significativo de T (Tabla 6). Hubo una disminución significativa en el UAR bajo estrés (-0,42) con respecto al ambiente control (-0,14). La mayor caída en el UAR entre ambientes térmicos estuvo dada en los híbridos HA7 y HS10.

En el caso de las líneas, UAR mostró efecto significativo tanto de interacción T x G como de G (Tabla 7). La línea L5 presentó los mayores valores de UAR tanto bajo control (-0,01) como en estrés (-0,03) y en este último sin diferencias con las líneas L1 y L4. Con bajos valores de UAR bajo estrés se destacaron las líneas L2, L3 y L6.

#### **3.2.5. Eficiencia en el uso de la radiación**

En los híbridos la EUR<sub>pc</sub> mostró efecto significativo de T (Tabla 6). Bajo estrés los híbridos disminuyeron significativamente su EUR<sub>pc</sub>, pasando de una media de 5,56 gr MJ<sup>-1</sup> en condición control a 3,07 gr MJ<sup>-1</sup> bajo estrés. La mayor caída en la EUR<sub>pc</sub> a través de los ambientes la mostró el HS17, mientras que el HS8 mostró la menor caída de EUR<sub>pc</sub> bajo estrés.

En el caso de las líneas, EUR<sub>pc</sub> mostró efecto significativo de interacción T x G y G (Tabla 7). En ambiente control todas las líneas presentaron similares valores de EUR<sub>pc</sub>, sin embargo, bajo estrés la línea L1 mostró el mayor valor y las líneas L3, L5 y L6 presentaron los menores valores. La mayor caída en el EUR<sub>pc</sub> estuvo dada en la línea L5.

#### **3.2.6. Índice de Cosecha**

En el caso de los híbridos el IC mostró efecto estadísticamente significativo de interacción T x G, G y T (Tabla 6). El HS21 fue el único que se diferenció del resto, con un bajo IC en el ambiente control. Bajo estrés se destacaron con los menores IC los híbridos HS13, HS14 y HS21, mientras que el resto de los híbridos presentaron altos IC. En general los híbridos disminuyeron el IC cuando pasaron del ambiente control al estresado a excepción de los híbridos HS7, HS9, HS10, HS11 y HS19, en los cuales la caída del IC no llegó a ser significativa.

En el caso de las líneas, el carácter IC mostró efecto estadísticamente significativo de G y T (Tabla 7). Las líneas disminuyeron significativamente el IC bajo estrés, siendo la media del ambiente control de 27,58 % y pasando a 16,58 % bajo estrés. Con altos IC se

destacaron las líneas L1, L3, L4 y L6. Cabe aclarar que L3 no mostró caídas en el IC a través de los ambientes térmicos.

### **3.3. Indicadores de estatus**

#### **3.3.1 Índice de verdor**

En los híbridos, el carácter SPAD\_preband mostró efecto significativo de G, siendo el híbrido HS7 el que presentó mayor unidad de SPAD (Tabla 8). El SPAD\_preesp mostró efecto significativo de G (Tabla 8), destacándose los genotipos HS13 y HS14 con altas unidades de SPAD. Si bien en el momento previo al estrés era esperable que los genotipos no varíen sus valores a través de los ambientes térmicos, existieron algunas excepciones (HS9, HS10, HS13 y HS15). El SPAD\_postband mostró efecto significativo de interacción T x G, T y G, destacándose con mayores unidades SPAD\_postband en el ambiente control el genotipo HS13. El híbrido HS19 mostró el menor valor de unidades SPAD\_postband bajo estrés, el resto de los híbridos presentaron altos valores. En general se observó tendencia de disminución del SPAD\_postband bajo estrés con respecto al control, sin embargo, esa caída en las unidades de SPAD llegaron a ser significativas solo en los híbridos HS8, HS12, HS13, HS17 y HS19. El carácter SPAD\_postesp mostró efecto significativo de T y G. Los híbridos variaron significativamente las unidades de SPAD a través de los ambientes térmicos, pasando de una media de unidades SPAD de 46,71 en ambiente control a 41,62 bajo estrés.

En caso de las líneas el carácter SPAD\_preband mostró efecto significativo de G (Tabla 9), destacándose las líneas L1 y L5 con alto valor de unidades SPAD y el resto de las líneas con bajo valor. El carácter SPAD\_preesp mostró efecto significativo de G (Tabla 9) destacándose las líneas L1 con el mayor valor de unidades SPAD y la línea L6 con el menor valor. El SPAD\_postband mostró efecto significativo de G (Tabla 9), diferenciándose con bajo valor la línea L6. El carácter SPAD\_postesp mostró efecto significativo de G, destacándose las líneas L1 y L2 con altos valores de unidades SPAD.

#### **3.3.2. Temperatura foliar**

Tanto para híbridos como líneas esta variable no mostró efecto significativo en ninguna de las fuentes de variación (Tabla 8 y 9). Se pudo apreciar que para todos los genotipos la temperatura foliar siempre fue menor a la temperatura ambiental.

**Tabla 8. Índice de verdor medido con SPAD y temperatura foliar para 15 híbridos de maíz**

Híbridos	SPAD_preband		SPAD_preesp		SPAD_postband		SPAD_postesp		Diftemp (°c)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
HS7	30,16	29,12 a	47,12	41,28 c	40,50 c A	34,18 a A	42,61	41,94 b	-1,45	-2,11
HS8	20,12	18,75 b	39,91	38,86 c	41,05 c A	31,55 a B	50,69	38,92 b	-0,69	-1,07
HS9	12,16	23,73 b	51,43	47,40 b	37,34 c A	36,86 a A	46,27	40,22 b	-1,88	-1,6
HS10	18,56	25,15 b	47,72	50,74 b	44,19 b A	43,56 a A	47,73	43,13 b	-2,2	-2,15
HS11	22,59	13,77 b	49,09	45,96 b	43,40 b A	44,44 a A	46,09	45,87 b	-1,47	-2,99
HS12	24,69	18,72 b	49,92	46,68 b	42,46 b A	36,89 a B	42,50	39,09 b	-2,09	-1,9
HS13	15,94	23,55 b	58,38	52,72 a	56,12 a A	42,19 a B	51,10	43,00 b	-2,02	-0,95
HS14	16,93	17,78 b	56,00	49,39 a	46,01 b A	39,85 a A	54,51	50,30 a	-1,75	-0,99
HS15	13,45	20,34 b	47,87	52,99 b	43,83 b A	39,20 a A	48,96	44,12 b	-1,22	-1,65
HS16	21,56	21,47 b	50,37	47,80 b	46,34 b A	45,32 a A	42,53	42,29 b	-2,34	-1,66
HS17	21,80	20,35 b	49,42	43,79 b	45,78 b A	32,94 a B	47,63	42,52 b	-1,09	-1,38
HS18	18,84	18,03 b	44,58	44,47 c	39,73 c A	33,93 a A	47,08	37,02 b	-1,27	-1,53
HS19	17,18	17,49 b	42,28	40,86 c	35,89 c A	26,95 b B	45,32	35,17 b	-1,7	-1,46
HS20	14,53	15,02 b	40,50	40,23 c	36,01 c A	37,53 a A	40,62	37,53 b	-1,89	-3,1
HS21	19,59	19,64 b	42,83	42,23 c	36,01 c A	39,83 a A	49,43	40,53 b	-2,17	-1,81
Media	19,30 A	20,17 A	47,83 A	45,36 A	42,26 A	37,81 B	46,71 A	41,62 B	-1,68 A	-1,75 A
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns		ns	
E.E.	0,69		0,78		0,21		0,58		0,27	
Temperatura	0,4191		0,0852		0,0001**		0,0032**		0,8650	
Genotipo	0,0007**		<0,0001**		<0,0001**		0,0001**		0,1094	
Temperatura>bloque	0,3958		0,1084		0,9742		0,4519		0,0023**	
Genotipo*Temperatura	0,0576		0,2851		0,0089**		0,2551		0,5686	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. SPAD\_preband: índice de verdor tomado previo al estrés en hoja bandera, SPAD\_preesp: índice de verdor tomado previo al estrés en hoja porta espiga, SPAD\_postband: índice de verdor tomado posterior al estrés en hoja bandera, SPAD\_postesp: índice de verdor tomado posterior al estrés en hoja porta espiga. Diftemp: temperatura foliar TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

**Tabla 9. Índice de verdor medido con SPAD y temperatura foliar para 6 líneas de maíz**

Líneas	SPAD_preband		SPAD_preesp		SPAD_postband		SPAD_postesp		Diftemp (°c)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
L1	25,10	26,89 a	54,98	56,57 a	36,58	38,94 a	45,31	41,08 a	-0,03	-0,56
L2	17,31	11,41 b	44,24	41,42 b	36,95	31,33 a	40,78	35,99 a	-1,01	-1,4
L3	12,27	18,72 b	31,38	31,64 c	34,43	31,04 a	28,68	34,24 b	-1,35	-2,24
L4	15,12	21,88 b	40,25	39,54 b	35,52	33,92 a	32,00	33,72 b	-1,39	-2,28
L5	21,91	27,03 a	35,12	32,43 c	31,21	35,66 a	26,50	27,86 b	-0,91	-0,37
L6	13,24	9,89 b	25,35	23,69 d	21,42	22,60 b	24,47	26,05 b	-0,56	-1,15
media	17,49 A	19,67 A	38,55 A	37,73 A	32,69 A	32,24 A	32,96 A	34,18 A	-0,88 A	-1,37 A
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns		ns	
E.E.	0,88		1,55		3,17		2,78		0,32	
Temperatura	0,0740		0,8254		0,8723		0,8083		0,3753	
Genotipo	0,0006**		<0,0001**		0,0234*		0,0026**		0,2592	
Temperatura>bloque	0,7136		0,2306		0,9082		0,6709		0,3776	
Genotipo*Temperatura	0,1712		0,8156		0,9107		0,8026		0,9313	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. SPAD\_preband: índice de verdor tomado previo al estrés en hoja bandera, SPAD\_preesp: índice de verdor tomado previo al estrés en hoja porta espiga, SPAD\_postband: índice de verdor tomado posterior al estrés en hoja bandera, SPAD\_postesp: índice de verdor tomado posterior al estrés en hoja porta espiga. Diftemp: temperatura foliar. TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

### 3.3.3 Acartuchamiento de hojas

El análisis de la variancia no paramétrico de Kruskal Wallis para el carácter acartuchamiento en híbridos arrojó la clasificación de cada genotipo y su correspondiente comparación de media. El híbrido HS21 (templado) mostró el mayor acartuchamiento, seguido por los híbridos HS13, HS14, HS15 y HS18, en todos los casos desarrollados en ambiente estresado. Los híbridos HS13, HS14, HS18 y HS21 incrementaron significativamente su acartuchamiento bajo estrés con respecto al ambiente control (Tabla 10).

Las líneas, L3, L4 y L6 presentaron el mayor acartuchamiento bajo estrés, diferenciándose significativamente de L1 y L2 en ambas condiciones y de L5 y L6 en ambiente control. La línea L6 incrementó significativamente su acartuchamiento al pasar del ambiente control al estresado (Tabla 11).

**Tabla 10. Análisis de Kruskal Wallis para acartuchamiento de hojas en 15 híbridos de maíz en tratamiento control y estrés**

Genotipo	TC	TE
HS7	1,00 A	1,00 A
HS8	1,00 A	1,00 A
HS9	1,00 A	1,20 A
HS10	1,00 A	1,00 A
HS11	1,00 A	1,20 A
HS12	1,07 A	1,07 A
HS13	1,07 A	1,53 B
HS14	1,00 A	1,47 B
HS15	1,27 A	1,67 A
HS16	1,07 A	1,33 A
HS17	1,00 A	1,27 A
HS18	1,00 A	1,47 B
HS19	1,00 A	1,20 A
HS20	1,00 A	1,00 A
HS21	1,13 A	1,93 B

TC: ambiente control; TE ambiente estrés; Medias con letra mayúscula igual no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

**Tabla 11. Análisis de Kruskal Wallis para acartuchamiento de hojas en 6 líneas de maíz en tratamiento control y estrés**

Genotipo	TC	TE
L1	1,00A	1,00A
L2	1,00A	1,00A
L3	1,13A	1,67A
L4	1,07A	1,60A
L5	1,00A	1,53A
L6	1,00A	2,07B

TC: ambiente control; TE ambiente estrés; Medias con letra mayúscula igual no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

### 3.3.4. Panojas vanas

Este carácter solo fue posible evaluarlo en líneas ya que ninguno de los híbridos presente en este trabajo expresó este carácter. Solo dos genotipos mostraron presencia de panojas vanas bajo estrés: L6 y L2.

## 3.4 Variables Fenológicas

### 3.4.1.- Floración Masculina (VT) y femenina (R1):

En híbridos, el carácter VT mostró efecto significativo de interacción T x G y G (Tabla 12). En condición control se destacaron con requerimientos altos de UGD para alcanzar VT los híbridos HS9, HS13, HS14, HS15, HS16 y HS17. Bajo estrés el HS12 fue el único que se diferenció del resto con requerimientos de bajas UGD para alcanzar VT.

Para el carácter R1 en híbridos existió efecto significativo de interacción T x G, T y G (Tabla 12). Con elevados requerimientos de UGD para alcanzar R1 bajo control se destacaron los híbridos HS7, HS9, HS10, HS11, HS13, HS14, HS15, HS16, HS17, HS18, HS20 y HS21. Bajo estrés se destacaron con elevados requerimientos de UGD para alcanzar R1 los híbridos HS18 y HS21 y con bajos requerimientos el híbrido HS12. La mayoría de los híbridos mostraron tendencia a aumentar el tiempo de emisión de estigmas cuando estuvieron estresados, sin embargo, ese incremento de UGD para alcanzar R1 se expresó en forma significativa en los híbridos HS8, HS9, HS11, HS15, HS18, HS19, HS20 y HS21.

En cuanto a VT para líneas, hubo efecto significativo G (Tabla 13). Con requerimientos elevados de UGD para alcanzar VT se destacó la línea L6 y con bajas UGD se destacaron las líneas L3 y L4. Para el carácter R1 en líneas hubo efecto significativo de T y G (Tabla 13). En general las líneas incrementaron sus requerimientos de UGD para alcanzar R1 al pasar del ambiente control al estresado (913,28 y 950,30 UGD, respectivamente). Con elevadas UGD para alcanzar R1 se destacó la línea L6 y con bajas UGD se destacaron L3 y L4.

### **3.4.2. ASI**

En el caso de los híbridos, el ASI mostró efecto estadísticamente significativo de interacción T x G y G (Tabla 12). En ambiente control se destacaron con elevado ASI los híbridos HS7, HS10, HS17, HS18 y 21. El híbrido HS21 presentó el mayor ASI bajo estrés. Con bajos valores de ASI bajo estrés se destacaron los híbridos HS8, HS9, HS11, HS12, HS13, HS14, HS15, HS16 y HS20. Los híbridos HS19 y HS21 fueron los que más incrementaron ASI bajo estrés.

En las líneas, el ASI mostró efecto de interacción T x G y G (Tabla 13). Las líneas L1, L4, L5 y L6 presentaron los menores ASI en ambiente control. Bajo estrés no existió diferencia de ASI entre las líneas. L5 mostró el mayor incremento de ASI bajo estrés.

**Tabla 12. Variables fenológicas para 15 híbridos de maíz**

Híbridos	VT (UGD)		R1 (UGD)		ASI (UGD)		MF (UGD)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
HS7	739,06 b	758,79 a	773,24 a A	814,40 b A	34,19 a	55,61 b	1471,72	1520,90
HS8	699,59 c	748,63 a	715,45 b B	753,44 b A	15,87 b	4,81 c	1604,72	1639,04
HS9	761,99 a	779,42 a	754,71 a B	795,85 b A	0,00 b	16,81 c	1677,98	1658,08
HS10	716,31 b	743,83 a	758,62 a A	801,15 b A	42,32 a	57,32 b	1471,72	1520,90
HS11	724,00 b	772,42 a	746,72 a B	803,24 b A	22,72 b	30,70 c	1529,67	1667,64
HS12	707,01 c	714,68 b	716,31 b A	714,68 c A	9,30 b	0,00 c	1619,59	1639,04
HS13	764,01 a	768,24 a	777,81 a A	768,26 b A	13,80 b	0,00 c	1609,52	1591,35
HS14	766,64 a	760,12 a	779,60 a A	776,24 b A	13,55 b	16,12c	1544,97	1591,30
HS15	769,37 a	762,15 a	756,79 a B	777,68 b A	0,00 b	15,54 c	1644,00	1709,50
HS16	767,86 a	757,63 a	790,39 a A	774,46 b A	22,53 b	16,82 c	1544,97	1577,40
HS17	751,48 a	779,63 a	783,77 a A	786,84 b A	32,29 a	7,22 b	1515,99	1667,64
HS18	738,64 b	772,42 a	770,24 a B	834,92 a A	31,60 a	52,34 b	1502,32	1549,49
HS19	726,72 b	771,32 a	734,32 b B	808,54 b A	7,60 b	37,22 b	1620,47	1549,49
HS20	734,51 b	748,99 a	750,85 a B	786,84 b A	16,33 b	38,42 c	1595,95	1549,49
HS21	734,51 b	755,97 a	775,00 a B	856,76 a A	40,49 a	101,82 a	1502,32	1549,49
Media	738,99 A	756,46 A	758,49 B	788,79 A	21,72 A	28,66 A	1569,63	1593,44
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		s	
E.E.	6,34		5,79		3,98		3,72	
Temperatura	0,0998		0,0204*		0,2831		0,0107*	
Genotipo	<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**		<0,0001**	
Temperatura>bloque	0,0001**		0,0129*		0,0008**		0,7272	
Genotipo*Temperatura	0,0181*		0,0009**		0,0001**		0,0002**	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción. VT: antesis, R1: floración femenina. ASI: intervalo entre antesis y floración femenina, MF: madurez fisiológica, TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE.

**Tabla 13. Variables fenológicas para 6 líneas de maíz**

Líneas	VT (UGD)		R1 (UGD)		ASI (UGD)		MF (UGD)	
	TC	TE	TC	TE	TC	TE	TC	TE
L1	935,32	932,02 b	958,21	1002,10 b	22,89 b	70,08 a	1742,12	1700,92 a
L2	827,71	877,38 c	873,53	922,44 c	45,82 a	45,06 a	1642,74	1575,77 b
L3	802,25	826,18 d	856,42	867,34 d	54,18 a	41,17 a	1621,84	1652,89 b
L4	837,34	830,63 d	856,42	868,47 d	19,08 b	37,85 a	1636,70	1627,18 b
L5	943,31	965,78 b	943,31	1007,00 b	0,00 b	41,22 a	1670,48	1700,92 a
L6	981,40	1003,54 a	991,78	1028,50 a	10,38 b	24,96 a	1711,05	1788,00 a
Media	887,89 A	904,55 A	913,28 B	950,30 A	25,39 A	45,75 A	1670,82 A	1678,57 A
Shapiro-Wilks	ns		ns		ns		ns	
E.E.	8,19		4,95		7,73		5,57	
Temperatura	0,2897		0,0085**		0,1473		0,7596	
Genotipo	<0,0001**		<0,0001**		0,0155*		0,0002**	
Temperatura>bloque	0,1939		0,5836		0,0324*		0,8747	
Genotipo*Temperatura	0,3684		0,3401		0,0330*		0,1180	

Medias, prueba de comparaciones múltiples DGC, prueba de normalidad y nivel de significancia para efecto de tratamiento y su interacción VT: antesis, R1: floración femenina. ASI: intervalo entre antesis y floración femenina, MF: madurez fisiológica, TC: ambiente con temperatura control en periodo crítico, TE: ambiente con temperatura de estrés en periodo crítico. Medias con letra minúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) dentro de cada ambiente térmico, en los caracteres que se detalla con letras minúsculas solo un ambiente térmico las mismas corresponden al promedio de cada genotipo a través de los ambientes. Medias con letra mayúscula iguales no son significativamente diferentes ( $p > 0,05$ ) entre nivel TC y TE

### 3.4.3. Madurez Fisiológica en UGD

En los híbridos el carácter MF no cumplió con el supuesto de normalidad (Tabla 12). Por lo tanto, se aplicó un análisis no paramétrico de Kruskal Wallis. En este análisis se pudieron destacar los híbridos HS7 y HS10 con baja MF en ambiente control. Se observaron incrementos significativos de MF bajo estrés con respecto al control en los híbridos HS11 y HS17 (Tabla 14).

**Tabla 14. Unidades térmicas de emergencia a floración para 15 híbridos de maíz para tratamientos control y estrés térmico**

GENOTIPO	TC	TE
HS7	1471,72 A	1520,90 A
HS8	1604,72 A	1639,04 A
HS9	1677,98 A	1658,08 A
HS10	1471,72 A	1520,90 A
HS11	1529,67 A	1667,64 B
HS12	1619,59 A	1639,04 A
HS13	1609,52 A	1591,35 A
HS14	1544,97 A	1591,30 A
HS15	1644,00 A	1709,50 A
HS16	1544,97 A	1577,40 A
HS17	1515,99 A	1667,64 B
HS18	1502,32 A	1549,49 A
HS19	1620,47 A	1549,49 A
HS20	1595,95 A	1549,49 A
HS21	1502,32 A	1549,49 A

TC: ambiente control; TE: ambiente estrés. Medias con letras iguales no son significativamente diferentes ( $p>0.05$ )

En las líneas, la MF mostró efecto significativo de G (Tabla 13). Las líneas L1, L5 y L6 presentaron los mayores requerimientos de UGD para alcanzar MF, la línea L2, L3 y L4 presentaron los menores valores de UGD para alcanzar MF.

