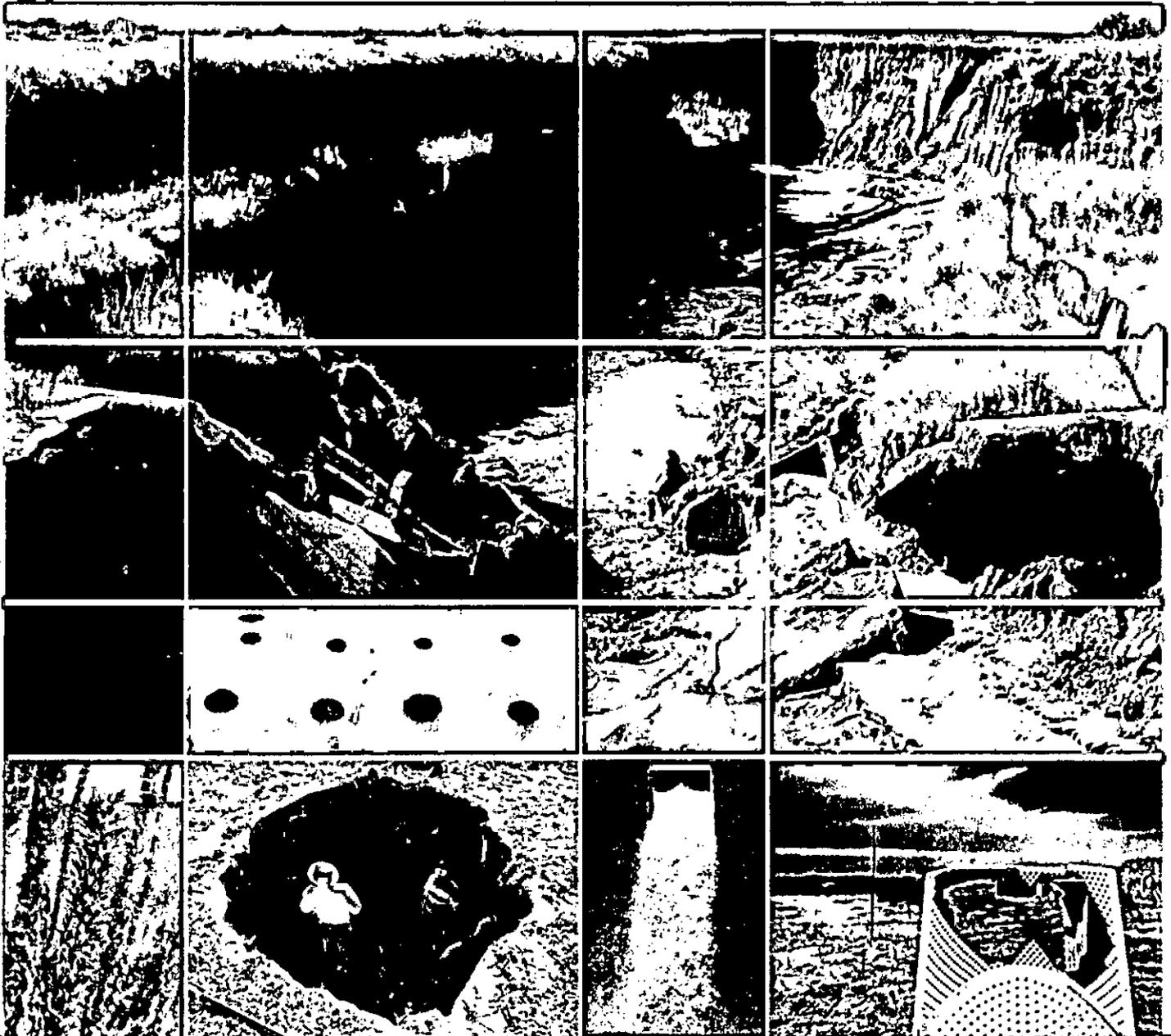




ESTACION EXPERIMENTAL
ARROPECUARIA PERSAMINO
CENTRO DOCUMENTAL

Producción científico-técnica del INTA San Luis 2.ª Parte

José Daniel Giuffrè; Daniel Nicolás Arroyo



INTA Ediciones

Colección
INSTITUCIONAL

Producción científico-técnica del INTA San Luis 2^{da} Parte.

Editores: Ing. Agr. José Daniel Giulletti - Ing. RN Daniel Nicolás Arroyo

Diseño de tapa: Lucia A. Cornejo.

Fotografía de tapa: Martín S. Chichahuala.

Compaginación: Daniel N. Arroyo.

2018

Producción científico-técnica del INTA San Luis 2da Parte.

José Daniel Giulietti y Daniel Nicolás Arroyo

Producción científico-técnica del INTA San Luis : 2da parte / Nora Raquel Andrada ... [et al.] ; compilado por José Daniel Giulietti; Daniel Nicolás Arroyo; fotografías de Martín Santos Chichahuala; prólogo de Javier Marcelo Genovés. - 1a ed. - San Luis : Ediciones INTA, 2018.

190 p. ; 28 x 20 cm.

ISBN 978-987-521-917-5

1. Medio Ambiente. 2. Agricultura. 3. Hidrología. I. Andrada, Nora Raquel II. Giulietti, José Daniel, comp. III. Arroyo, Daniel Nicolás, comp. IV. Chichahuala, Martín Santos, fot. V. Genovés, Javier Marcelo, prolog.

CDD 630.7



CAPÍTULO 3

GOLPES DE CALOR DURANTE EL LLENADO DE LOS GRANOS EN MAÍZ: UN FACTOR DE ESTRÉS HABITUAL EN LA PROVINCIA DE SAN LUIS.

Mayer, L. M.¹; Cirilo, A. G.²; Maddonni, G. A.³

¹Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. EEA San Luis. Argentina.

²Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, EEA Pergamino, Bs.As. Argentina.

³Dpto. de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, UBA e IFEVA, CONICET.

1- INTRODUCCIÓN	42
2- MATERIALES Y MÉTODOS.....	44
2.1 Descripción del diseño experimental y tratamientos.....	44
2.2 Mediciones y cuantificaciones	46
2.2.1 Radiación fotosintéticamente activa incidente e interceptada, y eficiencia en su uso	46
2.2.2 Biomasa de planta, rendimiento en grano y sus componentes numéricos	48
2.2.3 Dinámica del crecimiento de los granos.....	48
2.2.4 Contenido de carbohidratos solubles	49
2.3 Normalización y análisis estadístico de los datos.....	50
3- RESULTADOS.....	51
3.1 Número, peso individual de los granos, y su dinámica de crecimiento	51
3.2 Relación fuente/destino post-floración, y radiación fotosintéticamente activa incidente e interceptada, y eficiencia en su uso.....	53
3.3 Carbohidratos solubles en el tallo	56
4- DISCUSIÓN	58
5- CONCLUSIONES.....	62

1- INTRODUCCIÓN

Habitualmente, el estrés por calor en las plantas es interpretado como un ascenso intempestivo de la temperatura por encima de un nivel umbral cuya duración es suficiente para causar daños irreversibles en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Wahid et al. 2007). El nivel de daño capaz de ser ejercido depende de características propias del estrés (e.g., intensidad, duración y ritmo del incremento térmico; Al-Khatib y Paulsen 1999; Crafts-Brandner y Salvucci 2000). A partir de las posibles interacciones que pueden emerger entre estos aspectos resulta complejo determinar un único valor umbral de temperatura por encima del cual un proceso o evento se deprime o inhibe. Aun así, en maíz se ha extendido el uso de 35 °C como valor representativo de temperatura estresante basado en el elevado número de respuestas negativas observadas en procesos de desarrollo (Tollenaar et al. 1979; Cicchino et al. 2010a) y crecimiento (Jones et al. 1981; Jones et al. 1984; Singletary et al. 1994; Wilhelm et al. 1999; Sinsawat et al. 2004), e incluso en eventos reproductivos (Herrero y Johnson 1980; Mitchell y Petolino 1988; Dupuis y Dumas 1990; Commuri y Jones 2001) frente a niveles de temperatura semejantes.

Las temperaturas extremadamente altas (i.e., >35 °C) son comunes en las principales áreas productivas del mundo donde se cultivan cereales de verano, incluidas aquellas de la Argentina. Dichas temperaturas inciden mayormente durante breves lapsos de tiempo (i.e., como golpes de calor) dentro de la etapa de los cultivos en la cual crecen los granos (Stone, 2001). Severas pérdidas de productividad en maíz, asociadas probablemente a (i) disminuciones en la tasa fotosintética (Burke 1990; Crafts-Brandner y Salvucci 2000; 2002), (ii) aumentos en la tasa de desarrollo (Olsen et al. 1993; Cicchino et al. 2010a) y respiración (Penning de Vries et al. 1979), y (iii) fallas en los procesos reproductivos (Schoper et al. 1986; Cicchino et al. 2010b; Rattalino Edreira et al. 2011a), han sido atribuidas al proceso de calentamiento global (Lobell y Asner 2003; Lobell y Field 2007; Tao et al. 2008; Schlenker y Lobell 2010; Sakurai et al. 2011). En este sentido, la incidencia de golpes de calor ha aumentado progresivamente durante las últimas décadas

(Alexander et al. 2006), constituyéndose como el principal factor responsable de estas pérdidas de productividad (Schlenker y Roberts 2009; Lobell et al. 2011).

Estudios recientes (Rattalino Edreira et al., 2011b; Maddonni, 2012) basados en registros climáticos de los últimos 28-40 años, han cuantificado la ocurrencia de golpes de calor para las diferentes áreas productivas de maíz en la Argentina. Varios días con esta característica acontecen anualmente durante el periodo post-floración de llenado activo de los granos pudiendo afectar drásticamente su tamaño final. Particularmente en la provincia de San Luis, ubicada dentro de la región semiárida central del país, se ha constatado la ocurrencia ineludible de ciclos de golpes de calor durante los meses de diciembre y enero, y parte de febrero (Fig. 3.1), coincidentes con el periodo de llenado activo de los granos de los maíces de secano allí sembrados entre mediados de septiembre y fines de octubre. Asimismo, es necesario considerar que el aumento global en la frecuencia de golpes de calor previsto hacia finales de este siglo para la mayor parte del mundo (Field et al. 2012) comprometerá aún más el presente escenario productivo.

