

Capítulo 4

Determinación del número de granos

Fernando Andrade
Claudia Vega
Alfredo Cirilo
María Elena Otegui

4. Determinación del número de granos

Fernando Andrade, Claudia Vega, Alfredo Cirilo y María Elena Otegui

4.1. Introducción

El rendimiento del maíz puede ser analizado en términos de sus componentes numéricos (número de granos por unidad de superficie y el peso individual del grano) y de las relaciones de estos componentes con el crecimiento del cultivo y la partición de biomasa a lo largo del ciclo. Los modelos de simulación de maíz utilizan estos conceptos para predecir el rendimiento en grano del cultivo (Boote et al., 2013; Brown et al., 2014; Hoogenboom et al., 2019). Para la mayoría de condiciones ambientales y de manejo, la variación en el rendimiento del maíz se explica en gran medida por la variación en el número de granos por unidad de superficie (Cerrudo et al., 2020; Cirilo y Andrade, 1994; Chapman y Edmeades, 1999; D'Andrea et al., 2013; Otegui, 1995; Otegui y Andrade, 2000). El peso del grano individual contribuye menos a la variación del rendimiento ya que es, en general, más estable que el número de granos en la mayoría de las condiciones de crecimiento (Borrás y Gambín, 2010; Borrás et al., 2004) y tiene escasa plasticidad para compensar potenciales pérdidas en el número de estructuras reproductivas (Cerrudo et al., 2013; Charles-Edwards y Beech, 1984; Egli, 2019a; Gambín y Borrás, 2010; Sadras y Denison, 2009).

El aumento en el rendimiento de los híbridos debido a la mejora genética a través del tiempo se atribuye principalmente a incrementos en el número de granos fijados por unidad de área resultantes de una mayor habilidad de los cultivos para tolerar los estreses abióticos y las mayores densidades poblacionales y utilizar con mayor eficiencia el nitrógeno disponible (DeBruin et al., 2017; Di Matteo et al., 2016; Duvick, 2005; Echarte y Tollenaar, 2004; Egli, 2015; Haegele et al., 2013; Mueller et al., 2019b).

Comprender los procesos ecofisiológicos que regulan el número de estructuras reproductivas es fundamental para maximizar el rendimiento del maíz en un determinado ambiente mediante la optimización del manejo del cultivo. Asimismo, dicho conocimiento sienta bases que pueden contribuir al modelado del funcionamiento de los cultivos, el fenotipado y la mejora genética (Campos et al., 2004; Messina et al., 2019; Otegui et al., 2015).

En las próximas secciones se discuten, para el cultivo de maíz, los momentos críticos para la determinación del número de granos y los factores determinantes de este componente del rendimiento.

4.2. Momentos críticos para la determinación del número de granos

En los cultivos, el número de granos (NG) se determina a través de una secuencia de etapas que incluye la transición de los meristemas desde una función vegetativa a reproductiva, la morfogénesis, desarrollo y crecimiento de estructuras reproductivas (e.g. espigas y flores en maíz), la polinización y el crecimiento inicial del embrión. La importancia relativa de cada una de estas fases en la determinación del número de semillas depende de la especie. El número de flores generalmente excede la capacidad del cultivo para producir semillas (Egli, 2005; Goldsworthy y Fisher, 1984). En línea con este concepto, el principal determinante del número de granos fijados en maíz es la supervivencia de estructuras reproductivas (flores y embriones) y no la cantidad de flores desarrolladas (Cárcova et al., 2000; Cirilo y Andrade, 1994; Monneveux et al., 2005; Otegui y Bonhomme, 1998; Uhart y Andrade, 1995b). Solo cultivares con baja plasticidad reproductiva (e.g. no prolíficos o sin macollos fértiles) sembrados con bajas densidades poblacionales son una excepción a esta afirmación. La extensión del aborto de estructuras reproductivas reflejaría, de manera inversa, la capacidad general de un cultivo en un ambiente para soportar una determinada demanda de destinos reproductivos (Egli, 2019a; b).

De modo que, en este cultivo, cobran crucial importancia los factores y mecanismos involucrados en el aborto de estructuras reproductivas, proceso que ocurre hasta aproximadamente el fin de la fase lag o etapa inicial del crecimiento rápido del grano. Tal como es típico de especies de hábito de crecimiento determinado, este momento en el desarrollo del cultivo se conoce como período crítico para la determinación del número de granos (PC) ya que, durante el mismo, la fijación de estructuras reproductivas es más sensible a las limitaciones ambientales. El PC dura alrededor de cuatro semanas centrado en la floración (Figura 4.1; Aluko y Fischer, 1988; Cerrudo et al., 2013; Fischer y Palmer, 1984; Hall et al., 1981; Kiniry y Ritchie; Shen et al., 2020; Tollenaar y Daynard, 1978a). Estudios recientes con híbridos en Argentina muestran que el PC se extiende durante ≈ 450 °Cd, entre 200 °Cd antes a 200-250 °Cd después de la floración femenina (Cerrudo et al., 2013; Otegui y Andrade, 2000). Esta ventana de tiempo térmico usualmente corresponde a $\approx 30-40$ d para maíces sembrados en fechas tempranas en regiones templadas y es coincidente con el período en que la prolificidad (espigas por planta) y el NG por espiga son más sensibles a estreses. A pesar del temprano comienzo de diferenciación de flores en yemas axilares (alrededor de V7-8; Jacobs y Pearson, 1991; Otegui y Melón, 1997; Capítulo 2), el crecimiento activo de la espiga superior ocurre en una relativamente estrecha ventana de tiempo entre 200 °Cd antes y 100°C después de la floración femenina (temperatura base = 8°C) (Figura 4.2b; Otegui y Bonhomme, 1998), característica que aparentemente se mantiene a través de híbridos y condiciones de crecimiento. Resultados similares se obtuvieron para maíces tropicales (Fischer y Palmer, 1984) y estudios recientes confirman que la elongación de espigas y la fase lag finalizan alrededor de 300°Cd y entre 344-426 °Cd (dependiendo del genotipo) desde su iniciación, respectivamente (Mueller et al., 2019a). Durante el período crítico cuando ocurre el crecimiento activo de la espiga (Figura 4.2b), otros procesos

como la emisión de estigmas, la liberación de polen, la fertilización de las flores y la división celular en el endosperma de los granos (fase lag del llenado de un grano; Johnson y Tanner, 1972) también son sensibles al estrés ambiental. Se conoce que, durante la primera mitad del período crítico, previa a la aparición de los estigmas, se define el número de espigas por planta capaces de fijar granos (Cárcova et al., 2000; Harris et al., 1976; Motto y Moll, 1983), mientras que en la segunda mitad se determina el número de granos fijados por espiga (Cantarero et al., 1999; Cárcova y Otegui, 2007; Paponov et al., 2020) y el peso potencial del grano (Borrás y Gambín, 2010).

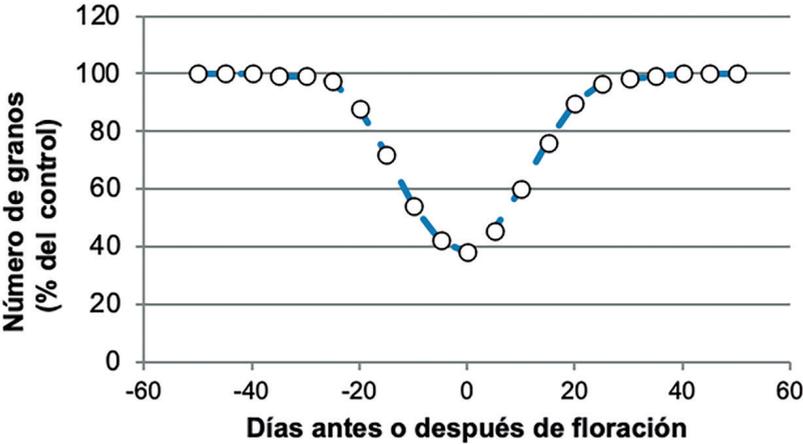


Figura 4.1: Número de granos fijados por unidad de superficie en respuesta a periodos cortos de estrés (6 a 15 días) aplicados en diferentes momentos del ciclo del cultivo de maíz. El cero corresponde a la floración (aparición de estigmas) y los periodos de estrés están centrados en el momento indicado. Datos expresados como porcentaje del control no estresado. Basado en datos de (Andrade et al., 2002; Cerrudo et al., 2013; Fischer y Palmer, 1984).

