



Universidad Nacional del Nordeste

Facultad de Ciencias Agrarias

Trabajo Final de Graduación

--Modalidad Tesina--

**Efectos de distintos periodos de exposición al
estrés por altas temperaturas sobre el
rendimiento en grano de maíz (*Zea mays* L.)**

Alumno: Federico Nalli

Asesor: Ing. Agr. (Dr.) Nicolás Neiff

Tribunal evaluador:

Ing. Agr. (Dra.) Myriam C. Peichoto

Ing. Agr. (Dr.) Ricardo D. Medina

Lic. (Dra.) Natalia R. Dolce

2020

Índice

| | |
|--|-----------|
| ÍNDICE | 2 |
| AGRADECIMIENTOS..... | 3 |
| RESUMEN..... | 4 |
| INTRODUCCIÓN..... | 5 |
| HIPÓTESIS | 7 |
| OBJETIVO GENERAL..... | 7 |
| OBJETIVOS ESPECÍFICOS | 7 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 7 |
| VARIABLES MEDIDAS | 8 |
| TEMPERATURA: | 8 |
| IMÁGENES TÉRMICAS: | 8 |
| BIOMASA AÉREA PARTICIONADA:..... | 9 |
| TASA DE CRECIMIENTO PROMEDIO DE PLANTA (TCP) Y ESPIGA (TCE) EN POSFLORACIÓN DEL CULTIVO | 9 |
| COMPONENTES NUMÉRICOS, RENDIMIENTO EN GRANO E ÍNDICE DE COSECHA | 9 |
| ANÁLISIS ESTADÍSTICO Y PROCESAMIENTO DE IMÁGENES TÉRMICAS..... | 9 |
| RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 10 |
| INCREMENTOS DE LA TEMPERATURA DIURNA | 10 |
| EFECTOS DE LOS TRATAMIENTOS SOBRE LA GENERACIÓN DE BIOMASA | 13 |
| INCREMENTOS TÉRMICOS: SU INFLUENCIA SOBRE LOS COMPONENTES NUMÉRICOS DEL RENDIMIENTO Y EL ÍNDICE DE COSECHA..... | 16 |
| RELACIONES ENTRE LAS VARIABLES MEDIDAS..... | 17 |
| CONCLUSIÓN | 20 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 21 |

Agradecimientos

A mi familia y amigos, por su apoyo incondicional frente a tantas ideas y proyectos.

A los contribuyentes de este bendito país y sus aportes. Eternamente en deuda con la Nación Argentina y la Universidad Pública y “gratuita”.

A Nicolás N. y Belén K., por su inmensa generosidad. Los tenores se buscan al cantar, y ustedes me hicieron lugar en su ópera.

Las lecciones de la realidad no matan al idealista, lo educan.

José Ingenieros

Resumen

El estrés térmico por altas temperaturas (EAT) afecta a los principales cultivos, incluyendo al maíz, y el momento en el cual se produce afecta de manera diferencial la fijación del número de granos por planta (NGP). Ensayos a campo establecieron que las mayores mermas en NGP ocurren entre el inicio de la floración femenina (R1) y hasta unos 15 días después de ésta. El objetivo principal de este trabajo fue determinar las variaciones en rendimiento en grano (RG) debido a distintas duraciones del EAT en posfloración del cultivo. El ensayo se condujo sin limitaciones hídrico-nutricionales y con una única densidad ($7,5 \text{ pl m}^{-2}$) en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina). En un diseño en bloques completos al azar, se sembró el híbrido DK 7210 VT3PRO con tres repeticiones. Cada unidad experimental consistió en invernáculos de polietileno (150 m^2) tipo túnel (30 m^2). Los tratamientos calentados consistieron en cerramientos de los invernáculos a partir de R1+2 d durante 3 (D1), 7 (D2) y 14 (D3) días transcurrido dicho estado y los no calentados (controles, C) se encontraron siempre con las cortinas laterales abiertas. El cierre diurno (desde las 10:00 a las 15:00 h) permitió incrementar la temperatura ambiental. Se utilizó polen fresco para evitar efectos confundidos sobre el NGP. Fotografías térmicas identificaron el impacto del calentamiento en el canopeo. Cálculos, mediante muestreos destructivos de biomasa aérea, brindaron la tasa de crecimiento de planta y espiga (*i.e.*, TCP y TCE), y la materia seca total, espiga, tallo+hojas y marlo (*i.e.*, MS Total, MS Espiga, MS T+H y MS Marlo). En madurez fisiológica además, se obtuvo el NGP, RG y peso de grano (PG), conjuntamente con el índice de cosecha (IC). Los datos fueron analizados con ANAVA, test de comparación de medias y regresiones lineales y no lineales. La primera semana fue más cálida respecto a la segunda ($30,8$ vs $26,7^\circ\text{C}$). Las fotografías térmicas identificaron un patrón de temperaturas durante el calentamiento: estigmas > espiga > hoja ($\sim 2^\circ\text{C}$ mayor en promedio entre sí). La reducción en TCP fue significativa ($p < 0,05$) sólo para D3. En cambio, las reducciones de TCE si lo fueron ($p < 0,05$) en todos los tratamientos calentados. Para MS Total solo D1 no presentó diferencias significativas respecto a C. Los tratamientos D2 y D3 modificaron significativamente ($p < 0,05$) la partición de los asimilados hacia espiga. El NGP fue afectado significativamente ($p < 0,05$). El RG varió significativamente ($p < 0,05$) en relación a C; y se correlacionó ($r = 0,92$; $p < 0,0001$) con el NGP. No se encontró una relación curvilínea significativa entre NGP y TCP. No obstante si se pudo establecer una relación significativa entre NGP y TCE. Se concluye que las altas temperaturas durante los primeros 7 días posteriores a R1 causaron reducciones en el NGP, afectando directamente la TCE y no así la TCP, reduciendo igualmente el RG.

Introducción

Los episodios con temperaturas supraóptimas (comúnmente denominados golpes de calor) pueden llegar a ser más frecuentes como resultado del calentamiento global (IPCC, 2014; Rezaei et al., 2015). Esta frecuencia podría incrementarse en el periodo reproductivo de los cultivos si se mantuviesen las emisiones de gases de efecto invernadero en un rango medio (Teixeira et al., 2013). Estos autores identificaron para maíz, en la región norte de Argentina, frecuencias con golpes de calor con intensidades que pasan de ser medias a altas cuando se proyecta una estimación basada en una centena de años (*i.e.*, 1971-2001 vs 2071-2100). Además, existen evidencias que los efectos de las altas temperaturas sobre el rendimiento en grano no son lineales, conduciendo a fuertes mermas en el rendimiento bajo distintos escenarios de cambio climático (Schlenker & Roberts, 2009).

El estrés térmico por altas temperaturas (EAT) afecta a los principales cultivos producidos a nivel mundial (Wahid et al., 2007), incluyendo los principales cereales (Barnabás et al., 2008; Rezaei et al., 2015). El estrés causado por altas temperaturas es, a menudo, definido como un aumento de temperatura por encima de un nivel umbral por un periodo de tiempo suficiente, para causar daños irreversibles en el crecimiento y desarrollo de la planta (Wahid et al., 2007). En este sentido, Rondanini et al. (2006) concluyeron que las reducciones en rendimiento de girasol por EAT se encuentran en función de (i) el momento en cual se produce el estrés, (ii) la intensidad del calentamiento y (iii) del número de días de estrés (periodo de exposición a EAT).

En el cultivo de maíz, el momento en el cual se produce el EAT afecta de manera diferencial la fijación del número de granos. Algunos estudios que excluyeron los efectos del calor en el polen, establecieron que las mayores mermas en el rendimiento en grano por EAT se producen cuando las altas temperaturas se presentan en el periodo comprendido entre el inicio de la floración y hasta unos 15 a 17 días después de transcurrida ésta (Rattalino Edreira & Otegui, 2012; Rattalino Edreira & Otegui, 2013; Neiff et al., 2016). Por ejemplo, mientras el EAT produjo reducciones promedio del 7% en el número de granos en prefloración, el EAT condujo a disminuciones promedio del 45% en posfloración (Neiff et al., 2016).

Por otra parte, algunas investigaciones se focalizaron en los umbrales térmicos (Crafts-Brandner & Salvucci, 2002; Cicchino et al., 2010a) y las intensidades necesarias para conducir mermas en el rendimiento en maíz. Lobell et al. (2011) identificaron en un análisis de más de 20.000 ensayos históricos de maíz en Sudáfrica durante toda la estación de crecimiento y bajo condiciones hídricas óptimas, reducciones en el rendimiento final a campo de un 1% por cada grado día acumulado por encima de 30°C.

Como se mencionó anteriormente, se han establecido los momentos y los umbrales térmicos en los que el estrés produce mermas en el rendimiento de maíz. Sin embargo, el número de días con temperaturas supraóptimas necesarios para conducir a reducciones en el rendimiento (en un momento e intensidad dada) ha sido uno de los aspectos menos estudiados. De ahí la importancia de profundizar las investigaciones en base a la duración del EAT en el periodo cercano a la fecundación, el crecimiento y desarrollo temprano del grano.