### 3.5 Índice de susceptibilidad y Plasticidad fenotípica

Se pudo establecer una asociación entre el rendimiento de los híbridos en ambiente con temperatura control y el rendimiento en ambiente con estrés ( $r = 0,59$ ,  $n = 45$ ,  $p<0,0001$ ) (Tabla 15). Por otro lado, se puede observar que existió una alta correlación negativa entre HSI y rendimiento de híbridos bajo estrés ( $r = -0,85$ ,  $n = 45$ ,  $p<0,0001$ ), esto

quiere decir que los híbridos con mayores valores de HSI (más susceptibles al estrés) fueron los que mostraron menores rendimiento bajo estrés (Tabla 15).

**Tabla 15: Correlaciones entre HSI, rendimiento bajo estrés y rendimiento bajo control. Los datos corresponden a los 15 híbridos.**

Variable(1)	Variable(2)	n	Pearson	p-valor
<b>HSI</b>	Rend Control	45	-0,11	0,4567
<b>HSI</b>	Rend Estresado	45	-0,85	<0,0001
<b>Rend Control</b>	Rend Estresado	45	0,59	<0,0001

HSI: índice de susceptibilidad al calor, Rend: rendimiento

De acuerdo al HSI los híbridos con mayor susceptibilidad fueron HS13, HS14, HS15, HS16, HS18, HS19, HS20 y HS21 (HSI=1,78, HSI=1,56, HSI=1,29, HSI=1,25, HSI=1,21, HSI=1,01, HSI=1,34 y HSI=0,99, respectivamente), por el contrario, los de menor susceptibilidad fueron los HS9 y HS10 (HSI= 0,50 y 0,27, respectivamente) (Tabla 16). Del mismo modo, por efecto del estrés se pueden observar caídas de rendimiento desde 13%, en el caso del híbrido más tolerante, hasta caídas de rendimiento del 82% para el híbrido más susceptible.

**Tabla 16: Valores de índice de susceptibilidad al calor y porcentaje de disminución de rendimiento bajo estrés para 15 híbridos de maíz**

Híbrido	HSI	%Dismrend
<b>HS10</b>	0,27	12,57
<b>HS9</b>	0,50	23,11
<b>HS7</b>	0,69	31,52
<b>HS11</b>	0,76	35,05
<b>HS8</b>	0,80	36,90
<b>HS12</b>	0,81	37,21
<b>HS17</b>	0,87	39,86
<b>HS21</b>	0,99	45,42
<b>HS19</b>	1,01	46,13
<b>HS18</b>	1,21	55,67
<b>HS16</b>	1,25	57,15
<b>HS15</b>	1,29	59,08
<b>HS20</b>	1,34	61,61
<b>HS14</b>	1,56	71,56
<b>HS13</b>	1,78	81,61

HSI: índice de susceptibilidad al calor, %Dismrend: porcentaje de disminución de rendimiento bajo estrés

En el caso de las líneas, también existió una asociación entre el rendimiento en ambiente con temperatura control y el rendimiento con estrés ( $r = 0,66$ ,  $n = 18$ ,  $p < 0,0029$ ). Se pudo observar una alta correlación negativa entre HSI y rendimiento bajo estrés en líneas endocriadas ( $r = -0,80$ ,  $n = 18$ ,  $p < 0,0001$ ) (Tabla 17).

**Tabla 17: Correlaciones entre HSI, rendimiento bajo estrés y rendimiento bajo control. Los datos corresponden a las 6 líneas endocriadas de maíz**

Variable(1)	Variable(2)	n	Pearson	p-valor
HSI	Rend Control	18	-0,09	0,6306
HSI	Rend Estresado	18	-0,80	0,0001
Rend Control	Rend Estresado	18	0,66	0,0029

HSI: índice de susceptibilidad al calor, rend: rendimiento

En el caso de las líneas, las más susceptibles de acuerdo al índice HSI fueron la L2 y L5 (HSI= 1,63 y 1,68, respectivamente), la línea menos susceptible fue L3 con un HSI de -0,02 (Tabla 18). En cuanto al porcentaje de caídas de rendimiento entre ambientes térmicos se pudo identificar la línea L3 sin variaciones de rendimiento mientras que la línea L5 presentó caídas del 77,62 %.

**Tabla 18. Valores de índice de susceptibilidad al calor y porcentaje de disminución de rendimiento bajo estrés para 6 líneas endocriadas de maíz**

Línea	HSI	%Dismrend
3	-0,02	-0,74
6	0,93	43,02
4	0,96	44,79
1	1,23	57,06
2	1,63	75,20
5	1,68	77,62

HSI: índice de susceptibilidad al calor, %Dismrend: porcentaje de disminución de rendimiento bajo estrés

Con respecto a la plasticidad fenotípica y considerando la totalidad de datos (a través de los genotipos y ambientes térmicos), se observó la mayor plasticidad fenotípica (variación con respecto a la mediana mayor a 50 % en alguno de los sentidos de la distribución) para Rend, NG, Biomasa\_pre, TCC\_llen, UAR, IC, diftemp y ASI (Fig. 5).

Por el contrario, caracteres como PG, prol, DE, LE, fRFAi\_pc, SPAD\_postesp, VT y R1 tuvieron la menor plasticidad (variación con respecto a la mediana siempre menor a 25 % en ambos sentidos de la distribución). Plasticidad intermedia entre los dos extremos antes descriptos se encontró en Biomasa\_mf, EUR\_pc y acartuchamiento. En general el percentil 10 representó el ambiente estresado y el percentil 90 representó el ambiente control, esto ocurrió en caracteres como REND, NG, DE, LE, TCC\_pc, TCC\_llen, IC. Este comportamiento fue contrario para caracteres como ASI, R1, VT y acartuchamiento. Ambos grupos de genotipos (líneas e híbridos) presentaron similar plasticidad fenotípica en PG, DE, TCC\_pc, VT, R1 y acartuchamiento. La plasticidad para los caracteres NG, Biomasa\_pre, Biomasa\_post, Biomasa\_mf, TCC\_llen, IC, SPAD\_preesp y diftemp fue siempre (en ambos ambientes térmicos) superior en líneas que en híbridos (Fig.5).

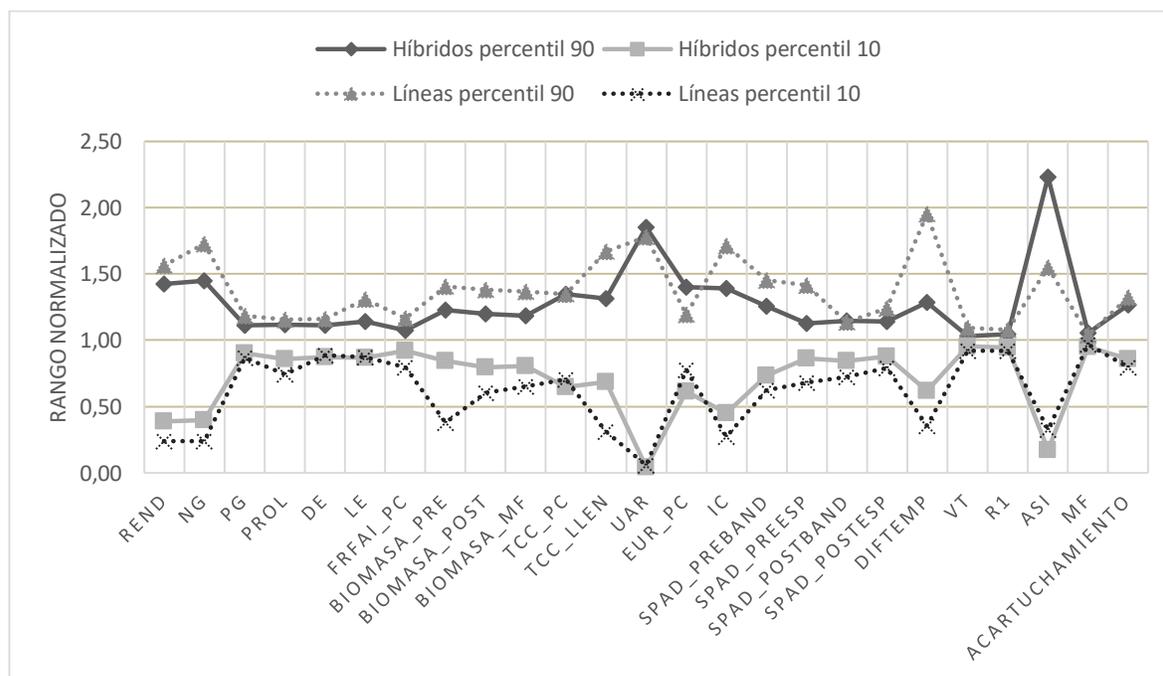


Figura 5. Plasticidad fenotípica de los caracteres medidos en dos ambientes térmicos (control y estrés) en 6 líneas y 15 híbridos derivados.

### 3.6 Asociaciones entre caracteres

El rendimiento en grano de los genotipos en ambiente con estrés por altas temperaturas estuvo asociado en forma positiva al rendimiento de los genotipos en ambiente control tanto en híbridos ( $r=0,59$ ,  $n=45$ ,  $p<0,001$ ) (Tabla 15) como en líneas ( $r=0,66$ ,  $n=18$ ,  $p=0,0029$ ) (Tabla 17), sin embargo, estas asociaciones no son lo suficientemente altas como

para que el comportamiento de los genotipos en ambiente control se asocie plenamente al comportamiento de los genotipos bajo estrés. Con el objetivo de evaluar el grado de asociación entre caracteres de importancia ante estrés por altas temperaturas se determinó el coeficiente de correlación. Los coeficientes de correlación genética se calcularon entre el rendimiento de grano y otros caracteres agronómicos para cada ambiente térmico (estresado y control).

### **3.6.1 En Híbridos**

Se observó una correlación genética significativa y positiva entre Rend y NG, PG (solo en control), DE, LE, prolificidad, Biomasa\_mf, TCC\_llen e IC y negativamente con UAR tanto en ambiente control como estresado (Tabla 19). El acartuchamiento y ASI estuvieron negativamente correlacionados con Rend bajo estrés por altas temperaturas en híbridos ( $r=-0,92$  y  $-0,52$ , respectivamente). Los híbridos bajo estrés no mostraron correlación genética significativa entre ninguna de las mediciones de índice de verdor y Rend, mientras que en ambiente control se observó una significativa correlación entre Rend y SPAD\_postband con un valor de  $r=0,70$ .

**Tabla 19: Correlaciones fenotípicas, genéticas y ambientales (rf, rg y ra) en ambiente control y estresado entre rendimiento y algunos caracteres para 15 híbridos y 6 líneas de maíz**

CARACTERES	HÍBRIDOS						LÍNEAS					
	Estresado			Control			Estresado			Control		
	rf	rg	ra	rf	rg	ra	rf	rg	ra	rf	rg	ra
Rend x NG	0,96**	0,96**	0,97**	0,93**	0,92**	0,96**	0,96**	0,95**	0,98**	0,97**	0,97**	0,94**
Rend x PG	0,26	0,28	0,05	0,51*	0,54*	0,32	0,79	0,85**	-0,10	0,85*	0,91**	0,45
Rend x DE	0,93**	0,96**	0,76**	0,77**	0,87**	0,35	0,80	0,82*	0,83*	0,58	0,55	0,84*
Rend x LE	0,75**	0,79**	0,50*	0,77**	0,85**	0,13	0,56	0,58	0,51	0,91**	0,93**	0,70
Rend x prol	0,58*	0,70**	0,15	0,58*	0,71**	-0,11	0,75	0,97**	0,12	0,71	0,72	-0,44
Rend x RFAi_pc	0,30	0,46	0,00	0,23	0,32	-0,01	0,57	0,77	0,00	0,50	0,80	-0,28
Rend x Biomasa_pre	0,12	0,32	-0,49*	0,17	0,22	0,09	0,58	0,76	-0,26	0,28	0,41	-0,65
Rend x biomasa_post	0,22	0,64**	-0,57*	-0,17	-0,21	0,04	0,66	0,83*	-0,27	0,49	0,54	-0,13
Rend x biomasa_mf	0,90**	0,95**	0,56*	0,84**	0,94**	0,23	0,80	0,85**	0,04	0,92**	0,94**	-0,20
Rend x TCC_pc	0,23	0,39	-0,24	-0,23	-0,30	0,02	0,65	0,83*	-0,18	0,58	0,65	0,30
Rend x TCC_llen	0,85**	0,89**	0,74**	0,90**	0,94**	0,03	0,57	0,72	0,11	0,85*	0,97**	-0,12
Rend EUR_pc	0,10	0,20	-0,38	-0,29	-0,35	0,04	0,54	0,71	-0,39	0,30	0,35	0,49
Rend x UAR	-0,81**	-0,89**	-0,50*	-0,80**	-0,86**	0,06	-0,26	-0,46	0,24	-0,76	-0,96**	0,40
Rend x IC	0,88**	0,94**	0,63**	0,87**	0,96**	0,23	0,68	0,75	0,47	0,40	0,47	-0,27
Rend x SPAD_preesp	-0,33	-0,48	0,24	0,17	0,23	-0,08	0,50	0,50	0,69	0,74	0,83*	-0,42
Rend x SPAD_preband	0,04	0,10	0,39	-0,09	-0,21	0,15	0,12	0,11	0,20	0,52	0,85*	-0,59
Rend x SPAD_postesp	-0,30	-0,37	-0,07	0,15	0,15	0,18	0,42	0,64	0,13	0,84*	0,92**	0,18
Rend x SPAD_postband	-0,23	-0,30	0,15	0,51*	0,70**	-0,30	0,19	0,55	-0,55	0,31	0,59	0,04
Rend x acartuchamiento	-0,78**	-0,92**	0,06	-0,33	-0,40	-0,17	-0,20	-0,21	-0,24	-0,33	-0,48	0,07
Rend x Diftemp	-0,16	-0,34	-0,16	0,41	0,20	-0,37	-0,38	-0,47	-0,16	0,76	0,77	-0,20
Rend x VT	0,02	-0,12	0,54*	-0,01	-0,04	0,10	-0,47	-0,51	-0,43	0,16	0,21	-0,71
Rend x R1	-0,32	-0,47	0,43	-0,16	-0,16	-0,17	-0,36	-0,43	-0,07	0,28	0,32	-0,42
Rend x ASI	-0,44	-0,52*	0,01	-0,30	-0,25	-0,50*	0,52	0,59	0,54	0,22	0,17	0,51
Rend x MF	0,34	0,40	0,08	0,39	0,53*	0,10	-0,15	-0,30	0,25	0,65	0,86*	-0,24

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR: eficiencia del uso de la radiación, Biomasa\_pre: biomasa previo al estrés, biomasa\_post: biomasa post estrés, biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo antesis - R1, SPAD\_preesp: unidades spad previo al estrés en hojas porta espiga, SPAD\_preband: unidades spad previo al estrés en hoja bandera, SPAD\_postesp: unidades spad post tratamiento en hojas porta espiga, SPAD\_postband: unidades spad post tratamiento en hojas bandera, UAR: uso aparente de reservas, R1: floración femenina, VT: floración masculina, MF: madurez fisiológica, rRFAi\_pc: fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo en periodo crítico, prol: prolificidad. rf :coeficientes de correlación fenotípicos, rg : coeficientes de correlación genéticos, ra: coeficientes de correlación ambientales. \* Significativo al 0,05 de probabilidad. \*\* Significativo al 0,01 de probabilidad. Los datos corresponden a 15 híbridos y 6 líneas.

### **3.6.2 Líneas**

En el caso de líneas, existió también correlación genética significativa entre Rend y NG, PG y biomasa\_mf tanto en ambiente control como estresado. Rend mostró una asociación genética positiva con DE, prolificidad y TCC\_pc en ambiente estresado ( $r=0,82$ ,  $r=0,97$  y  $r=0,83$ , respectivamente), mientras tanto, en ambiente control hubo asociación entre Rend y LE ( $r=0,93$ ) (Tabla 19).

En tanto, TCC\_llen y Rend no presentó asociación bajo estrés, aunque si hubo asociación positiva en ambiente control ( $r=0,97$ ) (Tabla 19). No hubo correlación genética significativa entre Rend y UAR en líneas bajo estrés, sin embargo, si existió correlación cuando las líneas estuvieron en ambiente control ( $r=-0,96$ ).

A diferencia de los híbridos, en las líneas bajo estrés no existió correlación entre Rend y acartuchamiento. En líneas no hubo correlación significativa entre ASI y Rend tanto en ambiente estresado como control.

Las unidades SPAD tomadas durante pre estrés en hoja bandera y hoja porta espiga como las tomadas post estrés en hoja porta espiga estuvieron asociadas en forma positiva al rendimiento en ambiente control.

## **3.7 Análisis de componente principales**

Se realizaron análisis descriptivos mediante componentes principales, con el fin de visualizar en forma gráfica la asociación de los caracteres. Los análisis de componentes principales (ACP) fueron realizados por separado para híbridos y líneas.

### **3.7.1 En híbridos**

Las dos primeras componentes principales (CP) del gráfico biplot del ACP explicaron el 59,4 % de la variación fenotípica observada en los híbridos (Fig. 6). La CP1 explicó el 39,2 % de la variabilidad y la CP2 explicó el 20,2 % restante. Rendimientos altos estuvieron asociados a mayores NG, DE, Biomasa\_mf e IC. También existió cierta asociación positiva entre el Rend y PG, LE, prol, TCC\_pc, TCC\_llen y SPAD\_postesp. Se pudo observar una fuerte asociación negativa entre Rend y ASI, acartuchamiento y R1. El resto de las variables mostradas no presentó asociación relevante con rendimiento (Fig. 6).

Los híbridos se separan de acuerdo al ambiente térmico donde se desarrollaron. Se puede observar, proyectando los datos sobre la CP1, que en general los híbridos bajo estrés (puntos rojos) se ubicaron a la izquierda del gráfico (bajos valores de rendimiento y altos de ASI), por el contrario, los híbridos en ambiente control (puntos azules) se ubicaron sobre la derecha del gráfico (con altos rendimientos). Existieron algunas excepciones a este comportamiento como por ejemplo el HS21 en ambiente control se ubicó a la izquierda y los híbridos HS8 HS9 y HS12 bajo estrés se posicionaron a la derecha.

### **3.7.2 En líneas**

El ACP de líneas (Fig. 7) explicó el 57,2 % de la variabilidad total de los datos, la CP1 explicó el 33,1 % y la CP2 el 24,1 % restante. Rendimientos altos en líneas estuvieron asociados a mayores NG, DE, prol, Biomasa\_mf, TCC\_llen e IC. También existió cierta asociación positiva entre Rend y PG, TCC\_pc y SPAD\_postesp. Por el contrario, se observó una asociación negativa de Rend y acartuchamiento, UAR y panojas vanas (Fig. 7). Se puede observar que las líneas en general se separaron (proyectando sobre la CP1) en dos grupos, hacia la izquierda se ubicaron las líneas bajo estrés y hacia la derecha (con valores positivos de CP1) las líneas en ambiente control, sin embargo existieron algunas líneas con excepciones a ese comportamiento como la línea L5 en ambiente control (ubicándose a la izquierda) y la L1 y L3 bajo estrés (ubicándose a la derecha).

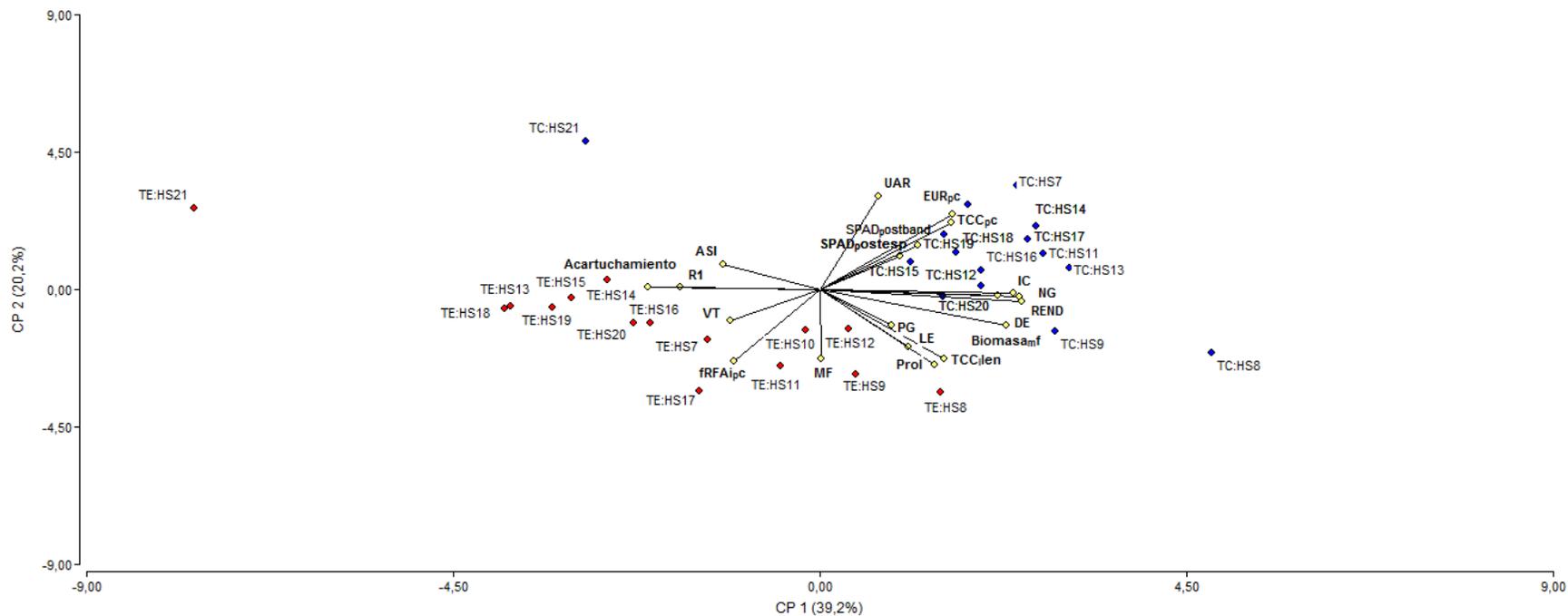


Fig. 6. Análisis de componentes principales de 15 híbridos de maíz en ambiente control (puntos azules) y estresado por altas temperaturas (puntos rojos).