Experimentos a campo en maíz revelaron que las temperaturas superiores a 35 °C alrededor de la etapa reproductiva del cultivo causan efectos negativos sobre su crecimiento, mediados principalmente por cambios en la eficiencia para transformar la radiación interceptada en biomasa (Cicchino et al. 2010b; Rattalino Edreira y Otegui 2012). Si eventualmente las reducciones en el crecimiento del cultivo por el estrés térmico ocurren dentro de la ventana de tiempo en la cual los granos son los destinos prioritarios de asimilados, podrían traducirse en caídas severas en la disponibilidad de la fuente por grano (i.e., en la relación fuente/destino post-floración) y limitar así, la duración del periodo de llenado.

El objetivo del presente estudio fue analizar en detalle el impacto de breves episodios de calor extremo (i.e., temperaturas >35 °C durante ca. 4 h por día) en dos momentos distintos del periodo de llenado activo sobre (i) el peso individual de los granos, su (ii) dinámica, y (iii) sus determinantes eco-fisiológicos, para híbridos de maíz con tipo de grano distintivo en condiciones de crecimiento a campo.

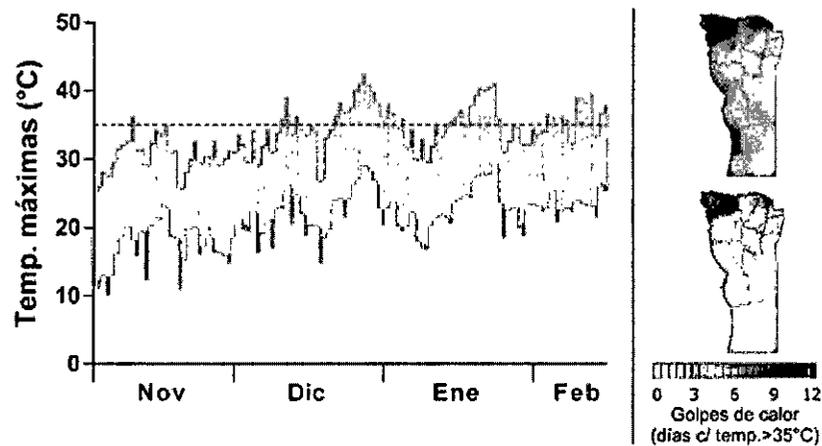


Figura 3.1: Evolución del rango de temperaturas máximas diarias (panel izquierdo, barras verticales) y, mapa de distribución espacial de la cantidad de golpes de calor para la segunda quincena de diciembre (panel derecho, arriba) y enero (panel derecho, abajo) para distintas localidades de la provincia de San Luis durante la campaña 2015-2016. La línea discontinua en el panel izquierdo indica el umbral de cómputo de los golpes de calor (35 °C).

2- MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Descripción del diseño experimental y tratamientos

En este estudio se seleccionó un sitio experimental cuya probabilidad de incidencia de episodios de calor extremo fuera nula con la intención de aplicar artificialmente tratamientos de calentamiento controlado en condiciones de crecimiento a campo. Así, se condujeron dos experimentos (Exp1: 2009-2010; Exp2: 2010-2011) en un predio de la Universidad de Buenos Aires, Argentina (34 ° 35 'S, 58 ° 29' W) sobre un suelo franco arcillo limoso (Vertic Argiudol; Soil Survey Staff 2010). Los tratamientos resultaron de la combinación entre cuatro híbridos de maíz (H) con distinto tipo de grano (colorado duro o flint [Flint]; pisingallo [Pop]; semi-dentado templado [Te]; semi-dentado templado y tropical [TeTr]), dos regímenes de temperatura aplicados durante las horas del día (control sin calentamiento; estresante), y dos momentos diferentes del llenado activo de los granos (M) de 15 d de duración (M₁: temprano; M₂: tardío), durante los cuales se impusieron los regímenes de temperatura. Los tratamientos se distribuyeron en un diseño de parcelas subdivididas, con el momento del llenado en la parcela principal (con tres repeticiones), el híbrido en la subparcela, y el régimen de temperatura en la sub-subparcela. Las

subparcelas comprendieron seis hileras de 15 m de longitud orientadas en dirección este – oeste y separadas a 0,5 m de distancia entre sí. Las sub-subparcelas comprendieron tres metros lineales de las cuatro hileras centrales de cada subparcela (ca. 6 m²). La densidad final de todos los Exp fue de 9 plantas m⁻². Los cultivos fueron fertilizados con urea (200 kg N ha⁻¹) en V6 (Ritchie y Hanway 1982). Mediante riego por goteo, el metro superior del perfil del suelo se mantuvo cercano a la capacidad de campo a lo largo de toda la estación de crecimiento de los cultivos. Las malezas, enfermedades y plagas fueron adecuadamente controladas.

Al inicio de cada momento de aplicación de los regímenes de temperatura, las sub-subparcelas del tratamiento estresante se cubrieron con una capa plástica de polietileno transparente (100 µm de espesor) montada sobre una estructura de madera (i.e., mini-invernáculos; Cicchino et al. 2010a; Fig. 3.2 A, B, C) para provocar un incremento significativo de la temperatura del aire especialmente durante las horas del día de mayor radiación incidente (ca. 11.00 – 14.00 h). Este tratamiento pretendió en días diáfanos elevar la temperatura del aire a la altura de la espiga apical hasta valores comprendidos en el rango de 35 a 42 °C (Fig. 3.2 D). Más detalles acerca del sistema de calentamiento pueden encontrarse en Rattalino Edreira et al. (2011b; 2014).

El tratamiento estresante durante M₁ comenzó aproximadamente 18 a 20 d después de que el 50% de las plantas en cada subparcela haya alcanzado R₁, y finalizó 15 d después. El tratamiento de calentamiento durante M₂ se inició aproximadamente 32-35 d después de que el 50% de las plantas en cada subparcela haya alcanzado R₁, y finalizó 15 d después. Todas las estructuras fueron instaladas y desinstaladas al principio y al final de su correspondiente momento de aplicación de los regímenes de temperatura, respectivamente. Con estos tratamientos se procuró sortear el efecto de las altas temperaturas sobre el aborto de granos y la división de células endospermáticas durante la fase lag (Capitanio et al. 1983; Reddy y Daynard 1983), de modo tal de no afectar el número de granos por planta ni el peso potencial de los granos (Badu-Apraku et al. 1983; Gambín et al. 2006).

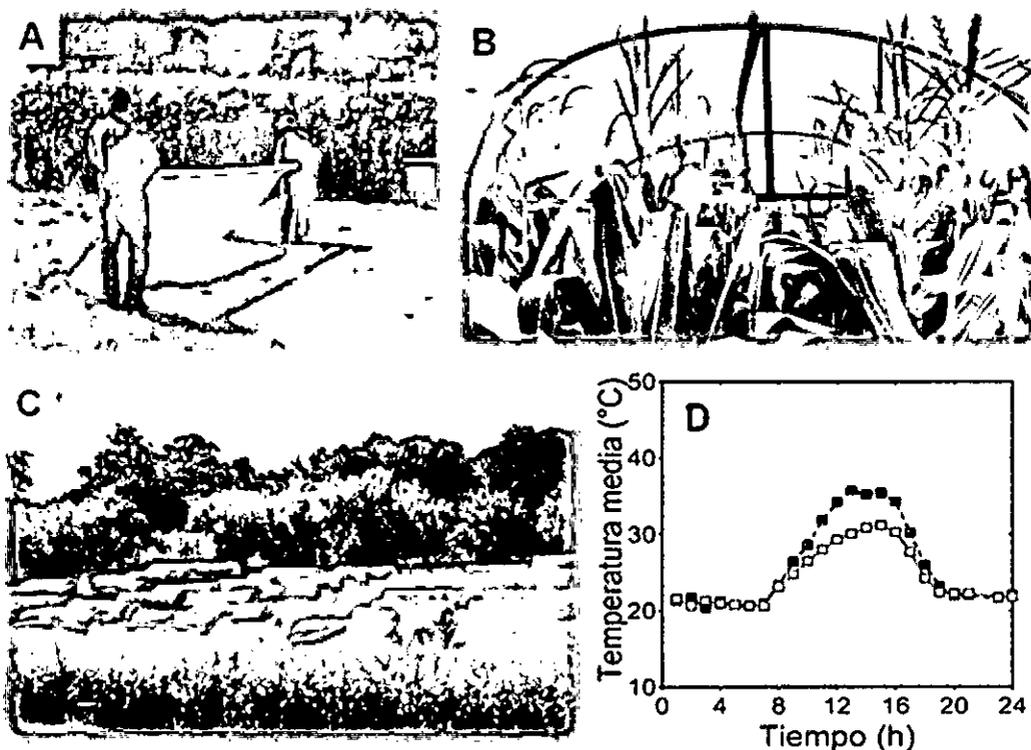


Figura 3.2: Imágenes de (i) el montaje de polietileno cristal sobre las estructuras de madera destinadas a los tratamientos controles y estresantes (A), (ii) el interior de un mini-invernáculo (B), (iii) la imposición de todos tratamientos de temperatura (C), y (iv) la evolución horaria de la temperatura del aire a la altura de la espiga apical de cuatro híbridos de maíz (colorado duro, Flint; pisingallo, Pop; semi-dentado templado, Te; semi-dentado templado y tropical, TeTr) dentro de los mini-invernáculos de los tratamientos controles (símbolos blancos) y estresantes (símbolos grises) en un día diáfano durante el periodo de imposición de los regímenes térmicos (promedio de Exp, M e H) (D).