Los mecanismos o procesos a través de los cuales el EAT afecta los rendimientos han sido ampliamente estudiados. Las altas temperaturas afectan adversamente el rendimiento del maíz, conduciendo a disminuciones en el rendimiento en grano que se han atribuido a una variedad de mecanismos (Cheikh & Jones, 1994; Rezaei et al., 2015), incluyendo el aborto de flores y la muerte del embrión en desarrollo (Duke & Doehlert, 1996; Barnabás et al., 2008). Algunos de estos trabajos *in vitro* y en cámaras de crecimiento han realizado importantes aportes sobre el efecto del estrés térmico en la regulación hormonal dentro de la espiga (Cheikh & Jones, 1994), los cambios en el direccionamiento de asimilados debido a limitaciones en los destinos reproductivos (Suwa et al., 2010) y los cambios en el peso potencial y la composición estructural del grano (Wilhelm et al., 1999; Monjardino et al., 2005).

En estudios a campo durante el periodo crítico del cultivo, el número de granos demostró ser el componente más sensible al estrés por altas temperaturas (Rattalino Edreira & Otegui, 2013; Neiff et al., 2016). Las reducciones en el número de granos debido a EAT fueron explicadas por las disminuciones en las tasas fotosintéticas en híbridos de maíz de genética contrastante (Neiff et al., 2016). En esta investigación se identificaron asociaciones entre la fotosíntesis de hoja con las tasas de crecimiento del cultivo en el periodo crítico, y además, el modo en que dichas tasas de crecimiento se asociaron con las variaciones en el número de granos. No obstante, las reducciones en el número de granos por unidad de tasa de crecimiento fueron superiores a las encontradas para otros estreses (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999; Andrade et al., 2002), estableciendo posibles efectos directos del calentamiento sobre el número de granos. Estos efectos han sido calculados por Rattalino Edreira & Otegui (2013), los cuales concluyeron que la principal disminución en el número de granos fue debida a los cambios en la disponibilidad de asimilados en la espiga (efecto indirecto del EAT) y la disminución restante se atribuyó a efectos directos del EAT. Sin embargo, no se han reportado estudios a campo que manifiesten las variaciones en el número de granos bajo distintos periodos de exposición a EAT (e.g., 7 ó 14 días).

A pesar de los esfuerzos realizados, la problemática del EAT ha demostrado ser un fenómeno complejo y los efectos en la fijación del número de granos y la generación del rendimiento no están completamente esclarecidos. Hasta el momento, no se han abordado experimentos a campo en maíz que simulen temperaturas estresantes con diferentes duraciones de estrés térmico. Además, ensayos en zonas subtropicales permitirán alcanzar temperaturas estresantes que reproduzcan intensidades semejantes a las previstas en los distintos escenarios de cambio climático mencionados anteriormente.

Hipótesis

La disminución del número de granos en posfloración del cultivo de maíz no posee una relación directamente proporcional a la longitud del periodo con temperaturas supraóptimas.

Objetivo General

Cuantificar las variaciones en el rendimiento en grano atribuibles a distintos periodos de exposición con temperaturas supraóptimas generadas en condiciones de campo.

Objetivos Específicos

- Analizar la producción de biomasa y las tasas de crecimiento del cultivo bajo distintas duraciones de estrés térmico en posfloración.
- Establecer relaciones entre el número de granos y las tasas de crecimiento de cultivo en posfloración ante episodios con altas temperaturas.
- Identificar variaciones en el rendimiento en grano asociadas a diferentes cargas térmicas generadas en episodios de estrés térmico.

Materiales y Métodos

El experimento se llevó a cabo en la localidad de Corrientes, en el Campo Didáctico Experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste (27°28'26,889"S; 58°46'59,065"O; 64 msnm). El suelo se encuentra clasificado como Udipsament árgico familia mixta, hipertérmica, correspondiente a la serie Ensenada Grande (Escobar et al., 1994).

El ensayo se condujo sin limitaciones hídrico-nutricionales al fertirrigar y mantenerlo por encima del 50% de capacidad de campo en el primer metro de perfil durante la estación de crecimiento. Esto se logró por medio de riego por goteo, erogando entre 4 a 10 mm de lámina de agua por turno de riego, conforme a la demanda del cultivo (Della Maggiora et al., 2000). Luego de realizados los labores de preparación de suelo, la siembra se realizó el día 01/02/17 colocándose manualmente dos semillas por golpe con posterior raleo en V3 (Ritchie et al., 1982). El distanciamiento entre hileras fue de 0,5 m y entre plantas de 0,25 m permitiendo establecer una única densidad (7,5 plantas m⁻²). Se utilizaron semillas de maíz (*Zea mays* L.) del híbrido DK7210 VT3PRO® producido por Monsanto Argentina por ser uno de los materiales más sembrados en la región.

Sobre un diseño en bloques completos al azar con tres repeticiones se establecieron tres duraciones de exposición a altas temperaturas en posfloración. Cada unidad experimental consistió en invernáculos de polietileno (150 µm) tipo túnel (30 m²), los cuales permitieron la aplicación de altas temperaturas en posfloración del cultivo. Los líneas bordura siempre se respetaron y no fueron tomados para ningún muestreo. Los tratamientos de incremento térmico consistieron en cerramientos de los

invernáculos a partir de R1+2 d durante 3 (D1), 7 (D2) y 14 (D3) días transcurrido dicho estado. Las parcelas control (C) también se encontraron con niveles de radiación incidente comparables al de los tratamientos calentados ya que se encontraron bajo cobertura plástica (con las cortinas laterales siempre abiertas).

En los tratamientos calentados, el cierre diurno de las cortinas de los invernáculos (entre las 10:00 y 15:00 h) tuvo la finalidad de incrementar entre 4 y 10°C por encima de la temperatura del ambiente, acorde con los resultados obtenidos por Neiff et al. (2016). El cierre de las cortinas dejó una apertura (0,5 m del nivel del suelo) que permitió un adecuado intercambio gaseoso con el exterior y evitó un calentamiento excesivo. 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 (*i.e.*, polinización artificial) en todas las parcelas antes del inicio de los tratamientos térmicos.

Variables medidas

Temperatura:

Los incrementos térmicos de cada parcela se registraron por medio de Termo-Hygrochrones (DS1923, Maxim IntTCEated, SJ, USA) con la capacidad de almacenar datos cada 10 minutos. El efecto del calentamiento (ΔT) fue cuantificado como la diferencia en las temperaturas medias entre las parcelas control y calentadas. Con el fin de identificar la carga térmica por encima de una temperatura óptima, se calculó el índice de temperaturas estresantes (ITE, °C h⁻¹) propuesto en la ecuación [1] (Neiff et al., 2016):

$$ITE = \sum_{i=1}^N (T_i > T_o) / (h > T_o)_{[1]}$$

Donde $T_i > T_o$ indica la acumulación de temperaturas a nivel de la espiga por encima de T_o , T_o representa la temperatura óptima (34°C) propuesta por Cicchino et al. (2010a) y $h > T_o$ es el número de horas con temperaturas por encima de T_o .

Imágenes térmicas:

Se tomaron fotografías térmicas del tercio medio del canopeo, con el fin de identificar las posibles diferencias térmicas a nivel de la inflorescencia femenina (espiga) y hoja de la espiga. Las imágenes térmicas fueron tomadas desde los días 1 al 5, 9 al 10 y 14 dentro del periodo de tratamiento con una cámara termográfica FLIR® C2. Las imágenes se tomaron durante el calentamiento diario y minutos antes de su finalización. Se compararon los días 2, 5 y 14, para todos los tratamientos, por ser estos representativos de cada duración (D1, D2 y D3, respectivamente). Dentro de cada imagen, se establecieron tres medidas puntuales de la superficie de los diferentes tejidos evaluados, las cuales permitieron determinar su temperatura, un punto para la temperatura en el seno de la espiga (Sp1, sin ser desprovista de sus respectivas chalas), otro punto para la temperatura de la hoja de la espiga (Sp2) y un tercer punto correspondiente a la temperatura de los estigmas de la espiga (Sp3).

Biomasa aérea particionada:

Utilizando plantas de los líneas centrales de cada parcela y respetando las borduras, se realizaron 3 muestreos destructivos de biomasa para determinar la producción de materia seca (MS a peso constante en estufa a 65°C) en todos los tratamientos. Los dos primeros muestreos contaron cada uno, de al menos 6 plantas ($0,75 \text{ m}^{-2}$) que fueron cortadas de cada unidad experimental de manera consecutiva en dirección al línea. De esta manera, el muestreo inicial de las plantas ($\text{MSP}_{\text{POS}I}$) se realizó a los 2 días de alcanzado el estado de R1 (Ritchie et al., 1982) para todos los tratamientos, y el muestreo final de posfloración ($\text{MSP}_{\text{POS}F}$) a los 5, 9, 16 y 16 días después de R1 para D1, D2, D3 y C, respectivamente. Además, las espigas fueron separadas en $\text{MS}_{\text{POS}I}$ y $\text{MS}_{\text{POS}F}$ para obtener la materia seca inicial y final de la espiga en formación ($\text{MSE}_{\text{POS}I}$ y $\text{MSE}_{\text{POS}F}$, respectivamente).

El último muestreo en madurez fisiológica, consistió en el corte de 10 plantas consecutivas ($1,25 \text{ m}^{-2}$) destinado a la partición de biomasa aérea a cosecha y a la determinación del rendimiento en grano y sus componentes (ver más adelante componentes numéricos, rendimiento en grano e índice de cosecha). La materia seca total de planta a cosecha (MS Total) fue determinada en este último muestreo mediante la suma de la materia seca de espiga (MS Espiga) y la materia seca de tallo más hojas y panoja (MS T+H). A su vez, la MS Espiga se seccionó mediante deschale y trilla manual para establecer el rendimiento en grano (RG) y la materia seca de marlo (MS Marlo), este último se obtuvo pesando el marlo de cada espiga una vez desprovista de granos. La materia seca de chalas no se cuantificó.