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR: eficiencia del uso de la radiación, Biomasa\_pre: biomasa previo al estrés, biomasa\_post: biomasa post estrés, biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo antesis - R1, SPAD\_preband: unidades spad previo al estrés en hojas porta espiga, SPAD\_preband: unidades spad previo al estrés en hoja bandera, SPAD\_postesp: unidades spad post tratamiento en hojas porta espiga, SPAD\_postband: unidades spad post tratamiento en hojas bandera, UAR: uso aparente de reservas, R1: floración femenina, VT: floración masculina, MF: madurez fisiológica, frFAi\_pc: fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo en periodo crítico, prol: prolificidad.

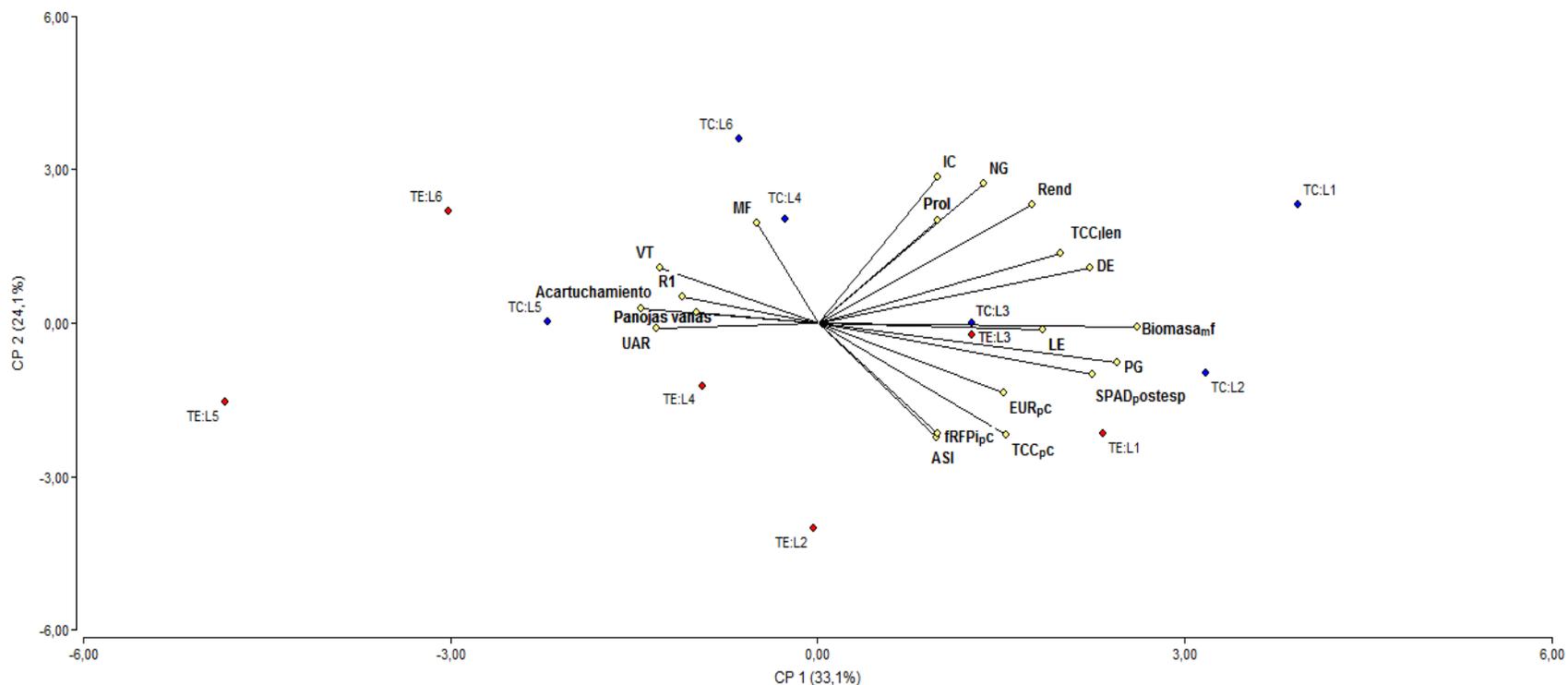


Fig. 7. Análisis de componentes principales de 6 líneas de maíz en ambiente control (puntos azules) y estresado por altas temperaturas (puntos rojos).

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR: eficiencia del uso de la radiación, Biomasa\_pre: biomasa previo al estrés, biomasa\_post: biomasa post estrés, biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo anthesis - R1, SPAD\_preesp: unidades spad previo al estrés en hojas porta espiga, SPAD\_preband: unidades spad previo al estrés en hoja bandera, SPAD\_postesp: unidades spad post tratamiento en hojas porta espiga, SPAD\_postband: unidades spad post tratamiento en hojas bandera, UAR: uso aparente de reservas, R1: floración femenina, VT: floración masculina, MF: madurez fisiológica, fRFAi\_pc: fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo en periodo crítico, prol: prolificidad

### 3.8. Control genético de los rasgos evaluados

Se estudió el comportamiento genético de caracteres de interés que presentaron cierta asociación con rendimiento.

#### 3.8.1. ACG y ACE en ambiente térmico estresado

Los caracteres PG, LE, Prol, Biomasa\_mf, R1 y ASI mostraron valores significativos tanto del cuadrado medio de aptitud combinatoria general como de aptitud combinatoria específica, indicando la presencia de efectos genéticos aditivos y no aditivos en el control de estos caracteres (Tabla 20). Entre estos caracteres, se pudo observar (en relación a la media de los cuadrados de los efectos) que PG, prolificidad, Biomasa\_mf y R1 tuvieron predominancia de efectos aditivos (Tabla 20). Este último resultado se puede visualizar también por medio del IRg donde se puede constatar que estos mismos caracteres presentan valores de IRg superiores a 0,6 (predominancia de efectos aditivos) (Tabla 20). Por el contrario, ASI y LE presentaron IRg de 0,51 y 0,57, respectivamente, indicando la no predominancia de efectos aditivos en el control de estos caracteres.

Para los caracteres Rend, NG, DE, TCC\_llen, IC y acartuchamiento solo fue significativo el valor de cuadrado medio para ACG indicando presencia de efectos genéticos aditivos en el control de estos caracteres (Tabla 20).

En el caso de TCC\_pc, EUR\_pc y UAR no hubo efecto significativo tanto de ACG como ACE (Tabla 20).

Con relación a la estimación de los efectos de **ACG** ( $\hat{G}_i$ ) para el carácter rendimiento (Tabla 21) se constató que el genotipo L3 posee valor positivo significativo de  $\hat{G}_i$  (Tabla 21), indicando tendencia de aumento en la contribución genética para rendimiento en los cruzamientos que participa. El genotipo L5 y L6 mostraron alto valor negativo y significativo de  $\hat{G}_i$ , contribuyendo así para reducir el rendimiento en los cruzamientos que participan (Tabla 21). Con respecto al carácter NG, la línea L3 presentó valores positivos y significativos de  $\hat{G}_i$ , mientras que la línea L5 tendió a disminuir este carácter. Las líneas L1 y L5 presentaron valores positivos y significativos de  $\hat{G}_i$  para el carácter PG, por el contrario, los genotipos L2, L4 y L6 presentaron valores negativos y significativos para dicho carácter (Tabla 21).

**Tabla 20. Estimativas de los cuadrados medios de aptitud combinatoria general (ACG), aptitud combinatoria específica (ACE) y del error, y media de los cuadrados de los efectos para caracteres de maíz bajo estrés, de acuerdo al Método 4, Modelo 1, de Griffing.**

FV	GL	Cuadrados medios														
		Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR_pc	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
ACG	5	22219229,98**	2495262,70**	5264,71**	196,45**	1572,37**	0,09**	0,50**	38,30	175,16**	0,73	0,05	475,18**	0,54**	5303,70**	2547,70**
ACE	9	3354325,03	234553,90	856,24**	16,67	693,86**	0,03*	0,12**	36,94	29,60	0,83	0,01	59,20	0,06	1866,30**	1362,80**
Error	28	17621703,06	200993,00	252,62	16,05	182,07	0,01	0,02	30,73	30,16	0,87	0,04	46,02	0,03	600,50	288,05
Media del cuadrado de los efectos																
Componentes de la varianza		Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR_pc	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
(1/3)Sgi <sup>2</sup>		1704754,94	191189,14	417,60	1503,37	115,80	0,01	0,04	0,63	12,08	-0,01	0,00	35,70	0,04	391,90	188,30
(1/3)Ssij <sup>2</sup>		530718,58	11186,90	201,20	0,21	170,50	0,01	0,03	2,06	-0,17	-0,02	-0,01	4,40	0,01	421,90	358,25
s <sup>2</sup> e		17621703,06	200993,00	252,62	16,05	182,07	0,01	0,02	30,73	30,16	0,87	0,04	46,02	0,03	600,50	288,05
<b>IRg</b>		0,86	0,97	0,8	0,99	0,57	0,64	0,72	0,37	1,00	0,57	0,9	0,94	0,9	0,65	0,51

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, R1: tiempo térmico a floración femenina, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, Biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo antesis - R1, UAR: uso aparente de reservas, prol: prolificidad. \* Significativo al 0,05 de probabilidad. \*\* Significativo al 0,01 de probabilidad.

**Tabla 21. Estimaciones de los efectos de aptitud combinatoria general ( $\hat{G}_i$ ) para caracteres en seis líneas de maíz bajo estrés térmico y desviaciones estándar (DP) de los efectos de los padres.**

Genotipos	Efectos														
	Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR_pc	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
L1	760,10	184,50	37,52*	0,24	11,73*	0,04	0,23*	1,89	4,38*	0,18	-0,08	3,05	-0,16*	-0,35	6,51
L2	890,40	256,09	-16,35*	0,18	0,20	0,10*	0,06	-0,96	1,70	-0,11	0,00	3,50	-0,03	19,48	-0,09
L3	1102,40*	390,10*	0,87	5,31*	3,41	-0,04	0,12*	2,27	-0,70	0,33	-0,08	5,38*	-0,08	-24,12*	-20,38*
L4	758,32	284,50	-16,70*	2,91	8,48	0,06	0,27*	-1,58	3,16	-0,18	-0,08	3,16	-0,21*	-20,68*	-8,41
L5	-2249,60*	-763,70*	22,38*	-6,26*	-20,56*	-0,11*	-0,25*	0,29	-5,65*	0,10	0,04	-10,90*	0,37*	-2,80	-0,69
L6	-1137,50*	-351,50	-22,30*	-2,39	-3,26	-0,04	-0,25*	-1,95	-2,89	-0,33	0,03	-4,10	0,11	28,40*	23,07*
DP(Gi - Gj)	541,90	183,02	6,48	1,63	5,51	0,04	0,05	2,27	2,24	0,38	0,08	2,76	0,07	10,00	6,92

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, R1: tiempo térmico a floración femenina, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, Biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo anthesis - R1, UAR: uso aparente de reservas, prol: prolificidad. \* Significativo al 0,05 de probabilidad.

Diámetro de espiga se comportó de manera similar a Rend (Tabla 21) siendo la línea L3 la que presentó un valor positivo y significativo de  $\hat{G}_i$  contribuyendo a aumentar dicho carácter, por el contrario, la línea L5 presentó un valor negativo y significativo de  $\hat{G}_i$ . En cuanto al largo de espiga, se destacó con valores positivos y significativos de  $\hat{G}_i$  el genotipo L1 y con valores negativos y significativos el genotipo L5 (Tabla 21). Para el carácter prolificidad se destacó con valores positivos y significativos de  $\hat{G}_i$  el genotipo L2, en cambio, con valores negativos y significativos se destacó la línea L5.

En cuanto a Biomasa\_mf, los genotipos L1, L3 y L4 contribuyen positivamente para aumentar el valor del carácter y los genotipos L5 y L6 contribuyeron a disminuir el carácter. Por la estimativa de los efectos de  $\hat{G}_i$  para TCC\_llen se mostró que la línea L1 fue el progenitor con mayor ganancia genética en el incremento del carácter en aquellos cruzamientos en los que participó, mientras que la línea L5 presentó un valor negativo y significativo de  $\hat{G}_i$  (Tabla 21), tendiendo a disminuir la TCC\_llen en los cruzamientos que participó. En cuanto a IC la línea L3 presentó valores positivos de  $\hat{G}_i$ , con el consecuente incremento de este carácter en los cruzamientos que dicha línea participó, por el contrario, la línea L5 presentó valores negativos y significativos promoviendo una disminución en este carácter (Tabla 21).

El acartuchamiento se vio influenciado positivamente y en forma significativa por la línea L5, mientras que las líneas L1 y L4 mostraron un valor de  $\hat{G}_i$  negativo y significativo para acartuchamiento (Tabla 21). La floración femenina contuvo a las líneas L3 y L4 con alelos favorables para disminuir el tiempo térmico a R1 bajo condiciones de estrés, por el contrario, con efectos positivos se pudo identificar la línea L6, la cual tendió a incrementar R1 bajo estrés. Con respecto a ASI, se observa que la línea L6 presenta valores significativos positivos de  $\hat{G}_i$ , indicando una tendencia de aumentar dicho carácter en los cruzamientos que participa, de igual manera la línea L3 presenta valores negativos significativos para dicho carácter, tendiendo a disminuir el ASI en sus cruzamientos que participa (Tabla 21).

Con respecto a las ACE bajo estrés, los caracteres PG, LE, Prol, Biomasa\_mf, R1 y ASI mostraron efecto significativo de ACE. Para PG, valores positivos y significativos de  $S_{ij}$  se encontró en la combinación HS17 (L6 x L1), la misma presenta al menos un progenitor con alto valor de  $\hat{G}_i$  (L1) (Tabla 22). Para largo de espiga, efecto significativo

negativo de  $S_{ij}$  fue encontrado en la combinación híbrida HS21 (L6 x L5) (Tabla 22). En cuanto a prolificidad, ningún híbrido presentó efectos significativos positivos de  $S_{ij}$ , sin embargo, con efectos negativos y significativos de  $S_{ij}$  se destacó el híbrido HS21 (L6 x L5), el cual contiene un progenitor con bajo valor  $\hat{G}_i$  (L5) que favorece a la disminución del carácter.

Para Biomasa\_mf, efectos significativos de  $S_{ij}$  se encontró en la combinación HS8 (L3 x L1) y HS17 (L6 x L1) con un valor de 0,23 en ambos casos, presentando estas combinaciones al menos un progenitor con alto valor positivo  $\hat{G}_i$  (L1), el cual favorece un incremento del carácter. Sin embargo, el híbrido HS19 (L6 x L3) presentó valor negativo y significativo de  $S_{ij}$  (Tabla 22), esta última combinación presenta al menos un progenitor con valor negativo significativo de  $\hat{G}_i$  (L6).

En cuanto a los efectos de ACE para el carácter R1, el híbrido HS10 (L4 x L1) se destacó con efecto positivo y significativo de ACE bajo estrés, por el contrario, los híbridos HS12 (L5 x L2) y HS14 (L4 x L3) mostraron efectos negativos y significativos de ACE. Para ASI, valor positivo y significativo de  $S_{ij}$  se encontró en la combinación HS10 (L4 x L1) y HS21 (L6 x L5) (Tabla 22), en tanto con efecto negativo y significativo de  $S_{ij}$  para el mismo carácter se destacó el híbrido HS13 (L5 x L1) (Tabla 22).

Cabe destacar que el análisis de la variancia para Rend, DE, NG, acartuchamiento, IC y TCC\_llen no reveló significancia para ACE (Tabla 20) mientras que EUR\_pc, TCC\_pc y UAR no reveló significancia tanto para ACG como ACE.

**Tabla 22. Estimación de los efectos de la aptitud combinatoria específica (Sii y Sij) de híbridos bajo estrés para caracteres de maíz y desviaciones estándar (DP) de los efectos de dos F1 con y sin parental común y entre dos parentales**

Genotipos	Efectos														
	Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR_pc	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
HS7 (L2 x L1)	-729,50	-255,40	-15,29	-3,19	-16,28	-0,03	-0,90	-0,24	-0,30	0,11	-0,00	-2,54	-0,10	5,93	20,39
HS8 (L3 x L1)	-407,90	49,30	13,29	2,51	9,13	-0,01	0,23*	4,66	3,64	0,56	-0,09	-0,70	-0,05	-11,40	-10,10
HS10 (L4 x L1)	768,80	211,30	-18,80	0,87	-17,29	-0,09	-0,16	-4,10	-0,92	-0,55	0,10	4,43	0,08	32,80*	30,40*
HS13 (L5 x L1)	-1029,90	-301,10	-2,56	-2,98	13,64	0,05	-0,10	2,22	-4,67	0,29	0,07	-5,31	0,03	-17,90	-24,70*
HS17 (L6 x L1)	1398,50	295,93	23,44*	2,78	10,80	0,08	0,23*	-2,54	2,24	-0,42	-0,07	4,18	0,03	-9,40	-15,90
HS9 (L3 x L2)	1692,30	412,56	9,49	0,60	14,84	-0,08	0,14	-2,21	1,60	-0,43	0,20	4,41	0,02	11,10	-3,50
HS11 (L4 x L2)	-130,00	-17,90	9,94	1,00	0,02	0,05	-0,08	-1,45	-2,17	-0,35	0,04	0,95	0,15	15,09	-5,58
HS14 (L5 x L2)	-286,50	-38,90	-4,60	0,83	3,38	0,00	0,10	1,74	1,76	0,40	-0,07	-1,66	-0,17	-29,70*	-11,80
HS18 (L6 x L2)	-546,20	-100,10	0,46	0,75	-1,96	0,05	-0,01	21,62	-0,89	0,28	0,01	-1,16	0,10	-2,40	0,57
HS12 (L4 x L3)	-918,76	-270,10	-13,53	-0,95	-8,56	-0,04	-0,04	21,87	-2,56	0,48	-0,03	-6,00	0,07	-29,80*	0,01
HS15 (L5 x L3)	88,60	-71,50	7,90	-0,18	-12,21	0,08	-0,08	-1,23	-1,40	-0,23	0,04	1,44	0,08	15,20	7,80
HS19 (L6 x L3)	-454,20	-120,20	-17,14	-1,99	-3,22	0,06	-0,25*	-3,41	-1,25	-0,39	0,06	0,75	-0,12	14,83	5,75
HS16 (L5 x L4)	952,91	282,00	14,25	1,47	13,31	0,07	0,18	-1,57	5,04	-0,28	-0,06	4,88	-0,12	8,62	-2,85
HS20 (L6 x L4)	-672,90	-205,20	8,23	-2,39	12,52	0,02	0,10	4,94	0,62	0,70	-0,04	-4,42	-0,18	-26,73	-22,00
HS21 (L6 x L5)	274,90	129,60	-14,99	0,85	-18,13*	-0,20*	-0,10	-1,16	-0,71	-0,17	0,03	0,65	0,17	23,70	31,60*
DP( Sij )	593,60	200,40	7,10	1,79	6,03	0,08	0,06	2,47	2,45	0,42	0,08	3,03	0,08	10,90	7,59
DP(Sij - Sik)	938,60	317,01	11,23	2,83	9,54	0,13	0,10	3,92	3,88	0,66	0,14	4,79	0,13	17,30	12,00
DP(Sij - Skl)	766,41	258,83	9,17	2,31	7,79	0,11	0,08	3,20	3,17	0,54	0,11	3,91	0,11	14,10	9,79

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, R1: tiempo térmico a floración femenina, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, Biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo anthesis - R1, UAR: uso aparente de reservas, prol: prolificidad. \* Significativo al 0,05 de probabilidad.

### 3.8.2 ACG y ACE en ambiente térmico control

Los caracteres Rend, NG, PG, DE, Biomasa\_mf e IC mostraron valores significativos tanto del cuadrado medio de aptitud combinatoria general como de aptitud combinatoria específica, indicando la presencia de efectos genéticos aditivos y no aditivos en el control de estos caracteres (Tabla 23). Entre estos caracteres (con efecto significativo de ACG y ACE), se pudo observar (en relación a la media de los cuadrados de los efectos) que Rend, NG, Biomasa\_mf e IC tuvieron predominancia de efectos no aditivos (Tabla 23), pudiéndose observar este comportamiento mediante el índice IRg con valores inferiores a 0,6 (predominancia de efectos no aditivos) (Tabla 23). Mientras que los caracteres PG y DE presentaron valores de IRg superiores a 0,6, por lo tanto, controlados por efectos aditivos (Tabla 23).

Para los caracteres acartuchamiento y ASI solo el valor de cuadrado medio para ACG fue significativo indicando la presencia de efectos genéticos aditivos en el control del carácter (Tabla 23). Sin embargo, para los caracteres LE, TCC\_llen y R1 solo el valor de cuadrado medio para ACE fue significativo indicando la presencia de efectos genéticos no aditivos en el control del carácter (Tabla 23).

En el caso de prolificidad, TCC\_pc, EUR\_pc y UAR no hubo efecto significativo tanto de ACG como ACE (Tabla 23).

