



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS



Trabajo Final de Graduación

Modalidad: Tesina

**Relaciones entre el rendimiento en grano y la
partición de asimilados en maíces expuestos a
altas temperaturas diurnas y nocturnas en pos
floración del cultivo**

Alumna: Gorzelowski, Yuliana Elizabeth

Director: Ing. Agr. (Dr.) Neiff, Nicolás

Lugar de trabajo: Campo Didáctico y Experimental, Facultad de
Ciencias Agrarias - UNNE

AÑO: 2020

Índice

Resumen.....	3
Introducción y antecedentes.....	4
Objetivo.....	6
Materiales y métodos.....	6
Condiciones experimentales y manejo agronómico del experimento a campo.....	6
Diseño del experimento y tratamientos.....	7
Mediciones realizadas.....	8
Monitoreo de temperatura y humedad relativa.....	8
Biomasa total aérea.....	8
Partición de asimilados.....	8
Cálculo de tasas de crecimiento (TC) y partición de asimilados en función del tiempo $P(t)$	8
Componentes numéricos del rendimiento y partición a madurez.....	9
Análisis estadístico.....	9
Resultados y discusión.....	10
Efectividad de los incrementos térmicos diurnos y nocturnos.....	10
Efecto de los tratamientos sobre la tasa de crecimiento y la partición de asimilados en posfloración.....	10
Efecto de los tratamientos en la partición de asimilados a madurez y componentes numéricos del rendimiento.....	12
Conclusiones.....	13
Tablas.....	14
Gráficos.....	17
Bibliografía.....	24

Resumen

Las variaciones climáticas representan un desafío siempre presente para la agricultura. Las altas temperaturas diurnas y nocturnas pueden disminuir la tasa de crecimiento del cultivo, alterar el balance en la distribución de asimilados y, además producir mermas en el rendimiento de los principales cultivos, incluyendo el maíz. El presente trabajo consistió en evaluar la partición de asimilados, la tasa de crecimiento del cultivo y los componentes numéricos del rendimiento, frente a incrementos térmicos diurnos y nocturnos durante el periodo de pos floración del cultivo. El ensayo se condujo sin limitaciones hídrico-nutricionales, con una única densidad (8 pl m^{-2}), en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes. Se utilizó un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones. Las parcelas principales fueron dispuestas en bloques completos al azar y cada una estuvo constituida de un invernáculo tipo túnel ($30 \text{ m}^2 \text{ c/u}$). En las sub-parcelas ($15 \text{ m}^2 \text{ c/u}$) se sembraron dos híbridos: DK7210 VT3PRO (templado, Te) y DK7710 VT3PRO (templado x tropical, Tx). Los tratamientos consistieron en (i) episodios con altas temperaturas diurnas entre las 10:00 y las 15:00 h e incrementos térmicos nocturnos entre las 19:00 y 07:00 h (ATDN) y (ii) un testigo a temperatura ambiente (C). Los aumentos de la temperatura diurna se realizaron por medio del cierre de los laterales en horas del mediodía (*i.e.* 10 a 15 h), mientras que los incrementos de temperatura nocturna se realizaron por medio de caloventores eléctricos. El período de calentamiento se extendió por 14 días, desde el día “R1+2d” (Ritchie y Hanway, 1982) hasta el día “R1+16d”. Con el fin de sincronizar las fecundaciones y evitar efectos confundidos por la baja viabilidad del polen debido a los tratamientos calentados, se utilizó polen fresco. Mediante muestreos destructivos de biomasa aérea después del tratamiento (R1+16d), se calcularon la tasa de crecimiento de planta y espiga (*i. e.* TCP y TCE), y partición de asimilados en función del tiempo $P(t)$. En madurez fisiológica, además, se obtuvo el peso de los granos, NGP y rendimiento. Los datos fueron analizados con ANAVA. Los resultados mostraron que la combinación de incrementos térmicos diurnos y nocturnos modificaron significativamente la TCP como así también la partición a estructuras vegetativas ($P[t]_{\text{TALLO}}$ y $P[t]_{\text{HOJA}}$) y reproductivas ($P[t]_{\text{CHALAS}}$, $P[t]_{\text{PEDICELO}}$, y $P[t]_{\text{MARLO}}$) evaluadas durante la posfloración del cultivo. Además, las altas temperaturas provocaron disminuciones en el NGP, aunque éstas no fueron suficientes para disminuir significativamente el rendimiento del cultivo (kg ha^{-1}).

Introducción y antecedentes

Las variaciones climáticas representan un desafío siempre presente para la agricultura (IPCC, 2014). Uno de los aspectos del cambio climático que ha recibido escasa atención es la diferencia entre las temperaturas máximas y mínimas, con sus consecuentes cambios en la amplitud térmica (Lobell, 2007). Entre 1950 y 1990 existió una disminución de la amplitud térmica a nivel mundial, siendo las temperaturas mínimas (nocturnas) las que aumentaron más rápidamente respecto a las temperaturas máximas (Easterling *et al.*, 1997; Vose *et al.*, 2005). A partir de 1880, la temperatura media aumentó 0,85°C, siendo la primera década del siglo XXI la más cálida de toda la serie global (Barros y Camilloni, 2016). Así, algunos modelos climáticos predicen aumentos a nivel global entre 1,0 y 3,7°C de la temperatura media para 2100 (IPCC, 2013).

A nivel nacional, la proyección del aumento de las temperaturas mínimas es mayor que las temperaturas máximas (SAyDS, 2014). En el este y norte del país los cambios en las temperaturas extremas se manifestaron más claramente que en las temperaturas medias (Vicent *et al.*, 2005; SAyDS, 2014). Rusticucci y Barrucand (2004) observaron una tendencia significativa al aumento de la temperatura mínima en los meses de verano, durante un período comprendido entre 1959-1998. La región subtropical Argentina presentó aumentos promedios de 0,5°C entre 1960 y 2010 (Barros y Camilloni, 2016), estos aumentos de las temperaturas diurnas y/o nocturnas en regiones de baja latitud pueden producir los mayores impactos negativos, donde el crecimiento y desarrollo de los cereales ocurre frecuentemente con umbrales térmicos supra-óptimos (Easterling *et al.*, 2007).

Las altas temperaturas afectan negativamente a la producción de cultivos (Herrero y Johnson, 1980). Las mermas en el rendimiento de grano han sido atribuidas a varios mecanismos (Badu-Apraku *et al.*, 1983; Thompson, 1986; Cheikh y Jones, 1994), incluyendo el aumento del aborto de flores y la reducción de la etapa de llenado de granos (Duke y Doehlert, 1996; Barnabas *et al.*, 2008; Engelen-Eigles y Jones, 2000; Ramadoss *et al.*, 2004).

Existen evidencias acerca de disminuciones en el rendimiento en grano atribuibles a incrementos en las temperaturas nocturnas y/o diurnas en diferentes cereales. Por ejemplo, en el cultivo de arroz (*Oryza sativa*) se han documentado reducciones en el rendimiento asociadas al aumento de la temperatura nocturna en regiones de Asia y Estados Unidos (Welch *et al.*, 2010; Mohammed y Tarpley, 2014). Dichas reducciones principalmente se debieron a un impacto negativo en la diferenciación de espiguillas y un aumento significativo en el aborto de las mismas (Wei *et al.*, 2010). De la misma

manera García *et al.* (2015) encontraron que, para el cultivo de trigo (*Triticum aestivum*) y cebada (*Hordeum vulgare*), el rendimiento promedio se vio afectado en un 7% por cada grado centígrado aumentado durante el periodo crítico, como resultado de un menor número de espigas y una reducción en la producción de biomasa. Además, Prasad *et al.* (2008) en experimentos realizados en cámaras de crecimiento con plantas de sorgo (*Sorghum bicolor*) detectaron una alta sensibilidad a episodios de altas temperaturas nocturnas y diurnas, especialmente cuando estas se registraban durante el período crítico del cultivo (20 días antes y 10 días después de floración).