Tasa de crecimiento promedio de planta (TCP) y espiga (TCE) en posfloración del cultivo

Los cálculos de tasa de crecimiento fueron mediante las diferencias en biomasa total aérea de planta ($\text{MSP}_{\text{POS}F} - \text{MSP}_{\text{POS}I}$) o espiga ($\text{MSE}_{\text{POS}F} - \text{MSE}_{\text{POS}I}$) obtenidas en las fechas de cortes descriptas anteriormente, dividido el tiempo transcurrido entre muestreos (3, 7 o 14 días para D1, D2 y D3, respectivamente).

Componentes numéricos, rendimiento en grano e índice de cosecha

A partir de la MS Espiga obtenida en madurez fisiológica, se procedió a deschalar, desgranar y contar los granos para determinar el número de granos por planta (NGP). Por peso seco constante de todos los granos se obtuvo el rendimiento en grano por parcela (RG). Por medio del cociente entre el RG y el NGP se logró el peso promedio de grano (PG) de cada parcela. Por el cociente entre el RG y la MS Total a cosecha se obtuvo el índice de cosecha (IC) promedio para cada parcela.

Análisis estadístico y procesamiento de imágenes térmicas

Previo análisis de los supuestos del Análisis de la Varianza (ANAVA), los datos obtenidos para TCP, TCE, MS Total, MS T+H, MS Marlo, MS Espiga, NGP, RG, PG e IC, fueron procesados mediante el software estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2015) empleándose el ANAVA y test de comparación de medias (LSD Fisher, $\alpha = 0,05$). Los gráficos se realizaron con SigmaPlot (Versión Libre, Systat Software, Inc., San José,

California, USA) permitiendo ejecutar regresiones lineales para RG vs NGP, y PG vs NGP; y regresiones no lineales para NGP vs TCP, y NGP vs TCE. Las imágenes térmicas se procesaron con el software FLIR Tools v. 6.1.17080.1002, 2015 (FLIR Systems Inc., Wilsonville, Oregon, USA).

Resultados y discusión

Incrementos de la temperatura diurna

El cierre diurno de los túneles permitió incrementar la temperatura por encima de la ambiental tal como fue reportado por Neiff et al. (2016). Al registrar los incrementos térmicos de manera continua se pudo obtener el ritmo diario de las temperaturas que enfrentaron las diferentes parcelas (Figura 1). Estos periodos de calentamiento diario fueron relativamente cortos (5 h) para simular un régimen de calentamiento realista (es decir, alrededor del mediodía) y sólo perturbar brevemente la atmósfera del canopeo en los tratamientos calentados (Neiff et al., 2019). A diferencia de este trabajo, otros estudios de estrés térmico en maíz en localidades con clima templado, sometieron al cultivo de maíz a calentamientos diurnos durante 12 h diarias (Cicchino et al., 2010a; Cicchino et al., 2010b; Rattalino Edreira et al., 2011; Rattalino Edreira & Otegui, 2012; Rattalino Edreira & Otegui, 2013; Rattalino Edreira et al., 2014).

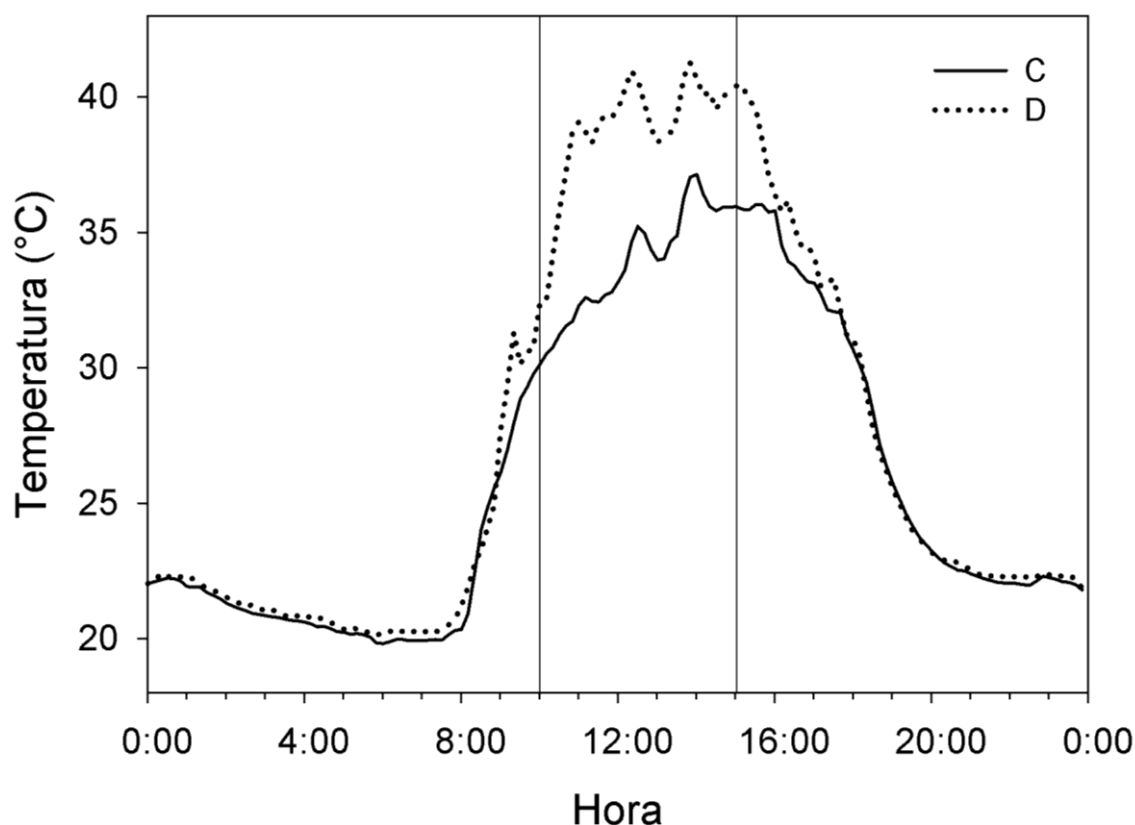


Figura 1. Marcha térmica diaria para un día promedio de una parcela control (C, línea llena) y una parcela con incrementos térmicos diurnos (D, línea punteada). Las líneas verticales indican el inicio y el final del calentamiento en D (de 10:00 a 15:00 h).

Los incrementos térmicos, durante el periodo de calentamiento diurno (*i.e.*, 5 horas, Figura 2), permitieron acumular un determinado número de horas con temperaturas mayores a 34°C que fueron expresadas a través del índice de temperaturas estresantes (ITE, Tabla 1). Los efectos sobre la generación de biomasa y su posterior partición a grano serán presentados y discutidos en la próxima sección.

Dada la naturaleza de los calentamientos en este trabajo (únicamente promovida por la radiación solar), las temperaturas durante el periodo de calentamiento no se mantuvieron constantes al no contar con una fuente independiente de calor, como lo fue en otros estudios más controlados en cámaras de crecimiento (Wilhelm et al., 1999; Suwa et al., 2010). No obstante, las condiciones de estrés térmico generadas en este trabajo representan un valioso intento de simular los golpes de calor alrededor del mediodía, que son con frecuencia los que ocurren en condiciones de campo (Neiff et al., 2016).