2.2 Mediciones y cuantificaciones

2.2.1 Radiación fotosintéticamente activa incidente e interceptada, y eficiencia en su uso

Durante todo el ciclo del cultivo se registraron diariamente la temperatura media del aire y la radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente (RFA_{INC}) mediante una estación meteorológica (Weather Monitor II, Davis Instruments, USA) ubicada a 100 m del sitio experimental. Teniendo en cuenta que los cultivos aquí estudiados contaron con un

suministro óptimo de los factores limitantes del crecimiento (e.g., agua y nutrientes; van Ittersum y Rabbinge 1997), el análisis del impacto de los golpes de calor sobre el crecimiento post-floración se focalizó en sus determinantes eco-fisiológicos, i.e., sobre la captura de la RFA_{INC} y la eficiencia de uso de la misma (Sinclair y Muchow 1999).

La fracción de RFA_{INC} interceptada por el cultivo ($fRFA_i$) se determinó semanalmente a partir de R_1 mediante el empleo de un sensor cuántico lineal (Cavabar, Cavadevices, Argentina). En cada sub-subparcela, se realizaron mediciones instantáneas de la RFA_{INC} fuera de los mini-invernáculos y al tope del canopeo (RFA_0 ; en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Durante el período de imposición de los regímenes térmicos, los valores de RFA_0 fueron corregidos por la atenuación producida por el polietileno (ca. -15%) para obtener la RFA_{INC} dentro de los mini-invernáculos y al tope del canopeo (RFA_1). En cada sub-subparcela también se realizaron cuatro mediciones por debajo de las hojas verdes basales y por sobre las senescentes (RFA_2 ; en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Las mediciones de RFA_0 y RFA_2 se realizaron en días diáfanos durante el momento de mayor altura solar (entre las 11.30 y 14.00 h), ubicando el sensor en forma diagonal a las hileras. En cada fecha de medición se estimaron los valores de $fRFA_i$ (Ec. [3.1]):

$$fRFA_i = 1 - (RFA_2 / RFA_1) \quad [3.1]$$

La $fRFA_i$ diaria entre observaciones fue estimada por interpolación lineal. La RFA_{INC} se corrigió por la atenuación producida por el polietileno, y la RFA interceptada por el cultivo (RFA_{INT}) durante el llenado efectivo de granos se calculó mediante la suma diaria del producto entre RFA_{INC} y $fRFA_i$ en dicho período. La eficiencia de uso de la radiación (i.e., EUR; en g MJ^{-1}) se calculó como el cociente entre el crecimiento del cultivo post-floración (en g m^{-2}) y la RFA_{INT} (en MJ m^{-2}) durante el llenado activo de los granos. Los valores medios de $fRFA_i$ y RFA_1 durante el llenado activo de los granos se calcularon mediante el promedio de los valores diarios de ambas variables.

2.2.2 Biomasa de planta, rendimiento en grano y sus componentes numéricos

En el estado de V_6 , se marcaron aproximadamente 46 plantas de cada sub-subparcela, a las que se les registró la fecha de floración femenina (i.e., silking, primer estigma visible). Treinta y siete de estas plantas se utilizaron para evaluar la dinámica de crecimiento de los granos durante el período de llenado activo. Las nueve plantas restantes fueron utilizadas para (i) estimar la biomasa de las plantas en R_1+15 d (ca. 15 días después de R_1), y (ii) medir la biomasa final de las plantas en R_6 . Las estimaciones de biomasa en R_1+15 d se realizaron por medio de modelos alométricos ampliamente utilizados en esta especie (Maddonni y Otegui 2004; Echarte et al. 2006). La espiga apical de cada planta (no se observaron espigas sub-apicales fértiles) fue trillada manualmente para contar el número de granos por planta (NGP), y pesar dichos granos, determinando así, el rendimiento en grano por planta. El peso individual de los granos se calculó como el cociente entre el rendimiento en grano por planta y el NGP. El crecimiento de la planta durante el periodo post-floración se calculó como la diferencia entre la biomasa total de la planta en R_6 y la biomasa total estimada en R_1+15 d. La relación fuente/destino post-floración (RFDPF) se cuantificó como el cociente entre el crecimiento de las plantas durante el llenado activo de los granos y el NGP. Para trasladar estas variables a escala de cultivo, simplemente se multiplicó su valor por la densidad de plantas.

2.2.3 Dinámica del crecimiento de los granos

El crecimiento de los granos durante el período posterior a la floración fue caracterizado por medio de muestreos periódicos de granos correspondientes a las plantas marcadas. Las espigas apicales de dos plantas por sub-subparcela fueron muestreadas semanalmente desde 15-20 d después de R_1 hasta 10-15 d después de R_6 . En cada fecha de muestreo, se extrajeron 10-15 granos de las espiguillas 10 a 15 contabilizadas desde la base, para evitar la posible variación en el peso de los granos debida a la posición en la espiga (Tollenaar y Daynard 1978; Borrás y Otegui 2001; Tanaka y Maddonni 2009). El peso individual de los granos se registró luego de secar los granos en

una estufa de aire forzado a 65 °C durante al menos 96 h. La tasa de crecimiento de los granos durante el llenado activo y la duración de dicho periodo, se estimaron mediante el ajuste de la respuesta del peso individual de los granos al tiempo, desde R_1 , por medio de un modelo bi-lineal con plateau (Ecs. [3.2 - 3.3]):

$$PG = a + b \text{ DDR}_1, \text{ para } \text{DDR}_1 \leq c \quad [3.2]$$

$$PG = a + b c, \text{ para } \text{DDR}_1 > c \quad [3.3]$$

donde PG es el peso individual de los granos, DDR_1 son los días desde R_1 , a es la ordenada al origen, b es la tasa de crecimiento de los granos durante el período de llenado efectivo de los granos (en $\text{mg grano}^{-1} \text{ d}^{-1}$), y c es la duración del período de llenado de los granos (en días). La duración de la fase lag (en días) se estimó a través de la abscisa al origen (i.e., $-a/b$). La duración del período de llenado activo de los granos (en días) se calculó como la diferencia entre la duración del llenado de los granos y la duración de la fase lag (i.e., $c - [-a/b]$).

2.2.4 Contenido de carbohidratos solubles

El contenido de carbohidratos solubles en agua (CHS) del tallo y las vainas, indicativo de la fuente de asimilados de reserva, se midió quincenalmente a partir de ca. R_1+15 d (momento de máxima acumulación, Badu-Apraku et al., 1983) hasta ca. 7-14 días después de R_6 . En cada muestreo se cortaron 2 plantas por sub-subparcela (ca. 10-12 plantas en R_6) a nivel del suelo y se separaron el tallo y las vainas del resto de los órganos de la planta. Los tallos fueron cortados en forma longitudinal para facilitar su secado, y posteriormente fueron colocados junto a las vainas (de aquí en adelante a este conjunto se lo denominará tallo) estufa de aire forzado a 70 °C durante al menos 96 h hasta alcanzar un peso constante. Las muestras de tallos secos fueron pesadas y molidas adecuadamente como para atravesar una malla de 1 mm de apertura. Luego, las

muestras se acondicionaron mediante extracciones secuenciales con etanol y agua para la determinación de la concentración de CHS siguiendo el método del reactivo Anthrona (Dreywood 1946; Yemm y Willis 1954). El contenido total de CHS del tallo (en g planta⁻¹) se computó como el producto entre el peso seco del tallo y la concentración de CHS en el mismo. El consumo aparente de CHS del tallo durante el llenado activo se utilizó como indicador de la re-movilización de asimilados de reserva hacia los granos, computándose como la diferencia entre el valor máximo y mínimo de CHS del tallo, observados próximos a R₁+15 d y R₆, respectivamente. Es necesario señalar que en su estimación pudieron incurrir sesgos asociados a las pérdidas respiratorias de las partes vegetativas de las plantas bajo temperaturas extremas (Penning de Vries et al. 1979).

2.3 Normalización y análisis estadístico de los datos

Para que los datos de diferentes combinaciones de tratamientos fueran comparables, la respuesta de cada rasgo al régimen de temperatura fue normalizada como la variación porcentual con respecto al tratamiento control no calentado (Ec. [3.4]):

$$VN = 100 * (VA_E - VA_C) / VA_C \quad [3.4]$$

donde VN es el valor normalizado de un rasgo dado, VA_E y VA_C son los respectivos valores absolutos del rasgo para el régimen de temperatura estresante y control, respectivamente.

Se utilizó la prueba T del software InfoStat Profesional 2012 (Di Rienzo et al. 2012) para detectar diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las medias de los diferentes rasgos. Mediante el software GraphPad Prism 4.0 (GraphPad Software, San Diego, Estados Unidos) se realizaron análisis de regresión lineal para establecer relaciones entre los rasgos estudiados. Los parámetros de los modelos (la pendiente y la ordenada al origen) se compararon mediante la prueba F de la suma extra de cuadrados ($p < 0,05$) del mismo software. Los modelos desarrollados a partir de las Ecs. (3.2 - 3.3) fueron ajustados por medio del software TBLCURVE (Jandel-Scientific 1991). En el Exp1, no se incluyó el híbrido Te sometido a los golpes de calor durante etapas tardías del llenado debido a

fallas en el establecimiento de este genotipo (la humedad excesiva del suelo afectó la emergencia de las plántulas).