En el cultivo de maíz, la problemática de la reducción del rendimiento en grano por altas temperaturas fue abordada en estudios en los cuales se aplicaron incrementos térmicos nocturnos y/o diurnos. La mayoría de los estudios que aplicaron la combinación de altas temperaturas diurnas y nocturnas fueron conducidos en cámaras de crecimiento a temperaturas constantes. Por ejemplo, Suwa *et al.* (2010) encontraron que al incrementar las temperaturas en el periodo de prefloración (35 y 27°C para diurnas y nocturnas, respectivamente), se redujo la tasa de crecimiento de la espiga y la partición de asimilados hacia la misma. Peters *et al.* (1971) en ensayos realizados en cámaras de crecimiento, registraron hasta un 40% de disminución de rendimiento en plantas expuestas a temperaturas nocturnas de 29°C durante el período comprendido entre floración y madurez fisiológica respecto a aquellas expuestas a un régimen térmico nocturno más bajo (16°C). Las reducciones del rendimiento por incrementos de la temperatura nocturna alrededor de floración estuvieron asociadas con un incremento en la tasa de desarrollo del cultivo y a una menor producción de biomasa (Cantarero *et al.*, 1999).

Las altas temperaturas a menudo perturban el balance en la distribución de asimilados entre órganos fuente (hojas) y órganos destino (espiga) debido a diferentes respuestas a la acumulación de biomasa (Suwa *et al.*, 2010). Estos autores encontraron que la inhibición del crecimiento de estructuras reproductivas por efecto de las altas temperaturas modifica la partición de asimilados, re-dirigiendo asimilados a estructuras vegetativas (e.g., tallo).

Breves episodios de estrés por alta temperatura diurna alrededor de floración también redujeron el rendimiento de maíz (Cicchino *et al.*, 2010; Rattalino Edreira y Otegui, 2012; Rattalino Edreira y Otegui, 2013; Neiff *et al.*, 2016). Rattalino Edreira y Otegui (2012) observaron reducciones en la tasa de crecimiento de planta por efecto de altas temperaturas aplicadas en pre y postfloración. Esto resultó en una menor acumulación de biomasa y rendimiento en grano.

No obstante, los mayores impactos de las altas temperaturas diurnas fueron sobre el número de granos cuando estas se aplicaron en pos floración temprana del cultivo de maíz (Rattalino Edreira y Otegui, 2013; Neiff *et al.*, 2016). Parte de estas reducciones fueron asociadas con menores tasas fotosintéticas como consecuencia de incrementos de 5 a 8°C de la temperatura diurna (Neiff *et al.*, 2016).

Existe una repuesta diferencial a las altas temperaturas en relación con el germoplasma utilizado (Rattalino Edreira y Otegui, 2012; Neiff *et al.*, 2016). En general, los genotipos tropicales han expresado mayor tolerancia al estrés por altas temperaturas respecto a sus contrapartes templados (Rattalino Edreira y Otegui, 2012; Neiff *et al.*, 2015). Desde el punto de vista reproductivo los genotipos tropicales cuentan con mayor tolerancia al calor debido a la mayor viabilidad de los granos de polen y la receptividad de los estigmas (Alam *et al.*, 2017). Sin embargo, a menudo los cruzamientos entre germoplasma tropical y templado incrementan la tolerancia al estrés térmico debido a un mayor nivel de heterosis (Wen *et al.*, 2012).

La temperatura es uno de los principales factores ambientales que afectan el rendimiento en maíz (Muchow, 1990) y considerando los pronósticos de los futuros escenarios productivos, resulta clave estudiar los efectos de la combinación de incrementos de temperatura diurnas y nocturnas bajo condiciones de campo. Además, las posibles variaciones en el rendimiento en grano que pueden presentar genotipos genéticamente contrastantes frente a la combinación de incrementos térmicos nocturnos y diurnos es otro aspecto que se ha considerado. El presente trabajo consistió en evaluar la partición de asimilados, la tasa de crecimiento del cultivo y los componentes numéricos del rendimiento de maíz frente a incrementos térmicos nocturnos y diurnos durante el periodo de pos floración del cultivo.

Objetivo

Evaluar el efecto de la combinación de incrementos térmicos diurnos y nocturnos aplicados en pos floración del cultivo sobre los componentes numéricos del rendimiento y su relación con la partición de asimilados en dos genotipos de maíz genéticamente contrastantes.

Materiales y método

Condiciones experimentales y manejo agronómico del experimento a campo

El experimento se llevó a cabo en la localidad de Corrientes, en el Campo Experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste (FCA-UNNE, 27° 28' S; 58° 49' O; 70 msnm). Los ensayos se condujeron sin limitaciones hídrico-nutricionales y con un adecuado control de adversidades bióticas. La siembra se realizó en la segunda quincena de agosto colocando dos semillas por golpe con posterior raleo en V3 (Ritchie y Hanway, 1982) para lograr una única densidad (8 plantas m⁻²). Se utilizaron dos híbridos de origen genético contrastante: DK7210 VT3PRO (templado, Te) y DK7710 VT3PRO (templado × tropical, Tx) producidos por Monsanto Argentina. Ambos híbridos fueron escogidos por ser materiales sembrados frecuentemente en la región NEA y presentar una respuesta diferencial a las altas temperaturas en ensayos preliminares (Kettler *et al.*, 2018).

Diseño del experimento y tratamientos

A partir de un arreglo factorial se utilizó un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones. Las parcelas principales fueron dispuestas en bloques completos al azar y cada parcela estuvo constituida de un invernáculo tipo túnel (30 m² c/u), cubierto con polietileno de 150 µm de espesor, lo que permitió aplicar los incrementos térmicos durante posfloración del cultivo. En las sub-parcelas (15 m² c/u) se sembraron los híbridos Te y Tx. El período de calentamiento se extendió por 14 días, desde el día “R1+2d” (Ritchie y Hanway, 1982) y los 13 días posteriores, hasta el día “R1+16d”. Las parcelas principales consistieron en (i) episodios con altas temperaturas diurnas entre las 10:00 y las 15:00 h e incrementos térmicos nocturnos entre las 19:00 y 07:00 h (ATDN) y (ii) un testigo a temperatura ambiente, sin incrementos térmicos diurnos ni nocturnos (C). Los aumentos de la temperatura diurna se realizaron por medio del cierre de los laterales en horas del mediodía (*i.e.* 10 a 15 h), lo cual dependió de la radiación solar como fuente de calor (incrementos térmicos promedio de 5 a 8°C; Neiff *et al.*, 2016). Además, durante las horas de calentamiento se dejó una apertura lateral de 50 cm a nivel del suelo para permitir el adecuado intercambio gaseoso con el exterior y evitar un calentamiento excesivo. Los incrementos de temperatura nocturna se realizaron por medio de calventores eléctricos (dos por cada parcela principal) con el objeto de mantener la temperatura de los tratamientos calentados 5°C por encima de la temperatura ambiental. En C, los laterales permanecieron abiertos y la cobertura plástica se colocó a los fines de asegurar los mismos niveles de radiación en todos los tratamientos.

Con el fin de sincronizar las fecundaciones y evitar efectos confundidos por la baja viabilidad del polen o panojas estériles en los tratamientos calentados, se procedió al

aporte repetido de polen fresco en todas las parcelas durante las primeras horas de la mañana.

Mediciones realizadas

Monitoreo de temperatura y humedad relativa

Los incrementos térmicos de cada parcela se registraron por medio de Termo-Hygrochrones (DS1923, Maxim Integrated, SJ, USA) con la capacidad de almacenar datos cada 10 minutos. Todas las parcelas contaron con sensores ubicados a nivel de la espiga.

Biomasa total aérea

La biomasa en pos floración se obtuvo por medio de dos muestreos en los estados de R1+2 d y R1+16 d (*i.e.* antes y después de finalizar con los tratamientos). Cada muestreo consistió en cortes destructivos de al menos siete plantas (0,87 m²) de los surcos centrales de cada sub-parcela. La biomasa a madurez se calculó a partir de un muestreo en madurez fisiológica (MF) del cultivo donde se cosecharon un total de 10 plantas (1,25 m²) en cada sub-parcela. En todos los muestreos, el material fue llevado a estufa a 65°C hasta peso constante para el cálculo de la materia seca (MS).

Partición de asimilados

Con el fin de evaluar la partición de asimilados a nivel de planta y, a partir de los muestreos realizados para la determinación de biomasa total aérea en los estadios R1+2 d, R1+16 d y a madurez fisiológica (MF), cada planta se separó en tallo, hojas, chalas, pedúnculo, marlo y granos. Los resultados se expresaron en gramos de materia seca acumulada o por unidad de tiempo (*i.e.*, tasas de crecimiento).