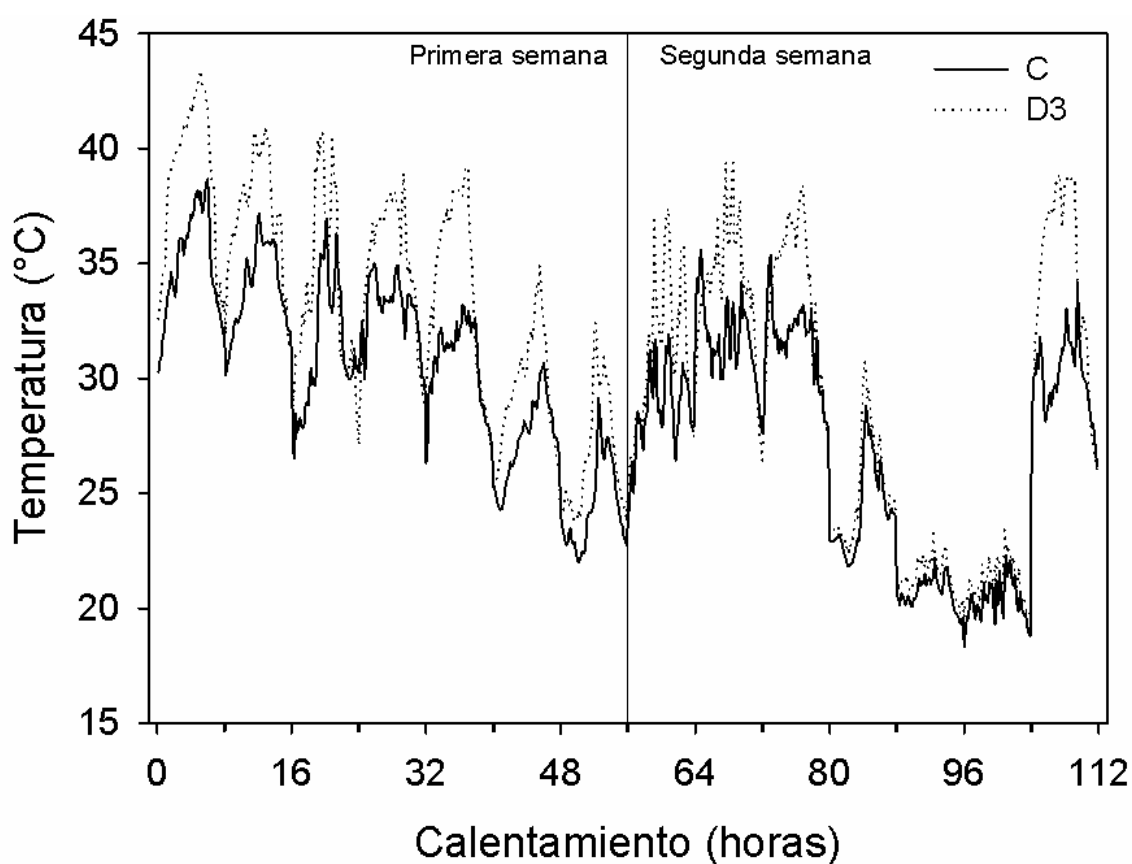


Figura 2. Registros de las temperaturas durante el periodo en el cual se observaron diferencias térmicas durante 14 días de incrementos térmicos consecutivos (D3, línea punteada) y el tratamiento control (C, línea llena).

Las temperaturas medias de las parcelas no calentadas (C) reflejaron que la primera semana de imposición de los tratamientos fue más cálida (30,8°C; promedio entre sensores, Figura 2) respecto a la segunda (26,7°C). Fue así que los incrementos térmicos (ΔT) entre tratamientos controles y calentados fueron similares entre D1 (+9,6°C) y D2 (+8,0°C), no así para D3 (+3,0°C, Tabla 1). En este sentido, la intensidad del calentamiento, expresada como el índice de temperaturas estresantes (ITE), reflejó la efectividad de los incrementos térmicos en todos los tratamientos

calentados (D1, D2 y D3) con respecto al control (C). Cuantificar dichos incrementos térmicos fue de suma importancia ya que el efecto del estrés por alta temperatura en el metabolismo de las plantas depende de la intensidad y la duración de las temperaturas supraóptimas en combinación con el rango incremental de las mismas (Wahid et al., 2007).

Tabla 1. Datos correspondientes a las temperaturas medias y máximas, el índice de temperaturas estresantes (ITE), y las diferencias entre los tratamientos calentados y el control (ΔT).

| Tratamiento | T. Media | ΔT | T. Máxima | ΔT | ITE | ΔT |
|-------------|----------|------------|--------------------|------------|---------------------------|------------|
| | | | | | | |
| | | | $^{\circ}\text{C}$ | | $^{\circ}\text{C h}^{-1}$ | |
| C | 28,8 | - | 38,2 | - | 23,0 | - |
| D1 | 38,4 | +9,6 | 42,9 | +4,7 | 86,6 | +63,6 |
| D2 | 36,8 | +8,0 | 46,1 | +7,9 | 131,7 | +108,7 |
| D3 | 31,8 | +3,0 | 43,4 | +5,2 | 146,3 | +123,3 |

Las fotografías térmicas (Figuras 3, 4 y 5) permitieron identificar, durante y minutos antes de culminar el calentamiento, diferencias entre las temperaturas de las partes de los órganos evaluados. El patrón que se evidenció fue que los estigmas estaban a una temperatura mayor que la espiga y ésta a su vez mayor que la temperatura de la hoja ($\sim 2^{\circ}\text{C}$ mayor en promedio entre sí). A su vez, las imágenes permitieron identificar el patrón de distribución de la temperatura para cada tratamiento. Estos resultados concuerdan con Khabba et al. (2001) quienes establecieron que la temperatura de la espiga está íntimamente relacionada con la radiación solar directa recibida. A nivel de cultivo, la espiga de maíz tiene una gran inercia térmica y desde esta perspectiva es muy sensible a las temperaturas extremas (Khabba et al., 2001).

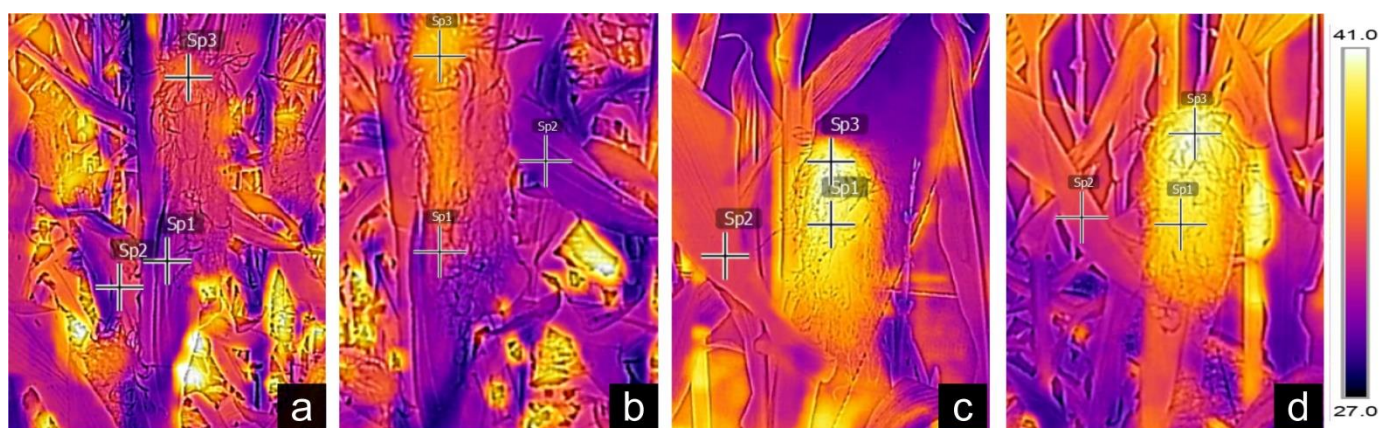


Figura 3. Imágenes térmicas de una parcela control (a y b) y calentada (c y d) capturadas en el día 2 de iniciados los tratamientos. Las fotos fueron tomadas al mediodía (a y c) y minutos antes de las 15:00 h (b y d). Las cruces (Sp) señalan las temperaturas en diferentes partes de los órganos evaluados: espiga (Sp1); hoja (Sp2); estigmas (Sp3).

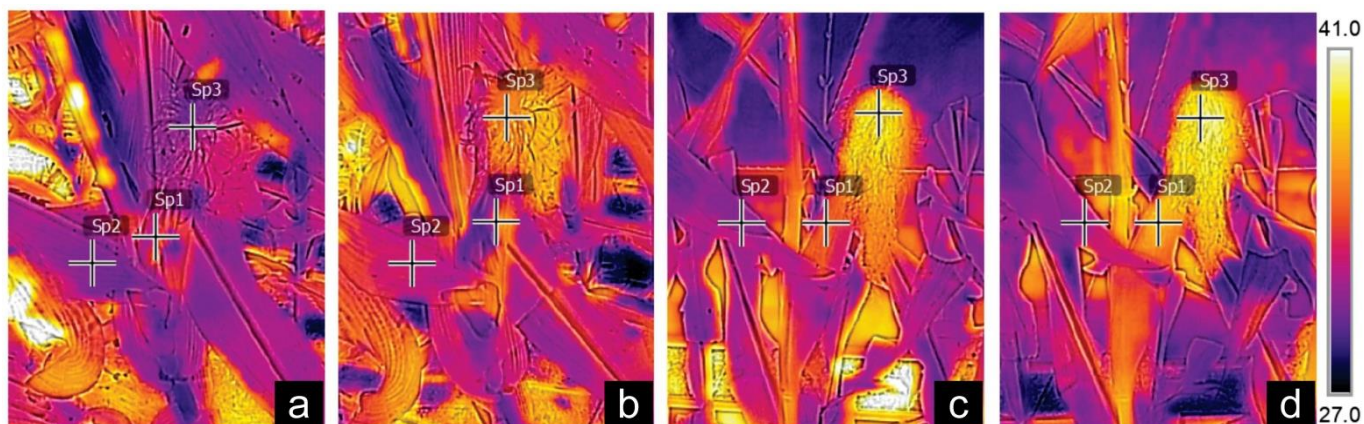


Figura 4. Imágenes térmicas de una parcela control (a y b) y calentada (c y d) capturadas en el día 5 de iniciados los tratamientos. Las fotos fueron tomadas al mediodía (a y c) y minutos antes de las 15:00 h (b y d). Las cruces (Sp) señalan las temperaturas en diferentes partes de los órganos evaluados: espiga (Sp1); hoja (Sp2); estigmas (Sp3).

