

Capítulo 6

Relaciones fuente/destino durante el llenado de granos

Lucas Bonelli
Aníbal Cerrudo
Fernando Andrade

6. Relaciones fuente/destino durante el llenado de granos

Lucas Bonelli, Aníbal Cerrudo y Fernando Andrade

6.1. Introducción general

La biomasa contenida en los granos al momento de cosecha se forma durante la etapa de llenado de granos (período de llenado efectivo, Capítulo 5). De acuerdo con lo descrito en los Capítulos 4 y 5, la generación del rendimiento puede resumirse en eventos que primero dan lugar a la formación de un “contenedor” y, posteriormente, al llenado de dicho contenedor. Es oportuno resaltar que el número de granos y su peso potencial -es decir, el tamaño del contenedor de rendimiento- quedan determinados al finalizar el período crítico (Capítulos 4 y 5) y ya no pueden incrementarse una vez iniciado su llenado. La etapa de llenado de granos es, entonces, el tiempo específico en el que se efectiviza la asignación de biomasa a los granos; es el momento del ciclo en el que se llena el contenedor de rendimiento cuyo tamaño fue previamente determinado.

Durante la etapa de llenado de granos, la formación del rendimiento puede estar limitada por la capacidad del cultivo para proveer asimilados a los granos o por la capacidad de dichos granos para utilizar los asimilados provistos. El primer caso resulta de una escasez de oferta de asimilados -o exceso de demanda- y en el segundo caso, de una escasez de demanda -o sobre-oferta de asimilados-. Los órganos de la planta capaces de generar o removilizar asimilados previamente acumulados se denominan “fuente”. Son centros que determinan la oferta porque desde ellos se exportan asimilados hacia los centros de demanda, estos últimos denominados como “destino”. Ejemplos de fuente son las hojas y vainas maduras y los tallos que removilizan azúcares. Ejemplos de destinos son los granos, las hojas y raíces en crecimiento y los tallos que acumulan azúcares. La relación fuente/destino durante el llenado de granos es, entonces, un indicador del balance entre: i) la capacidad del cultivo para proporcionar asimilados a los granos -fuente- y ii) la capacidad de los granos para capturar y utilizar asimilados para su propio crecimiento -destino-.

Entender limitaciones en términos de fuente y destino durante la etapa de llenado de granos es relevante por las implicaciones asociadas con el aumento de los rendimientos. Entre otras cosas, el análisis de la relación fuente/destino contribuye con la definición de mejores estrategias de manejo del cultivo, el mejoramiento genético, la interpretación de resultados experimentales y el desarrollo de modelos de simulación. Si durante el llenado de granos la limitante es la fuente, el foco para aumentar los rendimientos debe centrarse en cómo incrementar los asimilados disponibles para abastecer a los granos en crecimiento. En cambio, si la limitante es por destinos, enfocarse solamente en la producción de asimilados durante el llenado sería inútil. Cuando los destinos limitan, el desafío es incrementar la demanda de los granos, ya sea a través de su número, su tamaño potencial o su habilidad para capturar los asimilados disponibles.

En la literatura científica pueden encontrarse numerosos estudios en los que se manipularon de forma directa o indirecta los componentes de la relación fuente/destino. Varios trabajos, además, cuantificaron la relación fuente/destino observando cultivos conducidos bajo condiciones ambientales y de manejo contrastantes.

6.2. Manipulaciones experimentales

Estudios donde se experimentó con sombreos durante la etapa de llenado (e.g. Andrade y Ferreiro, 1996; Uhart y Andrade, 1991) observaron una disminución del crecimiento del cultivo, es decir, cuantificaron una menor acumulación de materia seca durante la etapa de llenado de granos. El rendimiento de esos cultivos sombreados, sin embargo, no siempre se vio afectado con la misma magnitud que el crecimiento. Esto se debe a que los granos, además de utilizar los asimilados provenientes de la fotosíntesis durante la etapa de llenado efectivo, pueden utilizar azúcares previamente almacenados en los tallos (Daynard et al., 1969; Hume y Campbell, 1972). Resultados similares se obtuvieron al realizar defoliaciones moderadas (ver Battaglia et al., 2019) o déficits hídricos puntuales (e.g. Ouattar et al. 1987) luego de iniciada la etapa de llenado efectivo de granos. Experimentos donde se generó un desbalance severo por insuficiencia de fuente durante el llenado observaron un cese anticipado del crecimiento de los granos (Echarte et al., 2006; Egharevba et al., 1976; Jones y Simmons, 1983; Sala et al., 2007). Como se describió en el Capítulo 5 la insuficiencia de fuente puede inducir la finalización del llenado de forma prematura, acortando la duración de la etapa. En estos casos los granos no logran llenar hasta su peso máximo y el rendimiento se reduce.

Mediante sombreos temporarios durante el período crítico de determinación de número de granos (Uhart y Andrade, 1991), restricciones parciales a la polinización (e.g. Borrás et al., 2003; Borrás y Otegui, 2001; Kiniry et al., 1990) o raleo de granos (e.g. Jones y Simmons, 1983; Ordóñez et al., 2018; Tollenaar y Daynard, 1978), varios estudios probaron el efecto de reducir la demanda con el fin de incrementar disponibilidad de asimilados por grano durante el período de llenado efectivo. Tales experimentos raramente obtuvieron respuestas relevantes en incrementos de peso por grano a madurez. Estas observaciones indican que los granos de maíz no compiten entre sí por asimilados durante su llenado. Resultados similares se obtuvieron en experimentos que incrementaron la cantidad de radiación incidente mediante iluminación artificial suplementaria (Schoper et al., 1982) o redujeron la competencia dentro del cultivo mediante raleo de plantas en algún momento posterior al inicio de llenado efectivo de granos (Andrade y Ferreiro, 1996; Schoper et al., 1982). La escasa respuesta del maíz al incremento de fuente durante el período de llenado es interpretada como indicador de limitación por destinos (Borrás et al., 2004).

Aunque con menor frecuencia, en la literatura también se encuentran estudios que evaluaron el efecto de incrementar la demanda de asimilados ya sea a través de un mayor número o una mayor actividad de los granos. Sincronizando la polinización, Cárcova et al. (2000) lograron incrementos de hasta 31% en el número

de granos fijados sobre la espiga principal. Dichos incrementos, sin embargo, no tuvieron impacto sobre el rendimiento del cultivo porque el peso por grano a cosecha disminuyó de forma proporcional con el mayor número de granos (Uribelarrea et al., 2008). Trabajando con plantas en macetas, Walker et al. (1988) incrementaron la demanda relativa de los granos mediante el acercamiento de plantas -i.e. un incremento momentáneo de la densidad- durante el período de llenado efectivo de granos. En este caso, un mayor número relativo de granos por unidad de superficie –aproximadamente 1,5 veces el alcanzado por el tratamiento control- no tuvo efectos sobre el rendimiento alcanzado debido a la disminución proporcional del peso por grano a madurez.

Las observaciones indicadas en el párrafo anterior suenan contradictorias en comparación con la mayoría de las evidencias mencionadas que generalmente coinciden en que la limitación por destinos es el escenario más común en la determinación del rendimiento de maíz. La existencia de resultados contradictorios no es una novedad en estudios basados en interferencias experimentales de la relación fuente/destino. Bastante tiempo atrás, ante resultados ambiguos Tollenaar y Daynard (1982) concluían en que la fuente y los destinos durante el llenado de granos de maíz se encuentran en un “delicado equilibrio”, cuyo disturbio tiene implicancias negativas sobre el rendimiento. Así, una hipótesis factible para estos resultados -en apariencia contradictorios- es que el incremento de destinos resultará en mayores rendimientos sólo si la mayor demanda de asimilados no se desequilibra de la capacidad del cultivo para abastecer con asimilados durante la etapa de llenado. Como se describirá más adelante, la mejora genética de rendimientos en maíz se produjo a través de incrementos en la demanda de los destinos, principalmente a través de un mayor número de granos por unidad de superficie. No obstante, ello ocurrió en simultáneo con mejoras en la capacidad fotosintética del cultivo, las que incluyeron mayor duración de área foliar verde durante la etapa de llenado, canopeos más erectófilos, resistencia a plagas y enfermedades y reducción de vuelco y quebrado de tallos (Egli, 2015; Tollenaar y Lee, 2011).

6.3 Observaciones directas

El predominio de limitaciones por fuente o por destino en cultivos de maíz conducidos sin limitaciones en la disponibilidad hídrica y nutricional varía en función de combinaciones particulares entre genotipo, ambiente y manejo -fecha de siembra y densidad-. La oferta radiativa y térmica para el cultivo es afectada por la latitud y por la fecha de siembra del cultivo. La duración de ciclo y la densidad de plantas también afectan directa o indirectamente a la relación fuente/destino.

En regiones tropicales las condiciones ambientales se caracterizan por niveles de radiación moderados, baja amplitud térmica y altas temperaturas, con escasa variación estacional. Estudios sobre maíz para estos ambientes indican rendimientos potenciales bajos y una predominancia de limitación por destinos (Fischer y Palmer, 1984; Fischer et al., 2014; Johnson et al., 1986; Muchow, 1989). Una excepción

dentro de las regiones tropicales son los ambientes de altura, ya que presentan alta radiación solar y alta amplitud térmica, condiciones que favorecen la fijación de un alto número de granos. Las regiones maiceras de latitudes altas presentan condiciones ambientales que son favorables durante la etapa de determinación del número de granos pero que, en mayor o menor medida, se deterioran durante el período de llenado de granos. La estación de crecimiento en estas zonas es acotada por la ocurrencia de heladas y la radiación y la temperatura caen marcadamente hacia el final del ciclo, lo que reduce progresivamente la fuente de asimilados para el llenado de granos. Esta situación se agrava con el incremento de la latitud y con el atraso de la fecha de siembra (Cerrudo et al., 2017; Olson y Sander, 1988; Shaw, 1988; Wilson et al., 1995). Tal condición de deterioro ambiental hacia el final del ciclo expone a los cultivos a limitaciones por fuente durante el período de llenado de granos. Ejemplos de situaciones donde predomina la limitación por fuente son los cultivos convencionales de maíz en Canadá, norte de Europa y Nueva Zelanda y los maíces de siembras tardías en algunas regiones de Argentina.