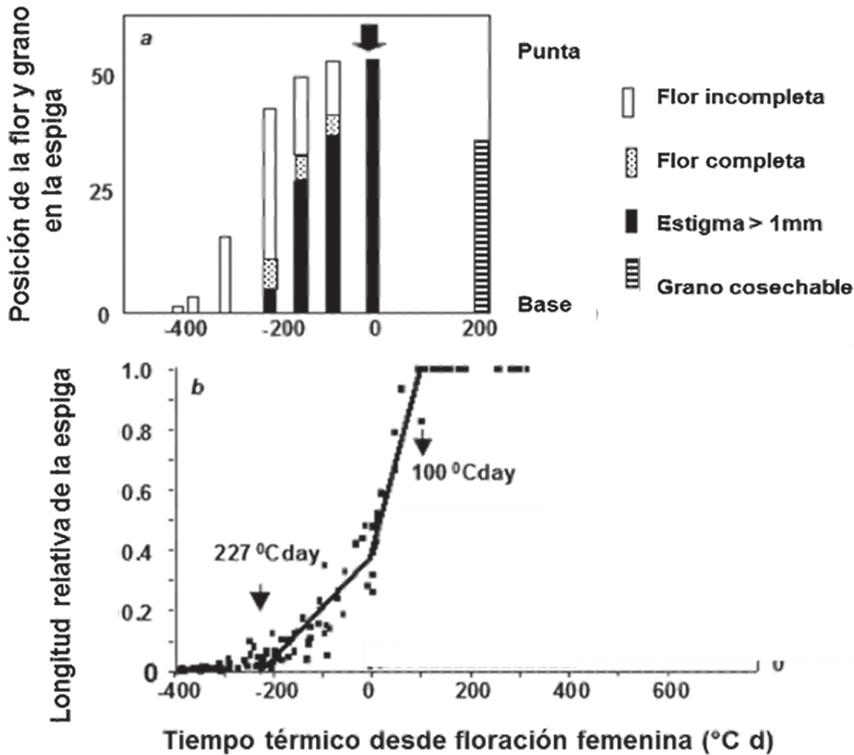


Figura 4.2: a) Evolución del desarrollo floral en la espiga apical y número final de granos de un híbrido de maíz sembrado con una densidad de 9 plantas m^{-2} . La flecha negra indica la fecha de floración femenina de la espiga superior (Otegui, 1997). b) Elongación relativa de la espiga de 7 híbridos de maíz creciendo en condiciones ambientales contrastantes (Otegui y Bonhomme, 1998).

En condiciones normales de crecimiento (e.g. densidades en el rango óptimo, sin estreses acentuados) las variaciones en el NG no serían atribuibles a los efectos del ambiente sobre la diferenciación de estructuras en la espiga (primordios de flores) y la mayoría de las flores en la espiga apical alcanza un estado de desarrollo completo al momento de *silking* (Figura 4.2a); (Liu et al., 2020; Otegui, 1997). Por otro lado, el número de flores es escasamente afectado por estreses abióticos (Debruin et al., 2018; Otegui y Melón, 1997; Uhart y Andrade, 1995b; Zhang et al., 2018), aunque recientemente se demostró que el estrés hídrico severo en etapas tempranas alrededor de V7-V9 puede disminuir la tasa de elongación de la espiga y el número de flores (Gonzalez et al., 2019). Sin embargo, el NG fijados es inferior al número de flores diferenciadas, considerando tanto la espiga apical como la subapical, debido al aborto de flores y, principalmente, de granos fecundados. El NG logrados resulta

menor que el número de estigmas expuestos al polen y de ovarios fertilizados (Figura 4.2a), poniendo en evidencia que en esta especie el aborto de granos es la principal causa de las diferencias observadas entre el rendimiento real y el potencial (Cirilo y Andrade, 1994; Lemcoff y Loomis, 1994; Otegui y Melón, 1997; Shen et al., 2018; Yan et al., 2018).

Actualmente se considera que limitaciones en el flujo de asimilados hacia la espiga debidas a una inadecuada fuente fotosintética durante el PC limitan la fijación de granos (Andrade et al., 2000; Kiniry y Ritchie, 1985; Tollenaar, 1977). La ocurrencia de estrés en esta etapa usualmente induce amplias reducciones en el número de granos fijados por unidad de superficie (Cerrudo et al., 2013; Liu et al., 2020; Otegui et al., 1995; Ruan et al., 2012). Por lo tanto, el entendimiento de los mecanismos subyacentes al aborto de estructuras reproductivas frente al estrés es esencial para el mejoramiento genético y el manejo del cultivo.

La supervivencia de los embriones jóvenes depende en gran medida de la fotosíntesis actual que asegura un flujo continuo de asimilados desde los tejidos maternos a los de la semilla (Boyle et al., 1991; Cagnola et al., 2021; Edmeades y Daynard, 1979; Schussler y Westgate, 1994; Shen et al., 2020; Stockman et al., 1983; Zinselmeier y Westgate, 2000). En experimentos de estrés hídrico severo en maíz se demostró que la disminución de la fotosíntesis y del flujo de asimilados hacia los ovarios inhibió el metabolismo de las invertasas que procesan la sacarosa desde los tejidos de la planta madre (McLaughlin y Boyer, 2004b; Zinselmeier y Westgate, 2000). Dicha alteración del metabolismo condujo al agotamiento de las reservas de almidón en los ovarios jóvenes, su senescencia irreversible y el aborto de los cigotos (Liu et al., 2020; Shen et al., 2018). Agregados de azúcares mediante la infusión en tallos en plantas sometidas a estrés hídrico redujeron marcada (Boyle et al., 1991) o parcialmente (Ma et al., 1994; Zinselmeier y Westgate, 2000) el aborto de granos dependiendo del momento y duración de la aplicación (Boyer y Westgate, 2004). Estudios subsecuentes en los que se estudió el impacto de estreses sobre la fijación de granos en maíz no apoyan completamente la hipótesis de privación de asimilados como única causa del aborto de granos (Setter et al., 2001; Setter y Parra, 2010), particularmente bajo déficits hídricos moderados (Cagnola et al., 2018; Oury et al., 2016) o nitrogenado. Por ejemplo, la infusión de azúcares no mejoró el crecimiento de espigas en plantas cultivadas en condiciones limitantes de N (Peng et al., 2013). Por otro lado, varias hormonas reguladoras del crecimiento podrían estar involucrados en el desarrollo y/o en el aborto del embrión durante las primeras etapas del desarrollo, es decir la fase lag de crecimiento del grano en la que predomina el proceso de división celular (Jones y Setter, 2000; Shen et al., 2020). Altas temperaturas reducen los niveles de citoquinina; déficits hídricos aumentan la concentración de ácido abscísico; y otros estreses incrementan los niveles de etileno (Jones y Setter, 2000; Landi et al., 2001; Shen et al., 2020). Varios estudios proponen que la sacarosa también tiene un rol importante como señal (Bihmidine et al., 2013; Koch, 1996; Wang y Ruan, 2013). Es probable, entonces, que los complejos sistemas de señalización entre azúcares, hormonas y sistemas enzimáticos regulen la fijación de granos en respuesta al sensado del ambiente durante etapas

críticas (Habben et al., 2014; McLaughlin y Boyer, 2004a; b; Ning et al., 2021; Ruan et al., 2010; Saini y Westgate, 1999; Setter y Parra, 2010).

Más allá de evidencias de procesos que controlan el aborto de estructuras reproductivas a nivel molecular y enzimático, la estrecha relación positiva establecida entre granos por unidad de superficie y tasa de crecimiento del cultivo durante la etapa crítica alrededor de la floración (Andrade et al., 1999; Figura 4.3) apoya la importancia de optimizar la condición del cultivo en esta importante fase. Una gran cantidad de investigaciones que utilizan variables que describen el estado fisiológico de los cultivos, las plantas o sus órganos en esos períodos críticos respaldan esta relación (Andrade et al., 2000; Andrade et al., 1993; Andrade et al., 1999; Cantarero et al., 1999; Cerrudo et al., 2013; Edmeades y Daynard, 1979; Egli, 2019a; Kiniry y Knievel, 1995; Uhart y Andrade, 1995a).

4.3. Factores ecofisiológicos determinantes del número de granos

En esta sección se describen los factores ecofisiológicos determinantes del componente número de granos durante la etapa crítica. Estos incluyen la tasa de crecimiento del cultivo, la partición de materia seca a estructuras reproductivas, la duración de dicha etapa crítica, y el factor de fertilidad definido como la cantidad de granos fijados por unidad de biomasa particionada a estructuras reproductivas.

4.3.1. Número de granos en función del crecimiento y de la partición de materia seca

La capacidad de un cultivo para fijar granos está relacionada con su estado fisiológico en la etapa crítica alrededor de la floración. El estado fisiológico del cultivo durante dicho período crítico de fijación de granos se puede caracterizar por medio de su tasa de crecimiento. La evidencia empírica demuestra una asociación positiva entre el número de granos fijados y la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) en dicho periodo (Figura 4.3). Esta relación es afectada por el genotipo, el medio ambiente y su interacción (Cerrudo et al., 2020; D'Andrea et al., 2008; Paponov et al., 2005; Severini et al., 2011). A su vez, la tasa de crecimiento del cultivo es función de la radiación incidente (Rinc), de la eficiencia de interceptación de dicha radiación (ei) y de la eficiencia de conversión de radiación interceptada en biomasa (ec) (Capítulo 4). Así, un elevado número de granos fijados se logra si el cultivo florece en momentos con altas radiaciones incidentes, si alcanzó el índice de área foliar crítico (IAFc) antes de la floración, y si presenta alta ec.