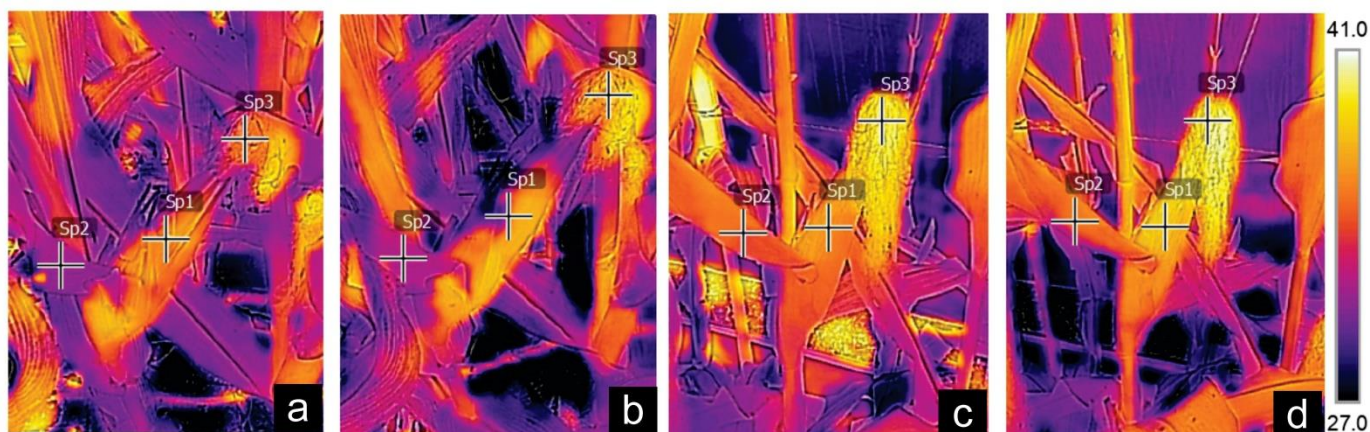


Figura 5. Imágenes térmicas de una parcela control (a y b) y calentada (c y d) capturadas en el día 14 de iniciados los tratamientos. Las fotos fueron tomadas al mediodía (a y c) y minutos antes de las 15:00 h (b y d). Las cruces (Sp) señalan las temperaturas en diferentes partes de los órganos evaluados: espiga (Sp1); hoja (Sp2); estigmas (Sp3).

Efectos de los tratamientos sobre la generación de biomasa

Los incrementos térmicos afectaron significativamente ($p < 0,05$) las tasas de crecimiento de planta en posfloración (TCP) en el tratamiento de mayor duración (D3, -62% respecto al control). No obstante se evidenciaron reducciones no significativas respecto a C en los restantes tratamientos (Tabla 2, -30 y -19% para D1 y D2, respectivamente). En este sentido, los tratamientos que presentaron incrementos térmicos dentro de los primeros 7 días de posfloración (*i.e.*, D1 y D2) no lograron afectar significativamente la TCP. Otros autores (Rattalino Edreira & Otegui, 2013) que realizaron incrementos térmicos a campo reportaron reducciones estimadas de TCP entre -25 y -52% para el periodo de posfloración, las cuales se encuentran dentro del rango explorado en el presente trabajo.

Los niveles de significancia fueron distintos para las tasas de crecimiento de espiga (TCE) en relación con la TCP, presentando diferencias significativas ($p < 0,05$) en TCE para todos los tratamientos calentados con respecto al control (Tabla 2). Las reducciones en la TCE respecto al control fueron del orden de 30, 37 y 30% para D1,

D2 y D3, respectivamente, no difiriendo significativamente entre sí. Dichas reducciones de TCE fueron bastantes menores a las reportadas por otros autores (Rattalino Edreira & Otegui (2013) 54% promedio para el híbrido de similar germoplasma).

Además del periodo de posfloración considerado en el presente trabajo, los efectos negativos del estrés térmico fueron evaluados para dicho periodo y durante el periodo de prefloración (Cicchino et al., 2010b; Rattalino Edreira & Otegui, 2012; Rattalino Edreira & Otegui, 2013; Neiff et al., 2016; Neiff et al., 2019) y los primeros 15 días del llenado efectivo de grano (Rattalino Edreira & Otegui, 2012; Rattalino Edreira & Otegui, 2013). Todos los estudios mencionados anteriormente identificaron el periodo de posfloración como el más sensible a las altas temperaturas. Como también se ha informado para otros estreses como ser déficit hídrico y nitrógeno (Andrade et al., 2002).

Tabla 2. Efectos de las duraciones del calentamiento diurno sobre las tasas de crecimiento en el periodo de posfloración (TCP, tasa de crecimiento de planta; TCE, tasa de crecimiento de espiga), la materia seca acumulada a cosecha (MS Total, materia seca total; MS T+H, materia seca de tallo y hojas; MS Marlo, materia seca de marlo; MS Espiga, materia seca de espiga), componentes numéricos del rendimiento (NGP, número de granos por planta; RG, rendimiento en grano por metro cuadrado; PG, peso de grano) y el índice de cosecha (IC). Las duraciones de los calentamientos fueron de 3, 7 y 14 d (D1, D2 y D3, respectivamente) y un tratamiento control (C).

| Trat. ^a | TCP | TCE | MS Total | MS T+H | MS Marlo | MS Espiga | NGP | RG | PG | IC |
|--------------------|------------------------------------|-----------------------------------|--------------------|----------------|----------------|------------------|--------------|-------------------|---------------|---------------|
| | g pl ⁻¹ d ⁻¹ | g e ⁻¹ d ⁻¹ | g pl ⁻¹ | | | | | g m ⁻² | mg | |
| C | 5,60 <i>a</i> | 2,13 <i>a</i> | 263,03 <i>a</i> | 86,64 <i>a</i> | 15,87 <i>a</i> | 175,39 <i>a</i> | 554 <i>a</i> | 1114 <i>a</i> | 270 <i>a</i> | 0,56 <i>a</i> |
| D1 | 3,93 <i>a</i> | 1,50 <i>b</i> | 226,50 <i>ab</i> | 77,18 <i>a</i> | 12,25 <i>a</i> | 149,33 <i>ab</i> | 398 <i>b</i> | 948 <i>ab</i> | 318 <i>ab</i> | 0,56 <i>a</i> |
| D2 | 4,56 <i>a</i> | 1,35 <i>b</i> | 200,11 <i>b</i> | 81,42 <i>a</i> | 15,70 <i>a</i> | 118,69 <i>b</i> | 286 <i>b</i> | 730 <i>b</i> | 340 <i>b</i> | 0,48 <i>a</i> |
| D3 | 2,14 <i>b</i> | 1,50 <i>b</i> | 206,39 <i>b</i> | 78,77 <i>a</i> | 11,89 <i>a</i> | 127,62 <i>b</i> | 331 <i>b</i> | 795 <i>b</i> | 329 <i>b</i> | 0,51 <i>a</i> |
| ANOVA | | | | | | | | | | |
| | 0,0089 ^b | 0,0367 | 0,0286 | ns | ns | 0,0302 | 0,0059 | 0,0374 | ns | ns |

^a Trat.: tratamientos.

^b p-valores del modelo.

ns: no significativo (p > 0,05).

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

Acorde con las variaciones en la TCP, se evidenciaron reducciones significativas (p < 0,05) en la materia seca total (MS Total, Tabla 2) entre tratamientos calentados y estos frente al control. Así, para la MS Total se obtuvieron reducciones promedio respecto al control de 14, 24 y 22% para los tratamientos D1, D2 y D3, respectivamente. El tratamiento de menor duración (D1) no presentó diferencias significativas respecto al tratamiento control para MS Total, pero los tratamientos de mayor duración si lo hicieron (*i.e.*, D2 y D3). Estos resultados concuerdan con Cicchino et al. (2010b) quienes reportan que el estrés por calor causó una disminución severa en MS Total bajo estrés térmico cuando este fue impuesto en etapas vegetativas avanzadas. El estrés térmico también tuvo un efecto negativo en la MS Total para Rattalino Edreira & Otegui (2012), que se relacionó principalmente con variaciones en la eficiencia del uso de radiación. En conjunto, Rattalino Edreira & Otegui (2012)

sugieren que el estrés por calor puede afectar la eficiencia del uso de la radiación y, no solo dañar el sistema fotosintético (Crafts-Brandner & Salvucci, 2002), sino también aumentar la respiración de mantenimiento (Vries et al., 1979). Estas hipótesis planteadas, relacionadas con los efectos negativos de las altas temperaturas sobre el aparato fotosintético fueron confirmadas en estudios a campo en híbridos de maíz de genética contrastante (Neiff et al., 2016; Neiff et al., 2019).

En cuanto a la partición de los asimilados, la suma de la materia seca de tallo y hojas (MS T+H) no reflejó diferencias entre los tratamientos calentados y el control ($p > 0,05$). No obstante, si hubo diferencias en la materia seca de espigas (MS Espiga, Figura 6) con reducciones del 15, 32 y 27% para D1, D2 y D3, respectivamente. Los tratamientos D2 y D3 modificaron significativamente la partición de asimilados hacia espiga, no así D1. Suwa et al. (2010), en un trabajo realizado en cámaras de crecimiento, reportan el efecto adverso de las altas temperaturas aplicadas en prefloración sobre la biomasa de espiga como consecuencia de una disminución en el flujo de asimilados de la hoja de la espiga hacia la espiga en crecimiento.