3- RESULTADOS

3.1 Número, peso individual de los granos, y su dinámica de crecimiento

Como era de esperarse, las temperaturas extremas impuestas durante M_1 o M_2 no afectaron el NGP (datos no presentados). Por el contrario, la mayoría de los tratamientos estresantes redujeron el peso individual de los granos, registrándose además, efectos diferenciales entre M e H (Fig. 3.3; Fig.3.4). Mayoritariamente, el impacto del estrés por calor sobre el peso individual de los granos fue más alto durante M_1 (ca. -35%) que durante M_2 (ca. -23%; Fig. 3.3; Fig.3.4). El peso individual de los granos del híbrido Pop fue el menos afectado por las altas temperaturas (entre ca. -5 y -18%; Fig.3.3 B, D). En cuanto a la dinámica del crecimiento de los granos, los tratamientos de calentamiento provocaron reducciones en la duración del período de llenado activo de los granos, que resultaron ligeramente más marcadas cuando los tratamientos se impusieron durante M_1 (ca. -28%) que durante M_2 (ca. -23%; Fig.3.3; Fig.3.4). En promedio, los híbridos Flint y Pop presentaron acortamientos menos pronunciados de este período (ca. -10%) que los híbridos Te y TeTr (ca. -34%; Fig. 3.3; Fig.3.4). Por su parte, la respuesta de la tasa de llenado activo de los granos al estrés térmico fue significativamente más moderada que aquella de la duración, y estuvo condicionada al genotipo. Dicha respuesta fue ligeramente positiva para los híbridos Te y TeTr (ca. +6,5 y +4,5%; respectivamente), y negativa para Flint (ca. -8,2%), (Fig.3.3; Fig.3.2). Para el híbrido Pop esta variable no fue alterada por el estrés (Fig.3.3 B, D).

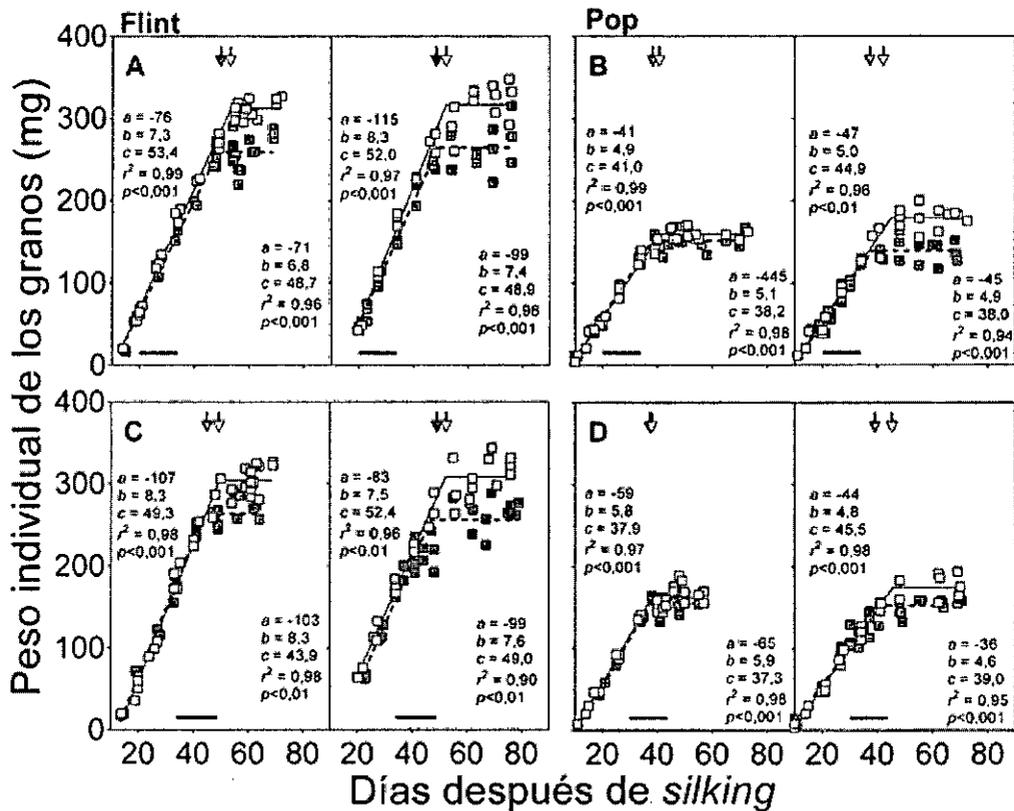


Figura 3.3 Evolución del peso individual de los granos de dos híbridos de maíz (colorado duro, Flint [A, C]; pisingallo, Pop [B, D]) expuestos a dos regímenes de temperatura contrastantes (control sin calentamiento [símbolos blancos]; estresante [símbolos grises]) durante etapas tempranas (A, B) o tardías (C, D) del llenado activo de los granos en dos experimentos (2009-2010 [izquierda]; 2010-2011 [derecha]). Cada punto corresponde a una repetición. Las flechas en la parte superior de cada figura señalan el día de ocurrencia de la madurez fisiológica. Las barras horizontales sobre el eje x indican la oportunidad de aplicación del tratamiento estresante. Las líneas y detalles indican los modelos bi-lineales con plateau (Ecs. [3.2 - 3.3]) ajustados a los conjuntos de datos.

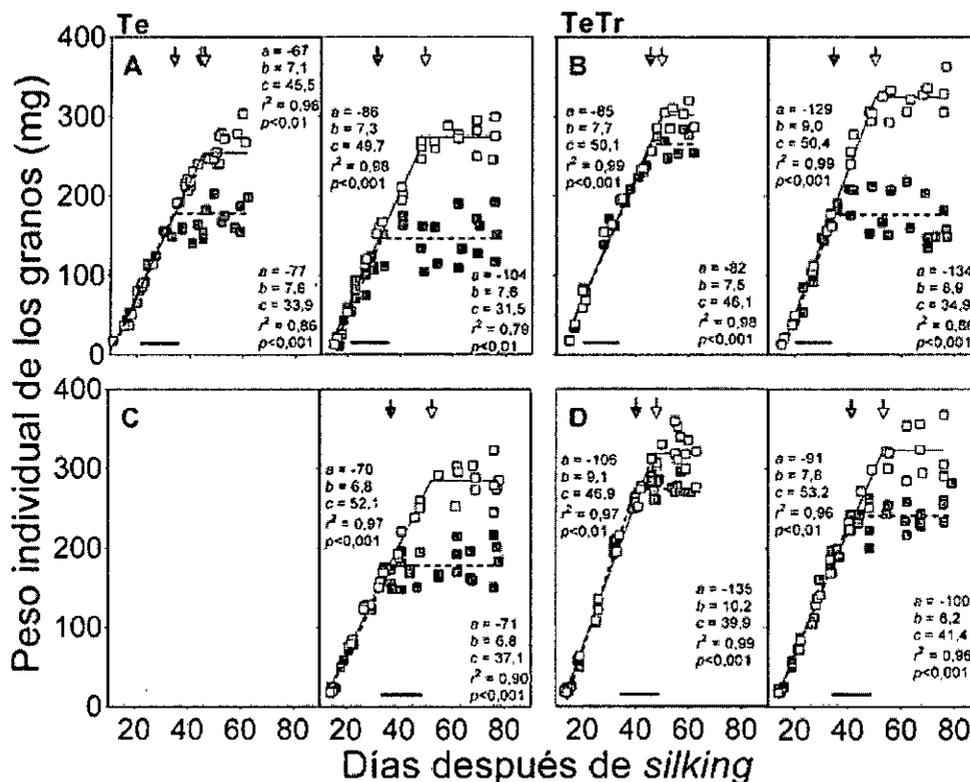


Figura 3.4 Evolución del peso individual de los granos de dos híbridos de maíz (semi-dentado templado, Te [A, C]; semi-dentado templado y tropical, TeTr [B, D]) expuestos a dos regimenes de temperatura contrastantes (control sin calentamiento y estresante) durante etapas tempranas (A, B) o tardías (C, D) del llenado activo de los granos en dos experimentos (2009-2010 [izquierda]; 2010-2011 [derecha]). Símbolos, flechas, barras horizontales, líneas y detalles como en la Fig.3.1.

3.2 Relación fuente/destino post-floración, y radiación fotosintéticamente activa incidente e interceptada, y eficiencia en su uso

Los episodios de calor extremo disminuyeron la RFD_{PF} de todos los cultivos (Fig.3.5). Dado que el número de destinos (i.e., número de granos fijados) no fue alterado por el régimen de temperatura (sección 3.1, arriba), se desprende que las reducciones en la RFD_{PF} causadas por el estrés térmico fueron mediadas exclusivamente por el efecto negativo sobre la fuente (i.e., sobre el crecimiento del cultivo) durante el mismo periodo. De hecho, hubo una relación directa y proporcional entre las respuestas de estas últimas variables al estrés ($y = -1,1 + 0,97 x$; $r^2=0,94$; $p<0,001$). Así, el estrés por calor promovió reducciones en el crecimiento post-floración, o en la RFD_{PF} , que tendieron a ser más

drásticas para los híbridos Te y TeTr (ca. -70%) que para los híbridos Flint y Pop (ca. -35%; Fig.3.5). Además, en M₁ la respuesta negativa de estos atributos a las altas temperaturas tendió a ser más fuerte que en M₂ (ca. -60 y -45%, respectivamente; Fig.3.5). Indistintamente, los cambios en el crecimiento o en la RFDPF explicaron la mayor parte de la variación en el peso individual de los granos a través de un único modelo lineal ajustado a todo el conjunto de datos ($r^2=0,72$; $p<0,001$, Fig.3.5). Sin embargo, la magnitud de las reducciones en la variable independiente fue menor que la de aquellas en el peso individual de los granos, evidenciado por el valor de la pendiente (0,4) significativamente ($p<0,001$) menor a 1 (Fig.3.5).