Con relación a la estimación de los efectos de **ACG** ( $\hat{G}_i$ ) para el carácter rendimiento en ambiente térmico control se observó que las líneas L1 y L3 poseen valores positivos y significativos de  $\hat{G}_i$  (Tabla 24), indicando tendencia de aumento en la contribución génica para rendimiento en los cruzamientos que participaron. Las líneas L5 y L6 mostró alto valor negativo y significativo de  $\hat{G}_i$ , contribuyendo así, para reducir el rendimiento en los cruzamientos que participaron (Tabla 24). Para NG se destacó la línea L2 y L3 con valores significativos positivos de  $\hat{G}_i$  (tendiendo a incrementar este carácter en los cruzamientos que participaron) y con valor negativo y significativo se destacó la línea L5 y L6 (tendiendo a disminuir el NG en los cruzamientos que participaron) (Tabla 24). La línea L1 y L5 presentaron valores positivos y significativos de  $\hat{G}_i$  para el carácter PG (19,05 y 14,41 respectivamente), mientras que con valores negativos y significativos de  $\hat{G}_i$  se destacaron las líneas L2, L4 y L6 (Tabla 24).

**Tabla 23. Estimativas de los cuadrados medios de aptitud combinatoria general (ACG), aptitud combinatoria específica (ACE) y del error, y media de los cuadrados de los efectos para algunos caracteres de maíz sin estrés, de acuerdo al Método 4, Modelo 1, de Griffing.**

FV	GL	Cuadrados medios														
		Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR_pc	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
ACG	5	17202525,80**	1765543,25**	2501,34**	22,92**	266,85	0,06	0,46**	197,52	97,70	6,87	0,05	215,57**	0,03**	589,70	665,40**
ACE	9	10147175,50**	778778,40**	595,73**	8,38*	656,18**	0,02	0,28**	51,17	163,30*	2,68	0,12	108,59**	0,01	2169,08**	263,32
Error	28	1062017,00	107619,00	136,38	3,08	193,61	0,04	0,05	127,82	71,43	8,82	0,21	10,40	0,01	392,80	168,22
Media del cuadrado de los efectos																
Componentes de la varianza		Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
(1/3)Sgi <sup>2</sup>		1345042,40	138160,30	197,08	1,65	6,10	0,00	0,03	5,80	2,19	-0,16	-0,01	17,10	0,00	16,00	41,40
(1/3)Ssj <sup>2</sup>		3028386,10	223719,80	153,12	1,76	154,18	-0,01	0,07	-25,54	30,63	-2,03	-0,20	32,70	0,00	592,09	31,70
s <sup>2</sup> e		1062017,00	107619,00	136,38	3,08	193,61	0,04	0,05	127,82	71,43	8,82	0,21	10,40	0,01	392,80	168,22
<b>IRg</b>		0,47	0,55	0,72	0,65	0,07	-0,50	0,54	-0,80	0,12	0,13	0,50	0,51	0,69	0,05	0,72

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, R1: tiempo térmico a floración femenina, LE: largo espiga, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo anthesis - R1, UAR: uso aparente de reservas, prol: prolificidad. \* Significativo al 0,05 de probabilidad. \*\* Significativo al 0,01 de probabilidad.

**Tabla 24. Estimaciones de los efectos de aptitud combinatoria general ( $\hat{G}_i$ ) para caracteres en seis líneas de maíz sin estrés y desviaciones estándar (DP) de los efectos de los padres.**

Genotipos	Efectos														
	Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR_pc	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
L 1	1002,10*	170,40	19,05*	0,54	4,54	0,04	0,21*	5,81	2,48	0,97	0,02	1,91	-0,03	-11,90	7,32
L 2	747,00	322,70*	-10,19*	-0,31	1,91	0,07	0,15	2,69	1,36	0,60	0,01	1,80	-0,05	3,15	2,22
L 3	976,10*	271,80*	3,26	1,59*	-1,60	0,02	0,16	-2,64	2,47	-0,81	-0,11	2,16	0,03	-5,04	-13,80*
L 4	269,10	215,44	-14,80*	1,18	4,27	0,04	-0,12	-5,7	0,85	-0,92	-0,02	4,65*	-0,02	2,90	1,00
L 5	-1277,90*	-517,54*	14,41*	-0,89	-1,05	-0,08	-0,18*	-0,99	-3,74	-0,01	0,06	-4,57*	0,08	4,67	-1,47
L 6	-1716,56*	-462,80*	-11,70*	-2,10*	-8,06	-0,09	-0,22*	0,82	-3,40	0,18	0,03	-5,96*	-0,02	6,18	4,78
DP(Gi - Gj)	420,70	133,90	4,76	0,72	5,68	0,08	0,09	4,61	3,45	1,25	0,18	1,31	0,03	8,08	5,29

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, R1: tiempo térmico a floración femenina, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, biomasa\_mf: Biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo anthesis - R1, UAR: uso aparente de reservas, prol: prolificidad. \* Significativo al 0,05 de probabilidad.

Considerando el carácter DE, el genotipo L3 presentó valor significativo y positivo de  $\hat{G}_i$  contribuyendo a aumentar dicho carácter, por otro lado, el genotipo L6 tiene el peor desempeño para este carácter.

En cuanto a Biomasa\_mf, el genotipo L1 contribuyen positivamente para aumentar el valor del carácter y los genotipos L5 y L6 contribuyeron a disminuir dicho carácter. La línea L4 mostró un valor positivo y significativo de  $\hat{G}_i$  para el carácter IC, con valores negativos y significativos se destacaron las líneas L5 y L6.

En ambiente térmico control no se encontró ninguna línea con valores significativos y positivos de  $\hat{G}_i$  para ASI, sin embargo, la Línea L3 presentó valores negativos significativos para dicho carácter (Tabla 24).

Por la estimativa de los efectos de  $\hat{G}_i$  para los caracteres LE, TCC\_llen y R1 ninguna línea mostró efectos significativos.

En cuanto a la ACE para rendimiento en condiciones sin estrés, valor positivo y significativo de estimación de los efectos de **ACE (Sij)** fue encontrado para la combinación HS8 (L3 x L1) y HS20 (L6 x L4) por consiguiente, estos híbridos podrían considerarse promisorios para las condiciones de ambiente control (Tabla 25). Las líneas L1 y L3 presentabas valores altos positivos de  $\hat{G}_i$ . En tanto valor negativo y significativo de Sij se encontró en los híbridos HS7 (L2 x L1), HS10 (L4 X L1) y HS21 (L6 x L5). Para NG, el HS20 (L6 x L4) mostró efecto positivo y significativo de Sij, por el contrario, con valores negativos y significativos se destacaron los híbridos HS7 (L2 X L1) y HS21 (L6 X L5). (Tabla 25). Para PG, valores positivos y significativos de Sij se encontró en la combinación HS17 (L6 X L1) (Tabla 25), este híbrido presenta al menos un progenitor con alto valor de  $\hat{G}_i$  (L1). En tanto, con valores negativos y significativos de Sij para PG se destacaron las líneas HS7 (L2 X L1) y HS21 (L6 X L5). Para el carácter DE las combinaciones HS10 (L4 x L1) y HS21 (L6 x L5) presentaron un valor negativo y significativo de Sij, mientras que no existió ningún híbrido con valores positivos y significativos de Sij (Tabla 25). En tanto, para LE, se destacó con elevado valor el híbrido HS16 (L5 X L4), mientras que con valores negativos se diferenció el HS21 (L6 X L5).

**Tabla 25. Estimación de los efectos de la aptitud combinatoria específica (Sii y Sij) sin estrés para caracteres de maíz y desviaciones estándar (DP) de los efectos de dos F1 con y sin parental común y entre dos parentales.**

Genotipos	Efectos														
	Rend	NG	PG	DE	LE	Prol	Biomasa_mf	TCC_pc	TCC_llen	EUR_pc	UAR	IC	Acartuchamiento	R1	ASI
HS7 (L2 x L1)	-2172,14*	-510,30*	-23,64*	-1,44	-6,69	0,03	-0,31*	4,84	-6,80	1,51	0,16	-5,74*	0,04	22,71	2,80
HS8 (L3 x L1)	1681,86*	423,80	6,28	0,66	12,37	-0,06	0,38*	-5,25	9,10*	-1,07	-0,34	-0,32	-0,04	-26,80	0,58
HS10 (L4 x L1)	-1690,00*	-453,10	-12,37	-2,11*	-13,58	-0,07	-0,40*	0,51	-7,90	-0,26	0,25	-1,45	0,01	4,40	12,10
HS13 (L5 x L1)	726,20	192,70	12,93	1,95	3,31	0,04	0,15	-2,29	2,83	-0,51	-0,11	2,13	-0,02	6,50	-13,88
HS17 (L6 x L1)	1454,00	346,90	16,80*	0,95	4,59	0,06	0,17	2,19	2,78	0,33	0,05	5,38*	0,01	-6,80	-1,65
HS9 (L3 x L2)	501,10	130,80	5,06	0,67	5,83	-0,02	0,03	-3,15	1,14	-0,73	-0,01	1,95	-0,02	-41,06*	1,80
HS11 (L4 x L2)	-127,60	-119,60	9,27	-0,74	-1,40	0,02	0,01	2,24	-3,09	0,22	0,05	-2,08	0,03	12,45	-2,30
HS14 (L5 x L2)	1202,70	364,30	0,97	0,01	-4,02	0,01	0,22	0,47	3,00	-0,14	-0,02	3,19	-0,07	-3,75	-5,03
HS18 (L6 x L2)	595,90	134,80	8,34	1,51	6,29	-0,04	0,10	-4,40	5,77	-0,85	-0,18	2,67	0,03	9,60	2,75
HS12 (L4 x L3)	-1180,40	-351,39	-2,21	0,84	-17,60	-0,05	0,08	1,34	-2,31	0,22	-0,00	-5,05*	0,01	33,20*	0,33
HS15 (L5 x L3)	-420,80	-88,39	-2,28	-0,64	-3,36	0,06	-0,16	1,08	-3,80	0,22	0,16	2,56	0,11	24,80	2,40
HS19 (L6 x L3)	-581,70	-114,90	-6,84	-1,52	2,77	0,07	-0,10	5,97	-4,10	1,36	0,18	0,85	-0,06	9,84	-5,14
HS16 (L5 x L4)	1479,10	411,14	5,99	0,81	25,16*	0,04	0,21	0,19	7,80	0,54	-0,14	4,80	-0,04	-32,50*	1,16
HS20 (L6 x L4)	1518,90*	513,06*	-0,67	1,19	7,43	0,06	0,25	-4,29	5,48	-0,73	-0,16	3,78	-0,01	-17,50	-11,20
HS21 (L6 x L5)	-2987,20*	-879,80*	-17,61*	-2,13*	-21,09*	-0,15	-0,43*	0,54	-9,80*	-0,11	0,11	-12,69*	0,03	4,80	15,30
DP( Sij )	460,80	146,70	5,22	0,79	6,22	0,09	0,10	5,05	3,70	1,37	0,20	1,44	0,04	8,80	5,80
DP(Sij - Sik)	728,70	231,96	8,25	1,24	9,83	0,14	0,15	7,99	5,90	2,17	0,32	2,28	0,06	14,01	9,10
DP(Sij - Skl)	594,90	189,40	6,74	1,01	8,03	0,11	0,12	6,52	4,87	1,77	0,26	1,86	0,05	11,40	7,49

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, R1: tiempo térmico a floración femenina, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, Biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo antesis - R1, UAR: uso aparente de reservas, Prol: prolificidad. \* Significativo al 0,05 de probabilidad.

En cuanto al carácter Biomasa\_mf, efectos significativos de Sij se encontró en la combinación híbrida HS8 (L3 X L1) (Tabla 25), esta combinación presenta progenitor con valor alto positivo de  $\hat{G}_i$  (L1) lo que favorece el incremento del carácter, por el contrario, las combinaciones HS7 (L2 x L1), HS10 (L4 x L1) y HS21 (L6 x L5) mostraron valores negativos y significativos de Sij para este carácter. En cuanto a TCC\_llen, el HS8 (L3 X L1) se destacó con valores significativos y positivos, por el contrario, con valores negativos y significativos de Sij se destacó el HS21 (L6 X L5). El IC mostró efecto positivo y significativo de Sij en el híbrido HS17 (L6 X L1) con un valor de 5,38 y con valores negativos y significativos de Sij para este carácter se destacaron los híbridos HS7, HS12 y HS21.

Para el carácter R1 se pueden destacar con valores positivos y significativos de Sij el híbrido HS12 y con valores negativos y significativos HS9 y HS16.

Cabe destacar que el análisis de la variancia para acartuchamiento y ASI no reveló significancia para ACE (Tabla 23) mientras que prolificidad, TCC\_pc, EUR\_pc y UAR no reveló significancia tanto para ACG como ACE.

**Tabla 26: Resumen de valores IRg para cada carácter bajo estrés y sin estrés.**

Carácter	Según IRg	
	Ambiente térmico estrés	Ambiente térmico control
Rend	ADITIVO	NO ADITIVO
NG	ADITIVO	NO ADITIVO
PG	ADITIVO	ADITIVO
DE	ADITIVO	ADITIVO
LE	NO ADITIVO	NO ADITIVO
Prol	ADITIVO	NO SIGNIFICATIVO
Biomasa_mf	ADITIVO	NO ADITIVO
TCC_llen	ADITIVO	NO ADITIVO
IC	ADITIVO	NO ADITIVO
Acartuchamiento	ADITIVO	ADITIVO
R1	ADITIVO	NO ADITIVO
ASI	NO ADITIVO	ADITIVO

Rend: rendimiento, DE: diámetro espiga, LE: largo espiga, R1: tiempo térmico a floración femenina, NG: número de grano, PG: peso de grano, TCC\_pc: tasa de crecimiento de cultivo en periodo crítico, TCC\_llen: tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano, EUR\_pc: eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico, biomasa\_mf: biomasa en madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, ASI: intervalo antesis, UAR: uso aparente de reservas, prol: prolificidad.

## CAPITULO 4. DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo provienen de experimentos de campo, lo que posee cierta ventaja sobre los experimentos diseñados bajo condición control con respecto a la extrapolación de los resultados. Según Passioura (2006), extrapolaciones de las conclusiones provenientes de condición control pueden ser difíciles de aceptar directamente. Asimismo, el incremento de la temperatura generada en el ambiente térmico de estrés fue razonable, tanto en los valores máximos alcanzados como en el modo; el sistema de calentamiento permitió un incremento constante durante la mañana y la tarde seguido por un descenso gradual hacia la noche, simulando temperaturas probables de alcanzar en días calurosos de regiones subtropicales. Esto es muy importante ya que, el efecto del estrés térmico no solo depende de la magnitud de temperatura máxima usada sino también de la tasa del cambio de temperatura para generar el estrés (Crafts-Brandner y Salvucci, 2002; Wahid *et al.*, 2007). El invernáculo generó un ambiente térmico de estrés, que se diferenció del ambiente control por las temperaturas máximas diarias alcanzadas durante el periodo crítico de fijación de grano. Si bien, tanto en líneas como híbridos, el periodo de calentamiento fue de aproximadamente 15 días alrededor de R1, en las líneas el inicio de este periodo estuvo retrasado 9 días con respecto a los híbridos (del 15 de noviembre al 1 de diciembre y del 6 al 22 de noviembre, respectivamente). Los Split de siembra funcionaron bien, concentrándose la floración de líneas e híbridos en aproximadamente 5 días (del 22 al 26 de noviembre y del 11 al 16 de noviembre, respectivamente) dentro del periodo impuesto con estrés. Por otro lado, debido a la latitud donde se llevó a cabo el ensayo, existieron algunos picos de temperatura máxima diarios superiores a 35°C durante el periodo de llenado efectivo de grano. Sin embargo, el estrés que podría haber generado esos picos de temperatura estuvo afectando en igual medida ambos ambientes térmicos. Las altas temperaturas sumadas a una baja humedad relativa pueden causar un incremento en el déficit de presión de vapor y el cultivo podría sufrir estrés hídrico a pesar de estar en un suelo a capacidad de campo, sin embargo, de acuerdo a los valores de DPV calculados se pudieron destacar solo 5 días distribuidos a lo largo del ciclo del cultivo con DPV superiores a 1,2 Kpa (umbral tomado para estudiar estrés hídrico

en maíz por Ray *et al.*, 2002). Según Ray *et al.*, 2002 en buenas condiciones de humedad de suelo, el daño producido por altos DPV (hasta 3,6 Kpa) sobre la biomasa dependió del híbrido en estudio.

En comparación con otros tipos de estreses abióticos (estrés hídrico, deficiencia nutricional, etc.) relativamente poca investigación se realizó sobre el estrés por calor en maíz (Cairns *et al.*, 2013). En los últimos años diferentes trabajos realizados en maíz en condiciones de campo abordaron este tipo de estrés permitiendo conocer en mayor profundidad los procesos afectados (Mayer *et al.*, 2009; Rattalino *et al.*, 2014; Shekoofa *et al.*, 2015, Neiff *et al.*, 2016; entre otros). Sin embargo, la gran mayoría de los estudios se centraron en respuestas bioquímicas y moleculares utilizando sólo un número limitado de genotipos con estrés aplicado *in vitro*, en lugar de una respuesta al calor en condiciones de campo (Cairns *et al.*, 2012).

#### **4.1 Rendimiento y sus componentes:**

En este trabajo se encontró, en concordancia con la literatura consultada, que el rendimiento en grano de maíz es altamente sensible al estrés por altas temperaturas en periodo crítico; sin embargo, la magnitud del estrés estuvo condicionada por el genotipo. Bajo estrés existió una clara diferenciación entre híbridos de origen tropical con aquellos de origen templado x tropical o templados. Los híbridos tropicales (HS7, HS8, HS9, HS10, HS11 y HS12) presentaron altos rendimientos en ambiente estresado diferenciándose de aquellos de origen templado x tropical y templado cuyos rendimientos fueron menores. Como única excepción a este comportamiento se encontró HS17 (templado x tropical) cuyo rendimiento en ambiente estresado fue similar al de los híbridos tropicales. Por el contrario, HS21, formado por la combinación de dos líneas templadas, mostró un escaso rendimiento tanto en ambiente control como estresado, este escaso rendimiento en condición control podría deberse a una falta de adaptación a la zona.

La caída de rendimiento a través de los ambientes fue significativa en todos los híbridos a excepción del HS9 y HS10, los cuales no mostraron caídas de rendimiento. Estos híbridos, con rendimiento similares a través de los ambientes térmicos, tienen como origen la combinación de dos líneas de fondo genético tropical. El ambiente térmico afectó en forma diferencial el rendimiento de las líneas. En general las líneas presentaron menores

rendimientos en el ambiente estresado con respecto al control, a excepción de las líneas L3 y L4, las cuales mantuvieron estable su rendimiento a través de los ambientes. La línea L3 presentó proporcionalmente la menor variación de rendimiento (aprox. 0,74 %) entre ambientes térmicos, mientras que la línea de origen templado L5 presentó la mayor variación proporcional de rendimiento (aprox. 77 %). En el caso de los híbridos esa variación proporcional de rendimiento fue desde 13 % (en el híbrido HS10) hasta 82 % (en el híbrido HS13), estas variaciones concuerdan con las reportadas por Lobell *et al.* (2011). Además, se destacó el HS8, siendo el más rendidor sin estrés y el segundo más rendidor bajo estrés. Existieron variaciones de rendimiento altas que no llegaron a ser estadísticamente significativas, esto podría deberse a un error experimental alto. Dicho error podría deberse a una unidad experimental pequeña con reducidas plantas muestreadas para la variable. Sin embargo, debido al espacio físico impuesto por los invernáculos y la cantidad de genotipos incluidos en el presente trabajo no fue posible contar con borduras entre parcelas y una mayor unidad experimental que nos permitiera obtener muestras más representativas de cada parcela. El ruido que podría haber generado la ausencia de bordura con respecto a la altura de plantas no fue relevante ya que por un lado se separaron líneas de híbridos y por otro la diferencia entre el cultivar de máxima y mínima altura dentro de cada ensayo fue de aproximadamente 40 cm. Cabe destacar que se obtuvo importante información que nos permitió explorar la tolerancia al estrés térmico en el germoplasma utilizado.

Entre las principales causas de la disminución de rendimiento, se descartaron aquellas relacionadas con la disponibilidad y viabilidad del polen (Schoper *et al.*, 1986, 1987; Mitchell y Petolino, 1988) ya que los estigmas de cada planta en ambiente estresado tuvieron disponible polen fresco brindado por plantas ubicadas en las borduras. Por otro lado, ese efecto confundido que podría generar una escasa disponibilidad de polen, en la sensibilidad diferencial de los genotipos al estrés, pudo descartarse ya que no existió ninguna tendencia en la relación rendimiento y R1 bajo estrés. De esta manera, se podría asumir, de acuerdo a investigaciones previas (Rattalino Edreira y Otegui, 2012), que la principal causa de la caída en el rendimiento por el estrés térmico durante el periodo crítico de fijación de granos fue el aborto de granos.

La caída en el NG producida tanto en líneas como híbridos a causa del estrés térmico fue consistente con trabajos previos bajo condiciones de campo (Cicchino *et al.*, 2010a; Rattalino Edreira y Otegui, 2012;). Sin embargo, existieron algunos híbridos que no modificaron su NG a través de los ambientes térmicos. Por otro lado, no se evidenció ningún incremento consistente en PG (en líneas e híbridos) que compense, al menos parcialmente, la gran reducción de NG producida por el estrés térmico durante el periodo crítico, similar a lo observado por Ordóñez *et al.* (2015). Este comportamiento fue reportado por otros autores trabajando bajo estrés térmico (Rattalino Edreira *et al.*, 2014) e hídrico (Lu *et al.*, 2011) donde este carácter no se modificó significativamente, indicando que PG es un carácter muy estable entre ambientes. Por el contrario, otros autores (Commuri y Jones, 2001), reportaron disminuciones en el PG, entre 40 % y 93 % con respecto al control, trabajando con líneas endocriadas bajo estrés por altas temperaturas durante el periodo comprendido entre 5 y 11 días después de la polinización.