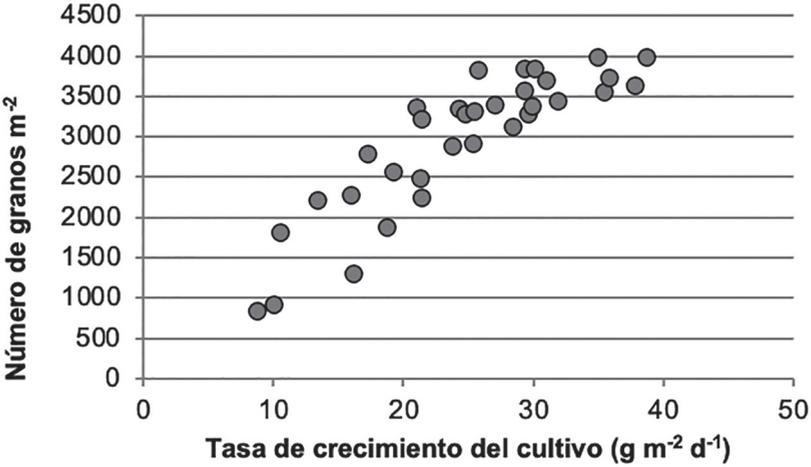


Figura 4.3: Relación entre el número de granos logrados por unidad de superficie y la tasa de crecimiento del cultivo de maíz en floración (+/- 15 días) para cultivos de maíz ante situaciones de disponibilidad hídrica, nutricional o radiativa variable. Los errores estándar oscilaron entre 95 y 165 granos m⁻² para la variable dependiente y entre 1,13 y 1,58 g m⁻² día⁻¹ para la variable independiente. Datos tomados de Andrade et al. (1996).

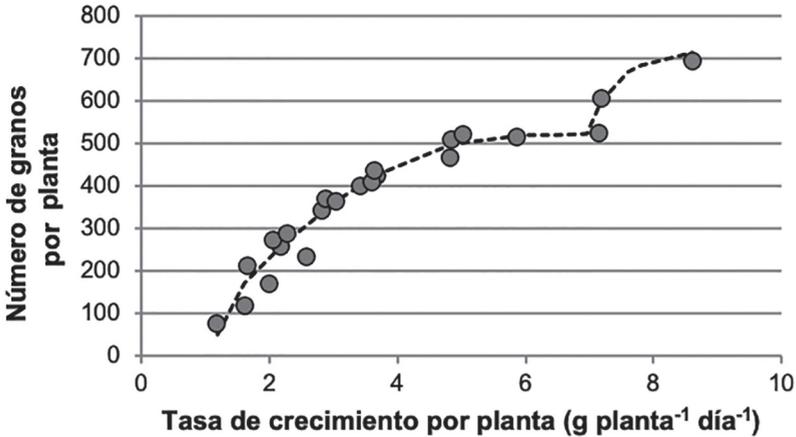


Figura 4.4: Relación entre el número de granos por planta y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo crítico para la determinación del número de granos. Datos de un híbrido de maíz sembrado entre 2 y 15 plantas m⁻² y conducido bajo riego y fertilización. Las dos funciones hiperbólicas corresponden a la primera y segunda espiga. Adaptado de Andrade et al. (1996).

Más importante que la asimilación total es la cantidad de asimilados asignados a la espiga en desarrollo (proceso generalmente denominado como partición reproductiva). Múltiples factores regulan la partición de asimilados hacia espigas, incluyendo los relacionados al genotipo (D'Andrea et al., 2013; Galizia et al., 2020; Mueller et al., 2019a), al estado hídrico, nutricional y térmico del cultivo (Caviglia y Melchiori, 2011; Hall et al., 1981; Paponov et al., 2005; Rattalino Edreira y Otegui, 2013; Uhart y Andrade, 1995a), y al tamaño de los individuos dentro del cultivo (Boomsma et al., 2009; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018; Caviglia y Melchiori, 2011; Vega et al., 2001a). Otros aspectos, como la competencia por asimilados entre estructuras de una misma planta (i.e. entre panoja, tallo y espiga) pueden disminuir la partición reproductiva en situaciones de estrés. Así, algunos estudios demuestran que la reducción de la competencia intraplanta sobre la espiga debida a la menor dominancia apical por acción del despanojado, por panojas de menor tamaño, por el uso de materiales machoestériles, o por disminución del crecimiento del tallo (superior) en prefloración y floración producen mayor número de granos fijados (Duvick et al., 2003; Fischer y Palmer, 1984; Frugone, 1994; Paterniani, 1981; Poey et al., 1977; Uhart et al., 1995; Weingartner et al., 2002). Estos efectos positivos serían más acentuados en condiciones de estrés ambiental (Gao et al., 2020) o alta densidad (Sangoi et al., 2002). En ciertos estudios, sin embargo, la reducción de la dominancia apical mejoró la partición reproductiva pero no condujo a un mayor rendimiento (Uribelarrea et al., 2008).

La consideración a nivel del individuo posibilita un mejor análisis de la partición a estructuras reproductivas durante el periodo crítico. La relación entre el número de granos fijados por planta (NGP) y la tasa de crecimiento de la planta durante el periodo crítico de fijación del número de granos (TCPc) varía entre genotipos de acuerdo a su plasticidad reproductiva y a su tolerancia a baja disponibilidad de recursos por planta (Figura 4.4). Tollenaar et al. (1992) fueron los primeros en utilizar este tipo de relación para comparar híbridos de maíz liberados en diferentes épocas detectando que las espigas pueden fijar granos solo cuando la planta promedio supera un mínimo de crecimiento, y que híbridos modernos tienen mayor capacidad de crecimiento y mayor prolificidad. Estudios posteriores desarrollaron una aproximación alométrica para estimar de manera no destructiva la TCPc en plantas individuales creciendo con distinto grado de competencia intraespecífica debida a la densidad poblacional (Andrade et al., 1999; Vega et al., 2000). Dicha técnica incrementó marcadamente la capacidad de fenotipado de estas relaciones a campo (Otegui et al., 2015) en cultivos sometidos a distintos manejos y condiciones ambientales (D'Andrea et al., 2009; Echarte et al., 2006; Laserna et al., 2019; Pagano et al., 2007; Rotili et al., 2021a). Asimismo, la relación NGP-TCPc ha sido utilizada para la evaluación de la heterosis del rendimiento bajo distintas condiciones de crecimiento (Echarte et al., 2006; Galizia et al., 2020; Liu y Tollenaar, 2009) y para explicar los mecanismos relacionados con la superioridad de los genotipos modernos sobre los antiguos (Echarte et al., 2004).

La mayoría de los reportes proponen una función de respuesta del NGP a la TCPc de tipo hiperbólica. En ella, se observa un umbral de crecimiento por debajo

del cual la planta no fija granos (individuos estériles), una zona de respuesta decreciente (hasta hacerse nula) de la granazón a incrementos en la tasa de crecimiento de planta y, finalmente, otro umbral a altos valores de TCPc por encima del cual una planta individual puede fijar una segunda espiga con granos (Figura 4.4). Si bien este tipo de respuesta es característico de la especie, se ha encontrado variabilidad genotípica en los parámetros que determinan la forma de la función (Cerrudo et al., 2020; Echarte et al., 2004; Luque et al., 2006; Tollenaar et al., 1992). La relación es consistente aún para diversas situaciones de densidad de siembra, disponibilidad de agua, radiación o régimen térmico que afectan la tasa de crecimiento de la planta (Andrade et al., 2002; Andrade et al., 1999; Cantarero et al., 1999; Nagore et al., 2017; Otegui y Andrade, 2000), aunque se ha encontrado importante variabilidad genotípica en la respuesta ante estrés nitrogenado (D'Andrea et al., 2008; D'Andrea et al., 2006).

Cuando la TCPc se acerca al valor umbral inferior, el número de granos por individuo es sumamente variable e inestable (Vega et al., 2001b) lo cual se refleja a nivel de la pendiente inicial del modelo hiperbólico (Figura 4.4). Reducciones en la partición de biomasa a estructuras reproductivas pueden explicar esta disminución abrupta en la fijación de granos al acercarse la TCPc a dicho umbral (Vega et al., 2001a). El maíz muestra un mayor umbral de TCPc para la fijación de granos (aprox. 1 g d^{-1}) en comparación con otras especies como la soja y el girasol (Fru-gone, 1994; Vega et al., 2001b). Esta alta sensibilidad de la espiga a condiciones de estrés reflejaría su relegamiento dentro de la planta por dominancia apical, que afecta la partición de biomasa hacia estructuras reproductivas alrededor de la floración (Paterniani, 1981). Los híbridos nuevos y más tolerantes al estrés exhiben una mayor partición de biomasa a estructuras reproductivas, mayor fijación de granos con bajas TCPc y menores umbrales de TCPc para la producción de granos que los híbridos más viejos y menos tolerantes al estrés (Ciancio et al., 2016; Echarte et al., 2004; Echarte et al., 2000).