El manejo de la densidad de plantas (Capítulo 9) también tiene influencia sobre la relación fuente/destino (Egli, 2015; Tollenaar y Lee, 2011). Densidades extremadamente altas pueden afectar la fijación de granos debido al efecto de la competencia entre plantas sobre la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico. Dicha competencia resulta en plantas con bajo número de granos por espiga y, eventualmente, en un incremento de plantas estériles (Capítulo 4). Esta situación se agrava con la ocurrencia de estrés durante el período crítico de fijación de número de granos. Las densidades extremadamente bajas, en cambio, pueden afectar la fuente ya que comprometen el logro del área foliar crítica (Capítulo 3). Además, las bajas densidades condicionan el logro de suficientes granos por unidad de superficie debido a la limitación morfogénica dada por el tamaño máximo de la espiga en cultivares poco prolíficos y no macolladores (Capítulo 9) (Egli, 2015). Estas condiciones son evidentes en las observaciones de Begna et al. (1997), Capristo et al. (2007), Sarlangue et al. (2007) y Westgate et al. (1997) quienes compararon híbridos de ciclo contrastante. También ello se evidencia al comparar híbridos de maíz convencionales vs híbridos de maíz pisingallo (Severini et al., 2011; Ziegler, 2000). Así, la densidad óptima de híbridos con plantas de bajo porte –ciclo corto y pisingallo- resulta mayor que la densidad óptima para híbridos convencionales. Tales razones son las que hacen que el cultivo de maíz presente una densidad mínima como condición necesaria para maximizar la fuente y una densidad óptima para maximizar destinos (Andrade et al., 2005, 1999; Sarlangue et al., 2007; Tetio-Kagho y Gardner, 1988a, 1988b).

El ambiente y la densidad determinan el número de granos fijados principalmente de forma indirecta, a través de su efecto sobre la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico. Sin embargo, también existen factores que pueden afectar el número de granos de forma más directa. Ejemplos de ello son las fallas de polinización o fecundación provocadas por estrés térmico (Rattalino Edreira et al., 2011) o los daños directos producidos por insectos sobre las estructuras reproductivas (e.g. daños por *Helicoverpa zea*, *Diabrotica* spp. o pulgones). Estos factores

pueden resultar en una limitación por destinos o agravar la limitación por destinos precedente.

6.4. Definiciones, métodos de determinación y modelos

La fuente de asimilados para abastecer a los granos en crecimiento se puede definir, de forma simplificada, como la capacidad fotosintética del cultivo durante la etapa de crecimiento de los granos. Dicha capacidad fotosintética es estimada usualmente a través de la acumulación de materia seca del cultivo durante el período de llenado efectivo de granos (Cirilo y Andrade, 1996). Por otra parte, la capacidad de los destinos reproductivos está determinada por el número de granos logrados por unidad de superficie y su peso potencial (Egli, 2017). El peso potencial puede determinarse directamente como el peso final alcanzado bajo condiciones que aseguran la suficiencia de fuente durante el período de llenado o indirectamente a través del contenido de agua máximo (Borrás y Gambín, 2010, Capítulo 5).

El esquema de la Figura 6.1 ilustra el modelo conceptual utilizado para observar y describir relaciones fuente/destino en el período de llenado de granos. En el eje vertical de la Figura 6.1 se indica el rendimiento en grano y en el eje horizontal, la cantidad materia seca acumulada por el cultivo durante el período de llenado efectivo de granos, es decir entre los estados de inicio de llenado efectivo (alrededor de R_3) y madurez fisiológica (R_6) (Capítulo 5). Ambas variables suelen presentarse divididas por el número de granos m^{-2} lo que resulta en el peso promedio por grano a madurez fisiológica -eje vertical- y en el incremento de materia seca del cultivo por grano -eje horizontal-.

La comparación entre el crecimiento de los granos, y el crecimiento total del cultivo durante la etapa de llenado efectivo de granos permite observar, a primera vista, cuán suficiente o deficiente resultó la disponibilidad de asimilados. Así, los casos que se posicionan en el triángulo superior izquierdo son casos donde los asimilados producidos durante el período de llenado no resultaron suficientes para abastecer la demanda de los granos. Tal observación, evidencia un déficit que las plantas debieron cubrir con removilización de carbohidratos de reserva previamente almacenados. Los casos que se posicionan sobre el triángulo inferior derecho son casos donde los asimilados producidos durante el período de llenado excedieron la demanda de los granos. El exceso de asimilados debió acumularse en algún destino alternativo como el tallo. Dadas estas definiciones, cuando los granos no alcanzan su peso potencial y el rendimiento supera a la materia seca producida por el cultivo durante el periodo de llenado efectivo se deduce que el rendimiento estuvo limitado por fuente. Contrariamente, cuando los granos alcanzan su peso potencial y el rendimiento es inferior a la materia seca producida por el cultivo durante el periodo de llenado efectivo, se deduce que el rendimiento estuvo limitado por destinos.

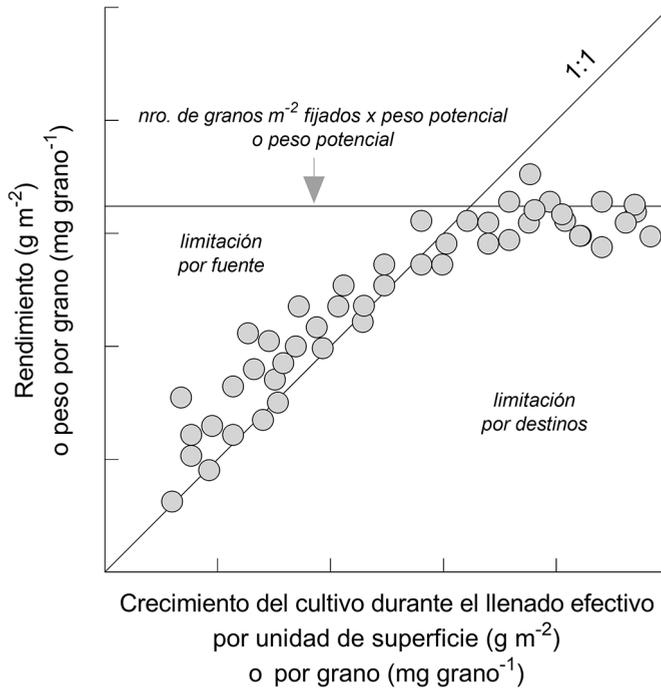


Figura 6.1: Esquema conceptual de análisis de la relación fuente/destino durante el período de llenado de granos del cultivo de maíz. En el eje horizontal se indica la cantidad materia seca aérea (MS) acumulada por el cultivo durante el período de llenado efectivo de granos y en el eje vertical el rendimiento en grano del cultivo. Al dividir ambas variables por el número de granos m^{-2} se obtiene el peso promedio por grano a madurez y la ganancia de materia seca del cultivo por cada grano durante el período de llenado efectivo de granos, respectivamente. La recta diagonal 1:1 indica el punto de equilibrio entre fuente y destinos y la recta horizontal el tamaño potencial de los destinos fijados al inicio del llenado de granos. En el área del triángulo superior izquierdo los casos de cultivos limitados por fuente y en el área del triángulo inferior derecho se ubican los casos de cultivos limitados por destinos. Los puntos ilustrados son solo una representación del tipo de respuesta más frecuentemente observada en maíz.

CUADRO 1. Cinética enzimática y relaciones fuente/destino

El método de la Figura 6.1, aunque en otra escala espacio-temporal, es similar en apariencia a un modelo “dosis-respuesta” como el de Michaelis-Menten (Figura 6.2). Este modelo se utiliza para describir la tasa o velocidad procesos enzimáticos en respuesta al nivel de sustrato disponible (Nelson y Cox, 2021). Dado que los granos de los cultivos durante su llenado son, en definitiva, un complejo empaquetado de enzimas que capturan asimilados del floema para convertirlo en compuestos de reserva, el modelo enzimático resulta un marco teórico lógico para describir fuente/destino en el llenado de granos (Egli, 2017; Jenner et al., 1991; Marcelis, 1996; Patrick et al., 2014). De acuerdo con este modelo, la tasa de utilización de asimilados disponibles en el citosol de una célula de un grano en crecimiento (R_s) se define según:

$$R_s = R_{\max} \times C_s / (K_m + C_s),$$

donde R_{\max} es la tasa máxima de utilización de la asimilados, C_s es la concentración de asimilados en el citosol y K_m es la constante Michaelis-Menten, definida como la concentración de asimilados a la cual se alcanza el 50% de R_{\max} .

Dados los parámetros R_{\max} y K_m , el modelo predice una respuesta inicial en la que la tasa de utilización (R_s) es limitada por la disponibilidad de asimilados (C_s) –i.e. limitado por “fuente”- y una respuesta saturada donde la tasa de utilización es principalmente limitada por la capacidad enzimática máxima (R_{\max}) –i.e. limitado por “destinos”-. Las predicciones de este tipo de modelo tienen soporte en los resultados de experimentos con granos de maíz cultivados in vitro bajo diferentes concentraciones de sacarosa (e.g. Cobb et al. 1988).