El número de espigas por planta es un carácter clave, ya que es un atributo de rendimiento bajo condiciones de estrés y no estrés. Indica el grado de esterilidad entre los genotipos en condiciones de estrés (Zaidi *et al.*, 2016). Existió diferente comportamiento de líneas e híbridos en la respuesta al estrés por calor, del mismo modo a lo encontrado por Hussain *et al.* (2006). Se observó que para los híbridos el efecto del ambiente térmico no generó modificación en la prolificidad, sin embargo, si existió variabilidad fenotípica en híbridos para este carácter. En el caso de las líneas el efecto del calor dependió de cada genotipo, se observó disminución de prolificidad solo en las líneas L2 y L5, sin alteraciones en las restantes. El híbrido templado HS21 presentó la menor prolificidad, lo que supone una falta de adaptación a la zona, mientras que se destacaron con altos valores los híbridos HS7 y HS11 (ambos formados por líneas parentales de origen tropical). Estos híbridos (con alta prolificidad) presentaban caídas significativas en el NG a través de los ambientes térmicos, esto quiere decir que, si bien podían mantener la capacidad de generar otra espiga, no lograron mantener el NG producido en el ambiente control. Cabe mencionar que el aborto de espigas está determinado por las condiciones durante los 15-20 días pre-floración, analizando el estrés en este periodo hubo 3 días sin estrés térmico. Similar a Rattalino Edreira (2013), se observó una menor prolificidad en el híbrido templado comparada con los híbridos de origen templado x tropical y tropicales.

Por efecto del ambiente térmico las líneas disminuyeron el diámetro de espiga bajo estrés, mientras que en los híbridos esa caída en el DE dependió de cada genotipo. En el caso de los híbridos evaluados se pudieron observar híbridos tropicales (HS8, HS11 y HS12) y templado x tropical (HS14, HS15, HS17 y HS19) que mantuvieron estable su diámetro de espiga a través de los ambientes térmicos. En cuanto a las líneas, la templada L5 presentó el menor diámetro de espiga y la línea tropical L3 presentó el mayor diámetro de espiga. Según Suwa *et al.* (2010), las altas temperaturas reducen la expansión de la espiga por alterar la hemicelulosa y la síntesis de celulosa a través de la reducción del suministro de fotosintatos. En nuestro estudio, el estrés no modificó el largo de espiga tanto en híbridos como líneas. Sin embargo, los genotipos mostraron diferente comportamiento dentro de cada ambiente térmico para el carácter largo de espiga. Por lo tanto, se podría inferir que, por efecto del estrés esa expansión de la espiga estuvo afectada en mayor medida por el diámetro de espiga que por el largo de espiga.

#### **4.2 Captura de luz y producción de biomasa:**

En general se observó un incremento de la RFA acumulada en el periodo crítico en ambiente estresado comparado con el ambiente control, tanto para líneas como para híbridos. Esto, probablemente se debió a una condición previa al estrés en la cual el ambiente estresado generó una estructura de planta mayor que al ambiente control, podría deberse al cambio del plástico polietileno en el ambiente control por una malla plástica que, si bien presentaba igual porcentaje de atenuación de radiación que el polietileno (presente en el ambiente estrés), este último genera una mayor radiación difusa. Este comportamiento pudo observarse a través de la biomasa previa al estrés, donde los híbridos desarrollados en el ambiente estresado presentaban mayor biomasa con respecto al ambiente control, no obstante, el comportamiento se invirtió luego del estrés (menor biomasa en ambiente estrés con respecto al control) y se mantuvo hasta madurez fisiológica, esto nos permite inferir que el efecto del estrés sobre la producción de biomasa podría haber estado sub-estimado (ya que en el momento inicial la biomasa\_pre bajo estrés era mayor y al finalizar el estrés terminó siendo menor al control). En líneas se observó diferencia en la producción de biomasa a través de los ambientes solo en madurez fisiológica. El golpe de calor alrededor de floración produjo una severa caída en la biomasa en madurez fisiológica tanto en líneas

como híbridos. El híbrido tropical HS8 mostró la mayor biomasa a madurez fisiológica, por el contrario, el templado HS21 mostró la menor biomasa a madurez fisiológica. HS7, HS9, HS10, HS11 y HS12 mostraron la menor variación de Biomasa<sub>mf</sub> a través de los ambientes térmicos. Otros autores (Commuri y Jones, 2001; Rincón-Tuexi *et al.*, 2006; Mayer *et al.*, 2012) reportaron reducción significativa de la biomasa aérea (entre 20-45 %) con respecto a la temperatura normal. Esta disminución en la biomasa<sub>mf</sub> se explica principalmente por la caída del rendimiento en grano, sumado a las causas encontradas por otros autores como la afección de capacidad fuente de la planta (Barnabás *et al.*, 2008) y una reducida fotosíntesis e incremento en la tasa respiratoria (Wahid *et al.*, 2007; Rattalino Edreira y Otegui, 2012; Ordoñez *et al.*, 2015).

### **4.3 Capacidad fotosintética e índice de cosecha:**

Por efecto de la temperatura supra-óptima en periodo crítico de fijación de grano se observó una disminución de la capacidad fotosintética (disminución de TCC<sub>pc</sub>) en híbridos, sin embargo, en líneas este carácter no fue alterado. En líneas, si bien la TCC<sub>pc</sub> no se modificó a través de los ambientes térmicos, pudo observarse una baja tasa en líneas templadas bajo estrés.

Inversamente a lo ocurrido con el carácter antes analizado, en híbridos la TCC<sub>llen</sub> no fue modificada a través de los ambientes térmicos, sin embargo, las líneas vieron afectada su tasa de crecimiento de cultivo en llenado en diferente magnitud dependiendo del genotipo. Esto quiere decir que en el caso de los híbridos el daño producido en el aparato fotosintético durante el periodo crítico no afectó el comportamiento durante llenado, existiendo una recuperación de las plantas, incluso aumentando la TCC<sub>llen</sub> bajo estrés en cuatro híbridos (HS7, HS11, HS17 y HS21). Sin embargo, en las líneas, el aparato fotosintético logró mantener similar TCC<sub>llen</sub> a través de los ambientes térmicos solo en las líneas L3, L5 y L6. Este comportamiento podría haber estado influenciado también por picos de temperatura máxima cercanas a 35°C acontecidos en llenado efectivo de grano. Para TCC<sub>pc</sub> en híbridos no se pudo observar ninguna ventaja comparativa de los tropicales vs los templados, sin embargo, la TCC<sub>llen</sub> fue inferior en el híbrido templado, con respecto a los templado x tropical y tropical. Con respecto a las líneas, la templada L6 presentó baja TCC<sub>pc</sub> en ambos ambientes térmicos, mientras que para TCC<sub>llen</sub> se

diferenció la línea templada L5 con bajos valores y la línea L3 con altos valores en ambos ambientes térmicos respectivamente. Si bien, de acuerdo al presente trabajo, no existe suficiente evidencia para afirmar que los genotipos tropicales presentaron mayor capacidad fuente que los templados (Aluko y Fisher, 1987), se puede observar cierta tendencia en este aspecto.

El calentamiento alrededor de floración causó una disminución en el uso aparente de reserva bajo estrés. Esto quiere decir que bajo estrés los híbridos respondieron generando una acumulación aparente de reservas durante el período de llenado efectivo de grano. En líneas el uso aparente de reservas no se modificó a través de los ambientes, aunque las líneas se comportaron diferentes dentro de cada ambiente. Siguiendo el análisis propuesto por Rattalino Edreira y Otegui (2012) hubo acumulación aparente de reservas ya que UAR fue inferior a 0. Los híbridos bajo estrés disminuyeron el UAR con respecto al control, esto nos indica que bajo estrés los híbridos estuvieron más limitados por destinos que en ambiente control. Esto fue similar a lo encontrado por Rattalino Edreira (2013), en donde UAR fue siempre negativo para parcelas calentadas alrededor de floración. En las líneas L2, L3 y L6 bajo estrés existió acumulación aparente de reservas, mientras que las líneas L1, L4 y L5 presentaron compensación entre el uso de reservas y crecimiento del cultivo.

El calentamiento alrededor de floración afectó drásticamente la EUR<sub>pc</sub> en híbridos. Todas las líneas en ambiente control presentaron similares EUR<sub>pc</sub>, sin embargo, bajo estrés las líneas se diferenciaron, presentando menores EUR<sub>pc</sub> las líneas de origen templado (L5 y L6) junto con la L3. En algunas líneas existió una mayor EUR<sub>pc</sub> bajo estrés que en control, esto puede estar explicado por la mayor Biomasa<sub>pre</sub> en el inicio del tratamiento estrés que derivó en una sobreestimación de dicha variable.

Se observó que el estrés alrededor de floración tendió a disminuir el IC tanto en híbridos como en líneas. Sin embargo, en algunos híbridos esa caída del IC a través de los ambientes térmicos no fue significativa, como HS7, HS9, HS10, HS11 y HS19. Todos los híbridos que presentaron caídas significativas en el IC, también presentaron caídas significativas en el rendimiento de grano, este comportamiento concuerda con otros autores (Ferris *et al.*, 1998; Craufurd *et al.*, 2002; Rattalino Edreira y Otegui, 2012) quienes reportaron disminuciones del rendimiento a través de caídas en el índice de cosecha a causa

del golpe de calor. Sin embargo, existieron híbridos que presentaron caídas no significativas en su IC (HS7, HS11 y HS19) a través de los ambientes y a pesar de ello modificaron su rendimiento. El híbrido templado HS21 presentó el menor IC tanto en ambiente control como bajo estrés. Si bien este híbrido no presenta un elevado potencial de rendimiento en la región templada, en el NOA presentó una falta de adaptación y cierto estrés aún en ambiente control. Las líneas L1 (tropical), L3 (tropical), L4 (tropical) y L6 (templada) presentaron los mayores valores de IC. De acuerdo a lo observado el calentamiento alrededor de floración generó una menor producción de fotoasimilados en la planta (menor TCC<sub>pc</sub> en híbridos), además, en ese momento otros órganos además de la espiga también se están expandiendo y pueden ejercer una fuerte dominancia en la distribución de los pocos fotoasimilados producidos por las plantas estresadas (Otegui, 1997), con una consecuencia negativa sobre el destino reproductivo final de la espiga.

#### **4.4 Índice de verdor, temperatura foliar y acartuchamiento:**

Solo se pudo apreciar efecto del calentamiento en periodo crítico sobre la determinación de índice de verdor post estrés en hoja bandera en híbridos, provocando una disminución de este índice bajo estrés. Es decir, que el daño generado en el aparato fotosintético se expresó en este carácter. Era esperable que no existieran variaciones a través de los ambientes previa generación de estrés ya que, hasta ese momento ambos ambientes térmicos presentaron similares condiciones. Se apreció una diferencia en los valores de SPAD entre hoja bandera y de la espiga pre estrés superior a la esperada, que podría deberse a alguna deficiencia nutricional no determinada. Según Wahid *et al.* (2007) el golpe de calor influye sobre la producción de biomasa principalmente produciendo alteraciones en los procesos relacionados con la fijación de carbono, debido a que el aparato fotosintético es uno de los componentes de las plantas más sensible a las temperaturas supraóptimas. En el presente trabajo ese daño producido en el aparato fotosintético a través de los ambientes térmicos fue captado por la disminución del SPAD<sub>postesp</sub> y SPAD<sub>postband</sub> (solo en algunos híbridos), sin incluir las líneas en este comportamiento.

No existió ninguna variación, ya sea por efecto del ambiente térmico o genotipo, en la temperatura foliar. Esto concuerda con la bibliografía consultada sobre estrés térmico.

Las altas temperaturas afectaron el grado de acartuchamiento de híbridos y líneas, cabe recordar que sus requerimientos hídricos estaban cubiertos mediante aplicaciones de riego. Este comportamiento fue observado en otros cultivos (Hasanuzzaman *et al.*, 2013). El incremento en el acartuchamiento bajo estrés fue significativo en HS14, HS18 y L6 (los dos primeros híbridos de fondo genético templado x tropical y la última consistió en una línea de origen templado). Según Wahid *et al.* (2007) las plantas tienden a reducir el daño inducido por el calor mediante el acartuchamiento de las hojas, el desprendimiento de hojas, la reducción del tamaño de las hojas, el espesamiento de las hojas, la reducción de la duración del crecimiento, el enfriamiento transpiracional y otros ajustes en la morfología y la ontogenia. Se pudo observar que los híbridos con mayores acartuchamientos bajo estrés presentaban origen templado o templado x tropical. En general, ante similar estrés, los híbridos con fondo genético templado manifestaron en forma anticipada su estrés mediante un acartuchamiento de sus hojas, mientras que híbridos tropicales ante similar situación no presentaban signos de estrés. Por consiguiente, se podría considerar el acartuchamiento como un rasgo negativo ya que puede reflejar una pobre capacidad de la planta de soportar situaciones de estrés por altas temperaturas, además según Lu *et al.* (2011) y Magorokosho *et al.* (2003), trabajando en estrés hídrico, reportaron que el acartuchamiento puede reducir la cantidad de luz interceptada y el rendimiento. Cabe destacar que el efecto del estrés térmico puede conducir a estrés hídrico afectando expansión foliar, cierre estomático, fotosíntesis, etc.

#### **4.5 Variables fenológicas:**

El estrés por calor, incrementó en mayor medida las UGD para alcanzar R1 que antesis. Sin embargo, el ASI no expresó variaciones a través de los ambientes térmicos. Algunos híbridos aumentaron ASI bajo estrés mientras que otros disminuyeron. Los híbridos HS9 Y HS15 presentaron protoginia en ambiente control. Los híbridos HS8, HS9, HS11, HS15, HS18, HS19, HS20 y HS21 y todas las líneas incrementaron las UGD para alcanzar R1 bajo estrés. Este comportamiento estuvo en concordancia con lo encontrado por otros autores trabajando bajo estrés por calor (Yan y Hunt, 1999; Cicchino *et al.*, 2010a;), deficiencia hídrica (Hall *et al.*, 1981; Herrero y Johnson, 1981; Bolaños y Edmeades, 1993a) y deficiencia de N (Uhart y Andrade, 1995; D'Andrea *et al.*, 2006).

En trabajos previos referidos a estrés por altas temperaturas se pudo observar que existen resultados divergentes, Rattalino Edreira *et al.* (2011) observaron una ausencia de modificación en el ASI, mientras que otros autores (Cicchino *et al.*, 2010b; Zaidi *et al.*, 2016) reportaron un alargamiento en el ASI cuando las plantas fueron sometidas a estrés por altas temperaturas en floración. Como pudo determinarse en este trabajo, no existió efecto debido a la alta temperatura en floración sobre el ASI. Sin embargo, los genotipos presentaron diferentes comportamientos de ASI de acuerdo al ambiente térmico donde se desarrollaron. En ambiente térmico de estrés, el híbrido templado HS21 mostró el mayor ASI. Según Cárcova y Otegui (2001), un ASI reducido es un síntoma de una mayor partición de los asimilados a las espigas alrededor de floración permitiendo que los genotipos tolerantes al estrés alcancen R1 más temprano y tengan una mayor biomasa de espiga en la antesis.

Del mismo modo, en líneas la MF no fue modificada por efecto del calentamiento, sin embargo, en los híbridos las modificaciones de la MF dependieron de cada genotipo, observándose incrementos en las UGD para alcanzar MF en los híbridos HS11 y HS17.

#### **4.6 Índice de susceptibilidad y plasticidad fenotípica:**

Existió variabilidad fenotípica en líneas e híbridos con respecto a la tolerancia al estrés por altas temperaturas, similar a lo reportado por Rattalino Edreira (2013). En nuestro trabajo se pudo determinar que en general genotipos tropicales exhibieron menores niveles de aborto de granos y pérdida de rendimiento que genotipos templados en presencia de estrés por altas temperaturas en periodo crítico. Así, de acuerdo al HSI se pudo identificar como genotipos de mayor susceptibilidad los híbridos HS13, HS14, HS15, HS16, HS18, HS19, HS20 y HS21, los siete primeros con fondo genético templado x tropical y el último templado. El híbrido HS13 presentó caídas del 82 % de su rendimiento cuando fue sometido a estrés por altas temperaturas. Los híbridos HS9 y HS10 fueron tolerantes al golpe de calor en periodo crítico, con caídas de rendimiento de 23 y 13 % respecto al ambiente control, respectivamente. El HS8 si bien presentó caídas de rendimiento del orden de los 37%, fue el segundo más rendidor bajo estrés después del HS9. En estos híbridos tolerantes al calor se pudo observar diferentes estrategias para el mantenimiento del rendimiento a través de los ambientes térmicos. La tolerancia de los

HS9 y HS10 en su rendimiento a través de los ambientes estuvo dada por sus capacidades de disminuir levemente su NG, PG, LE, TCC\_llen e IC. Con respecto a los híbridos que disminuyeron su rendimiento bajo estrés, cabe destacar que la mayoría de estos vieron afectado su biomasa\_mf, TCC\_pc, UAR y EUR\_pc, sin embargo, algunos tuvieron caídas no significativas de IC (como por ejemplo el HS17) o NG (como el HS19 y HS21). El HS13, HS17 y HS21 bajaron el índice de verdor de sus hojas de la espiga luego del estrés y HS19 y HS21 incrementaron sus UGD para alcanzar R1. Los híbridos más sensibles disminuyeron NG, DE, TCCpc, UAR, EURpc, IC, SPADpostband, SPADpostesp e incrementaron R1 Y MF. Las distintas estrategias indican la presencia de diversos conjuntos de genes en cada genotipo para lograr igual cometido, tal variabilidad puede ser explotada para tratar de apilar genes que reúnan esas estrategias en un genotipo y así lograr una mejora en el comportamiento frente a estrés.

En cuanto a las líneas endocriadas, se pudo caracterizar como genotipo muy susceptible la línea L5, de fondo genético templado. La línea de menor susceptibilidad al estrés fue L3, de origen tropical. Las líneas mostraron caídas de rendimiento a través de los ambientes térmicos desde 78 %, en el caso de la línea L5, hasta genotipos con caídas inferiores al 1 %, en la línea L3. Las líneas más susceptibles al estrés térmico redujeron NG, Prol, DE, TCC\_llen, IC e incrementaron R1. Los híbridos y líneas con mayor susceptibilidad (mayores HSI) presentaron los menores rendimientos en ambiente térmico de estrés. Esto permitiría simplificar el fenotipado de los genotipos frente a este estrés y considerar solo su rendimiento bajo condiciones de estrés como parámetro o criterio de clasificación.

Líneas e híbridos no difirieron en gran medida en el patrón de plasticidad fenotípica, por lo tanto, la mayor parte de la variación se debió a las condiciones impuestas por el ambiente térmico y no a los genotipos. A pesar de las condiciones de cultivo contrastantes causadas por el ambiente térmico, ningún carácter (a excepción del ASI en híbridos) tuvo una plasticidad mayor a 2 (lo que equivale a una variación del 100 % con respecto a la mediana), esto concuerda con Sadras y Slafer (2012) quienes reportaron similar límite de plasticidad sobre los componentes numéricos en cereales de grano fino. Según Westgate *et al.* (2004) un cultivo con escasa capacidad de macollaje y rendimiento de grano determinado sobre una inflorescencia femenina axilar dominada (como el maíz) presenta

reducida plasticidad reproductiva, en comparación con cultivos de inflorescencias apicales (por ejemplo, cereales de invierno) o cultivos de ramificación con flores distribuidas en la mayoría de las partes de la planta (por ejemplo, legumbres) (Andrade, 1995). En el presente trabajo se corroboró esa escasa variación en el número de granos, donde se restringió a 50% en híbridos y 60% en líneas. La plasticidad de los componentes del rendimiento disminuyó desde aquellos determinados en etapas iniciales hasta los determinados más tarde en el ciclo del cultivo (NG>prol>PG), como se documentó para maíz en diferentes condiciones de N (D'Andrea *et al.*, 2013) y otros cereales (Sadras y Slafer, 2012).

Caracteres fenológicos y la mayoría de los caracteres relacionados con la eficiencia del uso de la radiación y la producción de biomasa (a excepción de TCC\_llen y UAR) tuvieron una plasticidad de baja a intermedia. Por el contrario, ASI, Diftemp e IC, presentaron plasticidades de intermedia a alta. Cabe mencionar que caracteres con baja plasticidad serían buenos predictores en la relación parental/progenie.

#### **4.7 Asociaciones entre caracteres:**

El nivel de asociación entre rendimiento en ambiente de estrés y rendimiento en ambiente control, tanto en híbridos como en líneas, no fueron lo suficientemente altas como para que el rendimiento en condiciones óptimas se asocie plenamente al comportamiento de los genotipos bajo estrés, similar a lo encontrado por Bänziger y Lafitte (1997) trabajando bajo estrés por sequía y estrés térmico. Por lo tanto, el conocimiento de la asociación entre el rendimiento y sus componentes puede mejorar la eficiencia de la selección en el mejoramiento vegetal (Bello *et al.*, 2010). Hallauer y Miranda (1988) enfatizaron la importancia de la correlación estimada por coeficiente específico en el mejoramiento vegetal, ya que cuantifica el grado de asociación genética y no genética entre dos o más caracteres y permite la selección indirecta.

Analizando en conjunto las correlaciones genéticas y el análisis de componentes principales se pudo establecer que el rendimiento en híbridos bajo estrés térmico estuvo asociado positivamente con NG, DE, LE, prolificidad, Biomasa\_mf, TCC\_pc, TCC\_llen, IC y SPAD\_postesp y de manera negativa estuvo asociado con ASI y acartuchamiento. En líneas existieron asociaciones positivas entre rendimiento y NG, PG, DE, prolificidad,

Biomasa\_mf, TCC\_pc, TCC\_llen, IC y SPAD\_postesp y asociaciones negativas con acartuchamiento y panojas vanas.

