

MEJORAMIENTO GENÉTICO EN MAÍZ: EFECTOS SOBRE LOS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS DEL LLENADO Y SECADO DEL GRANO EN HÍBRIDOS COMERCIALES CULTIVADOS EN FECHAS DE SIEMBRA CONTRASTANTES

Trabajo Final de Grado
de la alumna

YÉSICA DANIELA CHAZARRETA

Este trabajo ha sido presentado como requisito
para la obtención del título de

Licenciada en Genética

Carrera

UNNOBA

Reforma Universitaria
Licenciatura en Genética

NOROESTE BUENOS AIRES

**Escuela de Ciencias Agrarias, Naturales y Ambientales.
Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires.**

Pergamino, 25 de Septiembre de 2018.

MEJORAMIENTO GENÉTICO EN MAÍZ: EFECTOS SOBRE LOS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS DEL LLENADO Y SECADO DEL GRANO EN HÍBRIDOS COMERCIALES CULTIVADOS EN FECHAS DE SIEMBRA CONTRASTANTES

Trabajo Final de Grado

de la alumna

YÉSICA DANIELA CHAZARRETA

Aprobada por el Tribunal Evaluador

Maria de los Angeles Rossini
Evaluador

Alfredo Gabriel Cirilo
Evaluador

Susana Myriam Pistorale
Evaluador

Fernanda Gabriela Gonzalez
Co-Director

Maria Elena Otegui
Director

**Escuela de Ciencias Agrarias, Naturales y Ambientales,
Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires**

Pergamino, 25 de Septiembre de 2018.

ÍNDICE

1. Resumen	4
2. Introducción	5
2.1. Determinación del peso individual del grano de maíz (<i>Zea mays</i> L.)	5
2.2. Mejoramiento del rendimiento en maíz: efectos genéticos y ambientales	6
2.3. Antecedentes	9
2.4. Justificación	11
3. Objetivos	13
4. Hipótesis	14
5. Materiales y métodos	15
5.1. Diseño experimental y material genético	15
5.2. Mediciones realizadas	16
5.3. Cálculos	17
5.4. Análisis de datos	18
6. Resultados	19
6.1. Condiciones meteorológicas	19
6.2. Fenología	20
6.3. Peso del grano y sus determinantes fisiológicos: tasa y duración del llenado del grano	22
6.4. Secado del grano	25
7. Discusión	30
8. Conclusiones	36
9. Bibliografía	37
10. Anexos	46

1. RESUMEN

La fecha de siembra (FS) modifica las condiciones ambientales a las que está expuesto el cultivo de maíz (*Zea mays* L.) durante su ciclo desde siembra a madurez comercial. El objetivo de este trabajo fue caracterizar los patrones de llenado y secado de los granos en un conjunto de híbridos comerciales de maíz al ser cultivados en dos ambientes contrastantes: una siembra temprana (FS1; 31-Oct) y una tardía (FS2; 28-Dic). Para cada combinación de tratamientos se calculó el peso individual del grano (PG), la tasa de llenado (b_0), la duración del período de llenado de los granos (x_0), la tasa de secado antes (b_1) y después (b_2) de madurez fisiológica y el punto de quiebre (x_1) entre ambas tasas. El atraso en la FS expuso al cultivo a reducciones en la temperatura y la radiación solar incidente y a un leve incremento de la humedad relativa. También produjo una reducción del 14,6% en el PG ($p < 0,01$), que fue acompañada por una reducción en la tasa de llenado para uno de los híbridos ($p < 0,05$) y una disminución en la duración total del período del llenado de los granos para el resto ($p < 0,05$). El secado de los granos ocurrió en dos etapas, con tasas de secado diferentes, siendo $b_1 > b_2$. El punto de quiebre entre las tasas ocurrió antes y con un mayor contenido de humedad en la FS2 (1003°Cd y 41,3%, respectivamente) que en la FS1 (1235°Cd y 32,8%). El mayor contenido de humedad del grano a madurez fisiológica es indicativo de una marcada limitación por fuente en la FS2, que desestima a la humedad del grano como criterio robusto para definir el momento en que se alcanza el máximo PG.

Palabras clave: *Zea mays* L., peso individual del grano, tasa de llenado, duración del llenado, humedad del grano, tasa de secado, interacción genotipo × ambiente, número de chalas.

2. INTRODUCCIÓN

2.1. Determinación del peso individual del grano de maíz (*Zea mays* L.)

La acumulación de biomasa en los granos de maíz comienza luego de la fecundación de los ovarios y progresa siguiendo un patrón sigmoideo en el cual se pueden distinguir tres fases: la fase *lag*, el período de llenado efectivo y la etapa de maduración (Bewley y Black, 1985). La fase *lag* constituye un período de formación caracterizado por una activa división celular y diferenciación, en el cual se define la cantidad de células endospermáticas y amiloplastos que estarán involucrados en la deposición de almidón en el grano (Reddy y Daynard, 1983; Jones et al., 1996). Durante este período, se observa un rápido incremento del contenido hídrico mientras que la acumulación de biomasa resulta despreciable (Westgate y Boyer, 1986). La fase *lag* es seguida por un período con acumulación activa de biomasa, identificado como *llenado efectivo* del grano. En esta segunda etapa, tanto el volumen como el contenido hídrico alcanzan su máximo valor (Borrás et al., 2003; Gambín et al., 2007), para luego declinar coordinadamente con la deposición de biomasa (Westgate et al., 2004; Gambín et al., 2007). Durante el llenado efectivo, el grano muestra una acumulación de biomasa a tasa constante. En la tercera y última fase, la tasa de acumulación de biomasa decrece hasta que se establece el peso final del grano (Egli, 1998; Borrás y Otegui, 2001). Entonces los granos alcanzan su máximo peso seco, lo que comúnmente se conoce como madurez fisiológica, y entran en un estado de quiescencia (Saini y Westgate, 2000). Su humedad porcentual habrá declinado a ca. 35-37% (Borrás et al., 2003; Borrás et al., 2004) y continuará haciéndolo hasta alcanzar la madurez comercial (i.e. 14,5% de humedad), dependiendo de las condiciones ambientales imperantes (Schmidt y Hallauer, 1966).

En función de lo descripto, el peso del grano (PG) de maíz suele definirse como el producto entre la tasa y la duración del llenado durante la segunda fase de crecimiento de los granos. Estas variables (tasa y duración) son comúnmente descriptas como los determinantes fisiológicos del PG. Sin embargo, en estudios conducidos en Argentina (Gambín et al., 2006 y 2007) se demostró que el PG potencial de híbridos comerciales se encuentra fuertemente asociado a las condiciones de crecimiento durante la fase *lag*, la cual condiciona el valor que podrá alcanzar la tasa de llenado del grano durante la etapa subsiguiente. El sostenimiento de dicha tasa dependerá fuertemente de las condiciones de crecimiento durante el llenado efectivo del grano, pues éstas definen la relación entre la fuente de asimilados (i.e. la capacidad fotosintética y las reservas disponibles para removilización) y el destino de los mismos (i.e. la cantidad de granos en crecimiento). Así, la capacidad de la fuente está determinada principalmente por la producción de asimilados a partir de la fotosíntesis del cultivo durante el período del llenado del grano, mientras la fuerza de los destinos está dada por la capacidad de los granos en desarrollo para atraer y almacenar esos asimilados.