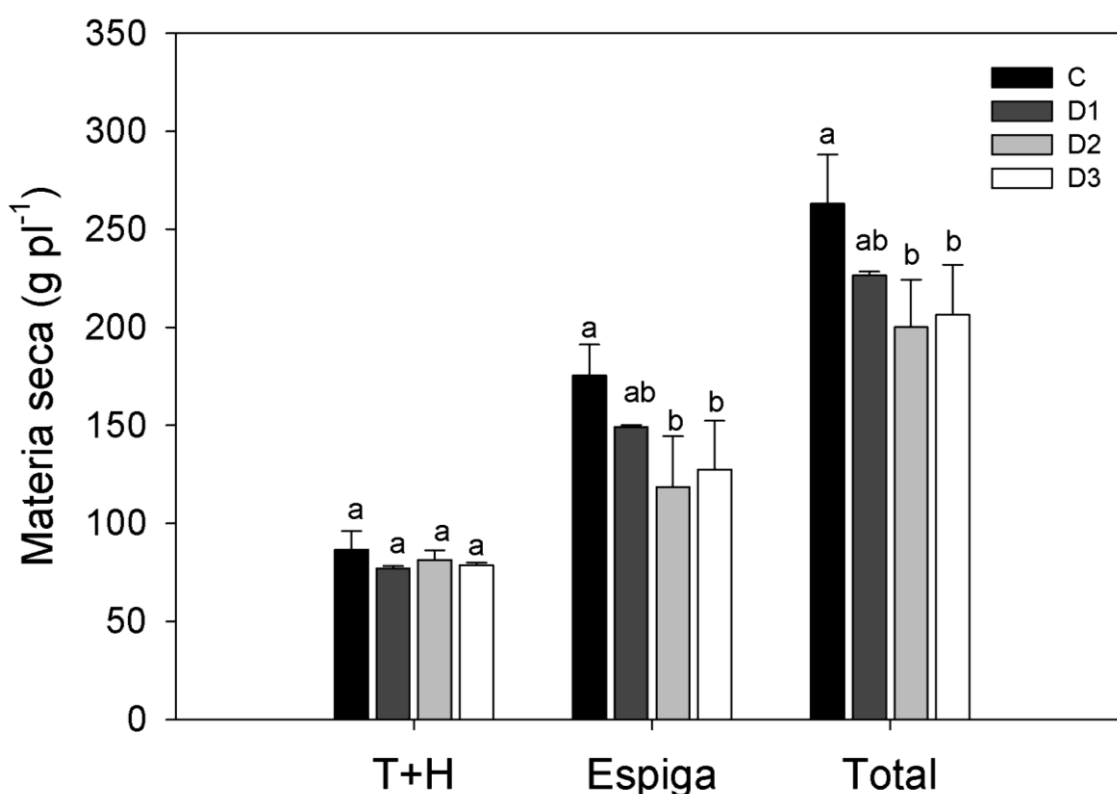


Figura 6. Efecto de los tratamientos sobre la materia seca particionada a cosecha. Las duraciones de los calentamientos fueron de 3, 7 y 14 d (D1, D2 y D3, respectivamente) y un tratamiento control (C). Barras con letras distintas son estadísticamente diferentes (LSD Fisher, $\alpha = 0,05$)

Además, los incrementos térmicos no afectaron estadísticamente la materia seca de marlo (MS Marlo; $p > 0,05$) para ninguna duración estudiada (Tabla 2). Una asignación diferencial de los asimilados en la espiga (Suwa et al., 2010) podría explicar estos resultados ya que, como se verá en la próxima sección, las variaciones de la materia seca de la espiga, estuvieron directamente asociadas con las variaciones en los componentes numéricos del rendimiento.

Incrementos térmicos: su influencia sobre los componentes numéricos del rendimiento y el índice de cosecha

El número de granos por planta (NGP) fue afectado significativamente por las altas temperaturas en posfloración ($p < 0,05$). El rango de variación fue de 512 a 603 granos por planta en C, de 388 a 413 en D1, de 217 a 337 en D2 y de 210 a 423 en D3. A pesar de existir diferencias con el control, los altos desvíos llevaron a que no se presenten diferencias significativas entre los tratamientos calentados (Tabla 2).

La tasa de crecimiento de la espiga en posfloración (TCE) presentó un patrón similar al establecido en la variable NGP. Asimismo, se sabe que la TCE durante el periodo crítico es usualmente el mejor predictor del NGP con respecto a la TCP, esto radica en que se elimina la variación inducida por los cambios en la biomasa particionada (Andrade et al., 2002; Echarte et al., 2004; Echarte & Tollenaar, 2006; Rattalino Edreira & Otegui, 2013).

El NGP se redujo 40% respecto al control en el tratamiento de mayor duración (D3, 14 días). Estos resultados son bastantes contrastantes respecto a estudios que sometieron al cultivo de maíz a estrés térmico. A saber, Cicchino et al. (2010b) con reducciones del orden del 61% respecto al control en la segunda campaña; Rattalino Edreira & Otegui (2013) -93% y -82% (Experimentos 1 y 2, respectivamente); y Neiff et al. (2016) -20% y -22% (Experimentos 1 y 2, respectivamente). Parte de estas discrepancias entre los resultados podrían estar asociados al efecto de las campañas, la duración del periodo de calentamiento y los distintos híbridos empleados.

Las variaciones en el peso de grano (PG) atribuibles al efecto de las altas temperaturas no fueron estadísticamente disímiles ($p > 0,05$). Aparentemente, el peso potencial de grano no fue modificado y, al finalizar los episodios de calentamiento diurno, las plantas encontraron ambientes nuevamente favorables para el llenado de sus granos. A pesar de no tener diferencias significativas para PG, las medias de PG de los tratamientos calentados estuvieron por encima del control sin calentamiento artificial. Dicha aproximación se asemeja a lo encontrado por Rattalino Edreira et al. (2014). Estos autores concluyen que el calentamiento en posfloración: i) mejoró la disponibilidad de asimilados por grano durante el periodo efectivo de llenado del grano, ii) aumentó las reservas de carbohidratos en el tallo en la madurez fisiológica, iii) no tuvo ningún efecto significativo en la dinámica de la biomasa y la acumulación de agua en los granos.

El índice de cosecha (IC) se mantuvo estable y sin diferencias significativas ($p > 0,05$) entre tratamientos (56, 56, 48 y 51% para C, D1, D2 y D3, respectivamente). Se sabe que las reducciones en el IC pueden estar sujetas a efectos directos del calentamiento sobre la viabilidad de los granos de polen (Herrero & Johnson, 1980; Alam et al., 2017) pero este factor fue bloqueado al agregar polen fresco previo al inicio de los tratamientos. No obstante, Rattalino Edreira & Otegui (2012) tuvieron fuertes reducciones en IC por el calentamiento, incluso agregando polen fresco. Estas diferencias escapan a los resultados de este trabajo (una sola campaña) y son cuantificados en efectos indirectos y directos del calentamiento en Rattalino Edreira & Otegui (2013).

Relaciones entre las variables medidas

El rendimiento en grano (RG) varió significativamente con los incrementos térmicos ($p < 0,05$) reflejando reducciones del 15, 34 y 29% en D1, D2 y D3, respectivamente en relación a C; y se correlacionó de manera lineal y positiva ($r = 0,92$; $p < 0,0001$) con el NGP (Figura 7). Esto concuerda con lo citado por Andrade et al. (1999) acerca de que el rendimiento en grano está estrechamente asociado con el número de granos a cosecha. Estos autores expusieron al cultivo bajo diferentes niveles de sombreado, fechas de siembra, densidad de plantas, temperaturas nocturnas, déficit hídrico y de nitrógeno, identificando al NGP como el componente numérico del rendimiento más susceptible (Andrade et al., 1999; Andrade et al., 2002). Varios estudios abocados al estrés térmico por alta temperatura también han identificado al NGP como el componente más sensible (Cicchino et al., 2010b; Rattalino Edreira & Otegui, 2013; Neiff et al., 2016), no siendo la excepción en el presente trabajo. Por ejemplo, Cicchino et al. (2010b) reportan que la variación en el rendimiento en grano por planta (RGP) es en gran medida explicada por las variaciones en NGP ($R^2 = 0,89$; $p < 0,001$) y no por la variación en PG ($R^2 = 0,08$).