El estudio de las correlaciones posee gran valor en la evaluación y selección de genotipos superiores. Según Nemati *et al.* (2009), cuando existe una asociación positiva de los principales caracteres de rendimiento la selección es muy eficaz. Sin embargo, debido a que la selección continua de los caracteres secundarios produce cambios en la correlación genética subyacente entre los caracteres, estas relaciones requieren una reevaluación con el tiempo (Edmeades *et al.*, 1997).

La significativa y fuerte correlación genética entre Rend y NG encontrada en líneas e híbridos concuerda con las encontradas en estudios bajo estrés por altas temperaturas (Cicchino *et al.*, 2010a) como bajo estrés hídrico (Hallauer y Miranda, 1988). Tanto NG como PG varían entre genotipos y ambientes, sin embargo, NG es responsable de las principales variaciones del rendimiento (Early *et al.*, 1967; Otegui, 1995; Chapman y Edmeades, 1999). Si bien en el presente trabajo no se encontró una asociación significativa entre rendimiento y PG en híbridos en ambiente de estrés, ese comportamiento concuerda con otros estudios bajo estrés por altas temperaturas (Cicchino *et al.*, 2010a). Por el contrario, en líneas existió una fuerte relación entre ambos caracteres, tanto en condiciones control como bajo estrés por alta temperatura.

La asociación positiva encontrada entre DE y rendimiento en ambiente de estrés es relevante ya que nos podría brindar información importante con gran facilidad de medición. Según Nguetta *et al.* (1997) el desarrollo de la espiga de maíz, rica en tejido vascular, puede ser importante para el rendimiento de grano durante el estrés por temperaturas supra-óptimas.

La prolificidad en nuestro estudio se correlacionó en forma positiva y significativa con el rendimiento tanto en híbridos con y sin estrés como en líneas bajo estrés, similar comportamiento se observó en otros estudios bajo alta temperatura (Atta, 2016), bajo estrés hídrico (Hallauer y Miranda Fo. 1988; Bolaños y Edmeades, 1996), bajo estrés de N (Bänziger y Lafitte, 1997) y en condiciones óptimas de cultivo (Durieux *et al.*, 1993; Kling *et al.*, 1997; Dugje *et al.*, 2014). Según Beltrán *et al.* (2003) a medida que aumenta la intensidad del estrés, la heredabilidad de la prolificidad se mantiene o aumenta, la de rendimiento disminuye y la correlación entre el rendimiento y este carácter aumenta. Por lo

tanto, la prolificidad podría usarse eficazmente para aumentar el rendimiento cuando se incluye como componente en un índice de selección.

Un genotipo con elevada biomasa en madurez fisiológica se asoció con un alto rendimiento de grano, esta Biomasa<sub>mf</sub> se explica principalmente por el rendimiento en grano. Esta misma asociación fue encontrada por otros autores trabajando en estrés por altas temperaturas (Rattalino Edreira, 2013) y en estrés hídrico (Bänziger *et al.*, 1999). Por lo tanto, resulta relevante identificar genotipos capaces de mantener la producción de biomasa durante condiciones de estrés, similar a lo encontrado por Pask *et al.* (2013) trabajando en trigo.

En cuanto a TCC<sub>pc</sub>, se encontró una correlación genética con Rend de líneas en ambiente estresado. Por otro lado, mediante el ACP en híbridos se pudo observar cierta asociación entre rendimiento y TCC<sub>pc</sub>. Cabe recordar que en el presente trabajo la determinación de la TCC<sub>pc</sub> se incluyeron los 15 días de estrés más aproximadamente 12 días (determinación de biomasa<sub>pre</sub> 6 días previos al inicio del estrés y determinación de Biomasa<sub>post</sub> 6 días posteriores a la finalización del estrés), por lo tanto, en híbridos esos días podrían haber generado ruido en la determinación de la variable (sin asociación con Rend por medio de correlaciones genéticas, aunque si por medio de ACP). Esta asociación positiva entre rendimiento y TCC<sub>pc</sub> concuerda con otros trabajos sobre determinación de NG bajo estrés abiótico (Andrade *et al.*, 2002; Echarte y Tollenaar, 2006; D'Andrea *et al.*, 2008; Rattalino Edreira y Otegui, 2012). Sin embargo, Cicchino *et al.* (2010b) reportó que la variación en tasa de crecimiento de cultivo durante el periodo crítico, abarcando desde el inicio de la elongación de la espiga hasta la fertilización del ovario, no brinda una adecuada explicación de la variación observada en el NG. Según Cicchino *et al.* (2010b) la relación NG y tasa de crecimiento no mejoró cuando se incluyó en el análisis las tasas obtenidas en la fase de pre-floración o ambas fases juntas (pre-floración y post-floración), solo encontró una robusta relación cuando se evaluó tasa de crecimiento de planta post-floración. Según el mismo autor los efectos negativos en cuajado de grano bajo estrés térmico pre-floración podrían ser atribuidos al efecto indirecto del calentamiento en la tasa de crecimiento de espiga post-floración.

Con respecto a TCC<sub>llen</sub> e IC, se observó una fuerte asociación fenotípica entre estos caracteres y rendimiento de grano tanto en híbridos como en líneas.

De acuerdo al ACP, no existió asociación entre UAR y rendimiento en híbridos, mientras que en líneas si existió esta asociación. En este último caso, además, los cambios en el UAR se asociaron a variaciones en el IC, esto concuerda con lo encontrado por Rattalino Edreira y Otegui (2012).

De acuerdo al ACP, existió cierta asociación entre el índice de verdor post estrés en hoja de espiga y rendimiento. Esto concuerda con Bolaños y Edmeades (1996) y Lu *et al.* (2011) quienes reportaron una débil correlación positiva entre contenido de clorofila y rendimiento bajo estrés hídrico severo. Probablemente, tomar esta medición transcurrido un mayor tiempo a partir del daño producido en el aparato fotosintético de la planta a causa del estrés podría captar mejor esta asociación.

Los híbridos y líneas con mayor acartuchamiento presentaron bajos rendimientos. Este carácter presenta una fácil evaluación, lo que brinda una gran practicidad en el fenotipado de plantas. De hecho, este carácter fue ampliamente utilizado en trabajos bajo estrés hídrico, donde encontraron similares asociaciones (Blum, 1988; Bolaños y Edmeades, 1996; Chapman y Edmeades, 1999; Bänziger *et al.*, 2000; Bruce *et al.*, 2002; Magorokosho *et al.*, 2003) y en estudios que combinaron estrés térmico e hídrico (Chen *et al.*, 2012). Sin embargo, bajo estrés por altas temperaturas en maíz no se encontraron trabajos previos donde se haya evaluado este carácter. De esta manera se podría proponer la reducción del enrollamiento de hojas como un carácter de adaptación al estrés por altas temperaturas en periodo crítico, del mismo modo que otros autores han propuesto este carácter para estrés hídrico (Blum, 1988; Ludlow y Muchow, 1990; Chapman y Edmeades, 1999).

En el presente trabajo no fue posible estimar el estrés por golpe de calor a través de termometría infrarroja, ya que fue inexistente la asociación entre la temperatura foliar y el rendimiento de grano, similar a lo reportado por Neiff *et al.* (2015) y Tilling *et al.* (2007).

La presencia de panojas vanas parece ser un síntoma típico de estrés por altas temperaturas (Zaidi *et al.*, 2016). Según Chen *et al.* (2010), el quemado de panoja es uno de los caracteres más visibles de las lesiones inducidas por el estrés por altas temperaturas en el campo. En el presente trabajo algunas líneas expresaron susceptibilidad al calor mediante la aparición de panojas vanas (L6 y L2), en contraste, otras líneas no se vieron afectadas (L1, L3, L4, L5). Sin embargo, no se observó presencia de panojas vanas inducidas por

calor en plantas híbridas provenientes de un progenitor tolerante al calor y un progenitor sensible al calor. Se podría inferir que este carácter está controlado por genes dominantes, en forma similar a lo propuesto por Chen *et al.* (2010).

De acuerdo al ACP, R1, VT y ASI (solo en híbridos) se asociaron negativamente con rendimiento. Este comportamiento se debe a que el maíz es una especie diclino monoica, con flores masculinas en la panoja apical y flores femeninas en las espigas axilares, por lo que una restricción al crecimiento de la planta, exagera la dominancia apical ejercida por la panoja reduciendo la partición de asimilados hacia la espiga (destino secundario) pudiendo, por lo tanto, retardar la emisión de estigmas y causar esterilidad de la planta (Edmeades y Daynard, 1979; Uhart y Andrade, 1995). Es así que, ante situaciones de estrés por golpe de calor en periodo crítico, debido a una reducida partición de asimilados hacia la espiga (destino secundario), el cultivo de maíz manifiesta una acentuada asincronía entre la liberación de polen y la receptividad de los estigmas. Además, según Borrás *et al.* (2007) se genera una desincronización en la emergencia de estigmas de una misma espiga, resultando este último factor el mayor responsable de la pérdida en la fijación de granos a través del aborto de las flores fecundadas tardíamente (Cárcova y Otegui, 2001). Sin embargo, los efectos del incremento del ASI en cuanto a la disponibilidad de polen fueron eliminados en este trabajo ya que hubo polen fresco disponible desde las borduras.

La asociación genética negativa encontrada entre rendimiento y ASI en híbridos fue semejante a la reportada por otros autores trabajando en estrés hídrico (Bolaños y Edmeades, 1996; Beltrán *et al.*, 2003) y bajo estrés de N (Lafitte y Edmeades, 1995). Un ASI mayor está relacionado con menores diámetros de espiga, lo que traduce con menos asimilados particionados a espigas. ASI es uno de los pocos ejemplos de caracteres secundarios ampliamente utilizados para la selección de maíz bajo sequía.

Al-Naggar *et al.* (2015) concluyeron que los caracteres que muestran una fuerte correlación con rendimiento de grano y una heredabilidad alta o moderada se pueden recomendar al fitomejorador como criterios de selección para mejorar la productividad. Según Beltrán *et al.* (2003) una variabilidad genética adecuada bajo estrés, una alta correlación entre líneas e híbridos, facilidad y velocidad de medición, y una alta correlación con rendimiento son aspectos que hacen útiles los caracteres secundarios para la selección bajo condiciones de estrés. Las ganancias de rendimiento (observadas gráficamente) en

estos ambientes se asociaron principalmente con aumentos de NG, PG, DE, LE, Prol, Biomasa\_mf, TCC\_llen, IC, SPAD\_postesp, EUR\_pc y TCC\_pc (solo en híbridos) y menor ASI (solo en híbridos), R1, VT, acartuchamiento, panojas vanas (solo en líneas) y UAR (solo en líneas). Algunos de estos caracteres coinciden con los propuestos por otros trabajos (Monneveux *et al.*, 2005, 2006; Atta *et al.*, 2016) tales como prolificidad, granos por espiga y menor ASI y aborto del grano. Es por ello que algunos de los caracteres identificados tales como DE, prol, SPAD\_postesp, R1 y acartuchamiento podrían ser utilizados para seleccionar germoplasma de maíz con tolerancia a estrés por calor durante el periodo crítico, por presentar variabilidad genética, alta heredabilidad y fácil medición.

#### **4.8 Control genético de los caracteres:**

El estudio de los componentes genéticos para rendimiento en ambiente térmico de estrés, mostró presencia de efectos aditivos en el control del carácter. Esto sugiere el uso de métodos de mejoramiento intrapoblacional para este carácter en esas condiciones. En ambiente estresado, la línea L3 aportó genes con efectos aditivos para incrementar el rendimiento en esas condiciones de cultivo, además aportó genes favorables para la mayoría de los caracteres asociados con el rendimiento (como, por ejemplo: para incrementar NG, DE, Biomasa\_mf e IC y para disminuir ASI y R1). Por el contrario, la línea L5 tendió a disminuir el rendimiento en sus combinaciones híbridas y los caracteres asociados con éste en los cruzamientos que participó (como por ejemplo tendió a disminuir NG, DE, LE, Prol, Biomasa\_mf, TCC\_llen e IC y a incrementar acartuchamiento y PG). Este comportamiento concuerda con lo esperado, ya que la línea (L3) con aportes de genes favorables en condiciones de estrés presenta fondo genético tropical, habiendo sido mejorada en ambientes tropicales con altas probabilidades de ocurrencia de temperaturas supra-óptimas. Esto concuerda con Castro-Nava *et al.* (2011) quienes reportaron que variedades de áreas que frecuentemente tienen altas temperaturas pueden proporcionar alelos favorables para la tolerancia al calor. Por el contrario, la línea templada L5 fue la que peor comportamiento tuvo bajo condiciones de estrés, tendiendo a disminuir el rendimiento y aportar negativamente a todos los caracteres asociados con rendimiento en los cruzamientos en los que participó. El resto de las líneas tropicales, si bien no aportaron

genes favorables para rendimiento bajo estrés, si favorecieron características específicas asociadas a rendimiento como, por ejemplo: la línea L1 aportó para incrementar PG, LE Biomasa\_mf, TCC\_llen y disminuir acartuchamiento. La línea L2 tendió a disminuir PG e incrementar prolificidad. La línea L4 disminuyó PG, R1 y acartuchamiento e incrementó Biomasa\_mf. La línea templada L6 bajo estrés tendió a disminuir el rendimiento, PG, Biomasa\_mf y a incrementar el ASI y R1.

En cuanto a la ACE para rendimiento bajo estrés, cabe recordar que ningún híbrido mostró efecto significativo de este carácter. Sin embargo, existieron otros caracteres donde sí se apreció efecto significativo de ACE como por ejemplo para PG (positivo en HS17), LE (negativo en HS21), Prol (negativo en HS21), Biomasa\_mf (positivo en HS8 y HS17; negativo en HS19), R1 (positivo en HS10; negativo en HS12 y HS14) y ASI (positivo en HS10 y HS21; negativo en HS13).

En ambiente control el rendimiento estuvo controlado en forma predominante por efectos no aditivos, por lo tanto, la estrategia de mejoramiento más adecuada, en estos casos, es la exploración de efectos por métodos interpoblacionales como selección recurrente recíproca de familias de medio hermanos y de hermanos completos, explorando la heterosis. Este set de líneas tropicales representa los parentales de algunos híbridos liberados por INTA para la región NOA. En estas condiciones (ambiente control) en general las líneas tropicales tendieron a aportar genes favorables para rendimiento o caracteres asociados con este, así por ejemplo la línea L1 aportó genes para incrementar rendimiento, PG y Biomasa\_mf. La línea L3 tendió a incrementar rendimiento, NG y DE y a disminuir el ASI. La línea L4 tendió a incrementar el IC y a disminuir el PG. Por el contrario, las líneas templadas tendieron a disminuir el rendimiento y caracteres asociados a este, de esta manera la línea L5 tendió a disminuir rendimiento, NG, Biomasa\_mf e IC y tendió a incrementar el PG. La línea L6 disminuyó el rendimiento, NG, PG, DE, Biomasa\_mf e IC. En ambiente control, los híbridos HS7 y HS21 reunieron efectos significativos y negativos de ACE en un elevado número de variables. Así por ejemplo el HS7 presentó efecto negativo de ACE para Rend, NG, PG, Biomasa\_MF e IC. En el caso de HS 21, presentó efecto negativo de ACE para los caracteres: Rend, NG, PG, DE, LE, Biomasa\_mf, TCC\_llen e IC. Por el contrario, los híbridos HS8 y HS20 mostraron efecto significativo y positivo de ACE para rendimiento.

Se puede observar que el control génico de los caracteres varió de acuerdo al ambiente térmico donde se desarrolló el cultivo. Se puede inferir que cuando las condiciones de estrés limitan la expresión del carácter la fracción aditiva de la determinación de los mismos se torna más importante, en cambio cuando no existen limitaciones impuestas por el estrés y el germoplasma puede expresar todo su potencial, los efectos no aditivos adquieren mayor relevancia. Estos resultados concuerdan con Atlin y Frey (1989), Tollenaar y Lee (2002) y Souza *et al.* (2009) quienes, trabajando en estrés hídrico, determinaron que el tipo de acción genética era diferente durante la sequía, y los efectos aditivos eran más importantes en tales condiciones. Sin embargo, los resultados contrastan con los obtenidos por Derera *et al.* (2008), quienes demostraron que la contribución de los efectos de dominancia genética era la más importante en condiciones de sequía.

Este cambio en el control génico del carácter implica emplear diferentes estrategias de mejoramiento. Cuando el carácter está controlado por efectos aditivos la mejor estrategia sería aplicar métodos de mejoramiento intrapoblacional como selección masal, selección recurrente de familias de medios hermanos, de hermanos completos y de familias endogámicas. Por el contrario, cuando el carácter está controlado por efectos no aditivos se debería aplicar métodos interpoblacionales como selección recurrente recíproca de familias de medio hermanos y de hermanos completos, explorando la heterosis. Por lo tanto, la selección de genotipos tolerantes a estrés por calor debe hacerse en dichas condiciones ambientales, y no puede inferirse el comportamiento del germoplasma en condiciones óptimas pues los componentes genéticos puestos en juego son diferentes en ambos casos.

En un programa de mejoramiento se podría utilizar la línea L3 como donante de genes responsables de tolerancia a temperaturas supra-óptimas durante el periodo crítico de fijación de granos. Además, combinar esta línea tolerante con otra cuya combinación sea heterótica puede ser relevante para generar un híbrido tolerante a temperaturas supra-óptimas en periodo crítico de fijación de grano y con alto potencial de rendimiento.

## CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES

Tanto en híbridos como en líneas evaluadas en el presente trabajo se encontró variabilidad fenotípica en la mayoría de los caracteres estudiados para estrés por temperaturas supra-óptimas en periodo crítico de fijación de granos.

El estrés por altas temperaturas durante el periodo crítico disminuyó el rendimiento, sin embargo, esta modificación del rendimiento dependió del genotipo. En general los híbridos tropicales presentaron mayores rendimientos en ambiente estresado comparado con los híbridos templado x tropical y templado. Se pudieron identificar los híbridos tropicales HS9 y HS10 como tolerantes al golpe de calor en periodo crítico. También se destacó HS8 que, si bien presentó mayor caída de rendimiento que los anteriores, mostró mayor rendimiento que HS10 bajo estrés. Mientras que como susceptibles se identificaron los híbridos con fondo genético templado x tropical y templado. En cuanto a las líneas, la tropical L3 se comportó como tolerante a temperaturas supra-óptimas en periodo crítico de fijación de grano, por el contrario, la línea templada L5 fue muy susceptible a este estrés.

Altos rendimientos en grano estuvieron asociados a mayores NG, PG, DE, LE, prolificidad, biomasa en madurez fisiológica, TCC en llenado de grano, TCC en periodo crítico, IC y SPAD\_postesp, así como también a menores valores de ASI, acartuchamiento y UAR (este último en líneas). No se encontraron asociaciones entre el rendimiento de grano y la temperatura foliar y la eficiencia del uso de la radiación en periodo crítico. De estos caracteres asociados a rendimiento, PG, Prol, DE, LE y SPAD\_postesp presentaron baja plasticidad fenotípica, seguidos por acartuchamiento, TCC en periodo crítico y Biomasa\_mf con plasticidad intermedia, por lo que podría inferirse que presentan una buena relación parental/progenitor (una de las condiciones necesarias para ser considerados como caracteres secundarios dentro de un programa de mejoramiento).

Dado el efecto significativo de interacción y que el control genético es diferente entre el ambiente térmico de estrés y el control, es necesario evaluar y seleccionar materiales para tolerancia al calor en ambientes bajo estrés.

Si bien sería conveniente contar con la información de otra campaña de evaluación, la información obtenida en el presente ensayo permite establecer una estrategia de uso del germoplasma evaluado para iniciar un programa de mejoramiento de germoplasma de maíz con tolerancia al golpe de calor en periodo crítico de fijación de grano.

Así, se podría comenzar un programa de mejoramiento enfocado al desarrollo de híbridos con alto potencial de rendimiento y tolerancia al golpe de calor adaptados a la región NOA, respetando los grupos heteróticos tropicales con sus aportes de adaptación al calor y a la vez que incorporando la genética templada para incrementar el potencial de rendimiento mediante un método de selección recurrente recíproca. Generando así poblaciones de mejora que representen al grupo heterótico A mediante el cruzamiento de las líneas L1 y L2, y al grupo heterótico B mediante el cruzamiento de las líneas L3 y L6. De forma tal de conseguir acumular genes favorables a diferentes estrategias frente al golpe de calor en el grupo A, donde L1 posee genes para bajo acartuchamiento y para alto peso de grano, largo de espiga, biomasa a madurez fisiológica y tasa de crecimiento de cultivo en llenado efectivo de grano y por otra parte L2 se complementa con genes favorables de mayor prolificidad ante el estrés. En el grupo B, la línea L3 aporta los genes de rendimiento bajo golpe de calor, además posee genes para alto número de grano, diámetro de espiga, biomasa en madurez fisiológica e índice de cosecha y bajo ASI; y la línea L6 es la línea templada que aportaría la divergencia genética necesaria con el grupo A para incrementar el potencial de rendimiento y a partir de su combinación con L3 podría incorporar la tolerancia al calor.