2.2. Mejoramiento del rendimiento en maíz: efectos genéticos y ambientales

El mejoramiento de la productividad, calidad y adaptación de los cultivos se puede conseguir, básicamente, de tres maneras: (i) por el mejoramiento de las condiciones ambientales a través de prácticas correctas de producción o del manejo adecuado de los insumos, tales como suelo, fertilizantes, riego, pesticidas; (ii) por el uso de semillas certificadas que resultan de los programas de mejoramiento, correspondientes a los genotipos más modernos y recomendados para el ambiente de interés; (iii) por el aprovechamiento simultáneo del mejoramiento genético y ambiental.

El fitomejoramiento, en un sentido amplio, consiste en alterar o modificar la herencia de las plantas para obtener cultivares (variedades o híbridos) que puedan adaptarse mejor a determinados ambientes, lo que se traduce en mayores ventajas económicas por mayor rendimiento en grano (RG) e, idealmente, menor daño ambiental (Cubero Salmerón, 2013). Desde comienzos de los años '90, Argentina pasó a ocupar un lugar relevante en la producción y comercialización de granos, destacándose los logros alcanzados en el cultivo de maíz. Localmente, la ganancia global de RG (la cual incluye mejoras genéticas y de manejo agronómico) en esta especie durante los últimos años (1990-2012) fue de 144 kg ha⁻¹año⁻¹, lo cual representa un 2,59% anual y constituye el valor más alto entre los doce primeros países productores del mundo (Otegui et al., 2014). Este nivel de ganancia puede atribuirse en un 39% al mejoramiento genético, siendo el 61% restante correspondiente al manejo e interacción genética × manejo (Luque, 2000; Luque et al., 2006). Durante la última década, sin embargo, el nivel de ganancia global de RG en Argentina ha sido casi nulo (Policastro et al., 2016), lo cual coincide con la fuerte adopción de maíces de siembra tardía (fin de Noviembre-Diciembre). Si bien el RG potencial de un cultivo de maíz tardío es inferior al correspondiente a una siembra temprana, la adopción de esta práctica de manejo ha sido impulsada por la obtención de RGs más estables a través de los años en comparación a los tradicionales maíces tempranos (Mercau y Otegui, 2014). Actualmente, se estima que el maíz tardío ocupa el 50% de la superficie destinada a esta especie.

El mejoramiento genético de los híbridos comerciales de maíz ha tenido por objetivo principal el aumento del RG del cultivo y, hasta el presente, los principales programas argentinos han orientado sus esfuerzos a la obtención de materiales con un comportamiento superior en los ambientes establecidos por las siembras tempranas (Septiembre-October) dentro de la región templada central (centro-norte de la provincia de Buenos Aires, centro-sur

de la provincia de Santa Fe y centro-sur de la provincia de Córdoba). En estas condiciones, el RG de maíz es mayoritariamente dependiente de variaciones en el número de granos por unidad de superficie (NG) (Otegui, 1995). Así, como el RG del cultivo responde más fuertemente al NG que al PG, se suele decir que este cultivo está más limitado por destinos (Tollenaar and Lee, 2011; Westgate et al., 2004). Como consecuencia, los mayores esfuerzos de mejoramiento se han centrado en maximizar el NG por unidad de área (Tollenaar et al., 1992; Luque et al., 2006). Sin embargo, existe una variabilidad importante en el PG para un determinado NG (Borrás et al., 2004), evidencia tanto de la importante variabilidad genotípica como de los efectos del ambiente sobre este componente. Si bien el control genético del PG se asume como muy importante, las condiciones de crecimiento durante el llenado del grano pueden afectarlo marcadamente y con ello al RG, dado que producen cambios en la asignación de la materia seca a los granos en formación (Tollenaar, 1977; Tollenaar y Daynard, 1978; Uhart y Andrade, 1991). Así, restricciones al crecimiento durante esta etapa se traducen en mermas equivalentes del PG y, consecuentemente, del RG del cultivo (Borrás et al., 2004). Esta condición es particularmente crítica para los maíces de siembra tardía (Cirilo y Andrade, 1994) o aquellos que crecen en altas latitudes (Kiniry y Otegui, 2000; Bonelli et al., 2016) ya que durante el llenado de granos enfrentan condiciones declinantes de (i) radiación solar, que afectan negativamente la síntesis de asimilados (Borrás et al., 2004; Bonelli et al., 2016), y (ii) temperatura, con su efecto negativo sobre la eficiencia de uso de la radiación (Andrade et al., 1993) y la removilización de reservas (Wilson et al., 1995; Kiniry y Otegui, 2000).

2.3. Antecedentes

Los efectos del mejoramiento genético sobre los determinantes fisiológicos (acumulación y distribución de biomasa) y los componentes numéricos (NG y PG) del RG han sido poco documentados y se refieren a períodos acotados de la mejora genética. En este sentido, sólo se registran trabajos suficientemente representativos de todos los rasgos secundarios de interés para Canadá (Tollenaar, 1991; Tollenaar et al., 1992) y Argentina (Luque et al., 2006), pero ninguno de ellos atendió los aspectos relativos a cambios en los determinantes fisiológicos del PG. Apenas sabemos que para EEUU (Russell, 1985) y Canadá (Tollenaar, 1989) se verificó un cambio en la distribución total del ciclo del cultivo, aumentando la proporción asignada a la etapa postfloración respecto a la de prefloración; i.e., aumentando la duración del tiempo de formación de los granos. Cavalieri y Smith (1985) concluyeron que el mejoramiento genético del maíz entre 1930 y 1982 en Iowa central (EEUU) incrementó la duración del llenado del grano sin modificar la tasa de llenado. Esta tendencia no ha sido verificada para las condiciones de crecimiento de la región pampeana Central (Luque, 2000), donde la oferta ambiental no impone restricciones a la duración del llenado de grano en los maíces de siembra temprana (Septiembre-Octubre) cuya floración coincide con la época del año de mayor oferta de radiación solar (fin de Diciembre-principio de Enero). Sin embargo, ello podría constituir una condición a considerar cuando esos mismos genotipos son utilizados en siembras tardías (Mercau y Otegui, 2014; Bonelli et al., 2016). En este sentido, Cirilo y Andrade (1996) realizaron un estudio en Balcarce para determinar el efecto de la fecha de siembra (FS) sobre el PG, demostrando que el atraso en la siembra produjo una reducción en la tasa de llenado del grano y un acortamiento en la duración efectiva de dicho período. Al atrasar la siembra hacia Diciembre, la tasa de crecimiento de las plantas en postfloración fue menor, lo cual estuvo asociado al efecto

negativo de las bajas temperaturas durante ese período sobre la eficiencia en el uso de la radiación (Andrade et al., 1993). El RG disminuye significativamente al atrasar la FS debido a la reducción en la fuente de asimilados y en la relación fuente/destino. Esta disminución del RG está mayoritariamente explicada por un menor PG, que tiene un efecto negativo proporcionalmente superior al de la caída en el NG para el ambiente de Balcarce (Bonelli et al., 2016), aunque otros trabajos (Cirilo y Andrade, 1994, a, b) indican que la reducción en el NG es la causa principal de la caída del RG en las siembras tardías. Otros estudios evidencian que el mejoramiento genético en maíz ha aumentado los rendimientos a través del incremento en la fuerza de los destinos reproductivos. Por lo tanto, el peso final del grano en los híbridos actuales sería más propenso a sufrir limitaciones de fuente durante el llenado del grano (Cerrudo et al. 2013; Echarte et al., 2006).