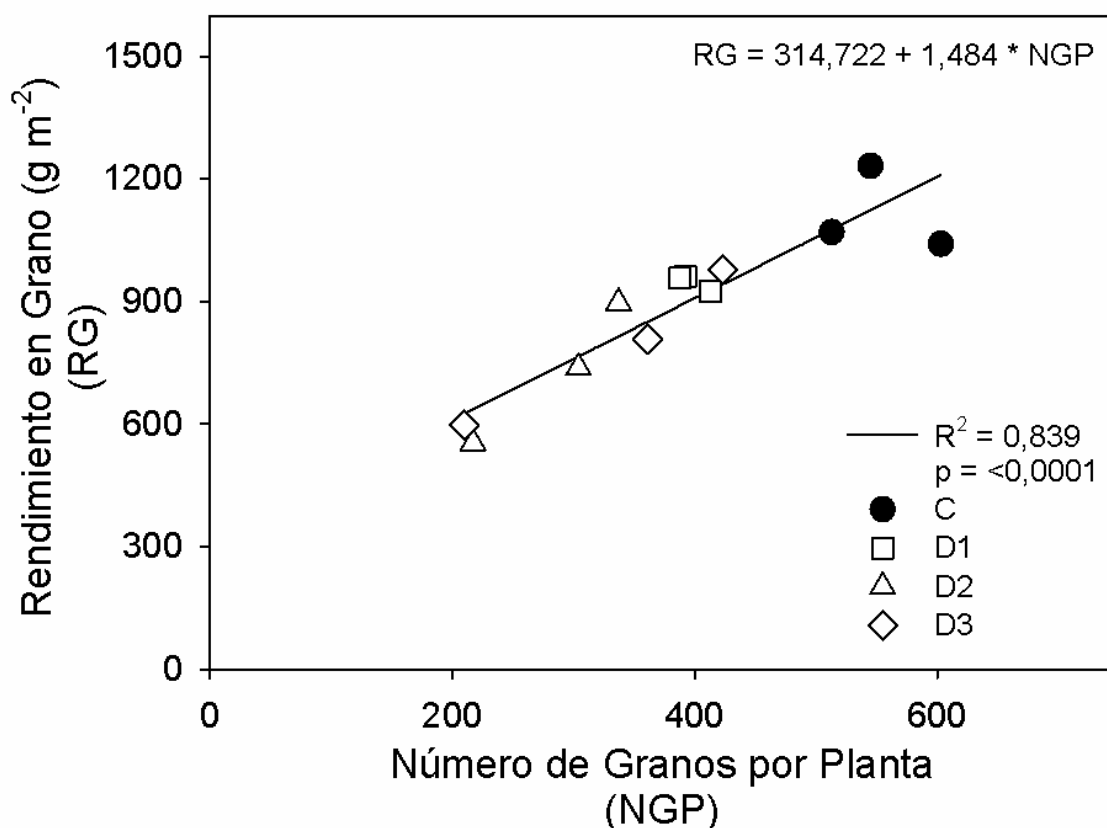


Figura 7. Regresión lineal ($R^2 = 0,839$; $n = 12$; $p < 0,0001$) del rendimiento en grano (RG) en función de la variación en el número de granos por planta (NGP) para distintas duraciones de calentamiento (símbolos vacíos) y un tratamiento control (símbolos llenos). Las duraciones de los calentamientos fueron de 3 (D1, cuadrados), 7 (D2, triángulos) y 14 d (D3, rombos) y un tratamiento control (C).

Además, se evidenció una relación lineal y negativa existente entre el NGP y el PG (Figura 8). Como informan Neiff et al. (2016) y Neiff et al. (2019), a pesar de la recuperación de las tasas fotosintéticas y tasas de crecimiento una vez finalizados los tratamientos de estrés térmico, esta recuperación no se tradujo en mayores NGP y

rendimiento en grano por planta (RGP). De manera similar para este trabajo, se puede especular que existió una recuperación que permitió aumentar levemente los PG, pero sin afectar el RGP.

El rendimiento en grano (RG) se correlacionó de manera significativa con las otras variables medidas. Así, el RG tuvo asociaciones positivas con TCE ($r = 0,69$; $p = 0,0137$), MS Total ($r = 0,97$; $p < 0,0001$), MS Espiga ($r = 0,99$; $p < 0,0001$) e IC ($r = 0,90$; $p < 0,0001$), siendo negativa para la variable PG ($r = -0,61$; $p = 0,0337$).

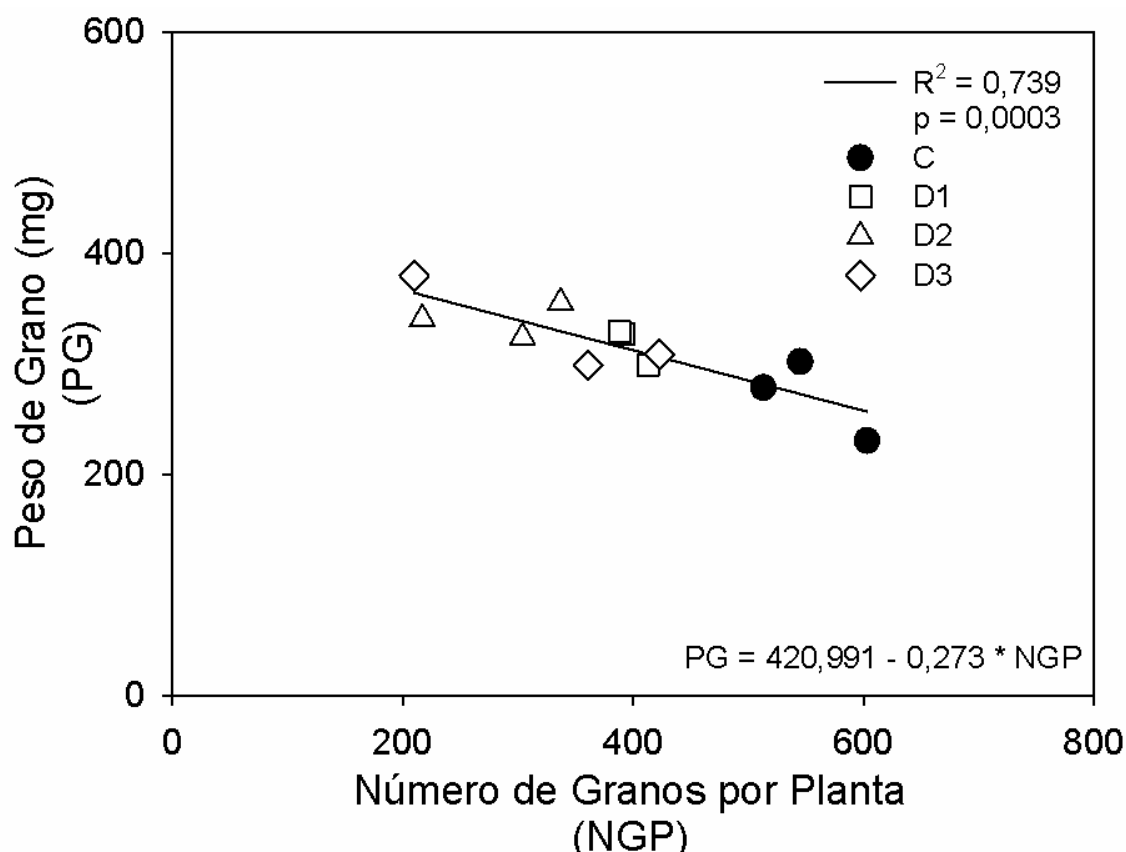


Figura 8. Regresión lineal ($R^2 = 0,739$; $n = 12$; $p = 0,0003$) del peso de grano (PG) en función de la variación en el número de granos por planta (NGP) para distintas duraciones de calentamiento (símbolos vacíos) y un tratamiento control (símbolos llenos). Las duraciones de los calentamientos fueron de 3 (D1, cuadrados), 7 (D2, triángulos) y 14 d (D3, rombos) y un tratamiento control (C).

A diferencia de estudios previos donde se analizaron otros estreses (Tollenaar et al., 1992; Andrade et al., 1999; Echarte et al., 2004) e incluso bajo estrés térmico (Cicchino et al., 2010b; Rattalino Edreira & Otegui, 2013; Neiff et al., 2016), los resultados del presente trabajo no brindaron una respuesta típica curvilínea significativa entre NGP y TCP (Figura 9 A). No obstante, si se encontró una relación curvilínea significativa ($p = 0,0047$) entre NGP y TCE (Figura 9 B).

En este trabajo la TCE explicó de manera significativa las variaciones en NGP ($R^2 = 0,57$; $p = 0,0047$, Fig. 9 B). De acuerdo con Andrade et al. (1999), la TCE suele ser un mejor indicador durante la posfloración del cultivo ya que la espiga crece a un ritmo más rápido en comparación con el periodo previo a la floración y es en este periodo donde se produce el crecimiento y desarrollo temprano del grano,

dependiendo en gran medida del suministro de asimilados. Esta es probablemente la razón de la estrecha relación entre el número de granos por planta (NGP) y la tasa de crecimiento de espiga (Andrade et al., 2002) explicando las caídas en el NGP cuando no se logran mantener las tasas.