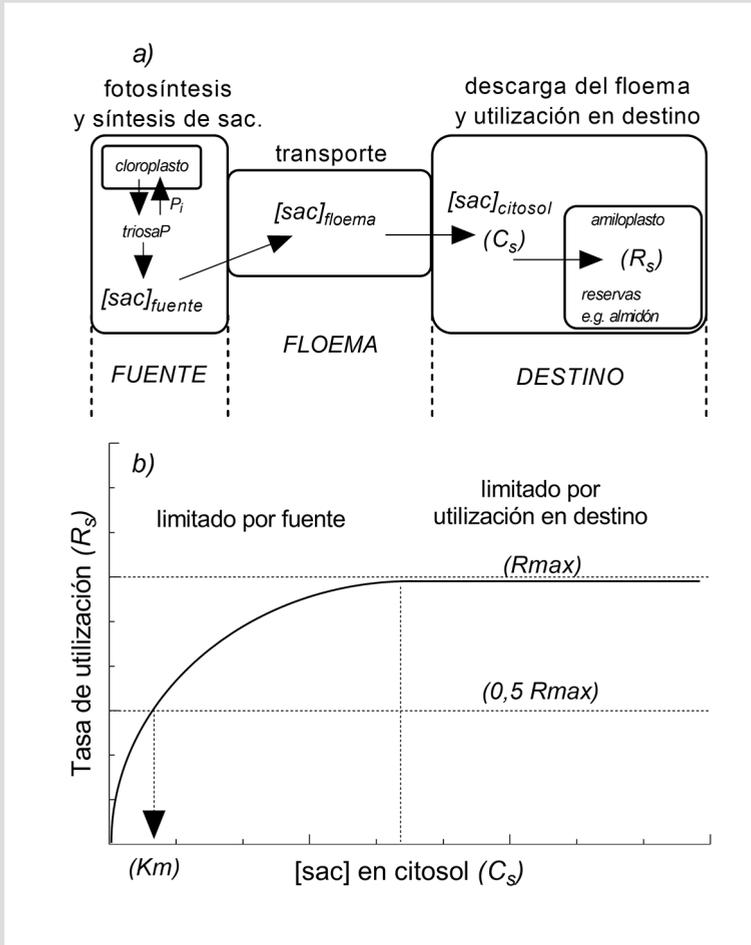


Figura 6.2: a) Esquema de transporte y utilización de asimilados desde la fuente fotosintética hacia síntesis de reservas en destinos. La sacarosa se sintetiza en la fuente a partir de triosas-fosfato y fluye por floema hacia los destinos, donde es utilizada para la síntesis de compuestos de reservas –por ejemplo, almidón–. b) Modelo fuente/destino según la curva “dosis-respuesta” de cinética enzimática Michaelis-Menten. La sacarosa disponible en citosol de una célula en los destinos se convierte en almidón a una determinada tasa (R_s). Bajo limitación por fuente –tramo creciente de la curva-, R_s depende de la concentración de sacarosa en citosol (C_s) y bajo limitación por destinos –tramo donde la respuesta satura- R_s depende de la capacidad inherente de los destinos para utilizar la sacarosa en la síntesis de almidón (R_{max}).

6.5. Demanda conjunta

La capacidad de los destinos estimada a partir del número de granos y su peso potencial (modelo de la Figura 6.1) define de forma inequívoca el tamaño del contenedor de rendimiento, pero no caracteriza completamente la fuerza de los destinos en la utilización de asimilados. Dicha fuerza, está definida por el tamaño de los destinos, pero también por su actividad; siendo ésta, la demanda de asimilados que cada grano realiza diariamente para abastecer su propio crecimiento (Marcelis, 1996; White et al., 2016). Adicionalmente, aunque el tamaño y la fuerza de los destinos estén relacionadas -e.g. correlación existente entre el peso potencial y la tasa de crecimiento por grano (Capítulo 5), son variables de diferente naturaleza. Haciendo una analogía, si el tamaño de los destinos representa una “distancia a recorrer” -variable estática-, la actividad de los destinos representa la “velocidad durante el recorrido” -variable dinámica- ya que describe la tasa de absorción o flujo de asimilados desde la fuente hacia los destinos a lo largo del período de llenado de granos.

La fuerza de los destinos ha sido extensamente descrita en componentes que funcionan en diversos niveles, cada uno con dimensión y dinámica particulares (i.e. tasa de llenado por grano, velocidad de transporte en el floema, número de células por grano, número de amiloplastos y enzimas por célula, actividad enzimática, etc.) (e.g. Ho, 1988; Jones et al., 1996, 1985; Reddy y Daynard, 1983; Wardlaw, 1990). Tal información puede ser esencial para entender procesos y mecanismos, pero pierde relevancia si no se orienta a responder preguntas sobre el impacto de esos mecanismos sobre niveles de organización mayores (Passioura, 1979; Sadras y Calderini, 2015), por ejemplo, en la escala de cultivo donde se expresa el rendimiento.

La demanda conjunta se define como los gramos de materia seca diarios demandados por el conjunto de granos en crecimiento durante el período de llenado efectivo (Echarte et al., 2006; Egli, 2017). Dependiendo de las mediciones realizadas, la demanda conjunta puede calcularse de diversas maneras: i) a partir de la tasa de acumulación de materia seca m^{-2} en los granos, obtenida mediante cosechas sucesivas de espigas en el tiempo durante el llenado (Daynard et al., 1971), ii) como el producto entre el número de granos m^{-2} y la tasa de crecimiento diaria por grano durante el período de llenado efectivo, esta última obtenida a partir de muestreos sucesivos de una porción de granos por espiga durante el período de llenado y iii) de forma indirecta, a partir del cociente entre el rendimiento del cultivo a madurez fisiológica y la duración del período de llenado efectivo. Dicha estimación supone que las variaciones en fuente no afectan mayormente a la tasa de llenado de granos aunque sí a la duración (Andrade y Ferreiro, 1996; Sección 6.8).

La demanda conjunta integra la actividad de varios niveles de organización de los destinos y contabiliza el total de asimilados demandados para el crecimiento de los granos por unidad de superficie y por unidad de tiempo (i.e. $g\ m^{-2}\ día^{-1}$ o $kg\ ha^{-1}\ día^{-1}$). Dicha escala de expresión resulta útil ya que permite comparaciones directas con la tasa de crecimiento del cultivo, principal variable indicadora de la asimilación

del cultivo (Capítulo 3), es decir, de la fuente fotosintética diaria. La integración o sumatoria de la demanda conjunta en el tiempo de duración del llenado resulta en la demanda total de asimilados, lo que equivale al rendimiento en grano del cultivo (en g m^{-2} o kg ha^{-1}). Así, la demanda conjunta describe con qué fuerza los destinos demandan asimilados cada día a lo largo del período de llenado. Para los análisis fuente/destino esto puede tener relevancia porque permite detectar cuellos de botella o divergencias puntuales entre la oferta y la demanda de asimilados que probablemente resultan inadvertidas en un balance global promedio expresado sólo en los términos del modelo de Figura 6.1.

La Figura 6.3 muestra una colección de datos de demanda conjunta de granos durante el período de llenado efectivo en función de dos componentes: la tasa de crecimiento por grano y el número de granos m^{-2} . Cultivos con amplias diferencias en su demanda conjunta han presentado valores similares de tasa de llenado por grano y vice-versa (Figura 6.3a). Por otra parte, aunque las diferencias en el número de granos m^{-2} definen gran parte de la variación de la demanda conjunta, una porción importante es independiente del número de granos m^{-2} (ver la variación en los valores de demanda conjunta para un mismo NG m^{-2} en Figura 6.3b). Estas observaciones evidencian que los componentes de la demanda de los granos interactúan y, al igual que los componentes del rendimiento, son susceptibles a presentar respuestas compensatorias (Echarte et al., 2006; Egli, 2017). Así, el análisis de componentes aislados (e.g. tasa de llenado por grano) resulta insuficiente para caracterizar la fuerza de los destinos reproductivos a nivel de cultivo durante la etapa de llenado.

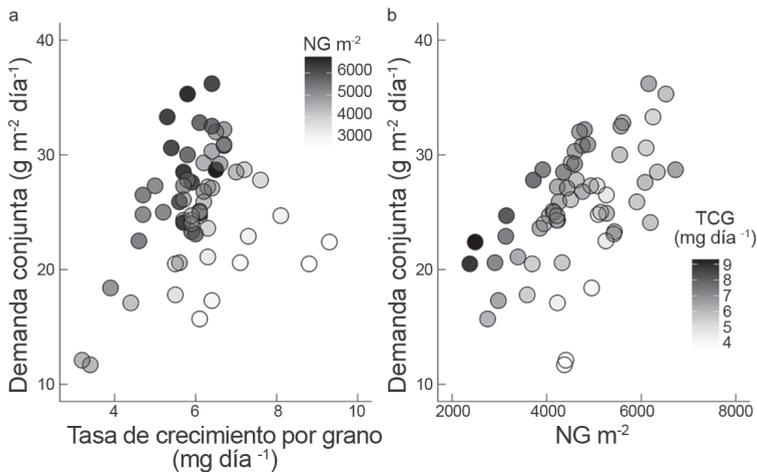


Figura 6.3: Demanda conjunta de granos durante el período de llenado efectivo en función de la tasa de crecimiento por grano y del número de granos m^{-2} . Datos experimentales obtenidos en Balcarce sobre cultivos de maíz sembrados a mediados de octubre y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Para el set de datos, TCG vs NG m^{-2} presentaron correlación negativa (coeficiente de correlación de Pearson $r = -0.43$; p -value = 0,00069; $n=60$). Fuente de datos: Bonelli (2014); Capristo (2004); Di Matteo (2019); Echarte (2003) y Olmedo Pico (2014).

6.6. Uso de reservas

Como se mencionó, el tallo de la planta de maíz se puede comportar como fuente y como destino, amortiguando déficits y excesos de asimilados durante la etapa de llenado efectivo de los granos. La removilización puede ser medida a través de técnicas isotópicas (Cliquet et al., 1990; Simmons y Jones, 1985), o estimada mediante la variación en el contenido real (Kiniry et al., 1992; Olmedo Pico, 2014; Uhart y Andrade, 1995) o aparente (D'Andrea et al., 2016) de reservas de carbohidratos.

La removilización aparente de reservas surge de la pérdida de peso de las plantas -excluyendo los granos- durante el período de llenado efectivo. En consistencia con el modelo de la Figura 6.1, la removilización aparente se obtiene como la diferencia entre el rendimiento en grano del cultivo a madurez fisiológica y la materia seca aérea acumulada por el cultivo durante el período de llenado efectivo, ambas variables expresadas en iguales unidades (e.g. g m⁻² o kg ha⁻¹). Así, cuando el rendimiento supera a la materia seca acumulada durante dicho período se deduce que hubo removilización de carbohidratos y cuando la materia seca supera al rendimiento, se deduce que hubo acumulación de carbohidratos. El método tiene varios supuestos ya que no considera, por ejemplo, pérdidas de biomasa vegetativa, respiración, ni biomasa de granos al comienzo del periodo efectivo de llenado de los granos.

Las Figuras 6.4 y 6.5 muestran la dinámica de acumulación/removilización de carbohidratos solubles observada en tallos de cultivos de maíz sometidos artificialmente a diferentes condiciones que afectaron la relación fuente/destino. El contenido máximo de carbohidratos solubles en tallo se observa al momento de inicio de llenado efectivo (aproximadamente 15 días post-floración). Desde ese momento y en adelante el cultivo removiliza carbohidratos solubles -y eventualmente puede reponer-, lo que compensa desbalances entre fuente y destino durante el período de llenado efectivo de granos (Daynard et al., 1969; Hume y Campbell, 1972).