La tasa y duración del período de secado del grano resultan fundamentales para los planteos productivos, ya que una mayor tasa de secado del grano y un período más breve para su ocurrencia reducirían los tiempos de cosecha y los costos económicos del secado adicional. Este aspecto es crítico en ambientes de alta latitud y/o en fechas de siembra tardías, ya que el secado de los granos explora condiciones menos favorables de temperatura (baja) y humedad (alta). En Iowa central (EEUU), Cavalieri y Smith (1985) estudiaron el efecto del mejoramiento genético sobre rasgos supuestamente asociados al ritmo de secado, como el número de chalas y su momento de senescencia, el ángulo de inserción de la espiga y el número de hileras de granos en la espiga. Estos autores encontraron que (i) la senescencia de las chalas ocurre en forma más atrasada en los híbridos modernos que en los antiguos debido al retraso en la madurez fisiológica de los primeros, (ii) las espigas de los híbridos más antiguos se vuelcan antes que las de los más modernos, y (iii) el mejoramiento genético redujo el número de chalas. En conjunto, se habría

favorecido un aumento de la tasa de secado de los granos y una reducción en la duración de este proceso en los híbridos modernos. En Argentina, actualmente se desconoce el impacto que tuvo el mejoramiento local sobre el ritmo de secado de los maíces cultivados en los ambientes de las siembras temprana y tardía.

2.4. Justificación

La agricultura es extremadamente vulnerable al cambio climático. En los países en vías de desarrollo el cambio climático reducirá el RG de los cultivos más importantes (IFPRI, 2009), amenazando la seguridad alimentaria mundial. El maíz es uno de los principales cereales que sustenta la alimentación humana (FAO, 2015). En esta especie, el RG aumentó de manera sostenida en los últimos 50 años a una tasa global de 1,6% por año (Ray et al., 2013). A pesar de que esta ganancia es la más alta entre los principales cultivos extensivos, la brecha respecto al incremento requerido para satisfacer la demanda mundial hacia el 2050 (2,4% por año; Ray et al., 2013) es muy grande, siendo difícil imaginar una mejora tal que permita acortarla (Hall y Richards, 2013). En consecuencia, los aumentos requeridos de producción deberán venir de la mano de aumentos sustanciales del RG, tanto producto del mejoramiento genético como de mejoras en las prácticas de manejo (Tilman et al., 2011), con el fin de optimizar el uso de la tierra hoy destinada a la agricultura si no se quiere continuar avanzando la frontera agrícola hacia ambientes considerados frágiles (Viglizzo et al., 2007). A nivel global, las principales prácticas empleadas para evitar el estrés abiótico han sido la elección de la fecha de siembra y el uso de genotipos de distinta precocidad (Liu et al., 2013; Iizumi et al., 2014; Tao et al., 2016). Dichas estrategias de manejo serán cada vez más importantes para la mitigación del efecto perjudicial del cambio climático sobre la

productividad de los cultivos (Teixeira et al., 2013; Gabaldón-Leal et al., 2015; Senthilkumar et al., 2015).

En Argentina, particularmente en ambientes templados y con régimen monzónico (i.e. con precipitaciones concentradas en el verano) como los de la Pampa sub-húmeda y subtropicales como NOA y NEA, la práctica de postergar la siembra del maíz hacia inicios o mediados de verano ha alcanzado proporciones importantes durante la última década (Gambín et al., 2016). Dicho atraso en la siembra mejora el estado hídrico de los cultivos en el período alrededor de la floración (Febrero) debido a una mayor frecuencia de precipitaciones y a la disminución de la demanda hídrica ambiental (Maddonni, 2012; Mercou y Otegui, 2014). Asimismo, el retraso de la siembra disminuye la probabilidad de ocurrencia de episodios de estrés térmico (i.e., temperaturas máximas mayores a 32-35°C) a lo largo del ciclo del cultivo (Maddonni, 2012).

En función de lo anteriormente descrito, resultaría valioso obtener un mayor entendimiento sobre la dinámica del llenado y el secado de los granos de maíz cultivados bajo los ambientes contrastantes que establecen las fechas de siembra tempranas (Octubre) y tardías (Diciembre) en la región núcleo maicera. Las diferencias genotípicas en los rasgos asociados al secado del grano (e.g., número de chalas y senescencia de las mismas, ángulo de inclinación de la espiga y número de filas de granos) podrían tener gran importancia en el actual contexto de siembras tardías, pues estas características no han constituido una restricción para alcanzar la humedad comercial de cosecha en las tradicionales siembras tempranas (Otegui et al., 2002).

3. OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar los determinantes fisiológicos del PG y el secado del grano de un conjunto de híbridos comerciales de maíz liberados en Argentina entre 1993 y la actualidad, al ser cultivados en fechas de siembra contrastantes.

Objetivos específicos

- (i) Determinar la tasa y la duración del período de llenado y secado de grano para cada combinación de híbrido y fecha de siembra.

- (ii) Evaluar la incidencia del mejoramiento genético para cada uno de los rasgos de interés.

4. HIPÓTESIS

- (i) El mejoramiento genético local durante las últimas 3 décadas:
 - a) no produjo cambios significativos en el PG en ninguno de los ambientes establecidos por las fechas de siembra contrastantes.
 - b) no modificó la tasa de secado de los granos en ninguna fecha de siembra debido a que la pérdida de humedad no constituye una restricción para el ambiente objetivo de los programas en la región (siembra temprana). En este sentido, las diferencias en el ritmo de secado de los granos entre fechas de siembra luego de la madurez fisiológica estarían explicadas por el régimen térmico explorado hasta la humedad comercial. Por lo anteriormente expuesto no se observará una tendencia en el número de chalas con el año de liberación de los híbridos.