Cálculo de tasas de crecimiento (TC) y partición de asimilados en función del tiempo $P(t)$

Una vez obtenidas las muestras de biomasa aérea en pos floración (al inicio y final de los tratamientos), se procedió al cálculo de la tasa de crecimiento en dicho periodo en función del tiempo cronológico transcurrido entre ambos cortes. De esta manera, el cálculo de la tasa de crecimiento de la planta entera (TCP) y la espiga (TCE) fue el cociente entre la diferencia en gramos de la materia seca entre muestreos y los días transcurridos en dicho periodo.

$$\text{TCP/TCE} = \frac{\text{MS final P/E} - \text{MS inicial P/E}}{\text{Tiempo}}$$

Donde:

MS final P/E: es la materia seca aérea total de la planta (P) o de la espiga (E) al finalizar los incrementos térmicos en pos floración (R1+16 d)

MS inicial: es la materia seca aérea total de la planta (P) o de la espiga (E) al iniciar los incrementos térmicos en pos floración (R1+2 d)

Tiempo: equivale al número de días transcurrido entre mediciones (14 días).

El cálculo de la partición de asimilados en función del tiempo ($P[t]$) se realizó como la diferencia entre la materia seca particionada de las partes vegetativas (tallo y hojas) y reproductiva femenina (espiga) dividido el tiempo transcurrido entre muestreos (*i.e.*, R1+2d a R1+16d). De esta manera, quedaron definidas las variables $P[t]_{\text{TALLO}}$, $P[t]_{\text{HOJAS}}$, $P[t]_{\text{CHALAS}}$, $P[t]_{\text{ESTIGMAS}}$, $P[t]_{\text{PEDICELO}}$, $P[t]_{\text{MARLO}}$ y $P[t]_{\text{GRANOS}}$ para la biomasa de tallo, hojas, chalas, estigmas, pedicelo, marlo y granos en formación durante el periodo de pos floración, respectivamente. Valores positivos / negativos de $P[t]$ para cada órgano indican crecimiento / posible remobilización de asimilados, respectivamente.

Componentes numéricos del rendimiento y partición a madurez

Cuando los granos contenían aproximadamente 25% de humedad se realizó la cosecha. De las diez plantas muestreadas en MF, se separaron las espigas para su posterior trilla manual. El número de granos por planta (NGP) se obtuvo por conteo manual de las espigas cosechadas en cada parcela. El peso promedio de grano por planta se determinó como el cociente entre el rendimiento en grano por planta y el NGP. Además, se contabilizó la MS de tallos, hojas, panoja y espiga, con el objetivo de analizar la partición de asimilados a madurez.

Análisis estadístico

Se empleó el análisis de la variancia (ANAVA) para ambos factores y su interacción. El test LSD Fischer fue utilizado para evaluar las medias entre tratamientos ($\alpha = 0,05$). Los datos se analizaron con el software estadístico Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2015).

Resultados y discusión

Efectividad de los incrementos térmicos diurnos y nocturnos:

En el presente trabajo las temperaturas medias diurnas durante el tratamiento fueron de 36,3°C y 31,4°C (ATDN y C, respectivamente) y las temperaturas medias nocturnas estuvieron entre 25,6°C y 23,3°C (ATDN y C), significando incrementos promedios de +4,9°C y +2,3°C, respectivamente (Tabla 1). Los incrementos térmicos diurnos presentaron valores medios acordes con otros trabajos en condiciones experimentales similares (Neiff *et al.*, 2016; Kettler *et al.*, 2018), como así también con experimentos a campo que efectuaron calentamientos con caloventores infrarrojos (Siebers *et al.*, 2017). No obstante, los incrementos térmicos nocturnos (+2,3°C) no alcanzaron a mantener las diferencias térmicas deseables (*i.e.*, +5,0°C). Esto fue agravado por dos noches sin poder encender los caloventores debido a fuertes tormentas (Tabla 1). Cabe destacar el esfuerzo por reproducir incrementos térmicos (Fig. 1) que copien la marcha térmica nocturna (Cantarero *et al.*, 1999) y permitan reproducir diferencias térmicas realistas.

Efecto de los tratamientos sobre la tasa de crecimiento y la partición de asimilados en pos floración:

La tasa de crecimiento promedio por planta (TCP), durante el periodo de tratamiento, disminuyó significativamente ($p < 0,05$) ante el incremento térmico para ambos híbridos. Las reducciones promedio de la TCP atribuibles a episodios con altas temperaturas nocturnas y diurnas fueron del orden de 28,5% respecto al tratamiento control. Además, no se encontraron diferencias significativas para el factor “híbrido” o la interacción entre factores (incremento térmico*híbrido) para TCP. Estos resultados concuerdan con Rattalino Edreira y Otegui (2012) quienes demostraron la existencia de disminuciones en la TCP debido a incrementos térmicos diurnos en pos floración (32,0%, promedio entre híbridos y campañas). No obstante, dichos autores encontraron un efecto diferencial de las altas temperaturas en relación con los híbridos empleados, siendo el híbrido templado el más susceptible a las altas temperaturas. A pesar de las diferencias en TCP y su asociación positiva con la tasa de crecimiento de la espiga (TCP vs. TCE, Fig. 2), no se encontraron efectos significativos ($p > 0,05$) de los incrementos térmicos para TCE.

La partición de asimilados de los diferentes órganos en función del tiempo ($P[t]$) fue modificada de manera diferencial. En este sentido, tanto $P[t]_{\text{TALLO}}$ y $P[t]_{\text{HOJAS}}$ fueron reducidas de manera significativa ($p < 0,05$; Tabla 2) por el efecto de los incrementos

térmicos (*i.e.*, ATDN), lo cual se vió reflejado en la biomasa de tallo y hojas al final de los tratamientos (R1+16d; Figura 3A y B). La menor producción de materia seca por ATDN puede atribuirse a una disminución en la actividad de la fuente, lo que conlleva a una menor acumulación de biomasa, cuando se encuentran expuestos a altas temperaturas diurnas (Neiff *et al.*, 2016). Si bien estos autores identificaron un comportamiento diferencial entre híbridos, las discrepancias con este trabajo podrían deberse a que fueron híbridos y campañas diferentes.

Además de los cambios en la actividad de la fuente (Neiff *et al.*, 2016) y la eficiencia en el uso de la radiación (Rattalino Edreira y Otegui, 2012) identificados en estudios previos, es posible que la menor acumulación de biomasa en este trabajo se deba a un aumento en la respiración nocturna debido a la imposición de altas temperaturas nocturnas, produciendo un mayor consumo de materia seca durante la noche. Cantarero *et al.* (1999) al incrementar la temperatura nocturna alrededor de floración, en experimentos realizados a campo, observaron una disminución en la acumulación de materia seca en tallo cuando esta fue expresada por unidad de tiempo térmico, pero no así cuando la expresaron en función del tiempo cronológico. Si bien las reducciones encontradas en nuestro experimento fueron significativas en función del tiempo cronológico, esta diferencia puede deberse a que las temperaturas absolutas alcanzadas por Cantarero *et al.*, (1999) fueron menores a las del presente estudio tanto para los controles (17,0 y 23,3°C, respectivamente) como para los tratamientos de incremento nocturnos (21,7 y 25,6°C). Por otro parte, cabe destacar que no existen trabajos hasta el momento que hayan diferenciado la partición de asimilados en pos floración del cultivo de maíz, cuando es expuesto a incrementos térmicos combinados a campo (diurno/nocturno), lo cual deja una contribución para futuras investigaciones.

El incremento de las temperaturas diurnas y nocturnas (*i.e.*, ATDN) redujo significativamente las variables $P[t]_{CHALAS}$, $P[t]_{PEDICELO}$ y $P[t]_{MARLO}$ ($p < 0,05$; Tabla 2). Sin embargo, esto no se tradujo a diferencias significativas en la producción de biomasa total de la espiga al finalizar los tratamientos. Por otra parte, el efecto de la temperatura no fue suficiente para modificar significativamente la variable $P[t]_{GRANOS}$ (Tabla 2). Estos resultados concuerdan con estudios realizados en cámaras de crecimiento durante la prefloración del cultivo de maíz (Suwa *et al.*, 2010). Dichos autores demostraron que el incremento térmico combinado (diurno/nocturno) puede perturbar el equilibrio en la distribución de los asimilados entre los órganos fuente y aquellos que actúan como destino. Es importante hacer la salvedad de las diferencias entre los momentos de imposición de las altas temperaturas (prefloración para Suwa *et al.* [2010] y pos floración para el presente trabajo).