En esta especie, la restricción en morfogénesis reproductiva i.e., techos impuestos por el número de flores por espiga (Otegui, 1997; Otegui y Melón, 1997) explica la relación hiperbólica/curvilínea entre NGP y TCPc con tendencia a plateau (Edmeades y Daynard, 1979; Vega et al., 2001a); (Figura 4.4). Por lo tanto, la eficiencia de la planta para fijar granos en la espiga apical disminuye a medida que se incrementa la TCPc, especialmente en genotipos de baja plasticidad reproductiva (e.g. bajo número de flores; Echarte et al., 2004). Este efecto implica limitaciones al rendimiento por planta cuando la TCPc es alta (Doebley et al., 1997) que pueden ser atenuadas por destinos reproductivos adicionales como espigas secundarias y macollos fértiles. Estos rasgos, no obstante, están fuertemente influenciados por el genotipo, el manejo y el ambiente (Echarte et al., 2000; Otegui, 1995; Parco et al., 2020; Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021a; Rotili et al., 2021b).

En híbridos modernos, con menor umbral de esterilidad y mayor respuesta en el número de granos ante aumentos en los recursos disponibles por planta, el rendimiento de grano se vería menos afectado por variaciones en la densidad o por des-

uniformidad entre plantas (Ciancio et al., 2016; Echarte y Andrade, 2003; Echarte et al., 2000).

Utilizando la TCPc como indicador del estado fisiológico de las plantas durante el período crítico se pueden analizar los efectos del estrés ambiental (Figura 4.5) (Andrade et al., 2002; Uhart y Andrade, 1995b) sobre la determinación del número de granos. Se encontró así una relación común entre NGP y TCPc para condiciones variables de radiación, disponibilidad de nitrógeno, disponibilidad de agua y densidad de plantas. Por obtener una única relación, no se halló evidencia de la existencia de efectos directos de las deficiencias hídricas y nutricionales sobre el número de granos en maíz (Andrade et al., 2002). Estudios posteriores refuerzan estos hallazgos para deficiencias hídricas (Echarte et al., 2006), deficiencias de N (D'Andrea et al., 2008; Maltese et al., 2021; Rossini et al., 2012) y estrés por altas temperaturas (Cicchino et al., 2010).

Por todo lo expresado, la TCPc es un excelente predictor del número de granos fijados por planta en condiciones de campo ya que representa una variable descriptora de la fuente de asimilados disponibles por individuo alrededor del período crítico y contribuye a explicar la partición de materia seca a estructuras reproductivas en ese periodo. Dicha partición puede reducirse en bajas TCPc por ser la espiga una estructura relegada sujeta a dominancia, y en altas TCPc por limitaciones morfogénicas que resultan en baja plasticidad reproductiva (Figura 4.5). La robustez de la relación entre el número de granos fijados y la tasa de crecimiento ha permitido su incorporación como una función clave en los modelos de simulación del rendimiento de los cultivos (Lizaso et al., 2011; Lizaso et al., 2007).

4.3.2. Otros factores determinantes del número de granos

La duración del período crítico también afecta el número de granos fijados a través de su efecto sobre la producción acumulada de asimilados. El genotipo, las condiciones ambientales y las interacciones genotipo por ambiente regulan la duración del período crítico. Los híbridos pueden diferir en la duración de etapas críticas para determinación de NG (Mueller et al., 2019b). Por otro lado, altas temperaturas nocturnas acortan la duración de la fase crítica en días calendarios al completar el maíz más rápidamente su requerimiento térmico (Capítulo 2) y reducen, por lo tanto, la radiación interceptada acumulada durante la fase (Capítulo 3) y así, el componente número de granos (Andrade et al., 1999; Cantarero et al., 1999). Para incluir estos efectos ambientales, la TCPc de un genotipo puede expresarse por unidad de tiempo térmico. Incrementos térmicos nocturnos de similar magnitud en regiones más cálidas produjeron los mismos efectos, pero además aumentaron significativamente la respiración nocturna (Kettler et al., 2022). Estas consecuencias adicionales en zonas cálidas se explican por la relación curvilínea creciente entre temperatura y respiración de mantenimiento. Incrementos en la temperatura diurna por debajo de la óptima para crecimiento no reducen el NG pues, si bien acortan las etapas, aumentan la fotosíntesis y la TCC (Capítulo 3).

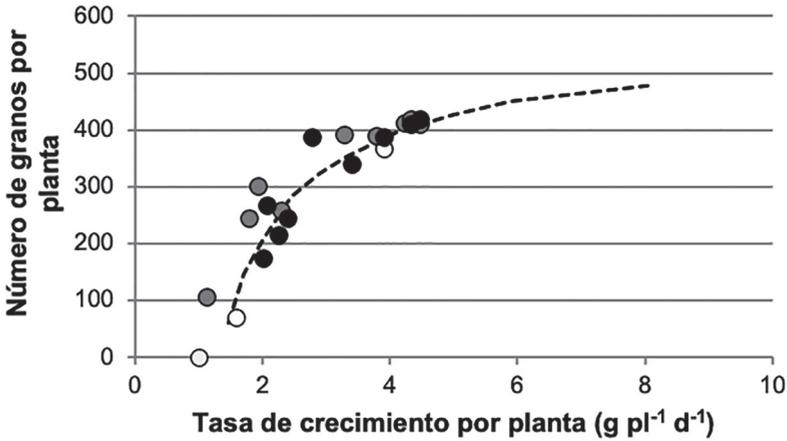


Figura 4.5: Relación entre el número de granos fijados por planta y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo crítico para la determinación del número de granos para condiciones variables de disponibilidad de nitrógeno (círculos grises), disponibilidad de agua (círculos blancos), de radiación incidente (círculos negros). Datos de experimentos realizados con un híbrido de maíz creciendo en Balcarce. El ES varió para los distintos experimentos entre 0,11 y 0,3 g pl⁻¹ d⁻¹ para la variable independiente y entre 17 y 28 granos por planta para la variable dependiente. Se incluye curva de referencia obtenida para el mismo híbrido variando densidad de plantas y radiación incidente con óptimos niveles de disponibilidad de agua y nutrientes. Similares resultados se observaron con otro híbrido (Andrade et al., 2002).

Otro factor a considerar en cuanto a la determinación del componente número de granos es el factor de fertilidad definido como la cantidad de granos fijados por unidad de biomasa asignada a espigas durante el periodo crítico de alrededor de la floración. La relación NGP/TCPc, además de considerar la partición a estructuras reproductivas, también contempla dicho factor. El factor de fertilidad es un estimador de la eficiencia reproductiva (Galizia et al., 2020; Laserna et al., 2019; Maltese et al., 2021; Vega et al., 2001a). Entre los aspectos involucrados en la eficiencia de fijación de granos, particularmente cuando existe algún grado de estrés que disminuye la TCPc, se incluyen el sincronismo entre la aparición de estigmas y fecundación de ovarios y en el desarrollo de las semillas y la competencia por asimilados entre destinos reproductivos (Bangerth, 1989; Stephenson, 1981). Señales hormonales o químicas podrían estar involucradas en los efectos de dominancia entre órganos reproductivos o entre embriones de diferente edad (Cheng y Lur, 1996; Noodén y Letham, 1993; Pinthus y Belcher, 1994; Raju et al., 1996). Las restricciones ambientales acentuarían los efectos de dominancia y competencia por asimilados entre destinos reproductivos en desarrollo (Cantagallo et al., 1997; Jacobs y Pearson, 1991; Motto y Moll, 1983).

En maíz, distintos tipos de estrés pueden acentuar la asincronía entre la antesis

(dispersión de polen) y la aparición de estigmas, etapa llamada usualmente intervalo antesis-floración femenina (ASF; Edmeades et al., 2000) (Capítulo 2). Por este motivo, el ASF es ampliamente reconocido como uno de los caracteres secundarios de selección más relevantes utilizados en la mejora genética del maíz (Bänziger et al., 2002; Bänziger y Lafitte, 1997; Bolaños y Edmeades, 1996; Campos et al., 2006; Chen et al., 2017; Jacobs y Pearson, 1991). Un mayor sincronismo en el desarrollo entre la panoja y la espiga superior (menor ASF) mejora el número de granos por unidad de superficie (Chinwuba et al., 1961; Frugone, 1994) debido a una mayor partición a estructuras reproductivas durante el PC y a un mayor factor de fertilidad. En estudios de eras de mejoramiento se demostró que el desarrollo de dichos órganos de las plantas estresadas fue más sincrónico en los cultivares de maíz modernos que en los más antiguos (Bolaños et al., 1993; Luque, 2000; Matthiess et al., 1999). En comparaciones de genotipos mejorados por tolerancia al estrés hídrico con sus testigos, no se encontraron efectos del estrés sobre la fecha de iniciación de panojas o espigas y de la floración masculina, pero sí se observaron significativos aumentos en la biomasa de espiguillas que explicaron la capacidad de las espigas para florecer más tempranamente, en coincidencia con la liberación del polen (Edmeades et al., 1993).