- (iii) En cada ambiente, las diferencias en el PG entre los híbridos se encontrarán más relacionadas con variaciones en la tasa de llenado del grano que en la duración del período; mientras que a través de las fechas de siembra, las variaciones en el PG estarán explicadas mayoritariamente por cambios en la duración del llenado del grano. La siembra tardía tendrá una menor duración total de dicho período respecto a la temprana.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Diseño experimental y material genético

Los experimentos fueron realizados durante la campaña agrícola 2016-2017 en la Estación Experimental Agropecuaria INTA Pergamino (33°56'S, 60°33'W) sobre un suelo arcillo-limoso. Se sembraron 2 experimentos en fechas contrastantes: una temprana (FS1), el 31 de Octubre, y una tardía (FS2), el 28 de Diciembre. El material genético evaluado en cada experimento estuvo constituido por seis híbridos simples de maíz pertenecientes a la compañía semillera Monsanto, los cuales fueron liberados al mercado entre 1993 y 2016 (Tabla 1). Los híbridos utilizados tuvieron una amplia difusión entre los productores de la región. Dentro de cada fecha de siembra, el material genético se distribuyó en un diseño en bloques completos aleatorizados (DBCA) con 3 repeticiones. Cada parcela estuvo constituida por 5 surcos de 5 metros de longitud, distanciados a 0,70 m en la FS1 y a 0,52 m en la FS2.

Tabla 1. Características de los híbridos comerciales de maíz utilizados en dos experimentos sembrados en fechas temprana (FS1: 31 de Octubre) y tardía (FS2: 28 de Diciembre).

Experimento	Híbrido	Año de liberación	Madurez relativa
FS1	DK 664	1993	118
	DK 190	2002	119
	DK 72-10	2012	122
	DK 70-20	2016	121
	DK 73-20	2016	122
FS2	DK 752	1993	122
	DK 190	2002	119
	DK 72-10	2012	122
	DK 70-20	2016	121
	DK 73-20	2016	122

La siembra de los experimentos se realizó manualmente a razón de tres semillas por posición y en V₂-V₃ (Ritchie y Hanway, 1982) se efectuó un raleo para obtener una densidad de 9 plantas m⁻² en ambas fechas de siembra. Las parcelas crecieron bajo condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno (200 kg de N ha⁻¹ agregados al cultivo entre siembra y V₈) y un régimen hídrico de riego, tendiente a mantener el perfil cercano a capacidad de campo. Los experimentos fueron mantenidos libres de enfermedades, malezas y plagas mediante los controles adecuados.

A lo largo del ciclo del cultivo, se registraron diariamente las temperaturas máximas, medias y mínimas, la humedad relativa, las precipitaciones y la radiación global incidente en una estación meteorológica situada a menos de 1 km de los experimentos.

5.2. Mediciones realizadas

Dentro de cada parcela se marcaron 10-13 plantas en floración femenina (R1, al menos un estigma visible). Las espigas apicales de dichas plantas fueron sucesivamente cosechadas a partir de los 20 días post-R1, con una frecuencia de 7 (pre madurez fisiológica) a 15 (post madurez fisiológica) días entre muestreos sucesivos.

Se contaron las chalas de cada una de las espigas, las cuales fueron retiradas y descartadas. Se muestrearon 15 granos de la porción media de cada espiga. Los mismos fueron inmediatamente pesados para determinar su peso fresco (Pf). Luego se guardaron en frascos correctamente rotulados, se colocaron en una estufa a 62°C durante, al menos, 5 días hasta verificar constancia en peso y se determinó su peso seco (Ps). Durante los primeros 5 muestreos, este procedimiento se realizó en una cámara saturada de vapor de agua para evitar la pérdida de humedad del grano (Borrás et al., 2003). A partir del sexto muestreo, el procedimiento se llevó a cabo bajo condiciones no controladas.

5.3. Cálculos

Los días y el tiempo térmico (TT) transcurridos desde la floración hasta el muestreo de cada espiga se computaron a partir de la fecha promedio de emisión de estigmas de cada parcela (50% plantas en R1). El TT se calculó como la sumatoria de las diferencias entre la temperatura media diaria y la temperatura base de 0°C (Muchow, 1990).

Para la estimación de la tasa de llenado del grano y la duración total del periodo del llenado se utilizó un modelo bilineal *plateau* (ecuaciones [1] y [2]) como en Borrás y Otegui (2001), ajustado para cada combinación de híbrido y fecha de siembra:

$$PG = a_0 + b_0X \text{ para } X \leq X_0 \quad [1]$$

$$PG = a_0 + b_0X_0 \text{ para } X > X_0 \quad [2]$$

donde X son los días o el tiempo térmico (°Cd) después de R1, a_0 es la ordenada al origen (en mg), b_0 es la tasa de crecimiento del grano durante el período activo de llenado (en mg día⁻¹ o mg °Cd⁻¹) y X_0 es la duración total del llenado (en días o °Cd). Para el ajuste del modelo bilineal se utilizó el programa GraphPadPrism versión 6.0 (graphpad.com/scientific-software/prism.htm). El PG máximo que alcanzó cada tratamiento fue aquel estimado por el *plateau* del modelo bilineal ajustado.

El período siembra-floración se computó como la cantidad de días o TT desde la siembra hasta la fecha promedio de R1 de cada parcela. Para el cálculo del TT se utilizó una temperatura base de 8°C (RitchieyNeSmith, 1991). El período floración-madurez fisiológica se calculó como la cantidad de días o TT desde R1 hasta el momento de madurez fisiológica (x_0) determinado por las ecuaciones [1] y [2].

Los datos de Pf y Ps fueron utilizados para el cálculo de la humedad porcentual del grano a partir de la ecuación [3]:

$$\text{Humedad del grano (\%)} = [(Pf - Ps) / Pf] \times 100 \quad [3]$$

Se ajustó un modelo bilineal a la evolución de la humedad del grano en función de los días y el TT desde R1 (ecuaciones [4] y [5]) para determinar las tasas inicial (b_1) y final (b_2) de secado (en % día⁻¹ o % °Cd⁻¹) y el punto en que ocurre el cambio (x_1) entre dichas tasas (en días o °Cd desde R1):

$$\text{Humedad del grano (\%)} = a_1 + b_1X \quad \text{para } X \leq X_1 \quad [4]$$

$$\text{Humedad del grano (\%)} = a_1 + b_1x_1 + b_2(X - X_1) \quad \text{para } X > X_1 \quad [5]$$

donde X son los días o el TT desde R1, a_1 es la ordenada al origen (%humedad), b_1 es la tasa inicial de secado (en % día⁻¹ o % °Cd⁻¹), b_2 es la tasa final de secado (en % día⁻¹ o % °Cd⁻¹) y x_1 es el punto de quiebre entre dichas tasas.

5.4. Análisis de datos

Los datos fueron analizados mediante análisis de la varianza (ANOVA) para evaluar el efecto de la fecha de siembra, el híbrido y sus interacciones mediante el programa estadístico Infostat versión 2011 (Di Rienzo et al., 2011). Para estimar el efecto de la fecha de siembra sobre las variables analizadas se excluyeron los datos de los híbridos que no fueron cultivados en ambos ambientes (DK 664 y DK 752). Las repeticiones se consideraron anidadas dentro de cada fecha de siembra. La comparación de medias de los tratamientos se realizó mediante la prueba de Duncan ($\alpha = 0,05$). Se realizaron también análisis de regresión para establecer las relaciones entre las variables analizadas.