Efecto de los tratamientos en la partición de asimilados a madurez y componentes numéricos del rendimiento:

La acumulación de MS total y MS de la espiga no difirieron significativamente ($p > 0,05$) entre tratamientos y entre híbridos a madurez (Figura 4). Por otra parte, la partición de asimilados de los diferentes órganos de la planta a cosecha no mostró diferencias significativas. Esto puede deberse a una recuperación de la tasa de crecimiento luego de haber retirado el tratamiento. Rattalino Edreira y Otegui (2012), demostraron que después de eliminado el estrés térmico, las plantas tratadas muestran una recuperación del crecimiento y alcanzan valores de crecimiento similares a los registrados en las plantas no calentadas. No obstante, existió una mayor acumulación de biomasa en el tallo a cosecha en aquellas plantas que estuvieron expuestas al incremento térmico, respecto al control (Figura 6 A). Esto podría deberse a una menor removilización de fotoasimilados desde el tallo (fuente) a la espiga (destino), asociada a la reducción del número de granos. Lo cual concuerda con Dalla Valle *et al.*, (2008) quienes evidenciaron que las reducciones en el número de granos resultaron en aumentos de biomasa en tallo.

El número de granos por planta (NGP) mostró diferencias significativas ante los incrementos térmico (diurno/nocturno) con reducciones promedio de 9,3% y 14% para Te y Tx, respectivamente (Figura 5). Otros autores (Rattalino Edreira y Otegui 2013; y Neiff *et al.* 2016) demostraron que los mayores impactos de las altas temperaturas diurnas ocurren sobre el número de granos, cuando estas se aplican en posfloración del cultivo. De la misma manera, Cantarero *et al.*, 1999 identificaron reducciones en el número de granos cuando el cultivo de maíz se expone artificialmente a noches más cálidas.

A pesar de que el número de granos (NG) es el principal componente numérico del rendimiento (Andrade *et al.*, 1999), las reducciones atribuibles a las altas temperaturas en este estudio en NG no fueron suficientes para producir reducciones significativas ($p > 0,05$) en el rendimiento en grano final (kg ha^{-1}). Esto puede deberse a un efecto de compensación por parte del peso de los granos, ya que el P 1000 ante ATDN fue de 296,3 y 288,2 (Te y Tx, respectivamente) y el C de 279,5 y 266,7 (Te y Tx) (Tabla 3). Kettler *et al.*, (2018) al estudiar el efecto de los incrementos térmicos (diurno+nocturno) durante posfloración en el cultivo de maíz, identificaron reducciones del número de granos (-12%, promedio entre híbridos), sin tener diferencias significativas en el rendimiento final y asumieron que esto podría deberse a la compensación por el mayor peso de los granos, lo cual concuerda con nuestro estudio.

Conclusiones

Los incrementos térmicos promedios alcanzados fueron de 4,9 y 2,3°C (día y noche, respectivamente), lo cual estuvo debajo del incremento nocturno objetivo (*i.e.*, +5 °C).

La combinación de incrementos térmicos diurnos y nocturnos modificaron significativamente la tasa de crecimiento por planta (TCP) como así también la partición a estructuras vegetativas ($P[t]_{\text{TALLO}}$ y $P[t]_{\text{HOJA}}$) y reproductivas ($P[t]_{\text{CHALAS}}$, $P[t]_{\text{PEDICELO}}$, y $P[t]_{\text{MARLO}}$) evaluadas durante la pos floración del cultivo. No obstante, a pesar de haber registrado diferencias en diversos órganos de la espiga, esto no se tradujo a diferencias significativas en la producción de biomasa total de espiga al finalizar los tratamientos.

Al momento de cosecha del cultivo, los resultados indicaron que las altas temperaturas aplicadas en pos floración, provocaron disminuciones en el número de granos por planta (NGP), aunque estas reducciones no fueron suficientes para disminuir significativamente el rendimiento del cultivo (kg ha^{-1}).

Tablas

Tabla 1. Temperaturas medias y máximas absolutas registradas a nivel de la espiga durante el periodo de calentamiento diurno/nocturno. Los tratamientos fueron la combinación de altas temperaturas diurnas+nocturnas (ATDN) y un control (C). Los incrementos térmicos diurnos y nocturnos fueron realizados de 10-15 y de 19-07 h, respectivamente. El periodo de calentamiento comprendió la etapa de posfloración del cultivo (R1+2 d a R1+16 d). Los días en los cuales se produjeron precipitaciones se señalan con *.

FECHA	ATDN (10-15 H)		C (10-15 H)		ATDN (19-07 H)		C (19-07 H)	
	Máxima	Media	Máxima	Media	Máxima	Media	Máxima	Media
	°C							
29-OCT	39,9	33,9	28,3	27,6	26,6	23,5	29,8	25,5
30-OCT	41,7	37,5	37,2	32,1	30,8	27,4	29,6	24,7
31-OCT*	22,4	20,6	21,3	20,0	21,8	20,3	21,8	20,6
1-NOV	39,0	33,9	32,4	28,2	26,4	24,4	23,9	19,6
2-NOV	38,9	35,2	33,9	31,5	28,5	27,5	27,1	24,9
3-NOV	31,4	24,4	29,3	24,1	25,4	23,3	24,3	20,9
4-NOV	41,6	37,9	32,1	31,1	27,0	22,8	24,3	20,5
5-NOV	45,6	40,3	36,1	34,8	29,5	27,2	27,4	24,7
6-NOV*	25,6	22,3	24,9	21,6	22,1	21,3	22,1	21,3
7-NOV	40,3	36,8	32,3	31,1	27,8	24,3	25,4	20,7
8-NOV	42,6	39,2	34,1	33,1	30,3	26,8	27,9	23,6
9-NOV	42,0	38,2	34,3	33,3	29,6	25,4	26,8	22,7
10-NOV	42,8	38,7	35,8	34,3	30,6	26,1	28,6	24,4
11-NOV	44,1	39,4	36,7	35,4	33,7	28,8	30,6	27,7

Tabla 2. Efecto de la temperatura sobre la partición de asimilados en función del tiempo ($P[t]$) de los distintos órganos de la planta durante el periodo de calentamiento (comprendido entre R1+2d y R1+16d). Los resultados están expresados en gramos de materia seca por planta por día ($g\ pl^{-1}\ d^{-1}$). Los tratamientos fueron altas temperaturas diurnas/nocturnas (ATDN) y un control (C). Los mismos fueron realizados sobre dos híbridos de maíz genéticamente contrastantes (Te, templado y Tx, cruzo). En la parte inferior de la tabla se presenta el resultado del ANAVA correspondiente para cada variable.

TRATAMIENTO	HÍBRIDO	$P[T]_{PLANTA}$	$P[T]_{ESPIGA}$	$P[T]_{TALLO}$	$P[T]_{HOJAS}$	$P[T]_{CHALAS}$	$P[T]_{ESTIG.}$	$P[T]_{PEDIC.}$	$P[T]_{MARLO}$	$P[T]_{GRANOS}$
g $pl^{-1}\ d^{-1}$										
ATDN	Te	2,97b	2,98a	0,22c	-0,23b	0,40c	0,15a	0,05b	0,80b	1,58a
	Tx	3,96ab	3,23a	0,72bc	0,07b	0,79b	0,10b	0,09a	0,87b	1,38a
C	Te	5,53a	3,36a	1,58a	0,55a	0,78b	0,14a	0,12a	1,11a	1,19a
	Tx	4,45ab	3,18a	1,16ab	0,18ab	0,98a	0,10b	0,12a	0,89b	1,09a
ANAVA										
TRATAMIENTO		0,029	ns*	0,002	0,013	<0,001	ns*	0,001	0,002	ns*
HÍBRIDO		ns*	ns*	ns*	ns*	<0,001	0,002	ns*	ns*	ns*
TRAT*HÍBRIDO		ns*	ns*	0,05	0,04	0,047	ns*	ns*	0,004	ns*

ns* = no significativo ($p > 0,05$).