En condiciones de estrés por altas temperaturas el rendimiento y la mayoría de los caracteres relacionados con éste estuvieron controlados por efectos aditivos, por lo tanto, sería conveniente evaluarlos durante el desarrollo de las líneas *per se*. Por el contrario, los caracteres ASI y LE estuvieron controlados por efectos no aditivos, es decir que en este caso habría que evaluarlos en los híbridos experimentales producidos por las líneas mejoradas de los diferentes patrones heteróticos. Por otro lado, la selección de genotipos tolerantes a estrés por calor debe hacerse en dichas condiciones ambientales, y no puede inferirse el comportamiento del germoplasma en condiciones óptimas pues los componentes genéticos puestos en juego son diferentes en ambos casos.

Por otra parte, a partir de la identificación de líneas contrastantes con respecto a la tolerancia a temperaturas supra-óptimas en periodo crítico de fijación de grano (L3 y L5), se podría generar una población bi-parental (como por ejemplo una RIL's) con el fin de buscar QTL's responsables de dicha tolerancia. Mediante el empleo de marcadores moleculares asociados a esos QTL's se podría realizar selección asistida, con toda la

ventaja que ello implicaría en un programa de mejoramiento. También se podrían validar QTL's para tolerancia al calor ya identificados en otros trabajos (Frova *et al.*, 1993; Cairns *et al.*, 2013;) en genotipos del programa de mejoramiento de INTA.

Teniendo en cuenta que las interpretaciones se limitan a los genotipos evaluados y los ambientes específicos de este trabajo, podría ser interesante evaluar el comportamiento de otros genotipos que sean representativos de la región NOA. Además, sería conveniente contar con la información de otra campaña de evaluación, para confirmar que el comportamiento de los caracteres es consistente en diferentes años y, a partir de esto tenerlos en cuenta al momento de seleccionar genotipos para tolerancia a estrés por temperaturas supra-óptimas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abadassi, J., Hervé, Y. 2000. Introgression of temperate germplasm to improve an elite tropical maize population. *Euphytica* 113: 125-133.
- Alam, M.A., Seetharam, K, Zaidi, P.H., Dinesh, A., Vinayan, M.T., Nath, U.K. 2017. Dissecting heat stress tolerance in tropical maize (*Zea mays L.*). *Field Crops Res.* 204:110-119.
- Al-Naggar, A.M.M., Shabana, R., Atta, M.M.M., Al-Khalil T.H. 2015. Response of genetic parameters of low-N tolerance adaptive traits to decreasing soil-N rate in maize (*Zea mays L.*). *App. Sci. Report.* 9(2): 110-122.
- Aluko, G.K., Fischer K. 1987. The effect of changes of assimilates supply around flowering on grain sink size and yield of maize (*Zea mays L.*) cultivars of tropical and temperate adaptation. *Aust J. Agric. Res.*, 38: 153-161
- Amani I., Fischer R.A., Reynolds M.P. 1996. Canopy temperature depression association with yield of irrigated spring wheat cultivars in hot climate. *J. Agron. Crop Sci.* 176: 119–129.
- Andrade, F., Uhart, S., Cirilo, A. 1992. Cociente fototermal como predictor del rendimiento potencial de maíz. *Actas XIX Reunión Nacional de Fisiología Vegetal.* Córdoba, Argentina. 43-44
- Andrade, F.H. 1995. Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Res.* 41: 1–12.
- Andrade, F., Cirilo, A., Uhart, S., Otegui, M. 1996. *Ecofisiología del Cultivo del Maíz.* Dekalbpress; Buenos Aires, Argentina, p 292.
- Andrade, F.H., Vega C.R.C., Uhart S.A., Cirilo A.G., Cantarero M., Valentinuz, O.R. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Sci.* 39: 453–459.
- Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R., Della Maggiora, A., Casanovas, M. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Sci.* 42: 1173-1179.
- Araus J.L., Slafer G.A., Reynolds M.P., Royo C. 2002. Plant breeding and drought in C3 cereals: what should we breed for? *Annals of Botany* 89: 925–940
- Araus J.L., Slafer G.A., Royo C., Serret M.D. 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Crit. Rev. Plant Sci.* 27: 1–36.
- Araus, J.L., Serret, M. D., Edmeades, G.O. 2012. Phenotyping maize for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology* 3 305. <http://doi.org/10.3389/fphys.2012.00305>
- Atlin, N.G.; Frey, K.J. 1989. Breeding crop varieties for low-input agriculture. *Am. J. Alternative Agr.* 4: 53-28.
- Atta, Mohamed 2016. Genetic correlations and heritability in maize under low-N and heat stress conditions. *Egypt J. Plant Breed.* 20 (2): 241–260.
- Baker, R.J. 1978. Issues in diallel analysis. *Crop Sci.* 18: 535–536.
- Bänziger, M. y Lafitte, H.R. 1997. Efficiency of secondary traits for improving maize for low- nitrogen target environments. *Crop Sci.* 37: 1110-1117.
- Bänziger, M., Edmeades, G.O., Beck, D. y Bellon, M. 2000. Breeding for Drought and Nitrogen Stress Tolerance in Maize: From Theory to Practice. México, D.F.: CIMMYT.
- Bänziger, M., Pixley, K.V. y Zambezi, B.T. 1999. Drought and N stress tolerance of maize germplasm grown in the SADC region: Results of the 1998 regional trials for SADC conducted by CIMMYT and the Maize and Wheat Improvement Research Network (MWIRNET). Harare, Zimbabwe. CIMMYT.
- Barnabás, B., Jager, K., Feher, A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ.* 31: 11-38.
- Bello, O.B., Abdulmalik, S.Y., Afolabi, M.S y Ige, S.A. 2010. Correlation and path coefficient analysis of yield and agronomic characters among open pollinated maize varieties and their F1 hybrids in a diallel cross. *African J. Biotechnol.* 9(18): 2633-2639.
- Beltrán, F. J., Beck, D., Bänziger, M., y Edmeades, G. O. 2003. Genetic analysis of inbred and hybrid grain yield under stress and nonstress environments in tropical maize. *Crop Sci.* 43: 807–817.

- Berry, J., Bjorkman, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31: 491-543.
- Blum, A., Mayer J., Gozlan G. 1982. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat. *Field Crops Res.* 5: 137-146.
- Blum, A. 1988. *Plant Breeding for Stress Environments*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Blum A., Shipiler L., Golan G., Mayer J. 1989. Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought stress. *Field Crops Res.* 22: 289-296.
- Bolaños, J., Edmeades, G.O. 1993a. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Res.* 31: 233-252.
- Bolaños, J., Edmeades, G.O. 1993b. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Responses in reproductive behavior. *Field Crops Res.* 31: 253-268.
- Bolaños, J., Edmeades, G.O. 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crop Res.* 46: 65-80.
- Borrás, L., Westgate, M.E., Astini, J.P., Echarte, L. 2007. Coupling time to silking with plant growth rate in maize. *Field Crops Res.* 102: 73-85.
- Bruce, W.B., Edmeades, G.O. y Barker, T.C. 2002. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *J. Exp. Bot.* 53: 13–25.
- Cairns, J.E., Sonder, K., Zaidi, P.H., Verhulst, N., Mahuku G., Babu, R., Nair, S.K., Das, B., Govaerts, B., Vinayan, M.T., Rashid, Z., Noor, J.J., Devi, P., San Vicente, F., Prasanna, M. 2012. Maize production in a changing climate: impacts, adaptation, and mitigation strategies. *Adv. Agron.* 114: 1-58.
- Cairns, J.E., Crossa, J., Zaidi, P.H., Grudloyma, P., Sanchez, C., Araus, J.L., Thaitad, S., Makumbi, D., Magorokosho, C., Bänziger, M., Menkir, A., Hearne, S., Atlin, G.N. 2013. Identification of drought, heat, and combined drought and heat tolerant donors in maize. *Crop Sci.* 53: 1335–1346.
- Campos, H., Cooper, M., Edmeades, G.O., Löffler, C., Schussler, J.R., et al., 2006. Changes in drought tolerance in maize associated with fifty years of breeding for yield in the U.S. corn belt. *Maydica* 51, 369–381
- Cárcova, J., Maddonni, G.A., Ghersa, C.M. 1998. Crop water stress index of three maize hybrids grown in soils with different quality. *Field Crops Res.* 55: 165-174.
- Cárcova, J., Otegui, M.E. 2001. Ear temperature and pollination timing effect on maize kernel set. *Crop. Sci.* 41: 1809-1815.
- Cárcova, J., Otegui, M.E. 2007. Ovary growth and maize kernel set in maize. *Crop. Sci.* 47: 1104-1110.
- Castañón-Nájera, G., Latournerie-Moreno, L., Mendoza-Elos, M. 2005. Macro de SAS-IML para analizar los diseños II y IV de Griffing. *Universidad y Ciencia* 21: 27-35.
- Castro-Nava, S., V.H. Ramos-Ortiz, C.A. Reyes-Mendez, C.A.F. Briones-Encinia y J.A. Lopez-Santillan. 2011. Preliminary field screening of maize landrace germplasm from northeastern Mexico under high temperatures. *Maydica* 56: 77- 82.
- Chapman, S.C., Edmeades, G.O. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Sci.* 39: 1315–1324.
- Cheikh, N., Jones, R.J. 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. *Plant Physiol.* 106: 45-51.
- Chen, J., Xu, W., Burke, J. J., Xin, Z. 2010. Role of phosphatidic acid in high temperature tolerance in maize. *Crop Sci.* 50(6): 2506–2515. <http://doi.org/10.2135/cropsci2009.12.0716>
- Chen, J., Xu, W., Velten, J., Xin, Z., Stout, J. 2012. Characterization of maize inbred lines for drought and heat tolerance. *J Soil Water Conserv.* 67: 354–364.
- Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E. 2010a. Heat stress during late vegetative growth of maize: effects on phenology and assessment of optimum temperature. *Crop Sci.* 50: 1431–1437.
- Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I., Uribelarrea, M., Otegui, M.E. 2010b. Heat stress in field-grown maize: response of physiological determinants of grain yield. *Crop Sci.* 50: 1438–1448.
- Cicchino, M., J.I. Rattalino Edreira, M. Uribelarrea, and M.E. Otegui. 2011. Heat stress in field- grown maize: response of physiological determinants of grain yield. *Crop Sci* 50:1438-1448.

- Commuri, P.D., Jones R.J. 2001. High temperatures during endosperm cell division in maize. A genotypic comparison under in vitro and field conditions. *Crop Sci.* 41: 1122-1130.
- Crafts-Brandner, S.J., Salvucci, M.E. 2002. Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol.* 129: 1773–1780.
- Craufurd, P.Q., Vara Prasad, P.V., Summerfield, R.J. 2002. Dry matter production and rate of change of harvest index at high temperature in peanut. *Crop Sci.* 42: 146–151.
- Cruz, C.D. 2013. GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Scientiarum.* 35(3): 271-276.
- Cruz, C.D.; Regazzi, A.J. 2001. Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético. 2. ed. Viçosa: UFV, 390 p.
- D’Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Eyhérbide, G.H. 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines. I. Response to nitrogen availability. *Crop Sci.* 46: 1266–1276.
- D’Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A. 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Crops Sci.* 53: 22147-2161
- D’Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo A.G., Eyhérbide, G.H. 2013. Parent–Progeny Relationships between Maize Inbreds and Hybrids: Analysis of Grain Yield and Its Determinants for Contrasting Soil Nitrogen Conditions. *Field Crops Res.* 105: 228–239.
- De Marchi, V., Biasutti, C.A. 1999. Exotic germplasm introgression incidence on an adapted maize (*Zea mays L.*) population. *Agriscientia XVI* : 37-42
- Derera, J.; Tongoona, P.; Vivek, B.S.; Laing, M.D. 2008. Gene action controlling grain yield and secondary traits in southern African maize hybrids under drought and non-drought environments. *Euphytica* 162: 411-422
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. InfoStat versión 2018. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Dirección de estadística de Tucumán, anuario estadístico 2004/2005. Recuperado de <http://estadistica.tucuman.gov.ar>
- Dugje, I.Y., Odo, P.E., Teli, I.A., Kamara, A.Y., Asiedu, E.A. 2014. Evaluation of multi-stress tolerant maize varieties for sustainable intensification in Northern Guinea Savanna of north eastern Nigeria. *Maydica* 59: 137-143.
- Durieux, R.P., Kamprath, E.J., Moll, R.H. 1993. Yield contribution of apical and subapical ears in prolific and non-prolific corn. *Agron J.* 85: 606-610.
- Duvick, D.N. 2005. The contribution of breeding to yield advance in maize (*Zea mays L.*). *Adv. Agron.* 86: 83-145.
- Early, E.B., McIlrath, W.O., Seif, R.D., Hageman, R.H. 1967. Effects of shade applied at different stages of plant development on corn (*Zea mays L.*) production. *Crop Sci.* 7: 151–156.
- Echarte, L., Tollenaar, M. 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Sci.* 46: 870–878.
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Chapman, S.C. 1997. Value of secondary traits in selecting for drought tolerance in tropical maize. In *Developing Drought and Low-N Tolerant Maize* (Eds G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson, C.B. Peña-Valdivia), pp. 222–234. El Batán, México: CIMMYT.
- Edmeades, G.O., Daynard, T.B. 1979. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. *Can. J. Plant Sci.* 59: 585- 601.
- Ehrlér, W.L. 1972. Cotton leaf temperatures as related to soil water depletion and meteorological factors. *Agron J.* 65: 404-409.
- Ferris, R., Ellis, R.H., Wheeler, T.R., Hadley, P. 1998. Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field-grown crops of wheat. *Ann. Bot.* 82: 631–639. Fischer, R.A., Maurer, R. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. 1. Grain-yield responses. *Aust J Agric Res* 29: 897–912.
- Fischer, R.A., R. Maurer, 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I., Grain yield response. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 897-907.
- Fischer, K.S., Palmer, A.F.E. 1984. Tropical maize. In: Goldsworthy, P.R., Fisher, N.M. (Eds.) *The Physiology of Tropical Field Crops.* John Wiley & Sons, Chichester, England, pp. 213–248.

- Fonseca, A.E., Westgate, M.E. 2005. Relationship between desiccation and viability of maize pollen. *Field Crops Res.* 94: 114–125.
- Frey, F.P., Urbany, C., Huttel, B., Reinhardt, R., Stich, B. 2015. Genome-wide expression profiling and phenotypic evaluation of European maize inbreds at seedling stage in response to heat stress. *BMC Genomics* 16:123-139
- Gallo, K.P., Daughtry, C.S.T. 1986. Techniques for measuring intercepted and absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. *Agron. J.* 78: 752-756.
- Giaveno, C., Ferrero, J. 2003. Introduction of tropical maize genotypes to increase silage production in the central area of Santa Fe, Argentina. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 3: 89–94.
- Goldsworthy, P.R. 1974. Maize physiology. In “Worldwide Maize Improvement in the 70s and de Role for CIMMYT” Proc. Conf., Centro Int. de Mejoramiento de Maíz y Trigo, Edo. De Mexico, Mexico. April 22-26, 1974 pp.9.1-9.6 (CIMMYT: Mexico)
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in reation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463–493.
- Griffing, B., Lindstrom, E.W. 1954. A study of the combining abilities of corn inbreds having varying proportions of corn belt and non-corn belt germplasm. *Agron. J.* 46: 545-552.
- Halford, N. G. 2009. Newinsights on the effects of heat stress on crops. *J. Exper. Bot.* 60: 4215–4216.
- Hall, A.J., Lemcoff, J.H., Trápani, N. 1981. Water stress before and during flowering in maize and its effects on yield, its components, and their determinants. *Maydica* 26: 19–38.
- Hallauer, A.R., Miranda Fo., J.B. 1988. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press, Ames, IA.
- Hasanuzzaman, M., Nahar, K., Alam, M.M., Roychowdhury, R., Fujita, M. 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *Int. J. Mol. Sci.* 14: 9643–9684. <http://doi.org/10.3390/ijms14059643>
- Herrero, M.P., Jonhson, R.R. 1981. Drought stress and its effects on maize reproductive systems. *Crop Sci.* 21:105-110.
- Hussain, T., Khan, I.A., Asghar, M., Ali, Z. 2006. Breeding potential for high temperature tolerance in corn (*Zea mays* L.). *Pak. J. Bot.* 38(4): 1185–1195.
- Idso S.B. 1982. Non-water-stressed baseline, A key to measuring and interpreting plant water stress. *Agric. For Meteorol.* 27: 59-70.
- IPCC. Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. In: Parry M.L., Canziani O.F., Palutikof J.P., van der Linden P.J., Hanson C.E. (eds) Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, pp 976
- Jackson, R.D., Idso, S.B., Reginato, R.J., Pinter, P.J. 1981. Canopy temperature as a crop water stress index. *Water. Resour Res.* 17: 1133-1138.
- Kaur, R., Saxena, V.K., Malhi, N.S. 2010. Combining ability for heat tolerance traits in spring maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 55: 195–199.
- Nguetta, A.S.P., Cross, H.Z. 1997. Correlated response in ear and plant traits in maize synthetics selected for R-nj color expression. *Crop Sci.* 37: 739-744.
- Kling, J.G., Oikeh, S.O., Akintoye, H.A., Heuberger, H.T., Horst, W.J. 1997. Potential for developing nitrogen-use efficient maize for low input agricultural systems in the moist savannas of Africa. In: Proceedings of an International Symposium on Developing Drought and N-efficient Maize. Ed meades G.O., Baenziger M.H., Mickelson R., Pena-Valdivia. pp. 490-501.
- Lafitte, H.R., Edmeades, G.O. 1995. Stress tolerance in tropical maize is linked to constitutive changes in ear growth characteristics. *Crop Sci.* 35: 820-826.
- Lafitte, H., Edmeades, G. 1997. Temperature effects on radiation use and biomass partitioning in diverse tropical maize cultivars. *Field Crops Res.* 49: 231–247.
- Lange, O.L. Löscher, R. 1979. Plant water relations. *Fortschr. Bot.* 41: 10-43.
- Lewis, R.S., Goodman, M.M. 2003. Incorporation of tropical maize germplasm into inbred lines derived from temperate x temperate-adapted tropical line crosses: agronomic and molecular assessment. *Theor. Appl. Genet.* 107(5): 798–805.

- Lindquist, J.L., Arkebauer T.J., Walter D.T., Cassman K., Dobermann A. 2005. Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions. *Agron. J.* 97: 72–78.
- Liu, Y., Subhash, C., Yan, J., Song, C., Zhao, J., Li, J. 2011. Maize leaf temperature responses to drought: Thermal imaging and quantitative trait loci (QTL) mapping. *Environ. Exp. Bot.* 71(2): 158-165
- Lobell, D.B., Bänziger, M., Magorokosho, C., Vivek, B. 2011. Nonlinear heat effects on African maize as evidenced by historical yield trials. *Nat. Clim. Change* 1: 42–45.
- Lopes, M. S., Araus, J.L., van Heerden, P. D. R., and Foyer, C. H. 2011. Enhancing drought tolerance in C4 crops. *J. Exp. Bot.* 62, 3135–3153.
- Lösch, R. 1979. Stomatal responses to changes in air humidity. In *Structure, Function and Ecology of Stomata* (eds D. N. Sen, D. D. Chawan & R. P. Bansal) pp' 189-216. Dehra Dun.
- Lu, Y., Hao, Z., Xie, C., Crossa, J., Araus, J.L., Gao, S., Xu, Y. 2011. Large-scale screening for maize drought resistance using multiple selection criteria evaluated under water-stressed and well-watered environments. *Field Crops Res.* 124: 37–45. <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.06.003>
- Ludlow, M.M., Muchow, R.C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv. Agron.* 43: 107-153.
- Magorokosho, C., Pixley K.V., Tongoona, P. 2003. Selection for drought tolerance in two tropical maize populations. *Afr. Crop Sci. J.* 11(3): 151-161.
- Masuka, B., Araus, J.L., Das, B., Sonder, K., Cairns, J E. 2012. Phenotyping for abiotic stress tolerance in maize. *J. Integr. Plant Biol.* 54(4): 238-249.
- Mayer, L.I., Rattalino Edreira, J.I., Navarrete Sánchez, R., Maddonni, G.A., Otegui, M.E. 2012. Efecto de las altas temperaturas en la productividad de maíz. *Revista técnica de los productores en siembra directa. AAPRESID*, Rosario, Argentina, pp. 12-18.
- Mitchell, J.C., Petolino, J.F. 1988. Heat stress effects on isolated reproductive organs of maize. *Plant Physiol.* 13: 625–628.
- Monjardino, P., Smith, A.G., Jones, R.J. 2005. Heat stress effects on protein accumulation of maize endosperm. *Crop Sci.* 45: 1203–1210.
- Monneveux, P., Zaidi, P.H., Sanchez, C. 2005. Population density and low nitrogen affects yield-associated traits in tropical maize. *Crop Sci.* 45: 535–545
- Monneveux, P., Sánchez, C., Beck, D., Edmeades, G.O. 2006. Drought tolerance improvement in tropical maize source populations: evidence of progress. *Crop Sci.* 46: 180–191
- Muchow, R.C. 1990. Effect of high temperature on grain-growth in field grown maize. *Field Crop Res.* 23: 145-158.
- Muhammad, B.A., Muhammad, R., Muhammad, S.T., Amer, H., Tariq, M.S., Muhammad, A. 2003. Character association and path coefficient analysis of grain yield and yield components in maize. *Pak. J. Biological Sci.* 6(2): 136- 138.
- Neiff, N., Dhliwayo, T., Suarez, E., Burgueno, J., Trachsel, S. 2015. Using an Airborne Platform to Measure Canopy Temperature and NDVI under Heat Stress in Maize. *J. Crop. Improv.* 29: 669–690.
- Nemati, A., Sedghi, M. Sharifi, R.S. Seiedi. M.N. 2009. Investigation of correlation between traits and path analysis of corn (*Zea mays* L.) grain yield at the climate of Ardabil region (Northwest Iran). *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj* 37(1): 194- 198.
- Nielsen, D.C., Anderson, R.L. 1989. Infrared thermometry to measure single leaf temperatures for quantification of water stress in sunflower. *Agron. J.* 81: 840-842.
- Ordóñez, R.A., Savin, R., Cossani, C.M., Slafer, G.A. 2015. Yield response to heat stress as affected by nitrogen availability in maize. *Field Crops Res.* 183: 184–203.
- Otegui, M.E. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize. II – Plant population effects. *Crop Sci.* 37: 448–455.
- Otegui, M.E., Andrade, F.H., Suero, E.E. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Res.* 40: 87–94
- Pask, A.J.D., Pietragalla, J., Mullan, D.M., Chávez-Dulanto P.N., Reynolds, M.P. (Eds.) 2013. *Fitomejoramiento Fisiológico II: Una Guía de Campo para la Caracterización Fenotípica de Trigo*. México, D.F.: CIMMYT.