6. RESULTADOS

6.1. Condiciones meteorológicas

Las condiciones meteorológicas difirieron marcadamente entre las fechas de siembra (Figura 1). El atraso en la siembra expuso al llenado de granos a menores niveles de temperatura ($23,1^{\circ}\text{C}$ en FS1; $18,8^{\circ}\text{C}$ en FS2) y radiación solar incidente ($20,4 \text{ MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para FS1; $14,0 \text{ MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para FS2). Luego de la madurez fisiológica, las diferencias en las condiciones fototermales fueron aún mayores entre los ambientes ($19,1^{\circ}\text{C}$ y $14,9 \text{ MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para FS1; $13,5^{\circ}\text{C}$ y $8,8 \text{ MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para FS2). Al atrasar la siembra, se verificó también un leve aumento en la humedad relativa durante este período (73% para FS1 y 75% para FS2; Anexo I). Los eventos de heladas ocurrieron siempre luego de la madurez fisiológica (12 de junio en adelante).

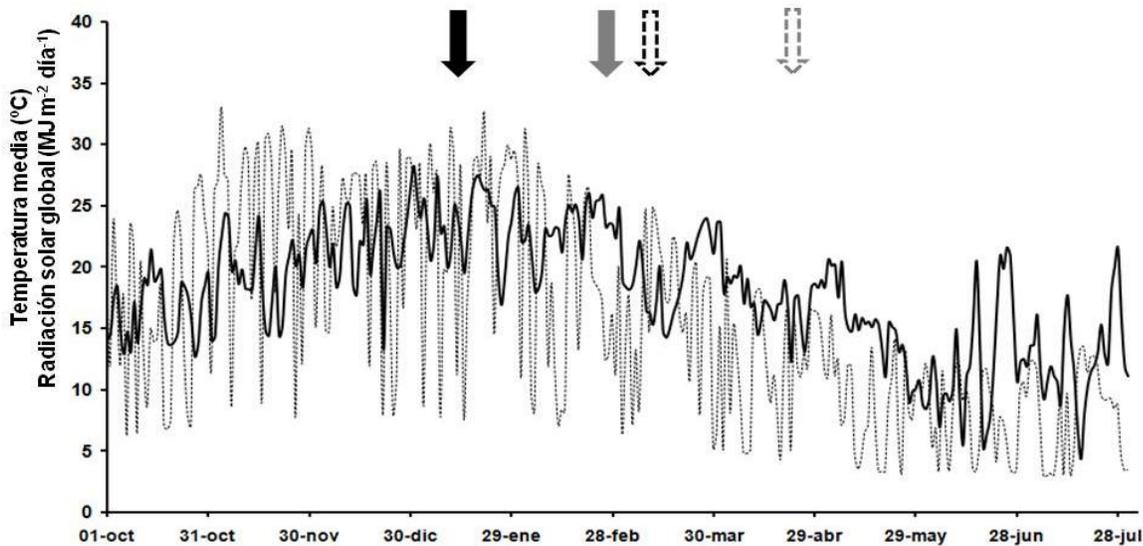


Figura 1. Evolución de la temperatura media del aire (línea continua) y la radiación solar global incidente (línea discontinua) durante el período de los experimentos. Las flechas indican las fechas promedio de floración (llenadas) y madurez fisiológica (punteadas) para las fechas de siembra temprana (en negro) y tardía (en gris).

6.2. Fenología

La floración del cultivo (R1) estuvo centrada en mediados de Enero para la siembra temprana y en fin de Febrero para la tardía (Figura 1 y Tabla 2). Si bien los híbridos evaluados difirieron estadísticamente en el tiempo a floración (Tabla 2), esta diferencia no significó más que cuatro (FS1) o dos días (FS2) entre el primero y el último en alcanzar el estado. La madurez fisiológica se ubicó a principios de Marzo en la siembra temprana mientras que en la tardía este evento ocurrió hacia fines de Abril (Figura 1). Los híbridos no difirieron en la duración del llenado del grano (Tabla 2). El atraso de la siembra produjo un alargamiento de la etapa postfloración en días (14%, $p < 0,05$), sin embargo se observó lo contrario al expresar su duración en tiempo térmico (-7%, $p < 0,01$). Dentro de cada ambiente, los híbridos evaluados no difirieron en la duración de este período ($p > 0,05$). Como consecuencia del efecto del atraso en la siembra sobre la duración en días de las etapas mencionadas, la proporción del ciclo ocupada por el período postfloración resultó mayor en la FS2 ($p < 0,01$). A su vez, en ninguno de los ambientes se observó una tendencia entre esta variable y el año de liberación de los híbridos ($p = 0,33$; $R^2 = 0,31$ para FS1 y $p = 0,32$; $R^2 = 0,32$ para FS2).

Tabla 2. Variables descriptivas de la duración del ciclo para un conjunto de híbridos sembrados en fecha temprana (FS1: 31 de Octubre) y tardía (FS2: 28 de diciembre).

Fecha de siembra	Híbrido	Año de liberación	Floración	Siembra-floración (días)	Siembra-floración (°Cd) ¹	Floración-madurez fisiológica (días)	Floración-madurez fisiológica (°Cd) ²	Duración relativa postfloración
FS1	DK 664	1993	10-ene	72	941	55	1299	0,43
	DK 190	2002	14-ene	75	996	53	1291	0,41
	DK 72-10	2012	13-ene	74	943	53	1273	0,42
	DK 70-20	2016	12-ene	73	948	49	1169	0,40
	DK 73-20	2016	12-ene	73	948	53	1303	0,42
FS2	DK 752	1993	26-feb	60	948	65	1251	0,52
	DK 190	2002	27-feb	62	969	57	1066	0,48
	DK 72-10	2012	26-feb	60	982	61	1200	0,50
	DK 70-20	2016	26-feb	60	963	57	1168	0,49
	DK 73-20	2016	26-feb	60	963	59	1177	0,49
ANOVA								
Fuente de variación		GL		Cuadrados medios				
FS		1		1255 *** ³	2260 *	382 *	81537 **	0,05 **
H		5		5,16 **	1152 **	35,04 ns	14554 ns	7,5 E-04 ns
FS x H		3		1,00 ns	207 ns	9,15 ns	9121 ns	1,7 E-04 ns
Error		16		0,58	116	23,03	7964	3,80 E-04
Total		29						

¹Temperatura base = 8°C (Ritchie y NeSmith, 1991).

²Temperatura base = 0°C (Muchow, 1990).

³Prueba F significativa para *** p<0,001; ** p<0,01; * p<0,05; ns: no significativa.