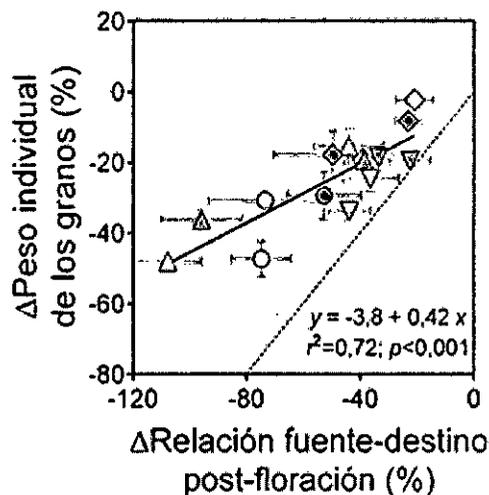


Figura 3.5 Relación entre el efecto del estrés por calor (cuantificado como diferencia porcentual respecto al tratamiento control) durante etapas tempranas (símbolos grises) o tardías post-floración (símbolos blancos) sobre el peso individual de los granos y aquél sobre la relación fuente/destino durante ese mismo periodo de cuatro híbridos de maíz (colorado duro, Flint [triángulos invertidos]; pisingallo, Pop [rombos]; semi-dentado templado, Te [círculos]; semi-dentado templado y tropical, TeTr [triángulos]) en dos experimentos. Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el error estándar. La línea continua y detalles indican el modelo lineal ajustado al conjunto de datos. La línea discontinua muestra la relación 1:1 entre las variables.

Es importante destacar que, los cambios en el crecimiento del cultivo post-floración promovidos por las altas temperaturas fueron parcialmente explicados por aquellos en la

RFA_{INT} acumulada ($r^2=0,58$; $p<0,01$; Fig.3.6 A). La pendiente del modelo lineal ajustado al conjunto de datos (pendiente igual a 1,3) difirió significativamente ($p<0,05$) de 1, indicando que las reducciones en el crecimiento del cultivo post-floración fueron determinadas además por cambios en otro determinante eco-fisiológico. Así, las disminuciones de la EUR post-floración lograron explicar la mayor parte de las caídas en el crecimiento del cultivo bajo condiciones de estrés durante el llenado (el ajuste del modelo se ubicó cercano a la línea 1:1; $r^2=0,93$; $p<0,001$; Fig.3.6 B).

Cabe mencionar que, las variaciones observadas en la RFA_{INT} post-floración producto del estrés térmico estuvieron íntimamente asociadas a cambios en la duración del periodo de llenado activo de los granos ($r^2=0,89$; $p<0,001$) y no a cambios en la frFA_i (datos no presentados).

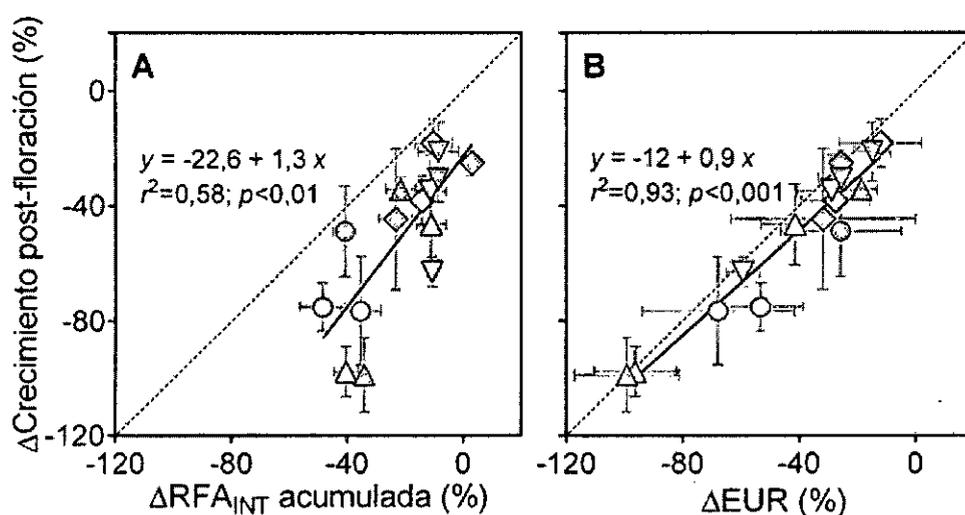


Figura 3.6 Relación entre el efecto del estrés por calor (cuantificado como diferencia porcentual respecto al tratamiento control) durante etapas tempranas o tardías del llenado sobre el crecimiento del cultivo durante post-floración y aquél sobre (i) la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada (RFA_{INT}) acumulada durante el mismo periodo (A), y (ii) la eficiencia de uso de la RFA_{INT} (EUR) (B), de cuatro híbridos de maíz en dos experimentos. Las líneas continuas y detalles indican los modelos lineales ajustados a todo el conjunto de datos. La línea discontinua muestra la relación 1:1 entre las variables. Símbolos como en la Fig.3.3.

3.3 Carbohidratos solubles en el tallo

A partir del inicio del llenado activo de los granos los valores absolutos de contenido de CHS en el tallo de todas las combinaciones de tratamientos tendieron a disminuir, a una tasa dependiente del régimen térmico, hasta valores mínimos en días cercanos a la madurez fisiológica (Fig.3.7; Fig.3.8). Dicho agotamiento de CHS en el tallo fue más abrupto para los tratamientos de temperatura estresante que para aquellos de temperatura no estresante. Si bien los tratamientos estresantes durante M_1 no siempre promovieron un nivel agotamiento de CHS mayor a aquellos estresados durante M_2 , sí anticiparon el momento de inicio de la reducción (Fig.3.7; Fig.3.8).

De acuerdo a estos resultados, se registraron diferencias porcentuales entre los regímenes de temperatura en el consumo aparente de CHS, aunque la magnitud de dichas diferencias estuvo condicionada por el genotipo. Mientras que los híbridos Flint y Pop aumentaron el consumo de CHS en forma moderada (ca. +28 y +25%, respectivamente) en respuesta al estrés por calor, los híbridos Te y TeTr lo hicieron de forma más acentuada (ca. +49 y +59%; respectivamente). Adicionalmente, los aumentos registrados en el consumo aparente de CHS de todas las combinaciones de tratamientos se relacionaron linealmente con las disminuciones en el crecimiento post-floración (o en la RFD_{PF}) del cultivo ($r^2=0,55$; $p<0,05$; $y = 9.1 - 0,65 x$).

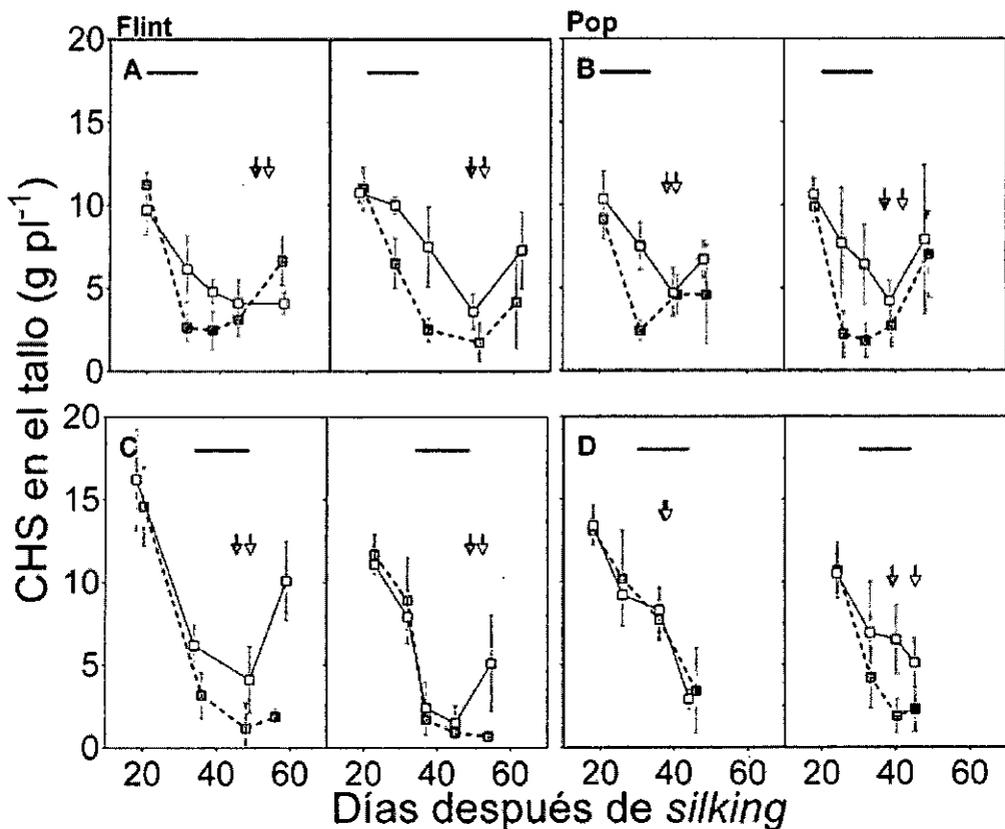


Figura 3.7 Evolución del contenido de carbohidratos solubles (CHS) en el tallo de dos híbridos de maíz (colorado duro, Flint [A, C]; pisingallo, Pop [B, D]) expuestos a dos regímenes de temperatura contrastantes (control sin calentamiento y estresante) durante etapas tempranas (A, B) o tardías (C, D) del llenado activo de los granos en dos experimentos (2009-2010 [izquierda]; 2010-2011 [derecha]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el error estándar. Símbolos, flechas y barras horizontales como en la Fig.3.1.