- Passioura, J.B. 2006. The perils of pot experiments. *Funct. Plant Biol.* 33: 1075–1079.
- Pittock, B. 2003. *Climate Change: An Australian Guide to the Science and Potential of Impacts*. Department for the Environment and Heritage, Australian Greenhouse Office, Canberra, ACT. <http://www.greenhouse.gov.au/science/guide/index.html>, accessed 15 September, 2010.
- Prasanna, B.M., Araus, J. L., Crossa, J., Cairns, J.E., Palacios, N., Mahuku, G., Das, B., and Magorokosho, C. 2012. “High-Throughput and Precision Phenotyping in Cereal Breeding Programs,” in *Cereal Genomics*, 3rd Edn. (New York, NY: Kluwer Academic
- Preciado, O.R.E., Terrón, I.A.D., Gómez, M.N.O., Robledo, G.E.I. 2005. Componentes genéticos en poblaciones heteróticamente contrastantes de maíz de origen tropical y subtropical. *Agron. Mesoam.* 16: 145-151.
- Rashid, A., Stark, J.C., Tanveer, A., Mustafa, T. 1999. Use of canopy temperature measurements as a screening tool for drought tolerance in spring wheat. *J Agron Crop Sci.* 182: 231-237.
- Rattalino Edreira, J.I., Budakli Carpici, E., Sammarro, D., Otegui, M.E. 2011. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crop Res.* 123: 62–73.
- Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E. 2012. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crop Res.* 130: 87–98.
- Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E. 2013. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: a novel approach for assessing sources of kernel loss in field conditions. *Field Crop Res.* 142: 58–67.
- Rattalino Edreira, J.I., Mayer, L.I., Otegui, M.E. 2014. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: kernel growth, water relations and assimilate availability for grain filling. *Field Crop Res.* 166: 162–172.
- Ray, J. D., Gesch, R. W., Sinclair, T. R., and Allen, L. H. 2002. The effect of vapor pressure deficit on maize transpiration response to a drying soil. *Plant Soil* 239,113–121.
- Reynolds, M.P., Singh R.P., Ibrahim A., Ageeb O.A.A., Larque Saavedra A., Quick J.S. 1998. Evaluating physiological traits to complement empirical selection for wheat in warm environments. *Euphytica* 100: 84-95.
- Rincón-Tuexi, J.A., Castro-Nava, S., López-Santillán, J.A., Huerta, A.J., Trejo-López, C., Briones-Encinia, F. 2006. Temperatura alta y estrés hídrico durante la floración en poblaciones de maíz tropical. *PHYTON* 75: 31-40.
- Ritchie, S.W., Hanway, J.J. 1982. *How a Plant Crop Develops*. Spec. Rep. 48. Iowa State Univ. of Sci. and Technol., Coop. Ext. Serv., Ames, IA.
- Romani *et al.*, 2009, a y b, IX Congreso Nacional de maíz y primer Simposio de Sorgo, Rosario 2010.
- Romani, M., Uhart, S., Mondino, M. 2010. Relación entre tasa de crecimiento y rendimiento por planta en maíz tropical, tropical x templado y templado en el área de riego del río dulce, Santiago del estero. *Actas IX Congreso Nacional de Maíz*. Rosario, Argentina. 129-131.
- Royo, C., Villegas D., Garcia Del Moral L.F., Elhani S., Aparicio N., Rharrabti Y., Araus J.L. 2002. Comparative performance of carbon isotope discrimination and canopy temperature depression as predictors of genotypes differences in durum wheat yield in Spain. *Aust. J. Agric. Res.* 53: 561-569.
- Sadras, V.O., Slafer, G.A. 2012. Environmental modulation of yield components in cereals: Heritabilities reveal ahierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crop Res.* 133:90-100.
- Schoper, J.B., Lambert, R.J., Vasilas, B.L. 1986. Maize pollen viability and ear receptivity under water and high temperature stress. *Crop. Sci.* 26: 1029–1033.
- Schoper, J.B., Lambert, R.J., Vasilas, B.L., Westgate, M.E., 1987. Plant factors control- ling seed set in maize. *Plant Physiol.* 83: 121–125.
- Sivakumar, M.V.K., Das, H.P., Brunini, O. 2005. Impacts of present and future climate variability and change on agriculture and forestry in the arid and semi-arid tropics. *Clim. Change* 70:31–72.
- Souza, L.V. de, Miranda, G.V., Galvão, J.C.C., Guimarães L.J., Santos, I.C. dos. 2009. Combining ability of maize grain yield under different levels of environmental stress. *Pesq. Agropec. Bras., Brasília* 44(10): 1297-1303

- Suwa, R., Hakata, H., Hara, H., El-Shemy, H.A., Adu-Gyamfi, J.J., Nguyen N.T., Kanai, S., Lightfoot, D.A., Mohapatra, P., Fujita, K. 2010. High temperature effects on photosynthate partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays L.*) genotypes. *Plant Physiol. Biochem.* 48: 124–130.
- Tassarar H., Iftikhar A.K., Muhammad, A.M., Zulfiqar A. 2006. Breeding potential for high temperature tolerance in corn (*Zea mays L.*). *Pak. J. Bot.*, 38(4): 1185-1195.
- Tilling, A.K., O'Leary, G.J., Ferwerda, J.G., Jones, S.D., Fitzgerald, G.J., Rodriguez, D., Belford, R. 2007. Remote sensing of nitrogen and water stress in wheat. *Field Crop Res.* 104: 77–85.
- Tollenaar, M., Daynard, T.B., Hunter, R.B. 1979. Effect of temperature on rate of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Sci.* 19: 363-366.
- Tollenaar, M., Dwyer, L.M., Stewart, D.W. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Sci.* 32: 432–438.
- Tollenaar, M.; Lee, E.A. 2002. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. *Field Crops Res.* 75: 161-169.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H. 1995. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Sci.* 35: 1376–1383.
- Vasic, N.J., Ivanovic, M.R., Brkic, I.J., Bekavac, G.F., Zdunic, Z.I., Jambrovic, A.S. 2006. Evaluation of maize hybrids containing different proportion of NC298 tropical germplasm line in their male parents. *Maydica* 51: 79-88.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R., Khair, A. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environ. Exp. Bot.* 61: 199-223
- Westgate, M.E., Otegui, M.E., Andrade, F.H. 2004. Physiology of The Corn Plant. In: W.C. Smith, et al., editors, *Corn: Origin, history, technology, and production*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ. p. 235–271.
- Whitehead, F.C., Caton, H.G., Hallauer, A.R., Vasal, S., Cordova, H. 2006. Incorporation of elite subtropical and tropical maize germplasm into elite temperate germplasm. *Maydica* 51: 43-56.
- Wilhelm, E.P., Mullen, R.E., Keeling, P.L., Singletary, G.W. 1999. Heat stress during grain filling in maize: Effects on kernel growth and metabolism. *Crop Sci.* 39: 1733-1741.
- Yan, W., Hunt, L.A. 1999. An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. *Ann. Bot.* 84: 607–614.
- Zaidi, P.H., Zaman-Allah, M., Trachsel, S., Seetharam, K., Cairns J.E., Vinayan, M.T. 2016. Phenotyping for abiotic stress tolerance in maize – Heat stress. A field manual. CIMMYT: Hyderabad, India.
- Zuccardi, R.B., Fadda, G.S. 1985. Bosquejo Agroecológico de la Provincia de Tucumán. *Miscelania n°86*. Fac. de Agr. y Zoot. UNT, Tucumán, Argentina. 64p

## ANEXOS

Anexo 1: Condiciones ambientales durante el periodo del cultivo (°T media ambiente: temperatura media diaria tomada en estación meteorológica; °T max: temperatura máxima diaria; °T min: temperatura mínima diaria; %HR media: humedad relativa media; RFAac: radiación fotosintéticamente activa; ET: evapotranspiración; Lluvia; DPV\_TE: déficit de presión de vapor en ambiente estresado)

<b>FECHA*</b>	<b>°T MEDIA AMBIENTE</b>	<b>°T MÁX</b>	<b>°T MÍN</b>	<b>% HR media</b>	<b>RFAac (MJ/m2/día)</b>	<b>ET<sup>2</sup> (mm)</b>	<b>LLUVIA (mm)</b>	<b>DPV_TE (Kpa)</b>
26/08/2015	18,9	31,4	8,1	64	8,4	2,9	0,0	0,89
27/08/2015	16,8	25,9	8,6	76	6,9	2,2	0,0	0,72
28/08/2015	17,9	27,4	8,3	79	6,5	2,0	0,0	0,67
29/08/2015	19,9	33,6	8,0	75	8,6	2,8	0,0	0,94
30/08/2015	22,3	35,6	10,3	69	8,6	2,9	0,0	1,39
31/08/2015	24,2	34,7	13,7	68	8,3	3,3	0,0	1,44
01/09/2015	19,6	23,9	16,9	74	2,2	1,0	0,0	0,73
02/09/2015	17,6	22,7	12,5	64	7,5	2,5	0,0	1,14
03/09/2015	17,9	23,2	13,5	73	6,8	2,1	0,0	0,91
04/09/2015	16,6	22,9	12,1	74	6,1	1,9	0,0	0,78
05/09/2015	18,0	25,0	12,9	73	5,8	1,9	0,0	0,86
06/09/2015	16,6	27,6	7,0	74	8,2	2,6	0,0	0,82
07/09/2015	16,9	27,6	6,3	75	8,7	2,7	0,0	0,62
08/09/2015	18,7	27,8	9,7	69	8,5	3,0	0,0	0,82
09/09/2015	18,5	29,8	8,0	72	8,9	2,9	0,4	0,70
10/09/2015	12,9	18,6	10,2	82	3,1	0,9	0,0	0,29
11/09/2015	14,6	22,2	7,8	70	9,0	2,9	0,0	0,58
12/09/2015	13,9	25,8	3,1	64	9,7	3,2	0,0	0,70
13/09/2015	15,4	28,3	3,0	61	9,5	3,1	0,0	0,80
14/09/2015	16,4	30,3	3,4	65	9,4	3,1	0,0	0,77
15/09/2015	19,2	33,8	5,5	64	9,7	3,3	0,0	0,95
16/09/2015	19,7	27,4	12,1	59	7,4	2,8	0,0	1,02
17/09/2015	15,3	24,5	7,2	67	8,5	2,7	0,0	0,64
18/09/2015	16,1	25,6	6,8	69	9,3	2,9	0,0	0,64
19/09/2015	17,5	26,7	9,3	74	9,1	2,8	0,0	0,61
20/09/2015	20,0	24,9	14,3	80	4,1	1,3	0,0	0,50
21/09/2015	21,3	25,6	18,5	82	4,1	1,3	0,0	0,48
22/09/2015	17,6	20,2	14,6	96	1,3	0,3	3,8	0,08
23/09/2015	15,2	17,1	13,8	95	2,6	0,7	0,8	0,09
24/09/2015	16,6	23,8	11,9	84	6,5	1,9	0,0	0,33

25/09/2015	13,8	16,2	9,3	93	1,7	0,4	0,0	0,12
26/09/2015	16,7	22,1	13,3	86	4,2	1,2	0,2	0,29
27/09/2015	18,5	27,9	10,5	77	9,7	3,0	0,0	0,57
28/09/2015	19,6	31,3	7,5	73	10,2	3,4	0,0	0,71
29/09/2015	21,2	29,3	12,3	72	8,6	3,0	0,0	0,79
30/09/2015	17,3	21,7	13,9	85	5,7	1,7	1,8	0,33
01/10/2015	20,2	31,5	9,2	78	9,8	3,1	0,2	0,62
02/10/2015	19,1	22,0	15,8	73	2,7	1,3	0,0	0,59
03/10/2015	13,6	17,2	11,6	81	3,1	1,0	0,0	0,30
04/10/2015	16,4	25,3	10,2	77	8,8	2,6	0,0	0,51
05/10/2015	19,0	32,0	6,3	74	10,6	3,4	0,0	0,65
06/10/2015	22,2	33,2	11,7	74	9,7	3,2	0,0	0,78
07/10/2015	18,0	21,3	14,8	82	3,2	1,1	0,0	0,40
08/10/2015	16,7	19,4	14,4	82	2,4	0,8	0,0	0,35
09/10/2015	15,5	18,7	13,4	74	2,3	0,9	0,0	0,47
10/10/2015	11,5	14,0	10,1	87	2,0	0,6	1,8	0,18
11/10/2015	13,1	17,3	10,0	78	3,8	1,1	0,0	0,35
12/10/2015	13,1	22,0	3,1	74	6,2	2,2	0,0	0,44
13/10/2015	16,0	28,5	3,7	69	11,2	3,5	0,2	0,68
14/10/2015	19,5	33,1	6,4	70	10,8	3,5	0,0	0,79
15/10/2015	20,2	27,1	9,1	49	11,1	4,1	0,0	1,35
16/10/2015	15,3	20,0	7,4	68	3,4	1,3	0,0	0,58
17/10/2015	17,6	22,2	13,6	68	5,0	1,7	0,0	0,70
18/10/2015	20,2	29,7	12,7	57	9,3	3,7	0,0	1,14
19/10/2015	21,1	31,7	12,2	61	9,9	3,5	0,0	1,03
20/10/2015	21,5	29,7	12,7	53	9,9	3,7	0,0	1,32
21/10/2015	20,3	32,2	8,2	65	11,3	3,8	0,0	0,93
22/10/2015	20,6	27,4	13,4	69	6,4	2,3	0,0	0,53
23/10/2015	22,2	30,3	18,3	66	5,3	2,1	0,0	0,96
24/10/2015	20,3	24,3	15,8	72	8,2	2,7	0,0	0,74
25/10/2015	20,1	26,1	12,9	77	6,3	2,1	0,0	0,57
26/10/2015	20,5	23,3	18,6	84	4,3	1,4	0,0	0,40
27/10/2015	19,7	22,7	17,9	93	3,3	0,9	0,6	0,17
28/10/2015	21,7	27,4	18,8	88	4,8	1,5	0,0	0,34
29/10/2015	23,1	36,6	14,7	80	10,7	3,7	8,0	0,63
30/10/2015	19,3	24,1	16,6	91	5,1	1,5	2,0	0,22
31/10/2015	18,9	21,2	17,1	96	2,2	0,6	18,4	0,09
01/11/2015	16,6	18,1	14,8	99	3,0	0,8	27,4	0,02
02/11/2015	15,9	18,7	14,0	94	3,8	1,0	2,8	0,12
03/11/2015	16,9	18,8	15,4	98	2,8	0,7	21,8	0,04

04/11/2015	17,6	22,3	14,8	93	4,7	1,3	15,6	0,16
05/11/2015	17,8	21,1	15,4	88	4,6	1,3	0,0	0,30
06/11/2015	20,1	25,8	16,2	84	7,2	2,3	0,2	0,45
07/11/2015	22,4	29,6	18,0	79	9,3	3,0	0,0	0,71
08/11/2015	23,3	32,9	14,7	79	13,5	4,3	0,2	0,84
09/11/2015	26,0	35,8	16,5	74	13,6	4,6	0,0	0,98
10/11/2015	20,6	23,5	18,5	92	2,5	0,7	3,8	0,20
11/11/2015	19,1	21,6	17,1	96	3,6	1,0	1,4	0,10
12/11/2015	22,8	27,8	16,3	86	9,5	3,0	0,2	0,50
13/11/2015	25,6	32,2	19,3	59	13,4	4,7	0,0	1,55
14/11/2015	22,4	30,4	15,1	75	9,7	3,3	0,0	0,75
15/11/2015	24,2	33,7	14,2	73	13,5	4,4	0,0	0,91
16/11/2015	25,7	34,3	19,2	78	12,5	4,2	3,0	0,83
17/11/2015	23,8	30,7	19,7	88	6,9	2,2	0,8	0,38
18/11/2015	22,0	28,5	18,6	90	8,3	2,4	7,2	0,30
19/11/2015	21,1	29,1	16,3	87	6,8	2,3	6,8	0,37
20/11/2015	19,4	25,3	13,8	67	13,2	4,2	0,0	0,93
21/11/2015	19,5	29,5	8,8	72	13,3	4,2	0,0	0,79
22/11/2015	22,6	31,9	12,8	74	11,1	3,6	0,0	0,82
23/11/2015	22,5	27,2	18,1	77	7,4	2,5	0,6	0,69
24/11/2015	20,4	22,7	19,1	92	2,7	0,8	0,0	0,20
25/11/2015	22,9	27,7	19,8	86	6,9	2,1	0,0	0,42
26/11/2015	26,6	34,2	22,2	81	10,0	3,3	4,0	0,72
27/11/2015	23,4	26,9	20,2	86	3,9	1,4	2,0	0,42
28/11/2015	21,4	27,1	18,9	79	8,0	2,4	0,0	0,59
29/11/2015	20,7	24,9	18,0	80	5,1	1,7	0,0	0,50
30/11/2015	21,7	28,3	16,2	77	7,8	2,7	0,0	0,61
01/12/2015	22,3	32,5	12,9	75	13,0	4,0	0,0	0,75
02/12/2015	24,1	31,9	18,0	78	12,6	4,0	0,0	0,70
03/12/2015	26,6	33,2	20,5	77	10,6	3,5	0,0	0,87
04/12/2015	25,5	31,6	21,8	84	10,0	3,1	4,4	0,54
05/12/2015	20,0	22,4	17,5	95	3,7	1,0	27,0	0,12
06/12/2015	23,0	29,7	15,4	81	11,7	3,6	0,2	0,60
07/12/2015	25,4	32,6	20,4	76	12,0	4,3	0,0	0,86
08/12/2015	25,2	33,7	16,7	79	13,0	4,1	0,0	0,75
09/12/2015	20,9	23,8	18,4	92	3,2	0,9	7,4	0,20
10/12/2015	23,5	31,6	16,8	81	10,9	3,5	0,0	0,60
11/12/2015	25,6	35,0	16,3	78	13,0	4,2	0,2	0,78
12/12/2015	28,9	38,0	19,7	76	14,0	4,8	0,0	1,08
13/12/2015	24,9	30,9	20,6	85	8,9	2,9	0,4	0,50

14/12/2015	25,2	29,9	21,4	85	8,2	2,6	0,0	0,42
15/12/2015	24,5	30,9	18,7	82	8,5	2,8	0,0	0,57
16/12/2015	26,7	32,5	21,3	76	14,4	4,6	0,0	0,86
17/12/2015	27,8	38,0	19,4	79	13,0	4,4	36,2	0,79
18/12/2015	20,1	22,7	17,7	96	3,7	1,0	11,6	0,09
19/12/2015	19,4	22,3	17,8	80	4,5	1,4	0,0	0,44
20/12/2015	21,0	27,3	17,1	79	8,9	2,7	0,0	0,52
21/12/2015	23,1	31,7	15,9	83	12,5	3,8	0,2	0,48
22/12/2015	27,2	35,9	18,8	79	13,7	4,4	0,0	0,75
23/12/2015	28,0	35,9	20,9	81	13,1	4,3	0,2	0,72
24/12/2015	22,7	28,1	18,4	88	8,6	2,7	49,0	0,34
25/12/2015	26,1	32,7	20,1	84	11,8	3,6	0,0	0,54
26/12/2015	27,2	32,9	21,8	84	10,5	3,3	0,0	0,57
27/12/2015	28,9	36,4	22,2	81	13,6	4,5	0,8	0,76
28/12/2015	25,4	31,2	20,1	83	10,5	3,5	7,4	0,54
29/12/2015	26,6	32,8	19,6	83	11,2	3,4	0,2	0,61
30/12/2015	27,9	36,4	21,8	81	12,4	4,1	35,2	0,72
31/12/2015	23,3	29,4	19,3	90	7,4	2,3	23,2	0,28
01/01/2016	25,5	31,2	20,9	86	10,8	3,3	0,2	0,47
02/01/2016	27,2	33,4	21,8	85	9,5	3,0	0,0	0,53
03/01/2016	27,2	33,6	22,8	82	10,8	3,5	14,8	0,64
04/01/2016	25,8	31,0	21,4	89	9,9	3,2	30,2	0,37
05/01/2016	22,9	26,8	20,5	96	1,6	0,5	98,4	0,11
06/01/2016	23,9	29,2	20,4	87	8,7	2,7	2,4	0,39
07/01/2016	24,2	29,4	22,2	94	4,1	1,3	15,0	0,18
08/01/2016	21,6	23,6	19,1	96	3,4	0,9	13,0	0,11
09/01/2016	23,1	27,6	19,9	92	7,4	2,2	50,2	0,22
10/01/2016	26,5	33,1	22,3	86	8,9	2,8	0,0	0,50
11/01/2016	26,7	32,2	23,6	90	8,3	2,7	7,0	0,36
12/01/2016	29,3	37,1	22,2	81	14,1	4,6	0,4	0,76
13/01/2016	22,0	23,6	21,2	97	2,7	0,7	22,2	0,08