Letras distintas en cada columna indican diferencias significativas entre tratamientos (LSD Fisher, $\alpha = 0,05$).

Tabla 3. Efecto de los tratamientos sobre la MS total, MS de la espiga, rendimiento de grano por planta (RGP), número de grano por planta (NGP), P 1000 y rendimiento (kg/ha), de dos híbridos de maíz (Te, templado y Tx, cruza), a cosecha. Los tratamientos fueron: altas temperaturas diurnas/nocturnas (ATDN) y un control (C).

Tratamiento	Híbrido	R	MS TOTAL media	MS ES media	RGP media	NGP media	P 1000 media	Rend media
			g pl-1				g pl-1	kg ha-1
ATDN	Te	1	248,57	164,03	135,46	497,86	272,27	10837
ATDN	Te	2	235,11	151,05	122,09	370,13	329,03	9767
ATDN	Te	3	227,97 237,22	150,75 155,28	120,01 125,85	418,5 428,83	287,64 296,31	9601 10068
ATDN	Tx	1	276,16	154,61	116,94	396	295,69	9355
ATDN	Tx	2	243,96	154,03	121,94	435,5	279,43	9755
ATDN	Tx	3	255,28 258,47	171,5 160,05	136,98 125,29	474 435,17	289,55 288,22	10958 10023
C	Te	1	267,11	164,99	133,35	436,75	305,23	10668
C	Te	2	228,45	159,31	129,53	477,75	271,06	10362
C	Te	3	232,72 242,76	161,69 162	131,85 131,58	503,75 472,75	262,22 279,5	10548 10526
C	Tx	1	264,79	173,05	141,04	499	284,07	11283
C	Tx	2	246,47	163,39	129,68	528,38	245,82	10374
C	Tx	3	251,24 254,17	166,06 167,5	131,47 134,06	491,88 506,42	270,42 266,77	10518 10725

Gráficos

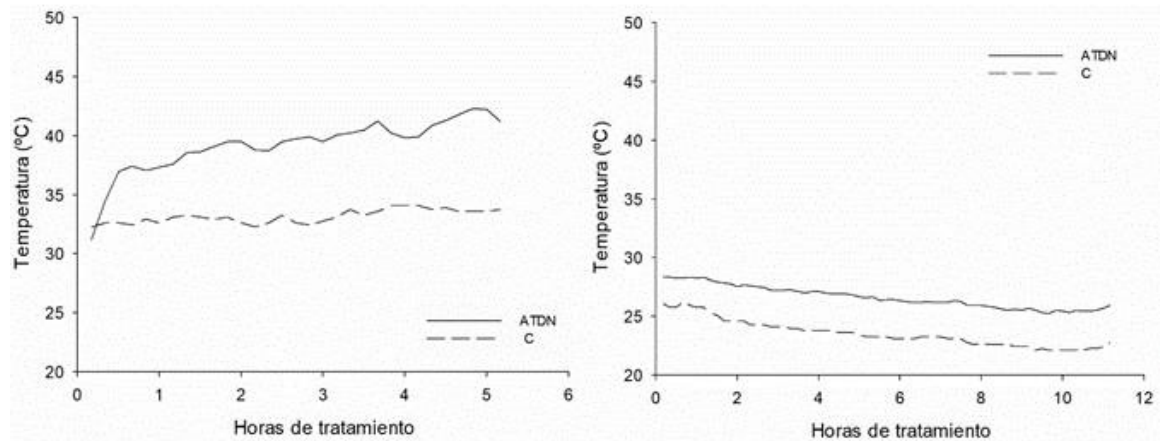


Figura 1. Marcha térmica tomada a la altura de la espiga durante el día (izquierda, 10 a 15 h) y la noche (derecha, de 19 a 07h). Los datos corresponden a un día y noche representativos de los calentamientos diarios. Las líneas sólidas representan al tratamiento calentado (ATDN) y las líneas punteadas al control (C).

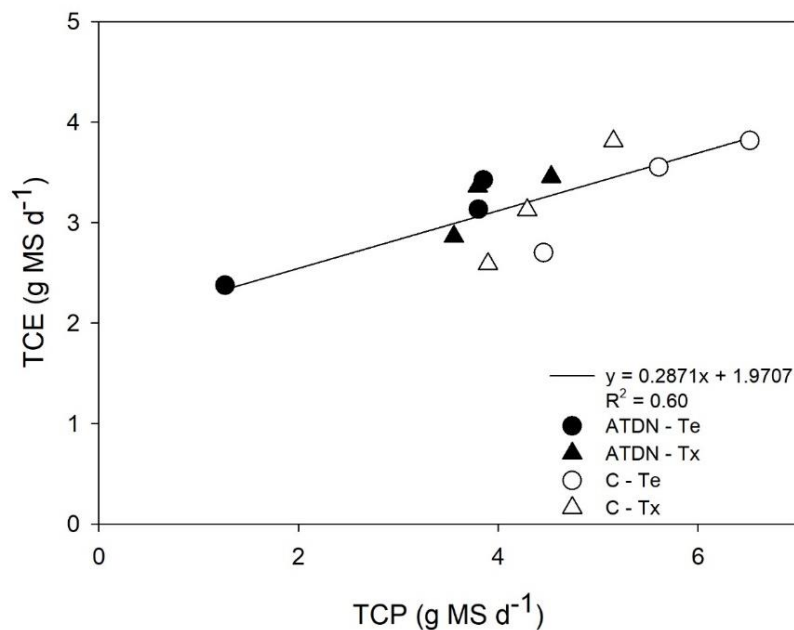


Figura 2. Relación entre la tasa de crecimiento por planta (TCP) y tasa de crecimiento de la espiga (TCE) durante 14 días de tratamiento de incremento térmico (R1+2 a R1+16 d). Los tratamientos fueron la combinación de altas temperaturas diurnas+nocturnas (ATDN, símbolos rellenos) y un control (C, símbolos vacíos), aplicados a dos híbridos de maíz (Te, templado señalado con círculos y Tx, cruz señalado con triángulos), en posfloración del cultivo.