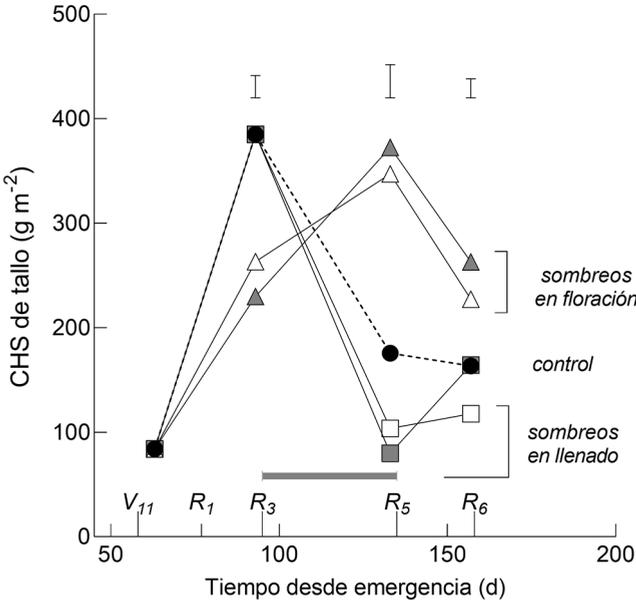


Figura 6.4: Dinámica de hidratos de carbono solubles (CHS) almacenados en tallo del cultivo de maíz en respuesta a manipulaciones artificiales de la relación fuente/destino. Tratamientos: i) Control (círculos llenos y línea punteada), ii) sombreos durante el período crítico de fijación de granos (triángulos) y iii) sombreos en etapa de llenado efectivo de granos (cuadrados). Símbolos llenos y vacíos en los tratamientos con sombreo indican 45 y 55 % de reducción de luz, respectivamente. Híbrido Dekalb 2F11, sembrado en Balcarce a mediados de octubre con una densidad final de 8,6 pl m⁻² y conducido bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Las barras superiores indican el error estándar de las medias de los tratamientos sombreados. Por encima del eje horizontal se indica la fenología del cultivo. Datos promedio de 2 años de experimentos (1987-88 y 1988-89). Adaptado de Uhart y Andrade (1995).

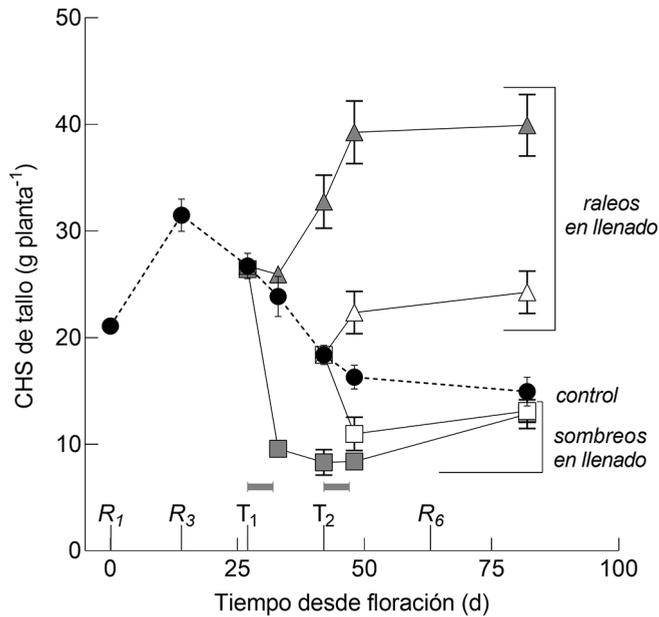


Figura 6.5: Dinámica de hidratos de carbono solubles (CHS) almacenados en tallo del cultivo de maíz en respuesta a manipulaciones artificiales de la relación fuente/destino. Tratamientos: i) Control (círculos llenos), ii) raleo de plantas a 1/2 de la densidad original (triángulos) y iii) sombreo de 6 días de duración con 85% de reducción de luz (cuadrados). Símbolos llenos y vacíos diferencian momento de ejecución de los tratamientos –tiempo T1 y T2, respectivamente-. Híbrido Dekalb 747, sembrado en Balcarce a mediados de octubre con una densidad final de 8,5 pl m⁻² y conducido bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Las barras verticales indican el error estándar de la media. Por encima del eje horizontal se indican momentos fenológicos del cultivo y se señalan los momentos de ejecución de los tratamientos. Las líneas horizontales en gris señalan tiempo bajo sombreo en los tratamientos de sombreo. Adaptado de Olmedo Pico (2014).

Los datos en la Figura 6.6, por otra parte, muestran la relación entre la removilización aparente de reservas y la variación del contenido de carbohidratos solubles en los tallos posterior al inicio de llenado efectivo. Se observa una asociación entre ambas variables. No obstante, todos los casos se ubicaron por encima de la recta 1:1, o sea que la removilización aparente supera a la removilización de carbohidratos. Diversas causas pueden explicar la discrepancia entre estas estimaciones; por ejemplo, removilización de reservas de otros órganos aéreos diferentes al tallo, pérdida de tejidos vegetales (partes de hojas y panojas), respiración, subestimación de la biomasa de granos en inicio de llenado efectivo, aporte de reservas de raíces, e imprecisiones en la determinación de azúcares en los tallos. El aporte de las reservas al rendimiento del cultivo es un tema necesario de profundizar en futuras investigaciones.

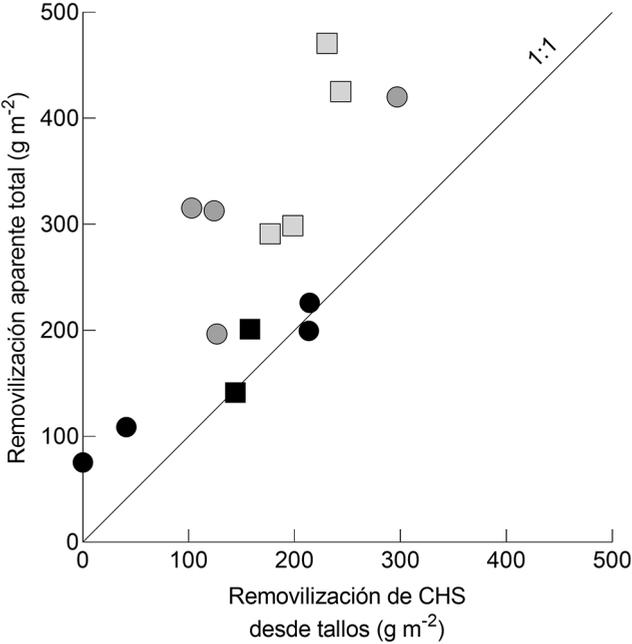


Figura 6.6: Removilización aparente total (eje vertical) en relación con la removilización de carbohidratos solubles (CHS) desde tallo del cultivo de maíz durante la etapa de llenado efectivo de granos (eje horizontal). Símbolos en color negro indican cultivos control y símbolos en gris indican tratamientos de sombreado durante el período de llenado de granos. Los datos corresponden a cultivos de maíz sembrados en Balcarce a mediados de octubre con una densidad final de 8,5-8,6 pl m⁻² y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Datos tomados de Olmedo Pico (2014) y Uhart y Andrade (1995).

En la Tabla 6.1 se muestran datos experimentales de maíces tardíos conducidos en Balcarce. En ambos experimentos la ocurrencia de heladas finalizó con el creci-

miento del cultivo días posteriores al inicio de llenado efectivo. Sin embargo, el llenado de granos no se interrumpió de forma inmediata y pudo continuar varios días posteriores a la ocurrencia de las heladas. Dichas observaciones, aunque rudimentarias, ponen en evidencia que: i) dadas ciertas condiciones el cultivo de maíz es capaz de generar una parte importante de su rendimiento a expensas de reservas y ii) si los tallos son la principal fuente de reservas (i.e. los carbohidratos de hojas y raíces representan una porción menor del total de carbohidratos removilizados) el cultivo de maíz es capaz de convertir reservas a grano con alta eficiencia.

Tabla 6.1: Materia seca en floración (R1), inicio de llenado efectivo (R3) y final (capa negra), rendimiento en grano a cosecha y removilización aparente de reservas. Datos de cultivos de maíz sembrados en Balcarce en enero de 2011 y 2012 con una densidad final de 10 pl m⁻² y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional (Bonelli et al., 2016).

Fecha de siembra	Materia seca aérea (g m ⁻²)			(4) Rendimiento (g m ⁻²)	(5) Removilización aparente (g m ⁻²) = 4 -(3-2)	% Contribución de reservas al rendimiento = 5/4 *100
	(1) R ₁	(2) R ₃	(3) Final (*)			
4-enero-2011	1216	1662	1934	579	307	53
4-enero-2012	1211	1591	1818	628	401	64

(*) valor máximo de materia seca alcanzado por el cultivo, el ambos experimentos el crecimiento se vio interrumpido por la ocurrencia de heladas que dañaron completamente el área foliar

6.7. Fuente y fuente potencial

Si bien el método convencional (Figura 6.1) proporciona una orientación satisfactoria en el análisis fuente/destino, las variables que lo definen contienen una circularidad inherente que puede dificultar la distinción del factor limitante como causa o como consecuencia. El principal problema de dicho método radica en que el valor de fuente tal como allí se lo calcula -eje horizontal en Figura 6.1- no es independiente del valor de destinos -eje vertical en Figura 6.1-, y vice-versa. Se ha descrito que la limitación por destinos desencadena en las plantas una respuesta de retroalimentación negativa con capacidad de desacelerar o frenar la tasa de fotosíntesis (Paul y Foyer, 2001). Dicho fenómeno de retrocontrol puede tornarse importante durante el período de llenado de granos en maíz, donde, más allá de los granos, no existen destinos mayores que demanden asimilados. En consecuencia, si los granos no demandan suficientes asimilados -y los tallos no tienen capacidad para alojar los excedentes-, la fotosíntesis del cultivo se verá afectada reduciendo la materia seca producida durante el período de llenado efectivo. Recíprocamente, cuando ocurren limitaciones por fuente, los granos pueden anticipar la madurez de forma prematura, lo que implica un cese inmediato de la demanda por parte de los destinos. En am-

bas situaciones –ya sea bajo limitación por destinos o bajo limitación por fuente-, los valores de la fuente y los destinos tienden a converger sobre la recta 1:1.