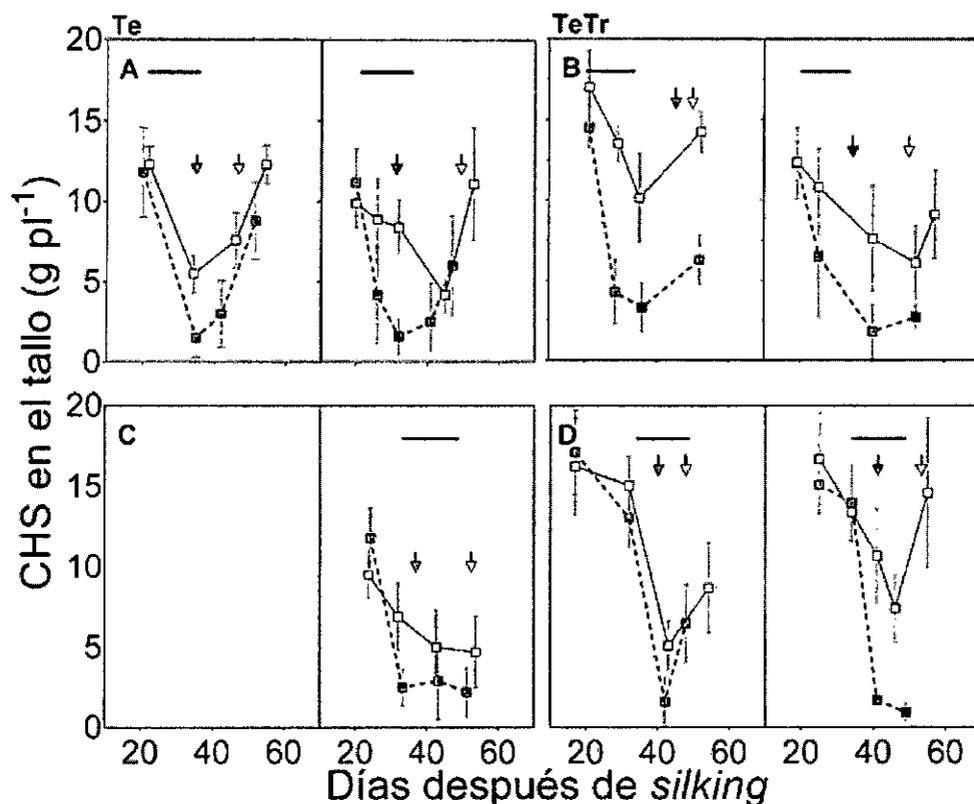


Figura 3.8 Evolución del contenido de carbohidratos solubles (CHS) en el tallo de dos híbridos de maíz (semi-dentado templado, Te [A, C]; semi-dentado templado y tropical, TeTr [B, D]) expuestos a dos regímenes de temperatura contrastantes (control sin calentamiento y estresante) durante etapas tempranas (A, B) o tardías (C, D) del llenado activo de los granos en dos experimentos (2009-2010 [izquierda]; 2010-2011 [derecha]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el error estándar. Símbolos, flechas y barras horizontales como en la Fig.3.1.

4- DISCUSIÓN

Las temperaturas extremadamente altas generan un ambiente desfavorable para el crecimiento y los procesos reproductivos del maíz, provocando pérdidas en el rendimiento en grano (Schoper et al. 1987; Cicchino et al. 2010b; Rattalino Edreira et al. 2011a). La magnitud de estas alteraciones puede depender de (i) la etapa de desarrollo en la que se encuentra el cultivo al momento de ocurrencia del estrés por calor, (ii) la intensidad del estrés, y (iii) la sensibilidad del genotipo (Hall 1992; Wahid et al. 2007).

En el presente estudio, estas condiciones fueron evidenciadas por el amplio rango de variaciones negativas en el crecimiento post-floración del cultivo y en el peso individual de sus granos como resultado de la incidencia de breves episodios de calor extremo durante diferentes estadios ontogénicos en dos años experimentales sobre híbridos de maíz con tipos de grano distintivos (colorado duro, pisingallo y semi-dentado). El calentamiento del aire promovido a través de los mini-invernáculos fue de tal magnitud que se alcanzaron temperaturas extremas, alejadas del rango considerado óptimo para el proceso de fotosíntesis (Duncan y Hesketh 1968; Christy et al. 1986) y de llenado de los granos en esta especie (Thompson 1986; Brooking 1993; Singletary et al. 1994; Stone 2001).

Los cultivos de maíz sometidos a calor extremo redujeron su crecimiento post-floración principalmente a través de caídas de la EUR, y en menor medida, de la RFAINT acumulada. En términos generales, las caídas en la EUR resultaron más severas cuando los golpes de calor incidieron (i) sobre los híbridos semi-dentados (i.e., Te y TeTr) que sobre el colorado duro y pisingallo (i.e., Pop y el Flint), y (ii) durante etapas tempranas que durante aquellas tardías del llenado de los granos. Estos resultados, junto con otros derivados de deficiencias hídricas (Earl y Davis 2003) y nitrogenadas (Muchow y Davis 1988; Muchow y Sinclair 1994) e incluso de golpes de calor (Cicchino et al. 2010b; Rattalino Edreira y Otegui 2012), disienten de aquellos documentados para condiciones restrictivas en los que las diferencias en la producción de biomasa están basadas preponderantemente en cambios de la captura del recurso lumínico (Boyer 1970; Uhart y Andrade 1995b; Sadras y Milroy 1996; Stone et al. 2000; Chenu et al. 2008). Si bien estas respuestas diferenciales probablemente estén sustentadas en la temporalidad e intensidad específicas de la incidencia de cada restricción, para el caso puntual de los golpes de calor la respuesta resultó unívoca.

Las reducciones en la EUR fueron atribuibles principalmente a (i) un deterioro de la capacidad fotosintética de las hojas (Berry y Bjorkman 1980; Burke 1990; Crafts-Brandner y Salvucci 2002; Sinsawat et al. 2004) con el concomitante incremento de la respiración de mantenimiento (Penning de Vries et al. 1979), y probablemente (ii), a un contenido de nitrógeno foliar deficiente (Muchow y Sinclair 1994) por una re-translocación incrementada de N hacia los granos (Uhart y Andrade 1995a). En este trabajo, el síntoma visual de la menor capacidad asimilatoria de las hojas fue la pérdida de pigmentación verde (i.e., clorofila; Sprague y Curtis 1933; Brougham 1960) en las hojas aún no senescidas del

estrato medio y superior del canopeo, como fue reportado para otras especies bajo estrés por calor (Fokar et al. 1998) u otras condiciones adversas (Soval-Villa et al. 2002). Asimismo, la intensidad con la cual se manifestó dicho síntoma difirió entre los híbridos en correspondencia con la respuesta diferencial de la EUR al estrés por calor (i.e., Te y Tetr > Flint y Pop).

Por otra parte, las disminuciones en la RFAINT acumulada post-floración, principalmente notorias para los híbridos Te y TeTr, pudieron atribuirse a la ocurrencia anticipada de la madurez fisiológica, y por ende, a una menor duración de la etapa de crecimiento post-floración. Singularmente, la anticipación conjunta de la madurez fisiológica y la senescencia foliar por efecto de las altas temperaturas determinó la falta de cambios sustanciales en la rFRAi promedio para dicho periodo. Colectivamente, estos resultados respaldan evidencias previas de la baja influencia de los episodios de temperaturas extremas sobre la captura del recurso lumínico (Cicchino et al. 2010b) y de la existencia de variabilidad genotípica en la respuesta de la EUR al estrés (Rattalino Edreira y Otegui 2012); y permiten extenderlas hasta estadios tardíos del llenado activo de los granos y genotipos con tipo de grano distintivo. A partir de estos resultados, se podría considerar la retención de clorofila o el carácter staygreen como expresión de la tolerancia al calor (Van Herwaarden et al. 1998; Reynolds et al. 2000). Otros atributos, e.g., el ajuste osmótico, la conductancia estomática, la temperatura del canopeo, no deberían desestimarse en ambientes productivos donde confluyen la incidencia de golpes de calor y las deficiencias hídricas (Reynolds et al. 2007).

Las reducciones en el crecimiento post-floración debidas a las altas temperaturas constituyeron severas limitaciones por fuente para el crecimiento activo de los granos, que derivaron en caídas de hasta un 50% en su tamaño final. Dichas caídas, así como para otras condiciones de crecimiento post-floración restrictivas (Egharevba et al. 1976; Jones y Simmons 1983; Jones y Brenner 1987; Ouattar et al. 1987; NeSmith y Ritchie 1992; Westgate 1994; Andrade y Ferreiro 1996; Echarte et al. 2006; Sala et al. 2007; Melchiori y Caviglia 2008; Tanaka y Maddonni 2009), fueron el reflejo del cese prematuro de su llenado activo. Para la mayoría de las combinaciones de tratamientos, la respuesta observada en el peso individual de los granos a la reducción en la RFDPF por efecto del estrés térmico (i.e., se observó un cambio del 40% en el peso individual de los granos por cambio del 100% en la relación fuente/destino) se adecuó al modelo empírico

desarrollado para esta especie de acuerdo a una vasta recopilación bibliográfica (Borrás et al. 2004). Concretamente, dicha respuesta se ubicó por encima del percentil 50 de los datos reportados en la literatura, i.e., entre los casos menos responsivos del tamaño final de los granos a condiciones de crecimiento adversas. Estos resultados junto con aquellos derivados del seguimiento del contenido de CHS en el tallo a lo largo del llenado de los granos permitieron robustecer evidencias previas en maíz (Badu-Apraku et al. 1983; Rattalino Edreira y Otegui 2012) y trigo (Blum et al. 1994) sobre el rol decisivo de los asimilados de reserva en la contribución al crecimiento de los granos bajo condiciones de estrés térmico. El consumo aparente de CHS del tallo se incrementó en función de la disminución en la RFDPF, indicando que las plantas calentadas, con una fotosíntesis actual limitada, estuvieron forzadas a recurrir a una mayor cantidad de asimilados de reserva que las plantas no calentadas para sostener el llenado de los granos (Rattalino Edreira et al. 2014). Más aún para aquellos casos en los que el acortamiento del periodo de llenado activo por efecto del estrés térmico fue más drástico (i.e., híbridos semi-dentados calentados especialmente durante el llenado temprano), el agotamiento de CHS fue casi total y coincidió temporalmente con el cese prematuro del llenado. Estos hallazgos, coincidentes con los reportados previamente por Rattalino Edreira et al. (2014), se contraponen a los documentados para trigo en los que los cultivares más tolerantes al estrés mostraron un mayor consumo de asimilados de reserva y una pérdida de clorofila o senescencia más exacerbados (Blum et al. 1994; Fokar et al. 1998; Tahir y Nakata 2005). Si bien los resultados en trigo no fueron originados en ensayos a campo, y en algún caso pudieron proceder de efectos confundidos del estrés sobre el número de granos fijados, la fuerte contraposición entre las evidencias de ambas especies exigiría una investigación más profunda y precisa de este tema, capaz de aislar el efecto de la respiración sobre el consumo de CHS en el tallo, y analizar la factibilidad de avanzar sobre la mejora del potencial de rendimiento de los híbridos comerciales de maíz, a través de la partición a espiga de esas reservas (Cirilo y Andrade 1994; Vega et al. 2001).