6.3. Peso del grano y sus determinantes fisiológicos: tasa y duración del llenado del grano

Los tratamientos exploraron un rango de PG comprendido entre 228 y 281 mg (Tabla 3). El atraso en la fecha de siembra produjo una disminución del 15% en esta variable ($p < 0,01$). Sin embargo, en ninguno de los ambientes explorados se observaron diferencias en el PG entre los híbridos evaluados ($p > 0,05$). Tampoco se encontró una asociación entre el PG y el año de liberación de los genotipos ($p = 0,89$; $R^2 = 0,01$ para FS1; $p = 0,78$; $R^2 = 0,03$ para FS2) (Figura 2).

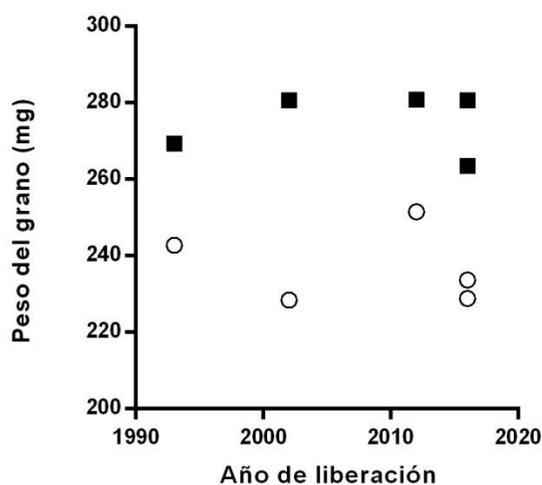


Figura 2. Peso del grano en función del año de liberación para un conjunto de híbridos comerciales de maíz sembrados en fecha temprana (FS1: 31 de Octubre, símbolos llenos) y tardía (FS2: 28 de Diciembre, símbolos vacíos).

Tabla 3. Peso final del grano (estimado por ecuación 2) y sus determinantes fisiológicos para un conjunto de seis híbridos sembrados en fecha temprana (FS1: 31 de Octubre) y tardía (FS2: 28 de Diciembre).

Fecha de siembra	Híbrido	Año de liberación	Peso de grano (mg)	Tasa de llenado (mg día ⁻¹)	Duración de llenado (días)	Tasa de llenado (mg °Cd ⁻¹)	Duración de llenado (°Cd)
FS1	DK 664	1993	269	6,82	55	0,29	1299
	DK 190	2002	281	7,10	53	0,28 AB ²	1291
	DK 72-10	2012	281	7,19	53	0,29 AB	1273
	DK 70-20	2016	264	8,29	49	0,35 C	1169
	DK 73-20	2016	281	7,10	53	0,28 AB	1303
FS2	DK 752	1993	243	4,91	65	0,26	1251
	DK 190	2002	228	5,50	57	0,31 BC	1066
	DK 72-10	2012	252	5,62	61	0,29 AB	1200
	DK 70-20	2016	234	5,66	57	0,28 AB	1119
	DK 73-20	2016	229	5,12	59	0,26 A	1177
ANOVA							
Fuente de variación		GL	Cuadrados medios				
FS		1	9999 ** ¹	22,74 **	239 ns	9,8 E-04 ns	84135 *
H		3	324 ns	0,83 *	16,05 ns	1,9 E-03 *	13124*
FS x H		3	254 ns	0,37 ns	7,66 ns	2,3 E-03 *	9121 ns
Error		12	234	0,24	5,99	5,10 E-04	3402

¹Prueba de F significativa para *** p<0,001; ** p<0,01; * p<0,05; ns: no significativa.

²Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05).

Los efectos del atraso en la siembra sobre el PG pudieron explicarse a través del impacto sobre sus determinantes fisiológicos, i.e. la tasa y la duración total del llenado de granos (Tabla 3). En base diaria, las diferencias observadas en el PG se explicaron exclusivamente por una reducción del 26% en la tasa de llenado en la FS2 respecto a FS1 ($p < 0,01$; figura 3A).

Al analizar los determinantes fisiológicos en base al TT, la disminución del PG con el atraso en la siembra se debió principalmente al acortamiento del período de llenado de los granos ($p < 0,05$). Esta respuesta fue observada para los híbridos DK 190, DK 72-10 y DK 73-20 (figura 3B). Para DK 70-20, el atraso en la siembra redujo la tasa de llenado (-20%, $p < 0,05$), sin modificar significativamente la duración del período (figura 3C).