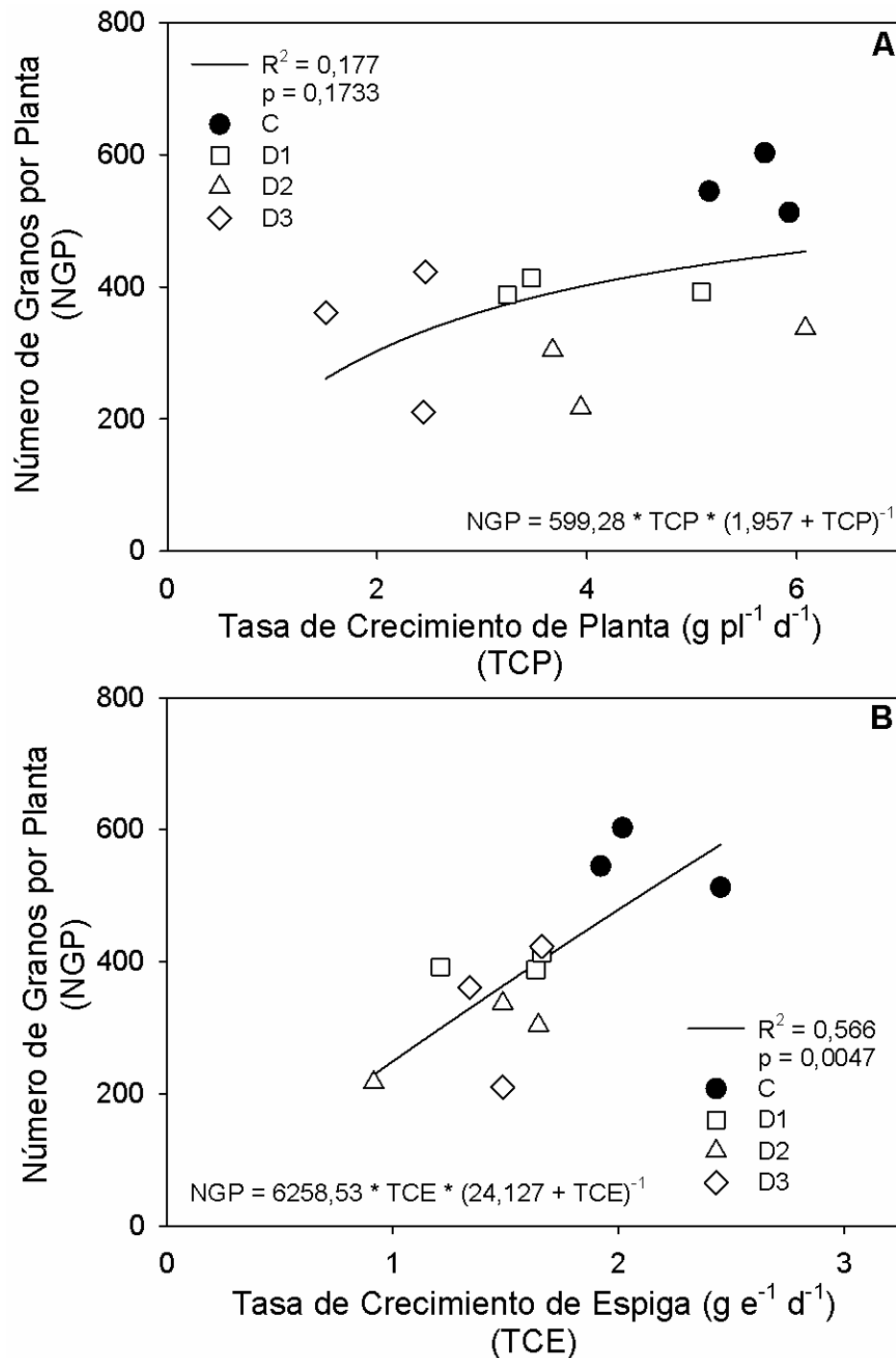


Figura 9. Regresiones no lineales del número de granos por planta (NGP) en función de la variación en la tasa de crecimiento de planta (TCP, figura A, $R^2 = 0,177$; $n = 12$; $p = 0,1733$) y la tasa de crecimiento de espiga (TCE, figura B, $R^2 = 0,566$; $n = 12$; $p = 0,0047$), para distintas duraciones de calentamiento (símbolos vacíos) y un tratamiento control (símbolos llenos). Las duraciones de los calentamientos fueron de 3 (D1, cuadrados), 7 (D2, triángulos) y 14 d (D3, rombos) y un tratamiento control (C).

Conclusión

Las duraciones de estrés por alta temperatura exploradas en este ensayo redujeron significativamente el rendimiento y número de granos por planta. El estrés térmico por altas temperaturas en posfloración de maíz redujo significativamente la tasa de crecimiento por planta sólo para el tratamiento de mayor duración (D3, 14 días). Las tres duraciones afectaron de manera significativa la tasa de crecimiento de espiga, reduciendo la materia seca de espiga. La materia seca total y el rendimiento en grano disminuyeron por el efecto del calentamiento y esto estuvo directamente correlacionado con las disminuciones en el número de granos por planta.

Dentro de la posfloración del cultivo de maíz, los resultados indican que altas temperaturas durante los primeros 7 días posteriores a R1 causan reducciones en el número de granos por planta, afectando directamente la tasa de crecimiento de espiga y no así la tasa de crecimiento por planta. El tratamiento de mayor duración no difirió significativamente de las principales variables medidas lo que lleva a aceptar la hipótesis originalmente planteada: *“La disminución del número de granos en posfloración del cultivo de maíz no posee una relación directamente proporcional a la longitud del periodo con temperaturas supraóptimas”*.

Bibliografía

- Alam, M.A., Seetharam, K., Zaidi, P.H., Dinesh, A., Vinayan, M.T., Nath, U.K., 2017. Dissecting heat stress tolerance in tropical maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 204, 110-119.
- Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R., Della Maggiora, A., Casanovas, M., 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science* 42, 1173-1179.
- Andrade, F.H., Vega, C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M., Valentinuz, O., 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39, 453-459.
- Barnabás, B., Jäger, K., Fehér, A., 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell & Environment* 31, 11-38.
- Cheikh, N., Jones, R.J., 1994. Disruption of maize kernel growth and development by heat stress (role of cytokinin/abscisic acid balance). *Plant Physiology* 106, 45-51.
- Cicchino, M., Rattalino Edreira, J., Otegui, M., 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., Uribelarrea, M., Otegui, M., 2010b. Heat stress in field-grown maize: Response of physiological determinants of grain yield. *Crop Science* 50, 1438-1448.
- Crafts-Brandner, S.J., Salvucci, M.E., 2002. Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiology* 129, 1773-1780.
- Della Maggiora, A., Gardiol, J., Irigoyen, A., 2000. Requerimientos Hídricos. In: Andrade, F.H., Sadras, V.O. (Eds.), *Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja*. E.E.A. INTA Balcarce y Monsanto Argentina, Balcarce, Buenos Aires, Argentina, pp. 157-174.
- Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C., 2015. InfoStat versión 2015. Grupo Infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Duke, E.R., Doehlert, D.C., 1996. Effects of heat stress on enzyme activities and transcript levels in developing maize kernels grown in culture. *Environmental and Experimental Botany* 36, 199-208.
- Echarte, L., Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Tollenaar, M., 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Science* 44, 1654-1661.
- Echarte, L., Tollenaar, M., 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Science* 46, 870-878.
- Escobar, H., Ligier, D., Melgar, R., Matteio, H., Vallejos, O., 1994. Mapa de Suelo de los Departamentos de Capital, San Cosme e Itatí, de la Provincia de Corrientes. Publicación del INTA-CFI-ICA.
- Herrero, M.P., Johnson, R., 1980. High temperature stress and pollen viability of maize 1. *Crop Science* 20, 796-800.
- IPCC, 2014. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Part A: Global and Sectorial Aspects. In: Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastandrea, and L.L. White. (Ed.), *Working Group II Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 1132.
- Khabba, S., Ledent, J.-F., Lahrouni, A., 2001. Maize ear temperature. *European Journal of Agronomy* 14, 197-208.

- Lobell, D.B., Bänziger, M., Magorokosho, C., Vivek, B., 2011. Nonlinear heat effects on African maize as evidenced by historical yield trials. *Nature Climate Change* 1, 42.
- Monjardino, P., Smith, A.G., Jones, R.J., 2005. Heat stress effects on protein accumulation of maize endosperm. *Crop Science* 45, 1203-1210.
- Neiff, N., Ploschuk, E.L., Valentinuz, O.R., Andrade, F.H., 2019. Physiological responses and post-stress recovery in field-grown maize exposed to high temperatures at flowering. *Australian Journal of Crop Sciences* 13, 2053-2061.
- Neiff, N., Trachsel, S., Valentinuz, O.R., Balbi, C.N., Andrade, F.H., 2016. High temperatures around flowering in maize: Effects on photosynthesis and grain yield in three genotypes. *Crop Science* 56, 2702-2712.
- Rattalino Edreira, J., Carpici Budakli, E., Sammarro, D., Otegui, M., 2011. Heat stress effects around flowering on kernel set of temperate and tropical maize hybrids. *Field Crops Research* 123, 62-73.
- 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.
- Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E., 2013. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: A novel approach for assessing sources of kernel loss in field conditions. *Field Crops Research* 142, 58-67.
- Rezaei, E.E., Webber, H., Gaiser, T., Naab, J., Ewert, F., 2015. Heat stress in cereals: mechanisms and modelling. *European Journal of Agronomy* 64, 98-113.
- Ritchie, S., Hanway, J., Benson, G., 1982. How a corn plant develops. Iowa State University of Science and Technology. Cooperative Extension Service Ames, Iowa. Special report, 1-21.
- Rondanini, D., Mantese, A., Savin, R., Hall, A.J., 2006. Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Research* 96, 48-62.
- Schlenker, W., Roberts, M.J., 2009. Nonlinear temperature effects indicate severe damages to US crop yields under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 15594-15598.
- Suwa, R., Hakata, H., Hara, H., El-Shemy, H.A., Adu-Gyamfi, J.J., Nguyen, N.T., Kanai, S., Lightfoot, D.A., Mohapatra, P.K., Fujita, K., 2010. High temperature effects on photosynthate partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry* 48, 124-130.
- Teixeira, E.I., Fischer, G., Van Velthuizen, H., Walter, C., Ewert, F., 2013. Global hot-spots of heat stress on agricultural crops due to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology* 170, 206-215.
- Tollenaar, M., Dwyer, L., Stewart, D., 1992. Ear and kernel formation in maize hybrids representing three decades of grain yield improvement in Ontario. *Crop Science* 32, 432-438.
- Vries, F.P.D., Witlage, J., Kremer, D., 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.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., Foolad, M.R., 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany* 61, 199-223.
- Wilhelm, E.P., Mullen, R.E., Keeling, P., Singletary, G., 1999. Heat stress during grain filling in maize: effects on kernel growth and metabolism. *Crop Science* 39, 1733-1741.