Una mayor sincronía en el desarrollo y emisión de estigmas de la espiga apical y la subapical contribuiría a disminuir la competencia por asimilados entre ambas estructuras reproductivas y a incrementar la prolificidad (Cárcova y Otegui, 2001; Cárcova y Otegui, 2007; Cárcova et al., 2000; Fonts Vallejo, 2000; Freier et al., 1984; Motto y Moll, 1983; Prior y Russell, 1975; Sarquís et al., 1998). La prolificidad es un carácter que confiere plasticidad reproductiva al maíz y que puede promover un mayor número de semillas por planta y por superficie cuando el cultivo es sembrado en baja densidad poblacional (Cerrudo et al., 2020; Ross et al., 2020; Rotili et al., 2021b).

A nivel de espiga, las estructuras que abortan con mayor frecuencia son las más jóvenes, ubicadas en la parte superior de la inflorescencia. Los estigmas correspondientes a las flores apicales son los últimos en emerger, por lo cual son fertilizados tardíamente e inician su crecimiento más tarde (Cárcova et al., 2003; Monneveux et al., 2005; Shen et al., 2018; Tollenaar y Daynard, 1978b). El aborto de granos en posiciones apicales de la espiga estaría relacionado con una situación de competencia desfavorable por asimilados con respecto a los granos del resto de la espiga (Egli, 2019b; Ogiwara et al., 1997). Una fecundación más sincrónica de la espiga posibilita que los ovarios de los estigmas apicales alcancen un crecimiento competitivo respecto del resto y puedan ser fijados, incrementando el factor de fertilidad y el número de granos por planta (Cárcova y Otegui, 2007; Cárcova et al., 2000). Por consiguiente, la dinámica de emisión de estigmas que determina su oportunidad de polinización y de fecundación contribuye a explicar las variaciones en el número de granos fijados entre genotipos para un dado ambiente (Uribelarrea et al., 2002). En estudios del efecto de la mejora genética sobre la generación del número de granos, se ha reportado que los genotipos modernos presentan mejor sincronía en la emisión de estigmas (Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018), aunque dicho efecto sería

resultante de una mejor partición de asimilados hacia la espiga durante el PC.

Nuevos estudios indican que las relaciones competitivas por asimilados entre granos ocurrirían durante tres a cinco días desde el inicio de la fecundación (Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018; Rossini et al., 2020; Shen et al., 2018) en línea con estudios previos que mostraron que la máxima interferencia entre ovarios fertilizados temprana o tardíamente ocurría en un período menor a cuatro días (Cárcova y Otegui, 2007). Actualmente, los nuevos modelos matemáticos para predecir la determinación del número de granos integran los conceptos de la sincronía y dinámica de la floración, la emisión de estigmas y la sincronía en la fecundación (Egli, 2019b; Lizaso et al., 2007; Messina et al., 2019).

4.4 Conclusiones

Para la mayoría de condiciones ambientales y de manejo, la variación en el rendimiento del maíz se explica en gran medida por la variación en el número de granos por unidad de superficie. El principal determinante del número de granos fijados en maíz es la supervivencia de estructuras reproductivas y no la cantidad de flores desarrolladas. El número de granos fijados por el maíz se asocia positivamente con la tasa de crecimiento del cultivo, la partición de biomasa a estructuras reproductivas y el factor de fertilidad durante el período crítico de alrededor de la floración, y con la duración de dicho periodo. Dicho periodo se extiende, generalmente, entre 200 °Cd antes a 200-250 °Cd después de la floración femenina. Esta ventana de tiempo térmico usualmente corresponde a \approx 30-40 días centrados en floración para maíces sembrados en fechas tempranas en regiones templadas.

4.5. Principales conceptos prácticos

- El período alrededor de la floración es crítico para la determinación del número de granos por unidad de superficie.
- El cultivo de maíz debe ser manejado de forma tal que alcance en esta etapa un estado fisiológico óptimo, es decir, alta tasa de crecimiento, elevada partición de biomasa a estructuras reproductivas, alto factor de fertilidad y prolongada duración.
- Un elevado número de granos fijados se logra si el cultivo florece en momentos con alta radiación solar incidente y elevada amplitud térmica, si alcanzó el IAF crítico antes de la floración y si presenta elevadas ec.
- Una adecuada partición de asimilados hacia las estructuras reproductivas se logra evitando tanto bajos valores de TCPc que resultan en aborto de estructuras reproductivas, como altos valores de TCPc que resultan en limitaciones morfogénicas al número de estructuras reproductivas.

4.6. Referencias

- Aluko G.K. y K.S. Fischer. 1988. The effect of changes of assimilate supply around flowering on grain sink size and yield of maize (*Zea mays L.*) cultivars of tropical and temperate adaptation. *Australian Journal of Agricultural Research* 39: 153-161.
- Andrade F.H. y A.G. Cirilo. Relationship between kernel number and plant growth rate in maize: nitrogen and water deficiencies. En: *Proc. International Workshop on Physiological Bases for Maize Improvement*, p. 63-69. Buenos Aires.
- Andrade F.H., A.G. Cirilo, S.A. Uhart y M.E. Otegui. 1996. *Ecofisiología del cultivo de Maíz*. 1st ed. INTA FCA-UNMdP, Editorial La Barrosa, Dekalb Press, Balcarce, Argentina. 292p.
- Andrade F.H., L. Echarte, R. Rizzalli, A. Della Maggiora y M. Casanovas. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science* 42: 1173-1179.
- Andrade F.H., M.E. Otegui y C. Vega. 2000. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize. *Agronomy Journal* 92: 92-97.
- Andrade F.H., S.A. Uhart y M.I. Frugone. 1993. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize: shade versus plant density effects. *Crop Science* 33: 482-485.
- Andrade F.H., C. Vega, S. Uhart, A. Cirilo, M. Cantarero y O. Valentinuz. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39: 453-459.
- Bangerth F. 1989. Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiology Plantarum* 76: 608-614.
- Bänziger M., G.O. Edmeades y H.R. Lafitte. 2002. Physiological mechanisms contributing to the increased N stress tolerance of tropical maize selected for drought tolerance. *Field Crops Research* 75: 223-233.
- Bänziger M. y H.R. Lafitte. 1997. Efficiency of secondary traits for improving maize for low-nitrogen target environments. *Crop Science* 37: 1110-1117.
- Bihmidine S., C.T. Hunter III, C.E. Johns, K.E. Koch y D.M. Braun. 2013. Regulation of assimilate import into sink organs: Update on molecular drivers of sink strength. *Frontiers in Plant Science* 4: 177 (171-115).
- Bolaños J. y G.O. Edmeades. 1996. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize. *Field Crops Research* 48: 65-80.
- Bolaños J., G.O. Edmeades y L. Martinez. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. III. Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits. *Field Crops Research* 31: 269-286.
- Boomsma C.R., J.B. Santini, M. Tollenaar y T.J. Vyn. 2009. Maize Morphophysiological Responses to Intense Crowding and Low Nitrogen Availability: An Analysis and Review. *Agronomy Journal* 101: 1426-1452.
- Boote K.J., J.W. Jones, J.W. White, S. Asseng y J.I. Lizaso. 2013. Putting mechanisms into crop production models. *Plant, Cell and Environment* 36: 1658-1672.
- Borrás L. y B.L. Gambín. 2010. Trait dissection of maize kernel weight: Towards integrating hierarchical scales using a plant growth approach. *Field Crops Research* 118: 1-12.
- Borrás L., G.A. Slafer y M.E. Otegui. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86: 131-146.
- Borrás L. y L.N. Vitantonio-Mazzini. 2018. Maize reproductive development and kernel set under limited plant growth environments. *Journal of Experimental Botany* 69: 3235-3243.
- Boyer J.S. y M.E. Westgate. 2004. Grain yields with limited water. *Journal of Experimental Botany* 55: 2385-2394.
- Boyle M.G., J.S. Boyer y P.W. Morgan. 1991. Stem Infusion of Liquid Culture Medium Pre-