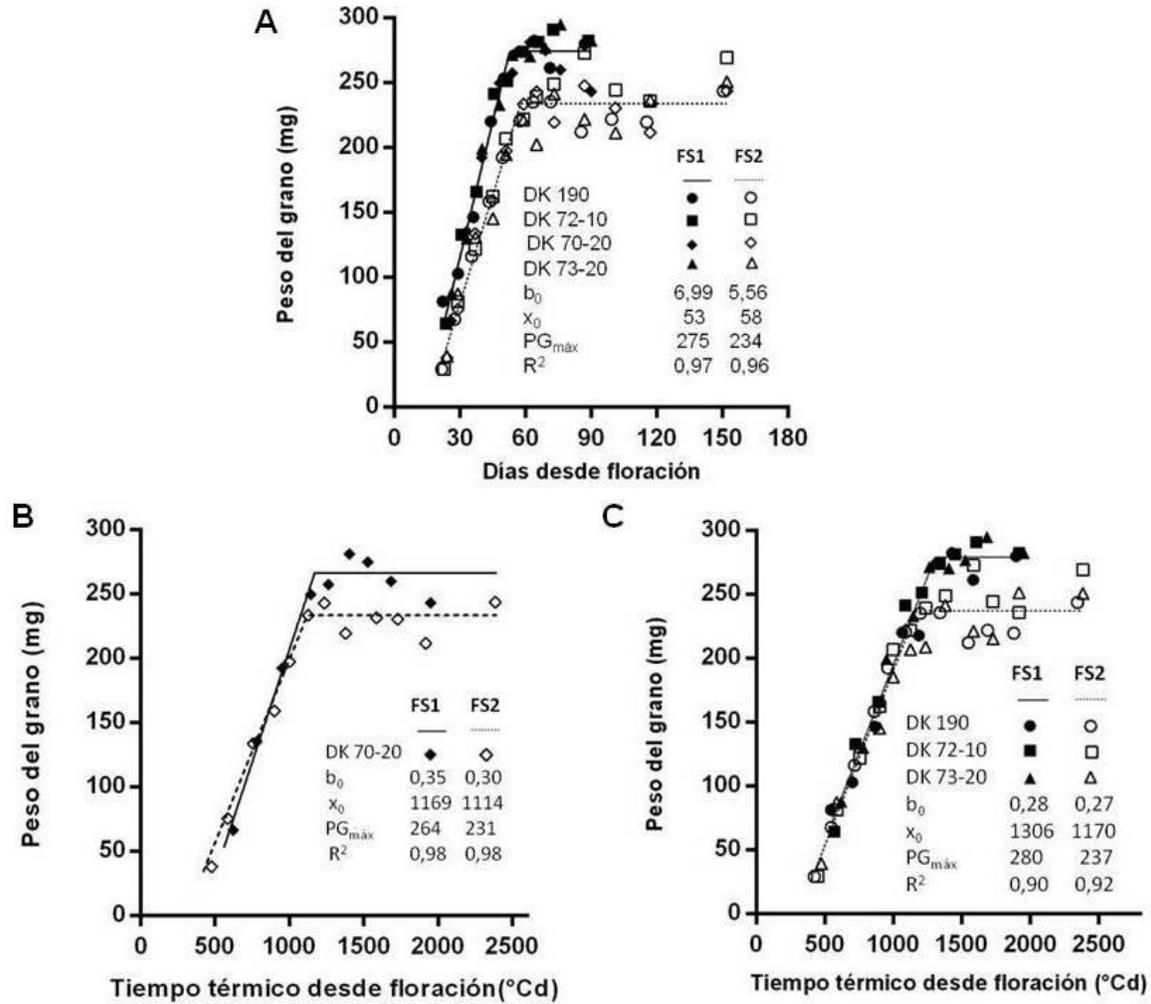


Figura 3. Evolución del peso del grano en función de los días (A) y el tiempo térmico desde la floración (B y C) para un conjunto de híbridos sembrados en fechas temprana (FS1: 31 de Octubre) y tardía (FS2: 28 de Diciembre).

6.4. Secado del grano

La evolución de la humedad porcentual del grano luego de la floración pudo ser descripta por un modelo bilineal ($R^2= 0,96$ para FS1 y $R^2= 0,97$ para FS2), caracterizando el proceso de secado a través de dos etapas: una inicial (previa a la madurez fisiológica) y una etapa final (post madurez fisiológica). Tanto en base

diaria como térmica, la tasa de secado inicial (b_1) fue mayor, en términos absolutos, respecto a la tasa de secado final (b_2) (Tabla 4).

Tabla 4. Variables descriptivas del secado del grano y número de chalas de un conjunto de híbridos comerciales de maíz sembrados en fechas temprana (FS1: 31 de Octubre) y tardía (FS2: 28 de Diciembre).

Fecha de siembra	Híbrido	Tasa de secado inicial (%día ⁻¹)	Punto de quiebre (días)	Tasa de secado final (% día ⁻¹)	Tasa de secado inicial (%°Cd ⁻¹)	Punto de quiebre (°Cd)	Tasa de secado final (%°Cd ⁻¹)	Número de chalas
FS1	DK 664	-1,09	56	-0,51	-0,05	1193	-0,02	8,33
	DK 190	-1,18	52	-0,38	-0,05	1229	-0,02	8,17
	DK 72-10	-1,31	50	-0,49	-0,06	1267	-0,02	7,00
	DK 70-20	-1,39	53	-0,27	-0,06	1241	-0,01	8,22
	DK 73-20	-1,14	55	-0,38	-0,05	1360	-0,02	6,61
FS2	DK 752	-1,09	57	-0,22	-0,06	1100	-0,02	8,33
	DK 190	-1,37	51	-0,28	-0,08	964	-0,02	8,00
	DK 72-10	-1,35	51	-0,27	-0,07	1002	-0,02	6,33
	DK 70-20	-1,03	67	-0,21	-0,06	1032	-0,02	8,56
	DK 73-20	-1,08	60	-0,22	-0,06	1149	-0,02	7,33
ANOVA								
Fuente de variación	GL	Cuadrados medios						
FS	1	0,01 ns ¹	134 ns	0,11 *	8,4 E-04 ns	338153*	2,8 E-05 ns	0,02 ns
H	3	0,05 ns	11 ns	0,02 ns	1,5 E-04 ns	28135 ns	2,4 E-05 ns	4,21 ***
FS x H	3	0,08 ns	65,49 ns	0,01 ns	1,4 E-04 ns	1487 ns	8,0 E-06 ns	0,54 ns
Error	12	0,04	140	0,01	6,8 E-05	21787	2,00 E-05	0,23

¹Prueba de F significativa para *** p<0,001; ** p<0,01; * p<0,05; ns: no significativa.

Al analizar la evolución de la humedad de los granos en función de los días desde la floración, se encontró que el atraso en la siembra hacia fin de Diciembre no afectó b_1 ni el punto de quiebre entre tasas de secado (x_1). Sin embargo, se observó una reducción del 29% en b_2 (-0,38 % día⁻¹ para FS1; -0,27 % día⁻¹ para FS2; $p < 0,05$). Los híbridos evaluados no difirieron en ninguna de las variables mencionadas (Figura 4A). A través del análisis de la humedad del grano en función del TT desde la floración, no se encontraron diferencias en las tasas de secado (b_1 y b_2) entre los ambientes explorados por las fechas de siembra contrastantes (figura 4B). Sin embargo, x_1 ocurrió antes en la FS2 (1003°Cd) respecto a la FS1 (1235°Cd). Esta diferencia se corresponde con un mayor contenido de humedad del grano en este punto (32,8% y 41,3% para FS1 y FS2, respectivamente). De acuerdo a los modelos presentados en la figura 4B, el TT requerido para alcanzar la humedad comercial (i.e. 14,5%) resultó notablemente mayor en la FS2 (2315°Cd, 22 de julio) respecto a la FS1 (2158°Cd, 22 de abril).

Los genotipos presentaron diferencias en el número de chalas ($p < 0,001$), las cuales no estuvieron asociadas a su año de liberación ($p = 0,052$; $R^2 = 0,26$ para FS1 y $p = 0,25$; $R^2 = 0,11$ para FS2). Debido a la ausencia de diferencias genotípicas en la tasa de secado del grano, las diferencias indicadas en el número de chalas no generaron diferencias ni en la tasa de secado inicial ni en la final ($p > 0,05$).