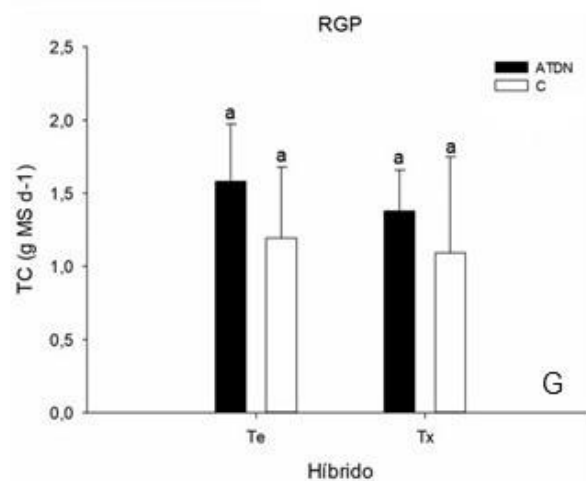
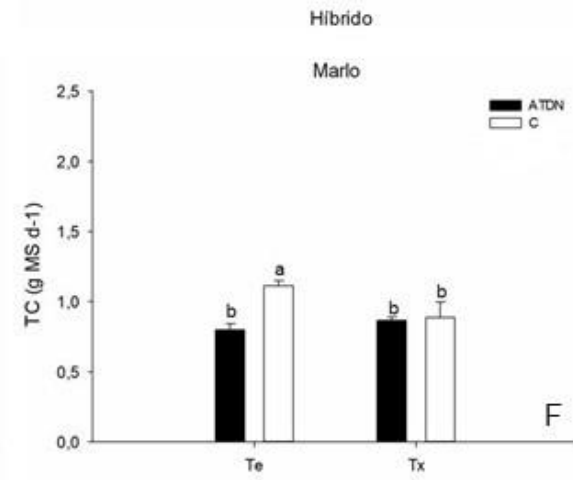
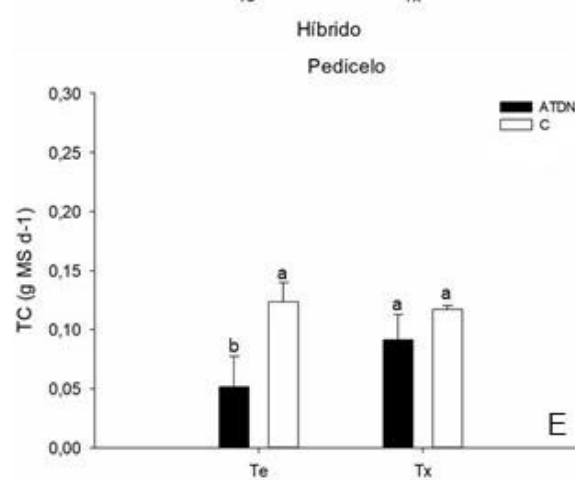
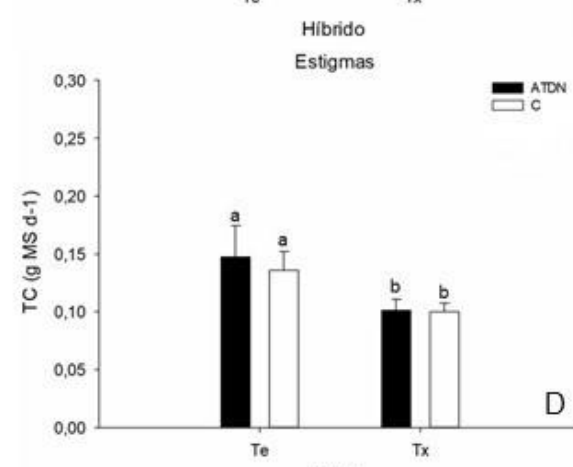
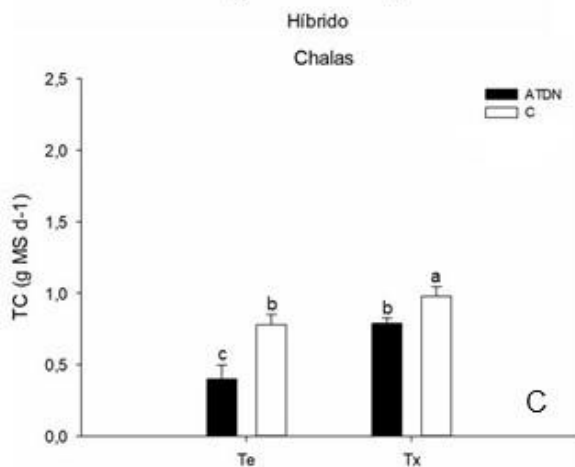
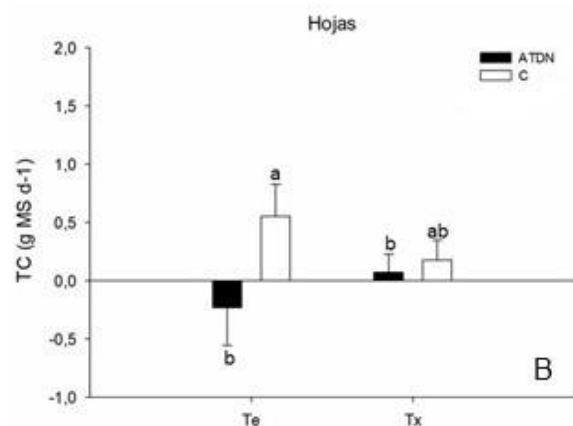
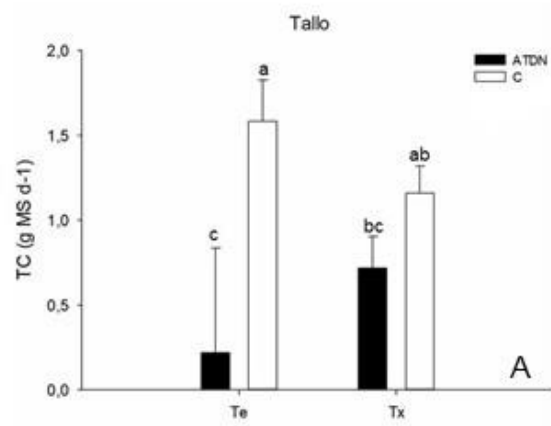


Figura 3. Efecto de la temperatura sobre la acumulación de biomasa en tallo (A), hoja (B), chalas (C), estigmas (D), pedicelo (E), marlo (F) y granos (G) en función del tiempo, al finalizar los incrementos térmicos (R1+16d). Los tratamientos fueron altas temperaturas diurnas/nocturnas (ATDN, representado con barras negras) y control (C, representado con barras blancas). Se emplearon dos genotipos de maíz (Te, templado y Tx, cruza). Los resultados se encuentran expresados en gramos de materia seca por planta (g).

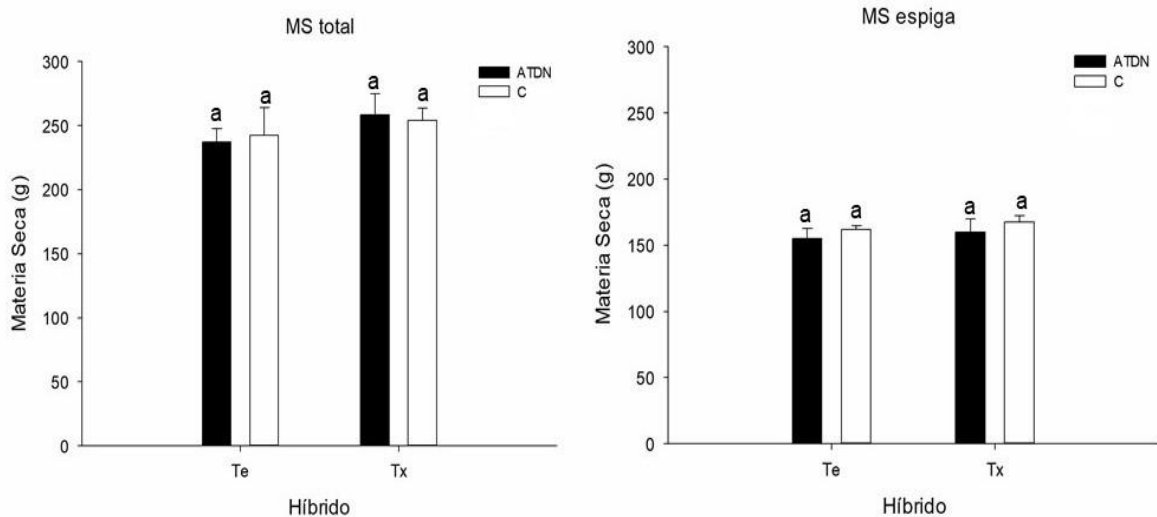


Figura 4. Efecto de la temperatura sobre la materia seca (MS) total y la MS de la espiga a cosecha de dos genotipos de maíz genéticamente contrastante (Te, templado y Tx, cruza). Los tratamientos fueron: altas temperaturas diurnas/nocturnas (ATDN) y control (C).

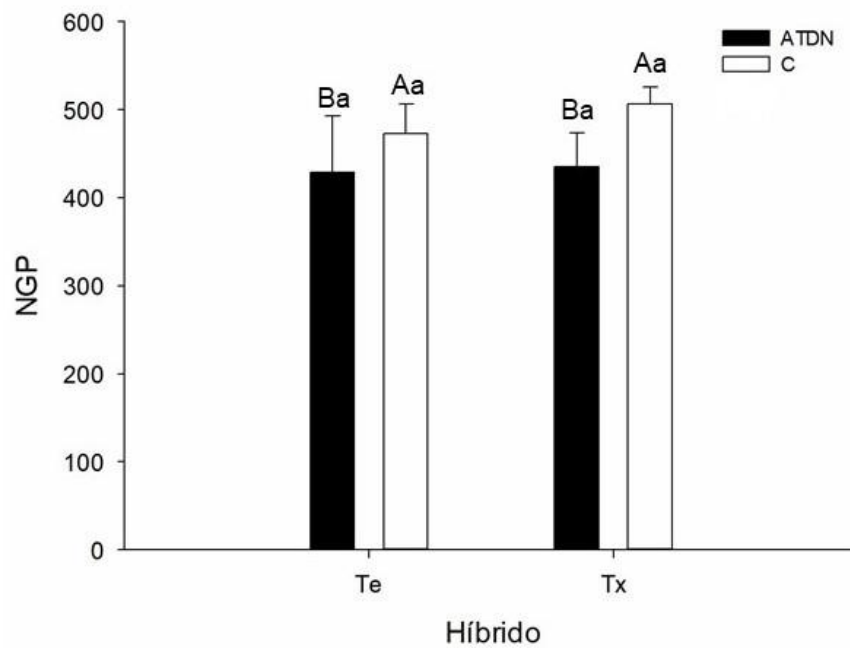


Figura 5. Respuesta del número de granos por planta (NGP) ante dos tratamientos: altas temperaturas diurnas/nocturnas (ATDN, con barras negras) y control (C, con barras blancas), en dos genotipos de maíz (Te, templado y Tx, cruza). Los datos corresponden a cosecha.