Parte del problema mencionado puede sortearse si la estimación de fuente -eje horizontal de la Figura 6.1- se complementa con estimaciones independientes. Como se describió en el Capítulo 3 la tasa de asimilación o tasa de crecimiento del cultivo depende de la radiación incidente (Rinc), la fracción de dicha radiación capturada (ei) y la eficiencia de uso de la radiación interceptada (ec) (Monteith, 1972). Los asimilados generados en un día cualquiera durante el período de llenado de granos pueden, así, estimarse de acuerdo con el modelo multiplicativo presentado en el Capítulo 3 ($Rinc \times ei \times ec$). Luego, la sumatoria del crecimiento diario durante el período de llenado efectivo de granos resulta en un valor teórico, que, observado con la prudencia necesaria, arroja una estimación independiente de la fuente fotosintética Ecuación 6.1.

Utilizando valores máximos teóricos de ec para maíz en función de la temperatura (Ecuación 6. 2, donde T es la temperatura media diaria) (Andrade et al., 1993) y adoptando valor máximo de intercepción de radiación –i.e. cultivos con cobertura plena, donde $ei=1$ -, con este modelo estimamos la “fuente potencial” para el llenado de granos de cultivos de maíz conducidos en fechas de siembra contrastante (Bonelli et al., 2016) (ver Cuadro 2).

$$\text{Fuente (g m}^{-2}\text{)} = \sum Rinc \times ei \times ec \quad \text{Ecuación 6.1}$$

$$ec \text{ (g Mj}^{-1}\text{)} = 0,27 \times T - 1,8 \quad \text{Ecuación 6. 2}$$

Como se mencionó, el modelo propuesto devuelve valores de fuente potencial, es decir, valores de fuente para cultivos que crecen con cobertura plena, libres de estrés y sin limitaciones hídricas y nutricionales. El valor de fuente obtenido por este método traza un umbral de referencia a partir del cual las limitaciones por fuente se evidencian de forma inmediata. Un ejemplo donde el modelo se aplica evidenciando limitaciones por fuente son los resultados obtenidos para siembras de diciembre y enero presentados en la Figura 6.7. Allí se observa que la asimilación real resultó similar a la asimilación potencial y que ambas fueron superadas por la demanda conjunta de los destinos. Esto indica que parte del crecimiento de esos granos debió sin duda ser abastecido con removilización de reservas. Sin embargo, el resultado no es tan claro cuando el modelo indica limitación por destinos. Un ejemplo de dichos casos son los datos para siembras de octubre de la Figura 6.7. En este caso, el valor de fuente potencial estimado superó tanto a los valores de demanda conjunta como a los valores de fuente real observados sobre el cultivo. La incertidumbre para este último caso surge porque además de los destinos, en el campo pudieron existir otros factores que limitaron al crecimiento del cultivo (ver Capítulos 7 y 8). En tal

caso, podría ocurrir que la diferencia entre fuente potencial y destinos -e.g. datos de octubre en Figura 6.7b- no fuera explicada por falta de destinos, sino por alguna restricción ambiental o el mismo deterioro de la capacidad de asimilación del cultivo a campo.

Aunque la solución a la incertidumbre mencionada requiera de otro tipo de abordajes, la inclusión de factores de corrección sobre el valor de fuente potencial -e.g. índices de suficiencia hídrica o nutricional como multiplicador de la Ecuación 1- puede resultar efectiva para aportar un margen de seguridad a la estimación. Tales índices han sido probados en modelos de simulación que estiman crecimiento de cultivos bajo condiciones subóptimas (Bouman et al., 1996). Si la fuente estimada después de descontar el efecto restrictivo dado por déficit hídrico y/o nutricional (i.e. fuente según Ecuación 1 multiplicada por índices de suficiencia) aun supera a los destinos, entonces la existencia de limitación por destinos puede sostenerse con un mayor margen de seguridad. La estimación de fuente potencial según la Ecuación 1 se analizó en detalle y se comparó contra datos reales (Bonelli et al., 2020). En dicho trabajo, a su vez, se presenta un ejemplo de corrección para la estimación de fuente potencial mediante un índice de suficiencia de nitrógeno foliar post-floración de acuerdo con las estimaciones realizadas por Bonelli y Andrade (2020).

CUADRO 2. Fecha de siembra y fuente/destino en maíz

El atraso de la fecha de siembra en maíz desplaza tanto el período crítico como el período de llenado de granos hacia condiciones foto-termales empobrecidas para el crecimiento del cultivo. Este cambio tiene impacto sobre la relación fuente/destino porque afecta: i) el número, tamaño o actividad de los granos fijados –es decir, los destinos- o ii) la capacidad del cultivo para abastecer con asimilados el llenado de esos granos –es decir, la fuente-.

La siguiente figura muestra observaciones directas de la relación fuente/destino en un experimento de cultivos maíz en Balcarce con fechas de siembra contrastantes. Tanto la fuente como los destinos disminuyeron con el atraso en la fecha de siembra, pero la fuente se redujo más que los destinos (Figura 6.7b). Si bien los cultivos de diciembre y enero lograron crecer a tasa máxima durante su llenado de granos –i.e. (Figura 6.7a) la fuente real resultó similar a la fuente potencial- los granos de estos cultivos demandaron asimilados a una tasa superior –i.e. la demanda conjunta superó a la fuente potencial (Figura 6.7b)-. Este análisis pone en evidencia que esos cultivos de maíz de siembras tardías enfrentaron un déficit de asimilados para el llenado de sus granos que debió, sin duda, ser compensado con removilización de reservas de asimilados previamente acumuladas. Los cultivos de siembras tempranas –octubre y noviembre-, por el contrario, se posicionaron del lado del equilibrio fuente/destino o con aparente limitación por destinos.

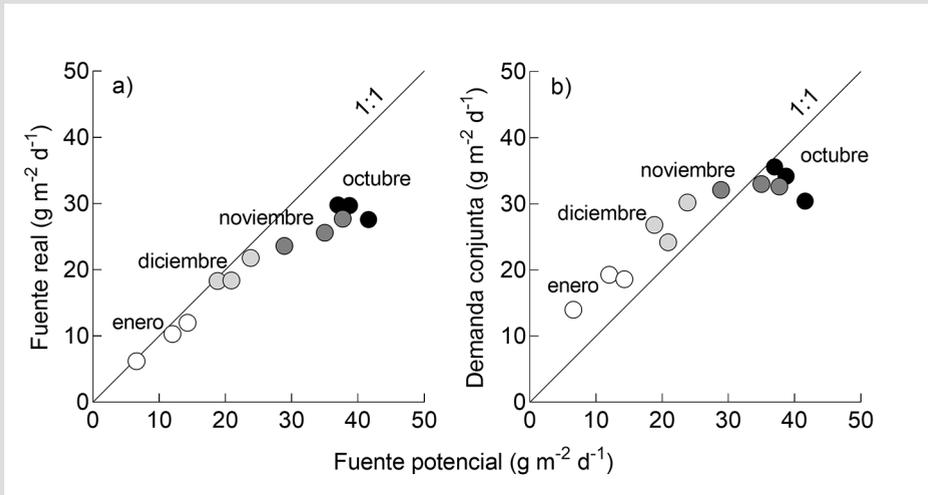


Figura 6.7: Fuente real (a) y demanda conjunta (b) en relación con la fuente potencial. La fuente real corresponde a la tasa media diaria de crecimiento del cultivo durante el período de llenado efectivo de granos obtenida a partir de muestreos de materia seca aérea post-floración. La demanda conjunta de los granos se calculó como el cociente entre el rendimiento en grano a madurez y la duración en días de período de llenado.

La fuente potencial se estimó como la tasa de crecimiento potencial del cultivo simulada en paso diario y promediada en el mismo período de tiempo. Datos experimentales obtenidos en Balcarce sobre cultivos de maíz sembrados con una densidad final de 10 pl m⁻² y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Adaptado de Bonelli et al. (2016).

6.8. Perspectiva y desafíos

El mejoramiento genético fue exitoso en su tarea de incrementar los rendimientos de maíz. Su impacto se encuentra extensamente documentado en estudios retrospectivos que, bajo el mismo ambiente y condiciones de manejo, compararon materiales genético liberados en diferentes épocas (Di Matteo, 2019; Duvick, 2005, 2004; Echarte, 2003; Tollenaar et al., 1992, Capítulos 16 y 17). Muchas prácticas agronómicas, a su vez, se perfeccionaron optimizando las condiciones para el crecimiento del cultivo durante el período crítico (Capítulos 9 y 12). Estos cambios tuvieron impacto real a nivel de la producción extensiva (Capítulo 1). En términos de fuente/destino, los rendimientos mejoraron porque se logró reducir la principal y más frecuente limitación del rendimiento del cultivo de maíz: la limitación por destinos. Así, los cultivos actuales tienen mayor rendimiento alcanzable que los antiguos porque, a través de una mayor fijación de granos, se logró incrementar el tamaño del contenedor de rendimiento.

La Figura 6.8 muestra la demanda conjunta de los granos durante el período de llenado efectivo (g m⁻² día⁻¹) en relación con el rendimiento alcanzable para híbridos liberados en Argentina en diferentes décadas. La intención de presentar estos datos no es debatir sobre las causas de los incrementos de rendimiento, sino más bien, sobre las consecuencias. Particularmente, sobre las consecuencias de los mayores rendimientos sobre el equilibrio de la relación fuente/destino en el período de llenado de granos. Como muestran los datos, los mayores rendimientos resultaron en incrementos más o menos proporcionales en la demanda conjunta de asimilados durante la etapa de llenado de granos.