- vents Reproductive Failure of Maize at Low Water Potential. *Crop Science* 31: crops-1991.0011183X003100050033x.
- Brown H.E., N.I. Huth, D.P. Holzworth, E.I. Teixeira, R.F. Zyskowski, J.N.G. Hargreaves y D.J. Moot. 2014. Plant Modelling Framework: Software for building and running crop models on the APSIM platform. *Environmental Modelling & Software* 62: 385-398.
- Cagnola J.I., G.J. Dumont de Chassart, S.E. Ibarra, C. Chimenti, M.M. Ricardi, B. Delzer, H. Ghiglione, T. Zhu, M.E. Otegui, J.M. Estevez y J.J. Casal. 2018. Reduced expression of selected FASCICLIN-LIKE ARABINOGALACTAN PROTEIN genes associates with the abortion of kernels in field crops of *Zea mays* (maize) and of *Arabidopsis* seeds. *Plant, Cell & Environment* 41: 661-674.
- Cagnola J.I., M. Parco, D.H. Rotili, E.L. Ploschuk, F. Curin, J.I. Amas, S.F. Luque, G.A. Maddonni, M.E. Otegui y J.J. Casal. 2021. Artificial selection for grain yield has increased net CO₂ exchange of the ear leaf in maize crops. *Journal of Experimental Botany* 72: 3902-3913.
- Campos H., M. Cooper, G.O. Edmeades, C. Löffler, J.R. Schussler y M. Ibañez. 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.
- Campos H., M. Cooper, J.E. Habben, G.O. Edmeades y J.R. Schussler. 2004. Improving drought tolerance in maize: A view from industry. *Field Crops Research* 90: 19-34.
- Cantagallo J.E., C.A. Chimenti y A.J. Hall. 1997. Crop physiology and metabolism: Number of seeds per unit area in sunflower correlates well with a photothermal quotient. *Crop Science* 37: 1780-1786.
- Cantarero M.G., A.G. Cirilo y F.H. Andrade. 1999. Night temperature at silking affects kernel set in maize. *Crop Science* 39: 703-710.
- Cárcova J., B. Andrieu y M.E. Otegui. 2003. Silk Elongation in Maize: Relationship with Flower Development and Pollination. *Crop Sci* 43: 914-920.
- Cárcova J. y M.E. Otegui. 2001. Ear Temperature and Pollination Timing Effects on Maize Kernel Set. *Crop Science* 41: 1809-1815.
- Cárcova J. y M.E. Otegui. 2007. Ovary Growth and Maize Kernel Set. *Crop Science* 47: 1104-1110.
- Cárcova J., M. Uribelarrea, L. Borrás, M.E. Otegui y M.E. Westgate. 2000. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize. *Crop Science* 40: 1056-1061.
- Caviglia O.P. y R.J.M. Melchiori. 2011. Contribution of contrasting plant hierarchies to the response to N fertilizer in maize. *Field Crops Research* 122: 131-139.
- Cerrudo A., J. Di Matteo, E. Fernandez, M. Robles, L.O. Pico y F.H. Andrade. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science* 64: 580-587.
- Cerrudo D., M. Hernández, M. Tollenaar, C.R.C. Vega y L. Echarte. 2020. Kernel number response to plant density in tropical, temperate, and tropical × temperate maize hybrids. *Crop Science* 60: 381-390.
- Ciancio N., M. Parco, S.J.P. Incognito y G.A. Maddonni. 2016. Kernel setting at the apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *Field Crops Research* 191: 101-110.
- Cicchino M., J.I. Rattalino Edreira, M. Uribelarrea y M.E. Otegui. 2010. Heat stress in field-grown maize: Response of physiological determinants of grain yield. *Crop Science* 50: 1438-1448.
- Cirilo A.G. y F.H. Andrade. 1994. Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Science* 34: 1044-1046.
- Chapman S.C. y G.O. Edmeades. 1999. Selection improves drought tolerance in tropical

- maize populations. II. Direct and correlated responses among secondary traits. *Crop Science* 39: 1315-1324.
- Charles-edwards D.A. y D.F. Beech. 1984. On the ordered development of plants 3. Branching by the grain legume *Cyamopsis tetragonoloba*(Guar). *Annals of Botany* 54: 673-679.
- Chen K., J.J. Camberato y T.J. Vyn. 2017. Maize grain yield and kernel component relationships to morphophysiological traits in commercial hybrids separated by four decades. *Crop Science* 57: 1641-1657.
- Cheng C.Y. y H.S. Lur. 1996. Ethylene may be involved in abortion of the maize caryopsis. *Physiology Plantarum* 98: 245-252.
- Chinwuba P.M., C.O. Grogan y M.S. Zuber. 1961. Interactions of detasseling, sterility and spacing on yield of maize hybrids. *Crop Science* 24: 1141-1145.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui y A.G. Cirilo. 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *Field Crops Research* 105: 228-239.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G. Eyhéabide. 2006. Genotypic variability in morphological and physiological traits among maize inbred lines - Nitrogen responses. *Crop Science* 46: 1266-1276.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G.H. Eyhéabide. 2009. Ecophysiological traits in maize hybrids and their parental inbred lines: Phenotyping of responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Research* 114: 147-158.
- D'Andrea K.E., M.E. Otegui, A.G. Cirilo y G.H. Eyhéabide. 2013. Parent-progeny relationships between maize inbreds and hybrids: Analysis of grain yield and its determinants for contrasting soil nitrogen conditions. *Crop Science* 53: 2147-2161.
- Debruin J.L., B. Hemphill y J.R. Schussler. 2018. Silk development and kernel set in maize as related to nitrogen stress. *Crop Science* 58: 2581-2592.
- DeBruin J.L., J.R. Schussler, H. Mo y M. Cooper. 2017. Grain yield and nitrogen accumulation in maize hybrids released during 1934 to 2013 in the US Midwest. *Crop Science* 57: 1431-1446.
- Di Matteo J.A., J.M. Ferreyra, A.A. Cerrudo, L. Echarte y F.H. Andrade. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Research* 197: 107-116.
- Doebley J., A. Stec y L. Hubbard. 1997. The evolution of apical dominance in maize. *Nature* 386: 485-488.
- Duvick D.N. 2005. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica* 50: 193-202.
- Duvick D.N., J.S.C. Smith y M. Cooper. 2003. Long-Term Selection in a Commercial Hybrid Maize Breeding Program. In: J. Janick (Ed) *Plant Breeding Reviews*. John Wiley & Sons. p. 109-151.
- Echarte L. y F.H. Andrade. 2003. Harvest index stability of Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 82: 1-12.
- Echarte L., F.H. Andrade, V.O. Sadras y P. Abbate. 2006. Kernel weight and its response to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Research* 96: 307-312.
- Echarte L., F.H. Andrade, C.R.C. Vega y M. Tollenaar. 2004. Kernel number determination in argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* 44: 1654-1661
- Echarte L., S. Luque, F.H. Andrade, V.O. Sadras, A. Cirilo, M.E. Otegui y C.R.C. Vega. 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993. *Field Crops Research* 68: 1-8.
- Echarte L. y M. Tollenaar. Kernel set in a maize hybrid and its two parental inbred lines exposed to water stress. En: *Proc. 4th International Crop Science Congress*, p. xx:xx.

- Brisbane, AU.
- Edmeades G.O., J. Bolanos, A. Elings, J.M. Ribaut, M. Banziger y M.E. Westgate. 2000. The role and regulation of the anthesis-silking interval in maize. *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. Wiley. p. 43-73.
- Edmeades G.O., J. Bolaños, M. Hernández y S. Bello. 1993. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population. *Crop Science* 33: 1029-1035.
- Edmeades G.O. y T.B. Daynard. 1979. The relationship between final yield and photosynthesis at flowering in individual maize plants. *Canadian Journal of Plant Sciences* 59: 585-601.
- Egli D.B. 2005. Flowering, pod set and reproductive success in soya bean. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191: 283-291.
- Egli D.B. 2015. Is there a role for sink size in understanding maize population–yield relationships? *Crop Science* 55: 2453-2462.
- Egli D.B. 2019a. Crop growth rate and the establishment of sink size: a comparison of maize and soybean. *Journal of Crop Improvement* 33: 346-362.
- Egli D.B. 2019b. Knmaize—a model to investigate the dynamics of kernel set in maize. *Agronomy Journal* 111: 1720-1727.
- Fischer K.S. y A.F.E. Palmer. 1984. Tropical Maize. In: P.R. Goldsworthy y N.M. Fisher (Eds.), *The physiology of tropical field crops*. J. Wiley & Sons Ltd., Avon. p. 213-248.
- Fonts Vallejo C. 2000. Sincronía en la polinización en maíz y su efecto sobre la fijación de granos y la prolificidad en plantas de maíz. *Biologist Thesis*. Universidad de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 40p.
- Freier G., F. Vilella y A.J. Hall. 1984. Within-ear pollination synchrony and kernel set in maize. *Maydica* 29: 317-324.
- Frugone M.I. 1994. Efecto del despanojado sobre la tolerancia de dos híbridos de maíz a la alta densidad poblacional. M.S. Thesis. Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Bs. As. 67p.
- Galizia L.A., E.M. Munaro, A.G. Cirilo, M.E. Otegui y K.E. D'Andrea. 2020. Phenotypic plasticity for biomass partitioning in maize: genotype effects across a range of environments. *Field Crops Research* 256: 107914.
- Gambín B.L. y L. Borrás. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: A comparison across crop species. *Annals of Applied Biology* 156: 91-102
- Gao Z., L. Sun, J.H. Ren, X.G. Liang, S. Shen, S. Lin, X. Zhao, X.M. Chen, G. Wu y S.L. Zhou. 2020. Detasseling increases kernel number in maize under shade stress. *Agricultural and Forest Meteorology* 280: 107811.
- Goldsworthy P.R. y N.M. Fisher (Eds.) 1984. *The physiology of tropical field crops*. John Wiley & Sons Ltd. Avon 664 p.
- Gonzalez V.H., E.A. Lee, L. Lewis Lukens y C.J. Swanton. 2019. The relationship between floret number and plant dry matter accumulation varies with early season stress in maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 238: 129-138.
- Habben J.E., X. Bao, N.J. Bate, J.L. Debruijn, D. Dolan, D. Hasegawa, T.G. Helentjaris, R.H. Lafitte, N. Lovan, H. Mo, K. Reimann y J.R. Schussler. 2014. Transgenic alteration of ethylene biosynthesis increases grain yield in maize under field drought-stress conditions. *Plant Biotechnology Journal* 12: 685-693.
- Haegerle J.W., K.A. Cook, D.M. Nichols y F.E. Below. 2013. Changes in nitrogen use traits associated with genetic improvement for grain yield of maize hybrids released in different decades. *Crop Science* 53: 1256-1268.
- Hall A.J., J.H. Lemcoff y N. Trapani. 1981. Water stress before and during flowering in maize