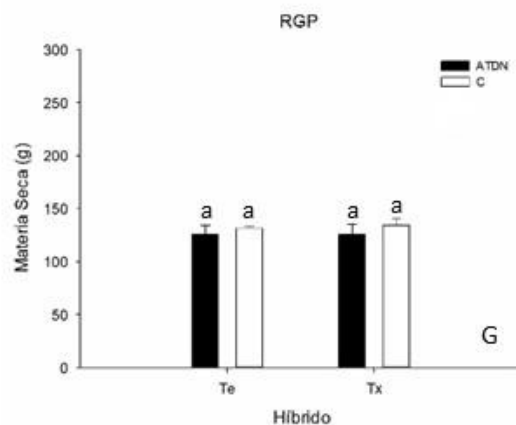
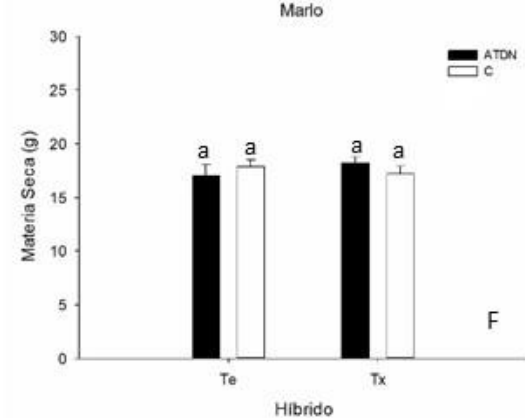
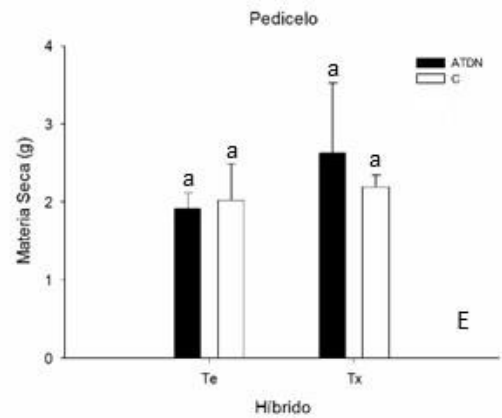
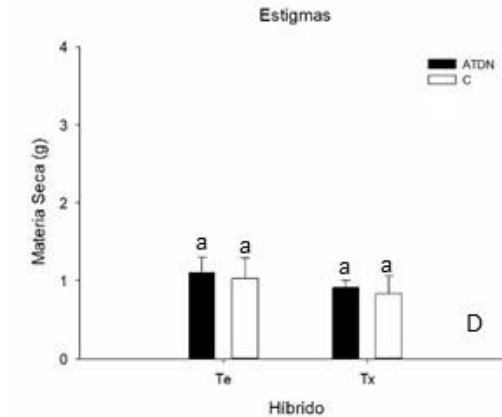
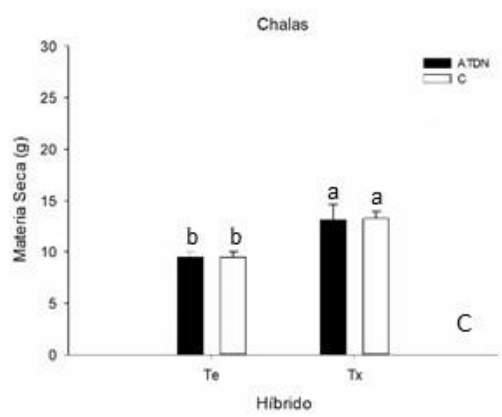
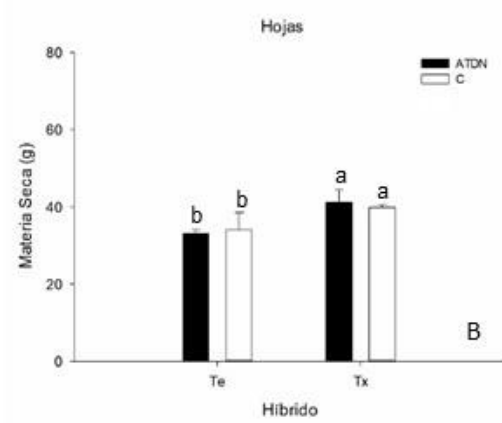
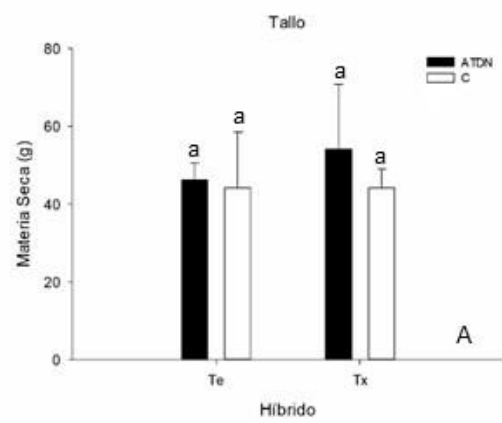


Figura 6. Efecto de la temperatura en la acumulación de biomasa de las distintas partes de la planta, en dos genotipos de maíz (Te, templado y Tx, cruza), a cosecha. Los tratamientos fueron altas temperaturas diurnas/nocturnas (ATDN, representado con barras negras) y control (C, representado con barras blancas). Cada grafica está representada con una letra.

ANEXO:

Tabla 3. Efecto de los tratamientos sobre la MS total, MS de la espiga, rendimiento de grano por planta (RGP), número de grano por planta (NGP), P 1000 y rendimiento (kg/ha), de dos híbridos de maíz (Te, templado y Tx, cruza), a cosecha. Los tratamientos fueron: altas temperaturas diurnas/nocturnas (ATDN) y un control (C). En la parte inferior del cuadro se encuentran los resultados ANAVA para cada variable.

Tratamiento	Híbrido	R	MS TOTAL	\bar{x}	MS ES	\bar{x}	RGP	\bar{x}	NGP	\bar{x}	P 1000	\bar{x}	Rend	\bar{x}
			g pl-1							g pl-1		kg ha-1		
ATDN	Te	1	248,57		164,03		135,46		497,86		272,27		10837	
ATDN	Te	2	235,11		151,05		122,09		370,13		329,03		9767	
ATDN	Te	3	227,97	237,22	150,75	155,28	120,01	125,85	418,5	428,83	287,64	296,31	9601	10068
ATDN	Tx	1	276,16		154,61		116,94		396		295,69		9355	
ATDN	Tx	2	243,96		154,03		121,94		435,5		279,43		9755	
ATDN	Tx	3	255,28	258,47	171,5	160,05	136,98	125,29	474	435,17	289,55	288,22	10958	10023
C	Te	1	267,11		164,99		133,35		436,75		305,23		10668	
C	Te	2	228,45		159,31		129,53		477,75		271,06		10362	
C	Te	3	232,72	242,76	161,69	162	131,85	131,58	503,75	472,75	262,22	279,5	10548	10526
C	Tx	1	264,79		173,05		141,04		499		284,07		11283	
C	Tx	2	246,47		163,39		129,68		528,38		245,82		10374	
C	Tx	3	251,24	254,17	166,06	167,5	131,47	134,06	491,88	506,42	270,42	266,77	10518	10725
ANAVA														
Trat.			ns*		ns*		ns*		0,046		ns*		ns*	
Híbrido			ns*		ns*		ns*		ns*		ns*		ns*	
Trat*Hib.			ns*		ns*		ns*		ns*		ns*		ns*	