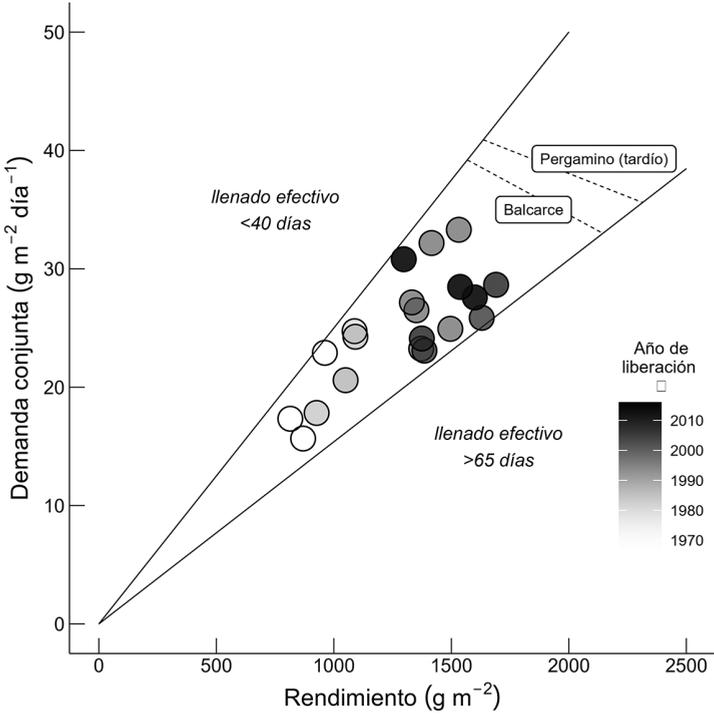


Figura 6.8: Demanda conjunta de los granos durante el período de llenado efectivo de granos vs. rendimiento alcanzable de híbridos de maíz de diferente década de liberación en Argentina. Las líneas oblicuas continuas indican la demanda conjunta que resulta de dividir el rendimiento (eje horizontal) por 40 y 65 días de duración de llenado efectivo. Las líneas discontinuas indican el límite de equilibrio entre fuente potencial y demanda conjunta en maíces convencionales de Balcarce y maíces de siembra tardía en Pergamino. Datos experimentales obtenidos en Balcarce sobre cultivos de maíz sembrados a mediados de octubre y conducidos bajo condiciones no limitantes en la disponibilidad hídrica y nutricional. Datos tomados de Di Matteo (2019) y Echarte (2003).

Tales valores de demanda conjunta encienden algunas señales de alerta si se contrastan con la capacidad potencial del cultivo para abastecer con los asimilados necesarios. La Figura 6.9 muestra los valores diarios de fuente potencial para la estación de crecimiento de Balcarce y dos niveles teóricos de equilibrio fuente/destino en los que la tasa potencial de crecimiento del cultivo sería igualada por la demanda conjunta promedio de los destinos durante el período de llenado efectivo de granos. Los dos escenarios de duración de llenado efectivo -barras horizontales de 40 y 65 días- se seleccionaron arbitrariamente con un propósito exploratorio ya que delimitan a las observaciones del conjunto de datos de la Figura 6.8 y a las observaciones reportadas para maíz en general (Egli, 2011). Dichos niveles de equilibrio indican valores de referencia hasta donde la demanda de los destinos podría

incrementarse llegando a equiparar la capacidad máxima de asimilación del cultivo. Así, si en Balcarce el período de llenado efectivo se extiende por 40 días, el nivel de equilibrio se ubica en $39,2 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, mientras que si el llenado se extiende por 65 días el nivel de equilibrio se ubica en $33 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (barras horizontales Figura 6.9 y línea discontinua en Figura 6.8). La mayor duración del período de llenado resulta en un menor valor de equilibrio debido al progresivo deterioro de la oferta térmica y radiativa hacia el final de la estación. La misma estimación para maíces tempranos de Pergamino (localidad ubicada a menor latitud que Balcarce), resulta en niveles de equilibrio de $50,8$ y $47 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para 40 y 65 días de duración de llenado efectivo, respectivamente. Para maíces tardíos de Pergamino los valores son $40,9$ y $35,6 \text{ g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para 40 y 65 días de duración de llenado efectivo, respectivamente y resultan cercanos a los mencionados para Balcarce (ver línea discontinua en Figura 6.8). Aunque estas estimaciones se apoyan en varios supuestos y, en principio, no contemplan el uso de carbohidratos de reserva previamente almacenados, son un método rápido que permite determinar a qué distancia de una referencia teórica se encuentran creciendo los cultivos actuales.

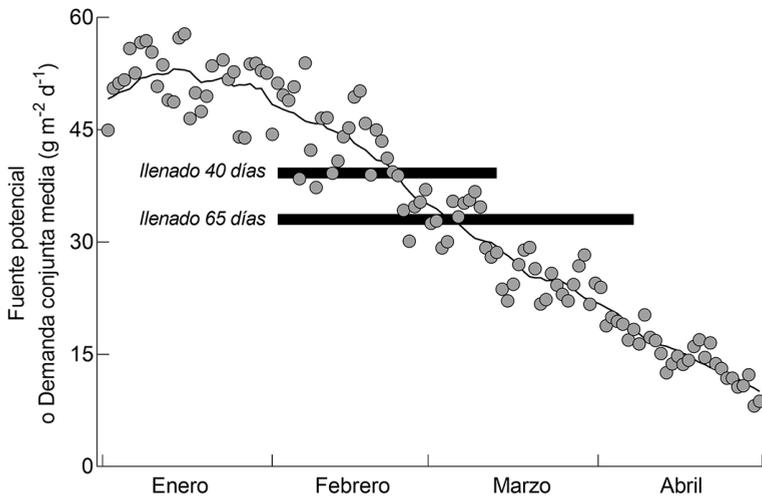


Figura 6.9: Fuente potencial diaria y demanda conjunta promedio de equilibrio durante la estación de crecimiento de maíz. La fuente potencial se estimó como la tasa de crecimiento que un cultivo de maíz alcanza si captura la máxima cantidad de radiación incidente diaria y la convierte en biomasa con la máxima eficiencia de uso de radiación en función de la temperatura. Las barras horizontales en negro ilustran valores de equilibrio teórico entre fuente potencial y demanda conjunta para cultivos que inician el llenado efectivo de granos en la primera semana del mes de febrero: a) valor de equilibrio para un llenado de 40 días de duración y b) valor de equilibrio para un llenado de 65 días de duración. La línea negra indica la media móvil de fuente potencial centrada (período = 15 días). Datos simulados para la estación de crecimiento de Balcarce a partir de registros históricos (2008-2021) de temperatura media diaria (fuente: EEA INTA Balcarce) y radiación fotosintéticamente activa (fuente: NASA <http://power.larc.nasa.gov>).

La comparación de los valores de demanda conjunta contra los valores de equilibrio evidencia cierto margen positivo, donde la fuente aún supera a los destinos. Como se mencionó para la estimación de Pergamino, el margen resulta más amplio en ambientes ubicados a menor latitud que Balcarce, debido a que en esos ambientes la oferta térmica y radiativa no se deteriora de forma tan pronunciada durante el período de llenado de granos. Con respecto a este margen, puede especularse que la distancia entre la demanda conjunta y la oferta potencial se amplía si se considera el aporte de asimilados de reserva previamente almacenados. La Figura 6.10 muestra datos empíricos de removilización aparente de reservas (eje vertical) en relación con el cociente de demanda relativa (demanda/fuente potencial) (eje horizontal). En primer lugar, los datos muestran que la removilización de reservas se incrementa junto con la demanda relativa. Por otra parte, si bien las reservas amplían la oferta de asimilados en valores máximos que promedian 365 g m^{-2} , su utilización se ejecuta desde niveles menores al punto de equilibrio teórico –i.e. punto donde la relación demanda/fuente potencial= 1; es decir, donde el rendimiento iguala a la suma de fuente potencial durante el llenado efectivo de granos. En consecuencia, difícilmente los cultivos puedan lograr una demanda conjunta superior o igual a los valores de “equilibrio teórico” proyectados en la Figura 6.9

Posiblemente, lo anterior guarda relación con el hecho de que los cultivos de maíz sean capaces de sostener tasas de llenado promedio relativamente constantes (Capítulo 5) aun cuando la fuente fotosintética es decreciente. Este interrogante se ilustra en la Figura 6.9 donde la demanda conjunta a tasa constante contrasta con la fuente potencial de tasa decreciente. Si eso es así, es claro que el déficit de asimilados para la segunda mitad del período de llenado debe ser cubierto con reservas. Junto con otras posibles hipótesis esta pregunta es analizada y discutida por Egli (2017, p. 135). Además de la hipótesis de contribución de reservas previamente almacenadas, Egli (2017) plantea la posibilidad de que: i) el crecimiento de los granos no sea lineal como generalmente se acepta y ii) las plantas incrementen la partición de asimilados a los granos a través de una menor asignación a otros destinos –e.g. menor respiración, menor partición a raíces-.

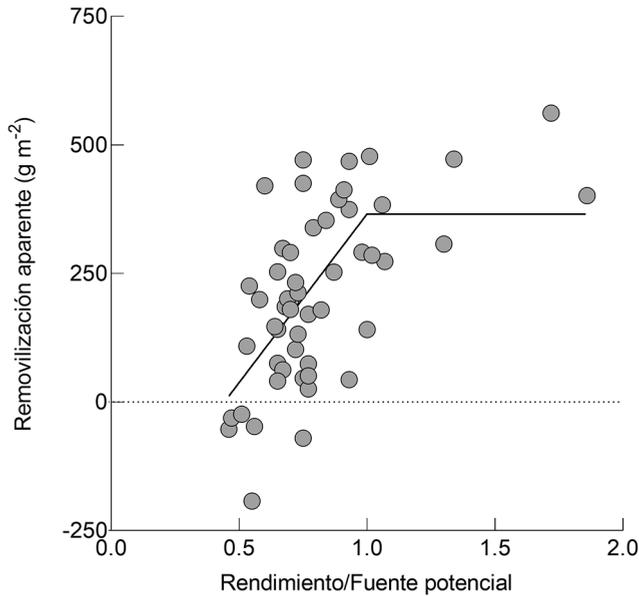


Figura 6.10: Removilización aparente de reservas en función la demanda relativa (rendimiento/fuente potencial) durante el período de llenado efectivo de granos del cultivo de maíz. Datos de removilización aparente estimados como la diferencia entre la materia seca acumulada durante el período de llenado efectivo y el rendimiento en grano. Demanda relativa estimada como la relación entre el rendimiento observado y la fuente potencial total en el período de llenado efectivo de granos. Demanda relativa igual a 1 indica equilibrio entre fuente potencial y destinos, y si es mayor a 1 indica deficiencia de fuente. Fuente de datos: Bonelli et al., (2016); Capristo, (2004); Olmedo Pico, (2014) y Uhart y Andrade, (1991).