- and its effects on yield, its components, and their determinants. *Maydica* 26: 19-38.
- Harris R.E., R.H. Moll y C.W. Stuber. 1976. Control and Inheritance of Prolificacy in Maize. *Crop Science* 16: 843-850.
- Hoogenboom G., C.H. Porter, V. Shelia, K.J. Boote, U. Singh, J.W. White, L.A. Hunt, R. Ogoshi, J.I. Lizaso, J. Koo, S. Asseng, A. Singels, L.P. Moreno y J.W. Jones. 2019. Decision Support System for Agrotechnology Transfer (DSSAT) Version 4.7.5. Gainesville, Florida, USA. DSSAT Foundation.
- Jacobs B.C. y C.J. Pearson. 1991. Potential yield of Maize determined by rates of growth and development of ears. *Field Crops Research* 27: 281-289.
- Johnson D.R. y J.W. Tanner. 1972. Calculation of the Rate and Duration of Grain Filling in Corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* 12: 485-486.
- Jones R.J. y T.L. Setter. 2000. Hormonal regulation of early kernel development. In: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA and ASA, Madison, WI. p. 25-42..
- Kettler B.A., C.S. Carrera, F.D. Nalli Sonzogni, S. Trachsel, F.H. Andrade y N. Neiff. 2022. High night temperature during maize post-flowering increases night respiration and reduces photosynthesis, growth and kernel number. *Journal of Agronomy and Crop Science* 208: 335-347.
- Kiniry J.R. y D.P. Knievel. 1995. Response of maize seed number to solar radiation intercepted soon after anthesis. *Agronomy Journal* 87: 228-234.
- Kiniry J.R. y J.T. Ritchie. 1985. Shade-Sensitive Interval of Kernel Number of Maize. *Agronomy Journal* 77: 711-715.
- Koch K.E. 1996. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 509-540.
- Landi P., M.C. Sanguineti, S. Conti y R. Tuberosa. 2001. Direct and correlated responses to divergent selection for leaf abscisic acid concentration in two maize populations. *Crop Science* 41: 335-344.
- Laserna M.P., C.G. López y G.A. Maddonni. 2019. Secondary traits related to kernel setting in transgenic maize hybrids at low and high plant densities and their potential use in breeding programs. *Maydica* 64: 12.
- Lemcoff J.H. y R.S. Loomis. 1994. Nitrogen and density influences on silk emergence, endosperm development, and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 38: 63-72.
- Liu W. y M. Tollenaar. 2009. Physiological mechanisms underlying heterosis for shade tolerance in Maize. *Crop Science* 49: 1817-1826.
- Liu X., X. Wang, X. Wang, J. Gao, N. Luo, Q. Meng y P. Wang. 2020. Dissecting the critical stage in the response of maize kernel set to individual and combined drought and heat stress around flowering. *Environmental and Experimental Botany* 179: art. no. 104213.
- Lizaso J.I., K.J. Boote, J.W. Jones, C.H. Porter, L. Echarte, M.E. Westgate y G. Sonohat. 2011. CSM-IXIM: A New Maize simulation model for DSSAT version 4.5. *Agronomy Journal* 103: 766-779.
- Lizaso J.I., A.E. Fonseca y M.E. Westgate. 2007. Simulating Source-Limited and Sink-Limited Kernel Set with CERES-Maize. *Crop Sci* 47: 2078-2088.
- Luque S.F. 2000. Bases fisiológicas de la ganancia genética en el rendimiento del maíz en la Argentina en los últimos 30 años. M.S. Thesis. Universidad de Bs.As., Buenos Aires.
- Luque S.F., A.G. Cirilo y M.E. Otegui. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research* 95: 383-397.
- Ma B.L., L.M. Dwyer, D.W. Stewart, M. Tollenaar y C.J. Andrews. 1994. Stem infusion of field-grown maize. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 25: 2005-2017.
- Maltese N.E., G.A. Maddonni, R.J.M. Melchiori y O.P. Caviglia. 2021. Plant nitrogen status

- at flowering and kernel set efficiency in early- and late-sown maize crops. *Field Crops Research* 270: 108216.
- Matthiess W., J. Cárcova, A. Cirilo y M. Otegui. Cambios introducidos por el mejoramiento genético en los distintos componentes del rendimiento del maíz. En: Proc. Congreso Binacional Argentino-Uruguayo de Genética, p. 432. Rosario, Santa Fe.
- McLaughlin J.E. y J.S. Boyer. 2004a. Glucose localization in maize ovaries when kernel number decreases at low water potential and sucrose is fed to the stems. *Annals of Botany* 94: 75-86.
- McLaughlin J.E. y J.S. Boyer. 2004b. Sugar-responsive gene expression, invertase activity, and senescence in aborting maize ovaries at low water potentials. *Annals of Botany* 94: 675-689.
- Messina C.D., G.L. Hammer, G. McLean, M. Cooper, E.J. Van Oosterom, F. Tardieu, S.C. Chapman, A. Doherty y C. Gho. 2019. On the dynamic determinants of reproductive failure under drought in maize. *In Silico Plants* 1: 1-14.
- Monneveux P., P.H. Zaidi y C. Sanchez. 2005. Population density and low nitrogen affects yield-associated traits in tropical maize. *Crop Science* 45: 535-545.
- Motto M. y R.H. Moll. 1983. Prolificacy in maize: a review. *Maydica* 28: 53-76.
- Mueller S.M., C.D. Messina y T.J. Vyn. 2019a. The role of the exponential and linear phases of maize (*Zea mays* L.) ear growth for determination of kernel number and kernel weight. *European Journal of Agronomy* 111: art. no 125939.
- Mueller S.M., C.D. Messina y T.J. Vyn. 2019b. Simultaneous gains in grain yield and nitrogen efficiency over 70 years of maize genetic improvement. *Scientific Reports* 9: art. no. 9095.
- Nagore M.L., A. Della Maggiora, F.H. Andrade y L. Echarte. 2017. Water use efficiency for grain yield in an old and two more recent maize hybrids. *Field Crops Research* 214: 185-193.
- Ning Q., Y. Jian, Y. Du, Y. Li, X. Shen, H. Jia, R. Zhao, J. Zhan, F. Yang, D. Jackson, L. Liu y Z. Zhang. 2021. An ethylene biosynthesis enzyme controls quantitative variation in maize ear length and kernel yield. *Nature Communications* 12: art. no. 5832.
- Noodén L.D. y D.S. Letham. 1993. Cytokinin metabolism and signalling in the soybean plant. *Australian Journal of Plant Physiology* 20: 639-653.
- Ogiwara I., Y. Takura, I. Shimura y K. Ishihara. 1997. Varietal differences in grain filling at the distal end of sweet corn ear. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 65: 761-767.
- Otegui M., F. Andrade y E. Suero. 1995. Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research* 40: 87-94.
- Otegui M.a.E. y R. Bonhomme. 1998. Grain yield components in maize: I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Research* 56: 247-256.
- Otegui M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinian maize hybrids. *Maydica* 40: 371-376.
- Otegui M.E. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of Maize: II. Plant population effects. *Crop Science* 37: 448-455.
- Otegui M.E. y F.H. Andrade. 2000. New relationships between light interception, ear growth, and kernel set in maize. In: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA and ASA, Madison, WI. p. 89-102.
- Otegui M.E., L. Borrás y G.A. Maddonni. 2015. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: A case study for maize. In: V.O. Sadras y D.F. Calderini (Eds.), *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy: Second Edition*. p. 375-396.
- Otegui M.E. y S. Melón. 1997. Kernel set and flower synchrony within the ear of maize: I.