Bibliografía

- Alam, Md Ashruful, K. Seetharam, P. H. Zaidi, A. Dinesh, M. T. Vinayan, y U. K. Nath. 2017. Dissecting heat stress tolerance in tropical maize (*Zea mays* L.). Field Crops Research 204:110-119.
- 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.
- Badu-Apraku, B., R.B. Hunter, y M. Tollenaar. 1983. Effect of temperature during grain filling on whole plant and grain yield in maize (*Zea mays* L.). Canadian journal of science 63:357-363.
- Barnabas, B., K. Jager, y A. Fehra. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. Plant, cell and environment 31:11-38.
- Barros, V. e I. Camilloni. 2016. La Argentina y el cambio climático.
- 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.
- Cheikh, N., y R.J. Jones. 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. Role of cytokinin/abscisic acid balance. Plant physiology 106:45-51.
- Cicchino, M., J.I. Rattalino Edreira, M. Uribe Larrea, y M.E. Otegui. 2010. Heat stress in field-grown maize: response of physiological determinants of grain yield. Crop Science 50:1431-1437
- Dalla Valle, D. E., F. H. Andrade, E. Viviani Rossi y M. H. Wade. 2008. The effect of kernel number on growth, yield and quality of forage maize. Revista Argentina de producción animal 28 (2): 87-97.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, y C.W. Robledo. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Duke, E.R., y D.C. Doehlert. 1996. Effects of heat stress on enzyme activities and transcription levels in developing maize kernels grown in culture. Environmental experimental botany 36:199-208.
- Easterling, D.R., B. Horton, P.D. Jones, T.C. Peterson, T.R. Karl, D.E. Parker, M.J. Salinger, V. Razuvayev, N. Plummer, P. Jamason, y C.K. Folland. 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. Science 277:364–367.

Easterling, W.E., P.K. Aggarwal, P. Batima, K.M. Brander, L. Erda, S.M. Howden, A. Kirilenko, J. Morton, J.F. Soussana, J. Schmidhuber, y F.N. Tubiello. 2007. Food, fibre and forest products. En: M.L. Parry, O.F. Canziani, J.P. Palutikof, P.J. van der Linden, y C.E. Hanson, editores, *Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 273-313.

Engelen-Eigles G., y R.J. Jones. 2000. DNA endoreduplication in maize endosperm cells: the effect of exposure to short-term high temperature. *Plant, cell and environment* 23:657-663.

García, G.A., M.F. Dreccer, D.J. Miralles, y R.A. Serrago. 2015. High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: a field study. *Global Change Biology* 21:4153–4164.

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

IPCC (Intergovernmental Panel of Climate Change), 2013. Working group I contribution to the IPCC fifth assessment report on climate change 2013: the physical science basis, summary for policymaker. www.climatechange2013.org/images/report/WG1AR5-SPM-FINAL.pdf.

IPCC. 2014." Summary for Policymakers". En: *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of working group III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* (Edenhofer, O., R. Pichs-Madruga, Y. Sokona, E. Farahani, S. Kadner, K. Seyboth, A. Adler, I. Baum, S. Brunner, P. Eickemeier, B. Kriemann, J. Savolainen, S. Schlömer, C. von Stechow, T. Zwickel, y J.C. Minx (eds.)). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA

Kettler, B., Neiff, N., Kuczek, L., Nalli, F., y Andrade, F. 2018. Incrementos térmicos diurnos y nocturnos durante el periodo de posfloración en maíz (*Zea mays* L.): cambios en los componentes del rendimiento y la partición de asimilados en dos híbridos con diferente germoplasma. XXXII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal y XV Congreso Latinoamericano de Fisiología Vegetal. 2018. Córdoba, Argentina.

Lobell, D.B. 2007. Changes in diurnal temperature range and national cereal yields. *Agricultural and Forest Meteorology* 145:229–238.

- Mohammed, A.R., y L. Tarpley. 2014. Differential response of two important southern US rice (*Oryza sativa* L.) cultivars to high temperature. *Australian Journal of Crop Science* 8(2):191-199.
- Muchow, R.C. 1990. Effect of high temperature on Grain-Growth in Field-Grown Maize. *Field crops research* 23:145-158.
- Neiff, N., T. Dhliwayo, E. Suarez, y J. Burgueño. 2015. Using an airborne platform to measure canopy temperature and NDVI under heat stress in maize. *Journal of Crop Improvement* 29:669–690.
- Neiff, N., S. Trachsel, O. R. Valentinus, C.N. Balbi, y F.H. Andrade. 2016. High temperature around flowering in maize: effects on photosynthesis and grain yield in three genotypes. *Crop Science* 56:1–11.
- Peters, D.B., J.W. Pendleton, R.H. Hageman, y C.M. Brown. 1971. Effect of night temperature on grain yield of corn, wheat, and soybeans. *Agronomy Journal*. 63:809.
- Prasad, P.V.V., S.R. Pisipati, R.N. Mutava, y M.R. Tuinstra. 2008. Sensitivity of grain sorghum to high temperature stress during reproductive development. *Crop Science* 48:1911–1917.
- Ramados, M., C.J. Birch, y P.S. Carberry. 2004. Water and high temperature stress effects on maize production, in: proceedings of the 4th international crop science congress, Brisbane, Australia. 26 sep-1 oct.
- Rattalino Edreira, J.I., y M.E. Otegui. 2012. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research* 130:87–98.
- 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.
- Ritchie, S.W., y J.J. Hanway. 1982. How a plant crop develops. Spec. Rep. 48. Iowa State University of Science and Technology, Cooperative Extension Services, Ames, IA.
- Rusticucci, M. y M. Barrucand. 2004. Observed trends and changes in temperature extremes over Argentina. *Journal of Climate* 17:4099–4107.
- SAYDS (Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación). 2014. Informe sobre el clima al proyecto tercera comunicación nacional a la CMNUCC, Centro de Investigaciones del Mar y la Atmosfera, Buenos Aires, Argentina.

Siebers, M. H., R. A. Slattery, C. R. Yendrek, A. M. Locke, D. Drag, E. A. Ainsworth, C. J. Bernacchi, D. R. Ort. 2017. Simulated heat waves during maize reproductive stages alter reproductive growth but have no lasting effect when applied during vegetative stages. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 240: 162-170.

Suwa, R., H. Hakata, H. Hara, H.A. El-Shemy, J.J. Adu-Gyamfi, N.T. Nguyen, S. Kanai, D.A. lightfoot, P.K. Mohapatra, y K. Fujita. 2010. High temperature effects on photosynthate partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Plant Physiology Biochemistry* 48:124-130.

Thompson, L.M. 1986. Climate change, weather variability, and corn production. *Agronomy journal* 78:649-653.

Vicent, L., T. Peterson, V. Barros, M. Marino, M. Rusticucci, G. Carrasco, E. Ramirez, I. Alves, T. Ambrizzi, M. Berlato, A. Grimm, J. Marengo, L. Molion, D. Moncunill, E. Rebello, Y. Anunciaçao, J. Quintana, J. Santos, J. Baez, G. Coronel, J. Garcia, I. Trebejo, M. Bidegain, M. Haylock, y D. Karoly. 2005. Observed trends in indices of daily temperature extremes in South America 1960-2000. *Journal of Climate*, 18:5011-5023.

Vose, R.S., D.R. Easterling, y B. Gleason. 2005. Maximum and minimum temperature trends for the globe: an update through 2004. *Geophysical Research Letters* 32:L23822.

Wei, J., X. Pan, y Q. Deng. 2010. Effects of nighttime temperature increase on the yield of double season rice. *Acta Ecologica Sinica* 30(10):2793-2798 (in Chinese with English abstract).

Welch, J.R., J.R. Vicent, M. Auffhammer, P.F. Moya, A. Dobermann, y D. Dawe. 2010. Rice yields in tropical/ subtropical Asia exhibit large but opposing sensitivities to minimum and maximum temperatures. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 107:14562-14567.

Wen, W., T. Guo, V.H.C. Tovar, H. Li, J. Yan, y S. Taba. 2012. The strategy and potential utilization of temperate germplasm for tropical germplasm improvement: a case study of maize (*Zea mays* L.). *Molecular Breeding* 29:951–962.