Por otra parte, los golpes de calor también determinaron cambios en la tasa de llenado de los granos pero que, a diferencia de aquellos en la duración del llenado, no repercutieron sustancialmente en su tamaño final. Mientras que para los híbridos Te y TeTr, el efecto fue ligeramente positivo y coincidente con lo reportado previamente bajo temperaturas moderadamente altas durante el llenado activo (Tollenaar y Bruulsema 1988b; Muchow

1990; Singletary et al. 1994; Wilhelm et al. 1999), para el híbrido Flint resultó ligeramente negativo. Este último efecto podría estar asociado a una fuerte inhibición del proceso de fotosíntesis sumada a una capacidad insuficiente de las reservas para sostener un flujo uniforme de foto-asimilados hacia los granos (Duncan et al. 1965). Sin embargo el hecho de que este híbrido no haya sido el más susceptible al estrés en términos de crecimiento y agotamiento de CHS durante post-floración discrepa con esta idea. Por otra parte, las caídas observadas en la tasa de crecimiento de los granos frente a temperaturas extremadamente altas (Tollenaar y Bruulsema 1988a; Singletary et al. 1994), sugerirían que la variación genotípica en la respuesta de este atributo al estrés térmico podría estar basada en diferencias en (i) la intensidad del calentamiento de los granos ($Flint > Te$ y $TeTr$) debida a características morfo-fisiológicas de la espiga distintivas, y/o (ii) el valor umbral de temperatura por encima del cual dicho atributo se resiente. Estos hallazgos, junto con otros estudios que evaluando el calentamiento localizado de la espiga o de granos cultivados in vitro reportaron cambios en la tasa de llenado efectivo (Jones et al. 1984; Knievel et al. 1984; Singletary et al. 1994), sostienen la existencia de un efecto directo de las altas temperaturas sobre el ritmo de crecimiento de los granos, no mediado por cambios en la tasa de crecimiento potencial establecida previamente (Reddy y Daynard 1983; Gambín et al. 2006), ni por el estado fisiológico de la plantas (e.g., crecimiento post-floración, consumo de CHS del tallo). Es probable que dicho efecto esté vinculado a alteraciones de la actividad enzimática y metabolismo internos de los granos (Barnabás et al. 2008).

5- CONCLUSIONES

La incidencia de los golpes de calor durante el llenado de maíz, frecuente en varias zonas productivas del país, entre ellas las correspondientes a la región semiárida central del país en la provincia de San Luis, promovió mermas del rendimiento asociadas exclusivamente a caídas en el tamaño final de los granos. Los golpes de calor ocurridos durante el llenado, en especial aquellos durante las etapas tempranas, redujeron la actividad de la fuente de los cultivos a través de caídas en la captura de radiación solar y en mayor medida a través de caídas en la eficiencia de uso de la radiación solar capturada. Esto produjo un desbalance entre la disponibilidad de asimilados de las

plantas y la demanda por parte de los granos (i.e., una relación fuente/destino reducida) que se tradujo en el cese prematuro del llenado, con la consecuente reducción del tamaño final de los granos. El incremento en la re-movilización de reservas hacia los granos contribuyó a sostener su crecimiento ante la incidencia de los golpes de calor. La magnitud de dicha contribución dependió del grado de reducción del crecimiento post-floración provocado por el estrés térmico. Teniendo la precaución que la información aquí reportada no refiere a un número elevado de híbridos con un tipo de grano característico, se pudo establecer que las variaciones en la susceptibilidad del tamaño individual de los granos a los golpes de calor entre los genotipos no estarían asociadas a una respuesta diferencial de sus reservas para sostener el llenado ni del metabolismo y actividad enzimática internos de sus granos, sino que estarían asociadas a una respuesta diferencial de su aparato fotosintético a las altas temperaturas.

6- BIBLIOGRAFÍA

Al-Khatib, K., Paulsen, G.M., 1999. High-temperature effects on photosynthetic processes in temperate and tropical cereals. *Crop Science* 39, 119-125.

Alexander, L.V., Zhang, X., Peterson, T.C., Caesar, J., Gleason, B., Klein Tank, A.M.G., Haylock, M., Collins, D., Trewin, B., Rahimzadeh, F., Tagipour, A., Rupa Kumar, K., Revadekar, J., Griffiths, G., Vincent, L., Stephenson, D.B., Burn, J., Aguilar, E., Brunet, M., Taylor, M., New, M., Zhai, P., Rusticucci, M., Vazquez-Aguirre, J.L., 2006. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 111, D05109.

Andrade, F.H., Ferreiro, M.A., 1996. Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research* 48, 155-165.

Badu-Apraku, B., Hunter, R.B., Tollenaar, M., 1983. Effect of temperature during grain filling on whole plant and grain yield in maize (*Zea mays* L.). *Canadian Journal of Plant Science* 63, 357-363.

Barnabás, B., Jager, K., Feher, A., 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell and Environment* 31, 11-38.

- Berry, J., Bjorkman, O., 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31, 491-543.
- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G., Shpiler, L., 1994. Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Functional Plant Biology* 21, 771-781.
- Borrás, L., Otegui, M.E., 2001. Maize kernel weight response to postflowering source–sink ratio. *Crop Science* 49, 1816-1822.
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86, 131-146.
- Boyer, J.S., 1970. Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean, and Sunflower at Various Leaf Water Potentials. *Plant Physiology* 46, 233-235.
- Brooking, I.R., 1993. Effect of temperature on kernel growth rate of maize grown in a temperate maritime environment. *Field Crops Research* 35, 135-145.
- Brougham, R.K., 1960. The Relationship between the critical Leaf Area, Total Chlorophyll Content, and Maximum Growth-rate of some Pasture and Crop Planst. *Annals of Botany* 24, 463-474.
- Burke, J.J., 1990. Variation among Species in the Temperature Dependence of the Reappearance of Variable Fluorescence following Illumination. *Plant Physiology* 93, 652-656.
- Capitanio, R., Gentinetta, E., Motto, M., 1983. Grain weight and its components in maize inbred lines. *Maydica* 28, 365-379.
- Cárcova, J., Otegui, M.E., 2001. Ear temperature and pollination timing effects on maize kernel set. *Crop Science* 41, 1809-1815.
- Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E., 2010a. Heat stress during late vegetative growth of maize: Effects on phenology and assessment of optimum temperature. *Crop Science* 50, 1431-1437.

Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I., Uribelarrea, M., Otegui, M.E., 2010b. Heat Stress in Field-Grown Maize: Response of Physiological Determinants of Grain Yield. *Crop Science* 50, 1438-1448.

Cirilo, A., Andrade, F.H., 1994. Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Science* 34, 1039-1043.

Commuri, P.D., Jones, R.J., 2001. High temperatures during endosperm cell division in maize: A genotypic comparison under in vitro and field conditions. *Crop Science* 41, 1122-1130.

Crafts-Brandner, S.J., Salvucci, M.E., 2000. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97, 13430-13435.

Crafts-Brandner, S.J., Salvucci, M.E., 2002. Sensitivity of photosynthesis in a C₄ plant, maize, to heat stress. *Plant Physiology* 129, 1773-1780.

Chenu, K., Chapman, S.C., Hammer, G.L., McLean, G., Salah, H.B.H., Tardieu, F., 2008. Short-term responses of leaf growth rate to water deficit scale up to whole-plant and crop levels: an integrated modelling approach in maize. *Plant, Cell & Environment* 31, 378-391.

Christy, A.L., Williamson, D.R., Wideman, A.S., 1986. Maize source development and activity. En: Shannon, J.C., Knievel, D.P., Boyer, C.D. (Eds.), *Regulation of Carbon and Nitrogen Reduction and Utilization in Maize*. American Society of Plant Physiology, Rockville, MD, pp. 11-20.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L.A., Tablada, E.M., Robledo, C.W., 2012. InfoStat version 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. www.infostat.com.ar (fecha de acceso 10 Nov. 2014).

Dreywood, R., 1946. Qualitative Test for Carbohydrate Material. *Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition* 18, 499-499.

Duncan, W.G., Hatfield, A.L., Ragland, J.L., 1965. The Growth and Yield of Corn. II. Daily Growth of Corn Kernels. *Agronomy Journal* 57, 221-223.

Duncan, W.G., Hesketh, J.D., 1968. Net Photosynthetic Rates, Relative Leaf Growth Rates, and Leaf Numbers of 22 Races of Maize Grown at Eight Temperatures¹. *Crop Science* 8, 670-674.

Dupuis, I., Dumas, C., 1990. Influence of temperature stress on in vitro fertilization and heat shock protein synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive tissues. *Plant Physiology* 94, 665-670.

Earl, H.J., Davis, R.F., 2003. Effect of drought stress on leaf and whole canopy radiation use efficiency and yield of maize. *Agronomy Journal* 95, 688-696.

Echarte, L., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Abbate, P.E., 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.

Egharevba, P.N., Horrocks, R.D., Zuber, M.S., 1976. Dry Matter Accumulation in Maize in Response to Defoliation. *Agronomy Journal* 68, 40-43.

Field, C.B., Barros, V., Stocker, T., Dahe, Q., Dokken, D., Ebi, K., Mastrandrea, M., Mach, K., Plattner, G., Allen, S., 2012. Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. Special report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

Fokar, M., Blum, A., Nguyen, H., 1998. Heat tolerance in spring wheat. II. Grain filling. *Euphytica* 104, 9-15.