Indudablemente el margen mencionado podría ampliarse si se lograra incrementar la capacidad fotosintética del cultivo de maíz, lo que resultaría en un desplazamiento hacia arriba de la curva de fuente potencial presentada en la Figura 6.9. A nivel de hoja, la capacidad fotosintética es un carácter extremadamente difícil de mejorar (Denison, 2012, 62). Las evidencias al respecto indican que para maíz tanto los genotipos actuales como los antiguos presentan similares tasas de fotosíntesis foliar máxima. Los genotipos modernos –vs. antiguos– presentan una menor tasa de senescencia y una mayor capacidad para sostener dicha tasa fotosintética a lo largo de la etapa de llenado de granos (Ding et al., 2005a, 2005b; Echarte et al., 2008; Valentinuz y Tollenaar, 2004). A nivel de cultivo, no obstante, existen algunas posibilidades de mejora, por ejemplo, a través de cambios en la distribución vertical de la luz dentro del canopeo (Long et al., 2006). Algunos estudios indican que el mejoramiento genético convencional redujo el coeficiente de extinción lumínica (Lacasa et al., 2022), lo que parece haber tenido impacto positivo sobre la ec (Messina et al., 2022).

En síntesis, los mayores rendimientos de maíz implicaron incrementos importantes en la demanda de los destinos y eso hizo que los cultivos sean cada vez más propensos a estar limitados por fuente durante el llenado de granos, dependiendo del ambiente. Algunos trabajos recientes dan cuenta de la magnitud de este fenómeno, demostrando que el rendimiento de algunos híbridos actuales se vuelve inestable incluso frente a estreses de baja magnitud durante el período de llenado de granos (Cerrudo et al., 2013; Olmedo Pico, 2014). Con mayor frecuencia reportes experimentales en maíces tardíos (e.g. AAPRESID, 2021; Capítulo 12) indican pérdidas relacionadas con problemas de vuelco y quebrado de plantas, síntomas relacionados con la deficiencia de fuente durante el llenado de granos.

Es dentro de ese contexto que la etapa de llenado de granos del cultivo de maíz empieza a tomar relevancia como etapa crítica y se advierte un cambio de paradigma para el manejo del cultivo. De acuerdo con las evidencias presentadas, en la determinación del rendimiento de maíz ya no solo es crítica la etapa de definición del tamaño contenedor -históricamente denominada como “período crítico”- sino que también es crítica –o está muy cerca de serlo- la etapa de llenado de dicho contenedor.

6.9. Principales conceptos prácticos

- La fuente de asimilados para abastecer destinos reproductivos durante el periodo efectivo de llenado de granos del maíz puede definirse como la capacidad fotosintética del cultivo más la capacidad de removilización de carbohidratos de reserva, principalmente de los tallos.
- La capacidad de los destinos reproductivos está determinada por el número de granos logrados por unidad de superficie y por su peso potencial. En maíz, ambos componentes se determinan alrededor del periodo crítico de la floración.
- Considerando el periodo efectivo de llenado de granos del cultivo de maíz, predomina la limitación por destinos reproductivos en regiones tropicales y la limitación por fuente de asimilados en regiones de latitudes altas.
- Retrasos en la fecha de siembra del maíz reducen la relación fuente-destino durante el llenado efectivo de granos.
- El análisis de la relación fuente/destino contribuye con la identificación de mejores estrategias de manejo del cultivo, el mejoramiento genético, la interpretación de resultados experimentales y el desarrollo de modelos de simulación.
- Si durante el llenado de granos la limitante es la fuente, el foco para aumentar los rendimientos debe centrarse en cómo incrementar los asimilados disponibles para abastecer a los granos en crecimiento. En cambio, si la limitante es por destinos el desafío es incrementar la demanda de los granos, ya sea a través de su número o de su tamaño potencial.

- El incremento de la capacidad de los destinos reproductivos por el mejoramiento genético y el manejo hizo que el cultivo de maíz sea cada vez más propenso a estar limitado por fuente de asimilados durante el llenado de granos, dependiendo del ambiente.

6.10. Referencias

- AAPRESID. 2021. Red de Maíz Tardío. Campaña 2020-2021. AAPRESID [en línea] <<https://www.aapresid.org.ar/blog/revista-red-maiz-tardio>> [Consulta: agosto 2022].
- Andrade, F. H. and M. A. Ferreiro. 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Res.* 48:155–165.
- Andrade, F. H., S. A. Uhart and A. Cirilo. 1993. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crops Res.* 32:17–25.
- Andrade, F. H., V. O. Sadras, C. R. C. Vega and L. Echarte. 2005. Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. *J. Crop Improv.* 14:51–101.
- Andrade, F. H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero and O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Sci.* 39:453–459.
- Battaglia, M., C. Lee, W. Thomason, J. Fike and A. Sadeghpour. 2019. Hail Damage Impacts on Corn Productivity: A Review. *Crop Sci.* 59:1–14.
- Begna, S. H., R. I. Hamilton, L. M. Dwyer, D. W. Stewart and D. L. Smith. 1997. Effects of Population Density and Planting Pattern on the Yield and Yield Components of Leafy Reduced-Stature Maize in a Short-Season Area. *J. Agron. Crop Sci.* 179:9–17.
- Bonelli, L. E. 2014. Rendimiento potencial de maíz en Balcarce en función de la fecha de siembra y la duración de ciclo del híbrido. *Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce, Argentina*, 100 pp.
- Bonelli, L. E. and F. H. Andrade. 2019. Maize radiation use-efficiency response to optimally distributed foliar-nitrogen-content depends on canopy leaf-area index. *Field Crops Res.* 107557.
- Bonelli, L. E., J. P. Monzon, A. Cerrudo, R. H. Rizzalli and F. H. Andrade. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationship as affected by the delay in sowing date. *Field Crops Res.* 198:215–225.
- Bonelli, L. E., A. Cerrudo, L. B. Olmedo Pico, J. A. Di Matteo, J. P. Monzon, R. H. Rizzalli and F. H. Andrade. 2020. Does the photo-thermal environment limit post-flowering maize growth? *Field Crops Res.* 252:107805.
- Borrás, L. and B. L. Gambín. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *Field Crops Res.* 118:1–12.
- Borrás, L. and M. E. Otegui. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. *Crop Sci.* 41:1816–1822.
- Borrás, L., G. A. Slafer and M. E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86:131–146.
- Borrás, L., M. E. Westgate and M. E. Otegui. 2003. Control of Kernel Weight and Kernel Water Relations by Post-flowering Source-sink Ratio in Maize. *Ann. Bot.* 91:857–867.
- Bouman, B. A. M., H. van Keulen, H. H. van Laar and R. Rabbinge. 1996. The 'School of de Wit' crop growth simulation models: A pedigree and historical overview. *Agric. Syst.* 52:171–198.
- Capristo, P. 2004. Comportamiento de híbridos de maíz de diferente largo de ciclo en la localidad de Balcarce. *Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP*,

- Balcarce, Argentina, 65 pp.
- Capristo, P. R., R. H. Rizzalli and F. H. Andrade. 2007. Ecophysiological Yield Components of Maize Hybrids with Contrasting Maturity. *Agron. J.* 99:1111.
- Cárcova, J., M. Uribelarrea, L. Borrás, M. E. Otegui and M. E. Westgate. 2000. Synchronous Pollination within and between Ears Improves Kernel Set in Maize. *Crop Sci.* 40:1056–1061.
- Cerrudo, A., J. Di Matteo, E. Fernandez, M. Robles, L. O. Pico and F. H. Andrade. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop Pasture Sci.* 64:580–587.
- Cerrudo, A., D. Martinez, N. G. Izquierdo, A. G. Cirilo, M. P. Laserna, L. Reinoso, O. Valentiniuz, C. Balbi and F. H. Andrade. 2017. Environment, Management, and Genetic Contributions to Maize Kernel Hardness and Grain Yield. *Crop Sci.* 57:2788–2798.
- Cirilo, A. G. and F. H. Andrade. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Sci.* 36:325–331.
- Cliquet, J.-B., E. Deléens and A. Mariotti. 1990. C and N Mobilization from Stalk and Leaves during Kernel Filling by ¹³C and ¹⁵N Tracing in *Zea mays* L. 1. *Plant Physiol.* 94:1547–1553.
- Cobb, B. G., D. J. Hole, J. D. Smith and M. W. Kent. 1988. The Effects of Modifying Sucrose Concentration on the Development of Maize Kernels Grown in vitro. *Ann. Bot.* 62:265–270.
- D’Andrea, K. E., C. V. Piedra, C. I. Mandolino, R. Bender, A. M. Cerri, A. G. Cirilo and M. E. Otegui. 2016. Contribution of Reserves to Kernel Weight and Grain Yield Determination in Maize: Phenotypic and Genotypic Variation. *Crop Sci.* 56:697–706.
- Daynard, T. B., J. W. Tanner and W. G. Duncan. 1971. Duration of the Grain Filling Period and Its Relation to Grain Yield in Corn, *Zea mays* L. *Crop Science* 11:45–48.
- Daynard, T. B., J. W. Tanner and D. J. Hume. 1969. Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 9:831–834.
- Denison, R. F. 2012. *Darwinian Agriculture: How Understanding Evolution Can Improve Agriculture*. Princeton University Press, 269 pp.
- Di Matteo, J. A. 2019. Aumento y estabilidad del rendimiento en híbridos de maíz (*Zea mays* L.) liberados durante los últimos 45 años en Argentina. Tesis Doctoral en Ciencias Agrarias, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce pp.
- Ding, L., K. J. Wang, G. M. Jiang, M. Z. Liu, S. L. Niu and L. M. Gao. 2005a. Post-anthesis changes in photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Field Crops Res.* 93:108–115.
- Ding, L., K. J. Wang, G. M. Jiang, D. K. Biswas, H. Xu, L. F. Li and Y. H. Li. 2005b. Effects of nitrogen deficiency on photosynthetic traits of maize hybrids released in different years. *Ann. Bot.* 96:925–930.
- Duvick, D. N. 2005. The Contribution of Breeding to Yield Advances in maize (*Zea mays* L.). *Adv. Agron.* 86:83–145.
- Duvick, D. N. 2004. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program. *Plant Breed. Rev.* 24:109–152.
- Echarte, L. 2003. Determinación del rendimiento en híbridos de maíz liberados en Argentina en distintas décadas. Tesis Doctoral en Ciencias Agrarias, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce pp.
- Echarte, L., S. Rothstein and M. Tollenaar. 2008. The Response of Leaf Photosynthesis and Dry Matter Accumulation to Nitrogen Supply in an Older and a Newer Maize Hybrid. *Crop Sci.* 48:656.
- Echarte, L., F. H. Andrade, V. O. Sadras and P. Abbate. 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in