- Sowing date effects. *Crop Science* 37: 441-447.
- Oury V., C.F. Caldeira, D. Prodhomme, J.P. Pichon, Y. Gibon, F. Tardieu y O. Turc. 2016. Is change in ovary carbon status a cause or a consequence of maize ovary abortion in water deficit during flowering? *Plant Physiology* 171: 997-1008.
- Pagano E., S. Cela, G.A. Maddonni y M.E. Otegui. 2007. Intra-specific competition in maize: Ear development, flowering dynamics and kernel set of early-established plant hierarchies. *Field Crops Research* 102: 198-209.
- Paponov I.A., M. Paponov, P. Sambo y C. Engels. 2020. Differential Regulation of Kernel Set and Potential Kernel Weight by Nitrogen Supply and Carbohydrate Availability in Maize Genotypes Contrasting in Nitrogen Use Efficiency. *Frontiers in Plant Science* 11: 586.
- Paponov I.A., P. Sambo, G. Schulte Auf'm Erley, T. Presterl, H.H. Geiger y C. Engels. 2005. Kernel set in maize genotypes differing in nitrogen use efficiency in response to resource availability around flowering. *Plant and Soil* 272: 101-110.
- Parco M., I.A. Ciampitti, K.E. D'Andrea y G.Á. Maddonni. 2020. Prolificacy and nitrogen internal efficiency in maize crops. *Field Crops Research* 256: art. no. 107912.
- Paterniani E. 1981. Influence of tassel size on ear placement. *Maydica* 26: 85-91.
- Peng Y., C. Li y F.B. Fritsch. 2013. Apoplastic infusion of sucrose into stem internodes during female flowering does not increase grain yield in maize plants grown under nitrogen-limiting conditions. *Physiologia Plantarum* 148: 470-480.
- Pinthus M.J. y A.R. Belcher. 1994. Maize topmost axillary shoot interference with lower ear development in vitro. *Crop Science* 34: 458-461.
- Poey F.R., J.E. Grajeda, O.J. Fernández y F. Soto. 1977. Effect of dettasseling on maize grain yield components. *Agron. Abstracts* 44: 12.
- Prior C.L. y W.A. Russell. 1975. Yield performance of nonprolific and prolific maize hybrids at six plant densities. *Crop Science* 15: 482-486.
- Raju B.M., R.U. Shaanker y K.N. Ganeshaiyah. 1996. Intra-fruit seed abortion in a wind dispersed tree, *Dalbergia sissoo* Roxb: proximate mechanisms. *Sexual Plant Reproduction* 9: 273-278.
- Rattalino Edreira J.I. y M.E. Otegui. 2013. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: A novel approach for assessing sources of kernel loss in field conditions. *Field Crops Research* 142: 58-67.
- Ross F., J. Di Matteo y A. Cerrudo. 2020. Maize prolificacy: A source of reproductive plasticity that contributes to yield stability when plant population varies in drought-prone environments. *Field Crops Research* 247: art. no. 107699.
- Rossini M.A., I.R. Hisse, M.E. Otegui y K.E. D'Andrea. 2020. Heterosis and parent-progeny relationships for silk extrusion dynamics and kernel number determination in maize: Nitrogen effects. *Crop Science* 60: 961-976.
- Rossini M.A., G.A. Maddonni y M.E. Otegui. 2012. Inter-plant variability in maize crops grown under contrasting N×stand density combinations: Links between development, growth and kernel set. *Field Crops Research* 133: 90-100.
- Rotili D.H., L.G. Abeledo, P. deVoil, D. Rodríguez y G.Á. Maddonni. 2021a. Exploring the effect of tillers on the water economy, plant growth and kernel set of low-density maize crops. *Agricultural Water Management* 243: art. no. 106424.
- Rotili D.H., V.O. Sadras, L.G. Abeledo, J.M. Ferreyra, J.R. Micheloud, G. Duarte, P. Girón, M. Ermácora y G.Á. Maddonni. 2021b. Impacts of vegetative and reproductive plasticity associated with tillering in maize crops in low-yielding environments: A physiological framework. *Field Crops Research* 265: art. no. 108107.
- Ruan Y.-L., Y. Jin, Y.-J. Yang, G.-J. Li y J.S. Boyer. 2010. Sugar Input, Metabolism, and Signaling Mediated by Invertase: Roles in Development, Yield Potential, and Response to

- Drought and Heat. *Molecular Plant* 3: 942-955.
- Ruan Y.L., J.W. Patrick, M. Bouzayen, S. Osorio y A.R. Fernie. 2012. Molecular regulation of seed and fruit set. *Trends in Plant Science* 17: 656-665.
- Sadras V.O. y R.F. Denison. 2009. Do plant parts compete for resources? An evolutionary viewpoint. *New Phytologist* 183: 565-574.
- Saini H.S. y M.E. Westgate. 1999. Reproductive Development in Grain Crops during Drought. *Advances in Agronomy* 68: 59-96.
- Sangoi L., M.A. Gracietti, C. Rampazzo y P. Bianchetti. 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *Field Crops Research* 79: 39-51.
- Sarquís J.I., H. Gonzalez y J.R. Dunlap. 1998. Yield response of two cycles of selection from a semiprofitic early maize (*Zea mays* L.) population to plant density, sucrose infusion and pollination control. *Field Crops Research* 55: 109-116.
- Schussler J.R. y M.E. Westgate. 1994. Increasing assimilate reserves does not prevent kernel abortion at low water potential in maize. *Crop Science* 34: 1569-1576.
- Setter T.L., B.A. Flannigan y J. Melkonian. 2001. Loss of kernel set due to water deficit and shade in maize: Carbohydrate supplies, abscisic acid, and cytokinins. *Crop Science* 41: 1530-1540.
- Setter T.L. y R. Parra. 2010. Relationship of Carbohydrate and Abscisic Acid Levels to Kernel Set in Maize under Postpollination Water Deficit. *Crop Science* 50: 980-988.
- Severini A.D., L. Borrás, M.E. Westgate y A.G. Cirilo. 2011. Kernel number and kernel weight determination in dent and popcorn maize. *Field Crops Research* 120: 360-369.
- Shen S., B.B. Li, T. Deng, Z.D. Xiao, X.M. Chen, H. Hu, B.C. Zhang, G. Wu, F. Li, X. Zhao, X.G. Liang, G.H. Mi y S.L. Zhou. 2020. The equilibrium between sugars and ethylene is involved in shading- and drought-induced kernel abortion in maize. *Plant Growth Regulation* 91: 101-111.
- Shen S., L. Zhang, X.G. Liang, X. Zhao, S. Lin, L.H. Qu, Y.P. Liu, Z. Gao, Y.L. Ruan y S.L. Zhou. 2018. Delayed pollination and low availability of assimilates are major factors causing maize kernel abortion. *Journal of Experimental Botany* 69: 1599-1613.
- Stephenson A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review Ecological Systems* 12: 253-279.
- Stockman Y.M., R.A. Fischer y E.G. Brittain. 1983. Assimilate supply and floret development within the spike of wheat. *Journal of Plant Physiology* 10: 585-594.
- Tollenaar M. 1977. Sink-source relationships during reproductive development in maize. A review. *Maydica* 22: 49-85.
- Tollenaar M. y T.B. Daynard. 1978a. Effect of defoliation on kernel development in maize. *Canadian Journal of Plant Sciences* 58: 207-212.
- Tollenaar M. y T.B. Daynard. 1978b. Kernel growth and development at two positions on the ear of maize (*Zea mays*). *Canadian Journal of Plant Science* 58: 189-197.
- Tollenaar M., L.M. Dywer y D.W. Stewart. 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* 32: 432-438.
- Uhart S.A. y F.H. Andrade. 1995a. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science* 35: 1376-1383.
- Uhart S.A. y F.H. Andrade. 1995b. Nitrogen deficiency in maize: II. Carbon-nitrogen interaction effects on kernel number and grain yield. *Crop Science* 35: 1384-1389.
- Uhart S.A., M. Frugone, G. Terzoli y F.H. Andrade. 1995. Androesterilidad en maíz y tolerancia al estrés. *Boletín técnico* N° 136. , p. 23. Balcarce. INTA.
- Uribealrea M., J. Cárcova, L. Borrás y 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 Research* 105: 172-181.
- Uribelarrea M., J. Cárcova, M.E. Otegui y M.E. Westgate. 2002. Pollen production, pollination dynamics, and kernel set in maize. *Crop Science* 42: 1910-1918.
- Vega C.R.C., F.H. Andrade y V.O. Sadras. 2001a. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research* 72: 163-175.
- Vega C.R.C., F.H. Andrade, V.O. Sadras, S.A. Uhart y O.R. Valentinuz. 2001b. Seed number as a function of growth. A comparative study in soybean, sunflower, and maize. *Crop Science* 41: 748-754.
- Vega C.R.C., V.O. Sadras, F.H. Andrade y S.A. Uhart. 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Annals of Botany* 85: 461-468.
- Wang L. y Y.-L. Ruan. 2013. Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signaling. *Frontiers in Plant Science* 4: art. no 163.
- Weingartner U., O. Kaeser, M. Long y P. Stamp. 2002. Combining Cytoplasmic Male Sterility and Xenia Increases Grain Yield of Maize Hybrids. *Crop Science* 42: 1848-1856.
- Yan P., Y. Chen, P. Sui, A. Vogel y X. Zhang. 2018. Effect of maize plant morphology on the formation of apical kernels at different sowing dates and under different plant densities. *Field Crops Research* 223: 83-92.
- Zhang M., T. Chen, H. Latifmanesh, X.M. Feng, T.H. Cao, C.R. Qian, A.X. Deng, Z.W. Song y W.J. Zhang. 2018. How plant density affects maize spike differentiation, kernel set, and grain yield formation in Northeast China? *Journal of Integrative Agriculture* 17: 1745-1757.
- Zinselmeier C. y M.E. Westgate. 2000. Carbohydrate metabolism in setting and aborting maize ovaries. In: M.E. Westgate y K.J. Boote (Eds.), *Physiology and Modeling Kernel Set in Maize*. CSSA and ASA, Madison, WI. p. 1-13.