Gambín, B.L., Borrás, L., Otegui, M.E., 2006. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 95, 316-326.

Hall, A.E., 1992. Breeding for Heat Tolerance. En: Janick, J. (Ed.), *Plant Breeding Reviews*. John Wiley & Sons, Inc., Riverside, pp. 129-168.

Herrero, M.P., Johnson, R.R., 1980. High temperature stress and pollen viability of maize. *Crop Science* 20, 796-800.

Jandel-Scientific, 1991. Table Curve V 3.0. User's Manual Version 3.0 AISN Software. Jandel-Scientific, Corte Madera, CA.

Jones, R.J., Brenner, M.L., 1987. Distribution of abscisic acid in maize kernel during grain filling. *Plant Physiology* 83, 905-909.

Jones, R.J., Gengenbach, B.G., Cardwell, V.B., 1981. Temperature effects on in vitro kernel development of maize. *Crop Science* 21, 761-766.

Jones, R.J., Ouattar, S., Crookston, R.K., 1984. Thermal environment during endosperm cell division and grain filling in maize: Effects on kernel growth and development in vitro. *Crop Science* 24, 133-137.

Jones, R.J., Simmons, S.R., 1983. Effect of altered source-sink ratio on growth of maize kernels. *Crop Science* 23, 129-134.

Knievel, D.P., Collava, K.O., Smith, R.L., 1984. Maize kernel growth rate and chemical composition response to temperature. *Agronomy Abstracts*, p. 109.

Lobell, D.B., Asner, G.P., 2003. Climate and Management Contributions to Recent Trends in U.S. Agricultural Yields. *Science* 299, 1032.

Lobell, D.B., Field, C.B., 2007. Global scale climate-crop yield relationships and the impacts of recent warming. *Environmental Research Letters* 2, 1-7.

Lobell, D.B., Schlenker, W., Costa-Roberts, J., 2011. Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science* 333, 616-620.

Maddonni, G., 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina—a probabilistic approach. *Theoretical and Applied Climatology* 107, 325-345.

Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2004. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set. *Field Crops Research* 85, 1-13.

- Melchiori, R.J.M., Caviglia, O.P., 2008. Maize kernel growth and kernel water relations as affected by nitrogen supply. *Field Crops Research* 108, 198-205.
- Mitchell, J.C., Petolino, J.F., 1988. Heat stress effects on isolated reproductive organs of maize. *Plant Physiology* 133, 625-628.
- Muchow, R.C., 1990. Effect of high temperature on grain-growth in field-grown maize. *Field Crops Research* 23, 145-158.
- Muchow, R.C., Davis, R., 1988. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in a semi-arid tropical environment II. Radiation interception and biomass accumulation. *Field Crops Research* 18, 17-30.
- Muchow, R.C., Sinclair, T.R., 1994. Nitrogen response of leaf photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum. *Crop Science* 34, 721-727.
- NeSmith, D.S., Ritchie, J.T., 1992. Maize (*Zea mays* L.) response to a severe soil water-deficit during grain-filling. *Field Crops Research* 29, 23-35.
- Olsen, J.K., McMahon, C.R., Hammer, G.L., 1993. Prediction of Sweet Corn Phenology in Subtropical Environments. *Agronomy Journal* 85, 410-415.
- Ouattar, S., Jones, R.J., Crookston, R.K., Kajeiou, M., 1987. Effect of drought on water relations of developing maize kernels. *Crop Science* 27, 730-735.
- Penning de Vries, F.W.T., Wiltage, J.M., Gremer, R., 1979. Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content. *Annals of Botany* 44, 595-609.
- Rattalino Edreira, J.I., Budakli Carpici, E., Sammarro, D., Otegui, M.E., 2011a. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Research* 123, 62-73.
- Rattalino Edreira, J.I., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., 2011b. Golpe de calor y productividad en maiz: el ambiente y la genética. AAPRESID, pp. 15-20.

Rattalino Edreira, J.I., Mayer, L.I., Otegui, M.E., 2014. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Kernel growth, water relations and assimilate availability for grain filling. *Field Crops Research* 166, 162-172.

Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E., 2012. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research* 130, 87-98.

Reddy, V.M., Daynard, T.B., 1983. Endosperm characteristics associated with rate of grain filling and kernel size in corn. *Maydica* 28, 339-355.

Reynolds, M.P., Delgado B, M.I., Gutiérrez-Rodríguez, M., Larqué-Saavedra, A., 2000. Photosynthesis of wheat in a warm, irrigated environment: I: Genetic diversity and crop productivity. *Field Crops Research* 66, 37-50.

Reynolds, M.P., Pierre, C.S., Saad, A.S.I., Vargas, M., Condon, A.G., 2007. Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in elite genetic resources under drought and heat stress. *Crop Science* 47, S-172-189.

Ritchie, S.W., Hanway, J.J., 1982. How a corn plant crop develops. Spec. Rep. 48. Iowa State Univ. of Sci. and Technol., Coop. Ext. Serv., Ames, IA.

Sadras, V.O., Milroy, S.P., 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *Field Crops Research* 47, 253-266.

Sakurai, G., Iizumi, T., Yokozawa, M., 2011. Varying temporal and spatial effects of climate on maize and soybean affect yield prediction. *Climate Research* 49, 143-154.

Sala, G.R., Westgate, M.E., Andrade, F.H., 2007. Source/sink ratio and the relationship between maximum water content, maximum volume, and final dry weight of maize kernels. *Field Crops Research* 101, 19-25.

Schlenker, W., Lobell, D., B., 2010. Robust negative impacts of climate change on African agriculture. *Environmental Research Letters* 5, 014010.

Schlenker, W., Roberts, M.J., 2009. Nonlinear temperature effects indicate severe damages to U.S. crop yields under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 15594-15598.

Schooper, J.B., Lambert, R.J., Vasilas, B.L., 1986. Maize pollen viability and ear receptivity under water and high temperature stress. *Crop Science* 26, 1029-1033.

Schooper, J.B., Lambert, R.J., Vasilas, B.L., Westgate, M.E., 1987. Plant factors controlling seed set in maize. *Plant Physiology* 83, 121-125.

Sinclair, T.R., Muchow, R.C., 1999. Radiation Use Efficiency. En: Donald, L.S. (Ed.), *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 215-265.

Singletary, G.W., Banisadr, R., Keeling, P.L., 1994. Heat stress during grain filling in maize: Effects on carbohydrate storage and metabolism. *Australian Journal of Agricultural Research* 21, 829-841.

Sinsawat, V., Leipner, J., Stamp, P., Fracheboud, Y., 2004. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany* 52, 123-129.

Soil Survey Staff. 2010. *Keys to soil taxonomy*, 11th ed. USDA-NRCS, Washington, DC.

Soval-Villa, M., Wood, C.W., Guertal, E.A., 2002. Tomato leaf chlorophyll meter readings as affected by variety, nitrogen form, and nighttime nutrient solution strength. *Journal of Plant Nutrition* 25, 2129-2142.

Sprague, H.B., Curtis, N., 1933. Chlorophyll content as an index of the productive capacity of selfed lines of corn and their hybrids. *Journal of the American Society of Agronomy*.

Stone, P., 2001. The effects of heat stress on cereal yield and quality. *Crop responses and adaptations to temperature stress*, 243-291.

Stone, P.J., Wilson, D.R., Reid, J.B., Gillespie, R.N., 2000. Water deficit effects on sweet corn. I. Water use, radiation use efficiency, growth, and yield. *Australian Journal of Agricultural Research* 52, 103-113.

- Tahir, I.S.A., Nakata, N., 2005. Remobilization of Nitrogen and Carbohydrate from Stems of Bread Wheat in Response to Heat Stress during Grain Filling. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191, 106-115.
- Tanaka, W., Maddonni, G.Á., 2009. Maize Kernel Oil and Episodes of Shading during the Grain-Filling Period. *Crop Science* 49, 2187-2197.
- Tao, F., Yokozawa, M., Liu, J., Zhang, Z., 2008. Climate-crop yield relationships at provincial scales in China and the impacts of recent climate trends. *Climate Research* 38, 83-94.
- Thompson, L.M., 1986. Climatic Change, Weather Variability, and Corn Production. *Agronomy Journal* 78, 649-653.
- Tollenaar, M., Bruulsema, T.W., 1988a. Effects of temperature on rate and duration of kernel dry matter accumulation of maize. *Canadian Journal of Plant Science* 68, 935-940.
- Tollenaar, M., Bruulsema, T.W., 1988b. Efficiency of maize dry matter production during periods of complete leaf area expansion. *Agronomy Journal* 80, 580-585.
- Tollenaar, M., Daynard, T.B., 1978. Kernel growth and development at two positions on the ear of maize (*Zea mays*). *Canadian Journal of Plant Science* 58, 189-197.
- Tollenaar, M., Daynard, T.B., Hunter, R.B., 1979. Effect of temperature on rate of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Science* 19, 363-366.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995a. Nitrogen and carbon accumulation and remobilization during grain filling in maize under different source/sink ratios. *Crop Science* 35, 183-190.
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995b. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Science* 35, 1376-1383.
- van Ittersum, M.K., Rabbinge, R., 1997. Concept of production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combination. *Field Crops Research* 52, 197-208.

Van Herwaarden, A., Richards, R., Farquhar, G., Angus, J., 1998. 'Haying-off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertiliser. III. The influence of water deficit and heat shock. *Australian Journal of Agricultural Research* 49, 1095-1110.

Vega, C.R.C., Andrade, F.H., Sadras, V.O., 2001. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research* 72, 163-175.

Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R., Khair, A., 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 61, 199-223.

Westgate, M.E., 1994. Water Status and Development of the Maize Endosperm and Embryo during Drought. *Crop Science* 34, 76-83.

Wilhelm, E.P., Mullen, R.E., Keeling, P.L., Singletary, G.W., 1999. Heat stress during grain filling in maize: effects on kernel growth and metabolism. *Crop Science* 39, 1733-1741.

Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal* 57, 508-514.