- different decades. *Field Crops Res.* 96:307–312.
- Egharevba, P. N., R. D. Horrocks and M. S. Zuber. 1976. Dry Matter Accumulation in Maize in Response to Defoliation¹. *Agron. J.* 68:40–43.
- Egli, D. B. 2015. Is There a Role for Sink Size in Understanding Maize Population–Yield Relationships? *Crop Sci.* 55:2453–2462.
- Egli, D. B. 2017. *Seed Biology and Yield of Grain Crops*, 2nd Edition. CABI, 233 pp.
- Egli, D. B. 2011. Time and the productivity of agronomic crops and cropping systems. *Agron. J.* 103:743–750.
- Fischer, K. S. and A. F. E. Palmer. 1984. Tropical Maize. In P.R. Goldsworthy, N.M. Fisher (eds.). *The Physiology of Tropical Field Crops*. John Wiley & Sons Ltd., New York, NY. 231–248.
- Fischer, R. A., D. Byerlee and G. Edmeades. 2014. *Crop Yields and Global Food Security: Will Yield Increase Continue to Feed the World?* Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR), Canberra, Australia, 634 pp.
- Ho, L. C. 1988. Metabolism and Compartmentation of Imported Sugars in Sink Organs in Relation to Sink Strength. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:355–378.
- Hume, D. J. and D. K. Campbell. 1972. Accumulation and translocation of soluble solids in corn stalks. *Can. J. Plant Sci.* 52:363–368.
- Jenner, C., T. Ugalde and D. Aspinall. 1991. The Physiology of Starch and Protein Deposition in the Endosperm of Wheat. *Funct. Plant Biol.* 18:211–226.
- Johnson, E. C., K. S. Fischer, G. O. Edmeades and A. F. E. Palmer. 1986. Recurrent Selection for Reduced Plant Height in Lowland Tropical Maize¹. *Crop Sci.* 26:cropsci1986.0011183X002600020008x.
- Jones, R. J. and S. R. Simmons. 1983. Effect of Altered Source–Sink Ratio on Growth of Maize Kernels¹. *Crop Sci.* 23:cropsci1983.0011183X002300010038x.
- Jones, R. J., J. Roessler and S. Ouattar. 1985. Thermal Environment During Endosperm Cell Division in Maize: Effects on Number of Endosperm Cells and Starch Granules¹. *Crop Sci.* 25:cropsci1985.0011183X002500050025x.
- Jones, R. J., B. Schreiber and J. A. Roessler. 1996. Kernel sink capacity in maize: genotypic and maternal regulation. *Crop Sci.* 36:301–306.
- Kiniry, J. R., C. R. Tischler, W. D. Rosenthal and T. J. Gerik. 1992. Nonstructural Carbohydrate Utilization by Sorghum and Maize Shaded during Grain Growth. *Crop Sci.* 32:131–137.
- Kiniry, J. R., C. A. Wood, D. A. Spanel and A. J. Bockholt. 1990. Seed Weight Response to Decreased Seed Number in Maize. *Agron. J.* 82:98–102.
- Lacasa, J., I. A. Ciampitti, J. I. Amas, F. Curin, S. F. Luque and M. E. Otegui. 2022. Breeding effects on canopy light attenuation in maize: a retrospective and prospective analysis. *J. Exp. Bot.* 73:1301–1311.
- Long, S. P., X.-G. Zhu, S. L. Naidu and D. R. Ort. 2006. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell Environ.* 29:315–330.
- Marcellis, L. F. M. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *J. Exp. Bot.* 47:1281–1291.
- Messina, C. D., J. Rotundo, G. L. Hammer, C. Gho, A. Reyes, Y. Fang, E. van Oosterom, L. Borrás and M. Cooper. 2022. Radiation use efficiency increased over a century of maize (*Zea mays* L.) breeding in the US corn belt. *J. Exp. Bot.* erac212.
- Monteith, J. L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 747–766.
- Muchow, R. C. 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment II. Effect of water deficits. *Field Crops Res.* 20:207–219.
- Nelson, D. L. and M. Cox. 2021. *Lehninger Principles of Biochemistry: International Edition*.

- Macmillan Learning, 108 pp.
- Olmedo Pico, L. 2014. Relación fuente destino en el período de llenado de grano en maíz. Tesis Magister Scientiae, Facultad de Ciencias Agrarias - UNMdP, Balcarce, 34 pp.
- Olson, R. A. and D. H. Sander. 1988. Corn Production. In G.F. Sprague, J.W. Dudley (eds.). Corn and corn improvement. American Society of Agronomy, Madison, WI. 639–686.
- Ordóñez, R. A., R. Savin, C. M. Cossani and G. A. Slafer. 2018. Maize Grain Weight Sensitivity to Source–Sink Manipulations under a Wide Range of Field Conditions. *Crop Sci.* 58:2542–2557.
- Ouattar, S., R. J. Jones, R. K. Crookston and M. Kajeiou. 1987. Effect of Drought on Water Relations of Developing Maize Kernels1. *Crop Sci.* 27:crops-ci1987.0011183X002700040026x.
- Passioura, J. B. 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search* 10:347–350.
- Patrick, J. W., K. Colyvas, J. W. Patrick and K. Colyvas. 2014. Crop yield components – photoassimilate supply- or utilisation limited-organ development? *Funct. Plant Biol.* 41:893–913.
- Paul, M. J. and C. H. Foyer. 2001. Sink regulation of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 52:1383–1400.
- Rattalino Edreira, J. I., E. Budakli Carpici, D. Sammarro and M. E. Otegui. 2011. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Res.* 123:62–73.
- Reddy, V. M. and T. B. Daynard. 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28:339–355.
- Sadras, V. O. and D. F. Calderini. 2015. Chapter 1 - Crop physiology: applications for breeding and agronomy. In V.O. Sadras, D.F. Calderini (eds.). *Crop Physiology (Second Edition)*. Academic Press, San Diego. 1–14.
- Sala, R. G., F. H. Andrade and M. E. Westgate. 2007. Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source–sink relationship during grain filling. *Crop Sci.* 47:711–714.
- Sarlangue, T., F. H. Andrade, P. A. Calviño and L. C. Purcell. 2007. Why Do Maize Hybrids Respond Differently to Variations in Plant Density? *Agron. J.* 99:984.
- Schooper, J. B., R. R. Johnson and R. j. Lambert. 1982. Maize Yield Response to Increased Assimilate Supply1. *Crop Sci.* 22:crops-ci1982.0011183X002200060023x.
- Severini, A. D., L. Borrás, M. E. Westgate and A. G. Cirilo. 2011. Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize. *Field Crops Res.* 120:360–369.
- Shaw, R. H. 1988. Climate requirement. In G.F. Sprague, J.W. Dudley (eds.). Corn and corn improvement. American Society of Agronomy, Madison, WI. 609–638.
- Simmons, S. R. and R. J. Jones. 1985. Contributions of Pre-Silking Assimilate to Grain Yield in Maize. *Crop Sci.* 25:1004–1006.
- Tetio-Kagho, F. and F. P. Gardner. 1988a. Responses of Maize to Plant Population Density. I. Canopy Development, Light Relationships, and Vegetative Growth. *Agron. J.* 80:930.
- Tetio-Kagho, F. and F. P. Gardner. 1988b. Responses of Maize to Plant Population Density. II. Reproductive Development, Yield, and Yield Adjustments. *Agron. J.* 80:935–940.
- Tollenaar, M. and T. B. Daynard. 1978. Dry weight, soluble sugar content, and starch content of maize kernels during the early postsilking period. *Can. J. Plant Sci.* 58:199–206.
- Tollenaar, M. and T. B. Daynard. 1982. Effect of source-sink ratio on dry matter accumulation and leaf senescence of maize. *Can. J. Plant Sci.* 62:855–860.
- Tollenaar, M. and E. A. Lee. 2011. Strategies for enhancing grain yield in maize. *Plant Breed. Rev.* Vol. 34 37–82.
- Tollenaar, M., L. M. Dwyer and D. W. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Sci.* v. 32(2)

- p. 432-438.
- Uhart, S. A. and F. H. Andrade. 1991. Source-sink relationships in maize grown in a cool-temperate area. *Agronomie* 11:863–875.
- Uhart, S. A. and F. H. Andrade. 1995. Nitrogen and Carbon Accumulation and Remobilization during Grain Filling in Maize under Different Source/Sink Ratios. *Crop Sci.* 35:183.
- Uribelarra, M., J. Cárcova, L. Borrás and M. E. Otegui. 2008. Enhanced kernel set promoted by synchronous pollination determines a tradeoff between kernel number and kernel weight in temperate maize hybrids. *Field Crops Res.* 105:172–181.
- Valentinuz, O. R. and M. Tollenaar. 2004. Vertical Profile of Leaf Senescence during the Grain-Filling Period in Older and Newer Maize Hybrids. *Crop Sci.* 44:827–834.
- Walker, G. K., M. H. Miller and M. Tollenaar. 1988. Source-sink limitations of maize growing in an outdoor hydroponic system. *Can. J. Plant Sci.* 68:947–955.
- Wardlaw, I. F. 1990. Tansley Review No. 27 The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116:341–381.
- Westgate, M. E., F. Forcella, D. C. Reicosky and J. Somsen. 1997. Rapid canopy closure for maize production in the northern US corn belt: radiation-use efficiency and grain yield. *Field Crops Res.* 49:249–258.
- White, A. C., A. Rogers, M. Rees and C. P. Osborne. 2016. How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate. *J. Exp. Bot.* 67:31–45.
- Wilson, D. R., R. C. Muchow and C. J. Murgatroyd. 1995. Model analysis of temperature and solar radiation limitations to maize potential productivity in a cool climate. *Field Crops Res.* 43:1–18.
- Ziegler, K. E. 2000. Popcorn. In A.R. Hallauer (ed.). *Specialty Corns*, 2nd Edition. CRC Press. 199–235.