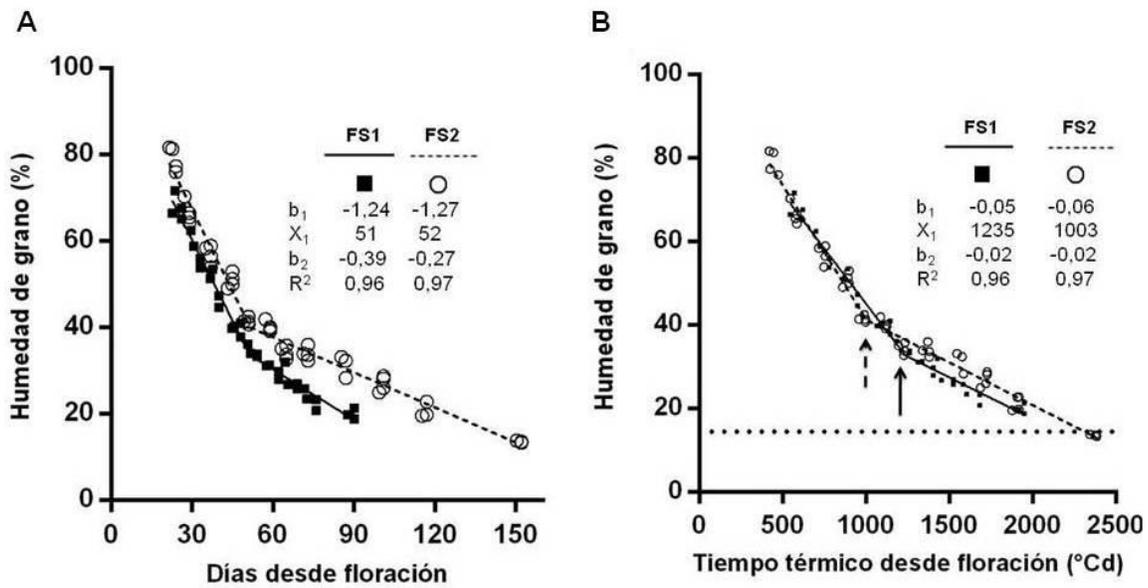


Figura 4. Evolución de la humedad del grano en función de los días (A) y el tiempo térmico desde la floración (B) para un conjunto de cuatro híbridos comerciales sembrados en fechas temprana (FS1: 31 de Octubre) y tardía (FS2: 28 de Diciembre). En la figura B, las flechas indican el punto de quiebre (x_1) entre las tasas de secado inicial (b_1) y final (b_2) (flecha continua: FS1, flecha discontinua: FS2). La línea punteada horizontal indica la humedad comercial (14,5%).

7. DISCUSIÓN

En el presente trabajo se evaluó la respuesta a la fecha de siembra de los determinantes fisiológicos del llenado y el secado del grano en un conjunto de híbridos de maíz mejorados para la zona núcleo maicera y liberados al mercado entre 1993 y 2016.

Las pequeñas diferencias en el ciclo a floración (R1) entre los híbridos evaluados y la nula diferencia en la duración de sus períodos de llenado del grano hicieron que todos ellos estuvieran expuestos a condiciones ambientales idénticas en cada fecha de siembra, tanto durante la formación del grano como durante el secado de los mismos. Aunque en estudios previos (Tollenaar, 1989; Luque, 2000) se demostró que los híbridos más modernos tenían un acortamiento de la etapa prefloración y alargamiento de la etapa postfloración, en este trabajo no se observó la tendencia indicada en ninguna de las fechas de siembra evaluadas. Las diferencias podrían deberse al logro de la optimización de la duración y distribución del ciclo del cultivo (Corke y Kannenberg, 1989) para siembras tempranas en la zona Central de Argentina en la década en 1990, cuando finaliza la evaluación de Luque (2000) y comienza la del presente trabajo.

No se detectó una ganancia significativa en el PG a través de los años de liberación, en concordancia con un estudio previo en siembra temprana en la misma zona (Luque et al. 2006), según el cual existió una tendencia negativa débil del PG a través del periodo evaluado (i.e., el PG de los híbridos modernos tendía a ser más liviano). Así, el aumento verificado en el NG a través del mejoramiento se trasladó a aumentos del rendimiento pues fue acompañado por un aumento del crecimiento postfloración, el cual permitió mantener casi constante la relación fuente-destino en ese

período evitando una compensación (*trade-off*) entre componentes a través de una disminución equivalente del PG (Luque et al., 2006). Tampoco se verificó un cambio en el PG a través del mejoramiento cuando el mismo conjunto de híbridos fue evaluado en un ambiente para el cual no fueron seleccionados como el de Balcarce, menos favorable para el llenado del grano (Echarte et al., 2006; Di Matteo et al., 2016). Así, si bien los híbridos modernos tienen mayor rendimiento asociado a mayores demandas de la espiga por mayor número de granos, las reducciones de fuente durante el período de llenado del grano resultarían en una reducción mayor en su PG que en el de los híbridos antiguos, tornando a los primeros más inestables, particularmente en ambientes más restrictivos para el llenado del grano (Echarte et al., 2006). Entre estos ambientes se encontrarían las siembras tardías en zonas templadas, con efectos esperados equivalentes a los del aumento de latitud entre sitios (Kiniry y Otegui, 2000).

El atraso en la siembra desde Octubre hacia fin de Diciembre expuso al cultivo a condiciones de radiación solar incidente y temperatura menos favorables durante el llenado del grano, lo cual resultó en un menor PG. Los híbridos evaluados en este trabajo presentaron respuestas diferenciales en sus determinantes fisiológicos frente al cambio en la fecha de siembra. Las diferencias en la dinámica de llenado entre fechas se relacionaron más con la duración del período de llenado del grano que con variaciones en la tasa de llenado. La duración del llenado fue menor en la FS tardía, pero existió interacción H×FS. Todos los híbridos, excepto el DK 70-20, redujeron la duración del llenado con el atraso de la siembra. El DK 70-20, en cambio, redujo su tasa de llenado. Las variaciones en la tasa de llenado de los granos se asocian con diferencias en la relación fuente-destino establecidas alrededor de la floración y el potencial de los granos se establece durante este momento, en estadios muy

tempranos del desarrollo de los mismos (Gambín et al., 2006). Sin embargo, la mayoría de los híbridos estudiados presentaron una reducción de la duración total del llenado de granos con el atraso en la fecha de siembra, asociadas con el deterioro de las condiciones fototermales en la etapa postfloración en la FS2. Esta condición ambiental determinó una respuesta similar (acortamiento del llenado y menor PG) a las reportadas para regiones de mayor latitud (Bonelli et al., 2016; Kiniry y Otegui 2000) o aquellas en que se disminuyó artificialmente la fuente (e.g., defoliación, sombreo) dando lugar al acortamiento de la etapa (Sala et al., 2007). Las diferencias genotípicas en la duración total del período de llenado del grano podrían estar asociadas con diferencias en la capacidad de los híbridos para mantener alta la producción de biomasa por grano postfloración en relación con la tasa de acumulación de biomasa dentro de cada grano (Gambín et al., 2006), por ejemplo por diferencias en permanencia verde (*stay-green*) de tipo funcional (Zheng et al., 2009). También podrían estar asociadas a diferencias en la cantidad de reservas acumuladas con anterioridad al llenado del grano (D'Andrea et al., 2016), rasgo que ha sido valorizado como criterio de selección para ambientes con estrés terminal en el cultivo de trigo (Blum, 1998; Pierre et al., 2011; Esmailpour-Jahromi et al., 2012).

Al igual que durante el llenado del grano, el atraso en la FS expuso al secado del grano a condiciones declinantes de radiación y temperatura, con un leve incremento de la humedad relativa. De acuerdo al modelo empleado en el presente trabajo (ecuaciones 4 y 5), el proceso de secado del grano en ambas fechas de siembra pudo ser descrito a través de dos etapas. En la primera, previa a la madurez fisiológica, la tasa de secado del grano fue mayor en términos absolutos a la registrada en la segunda etapa. Luego de la madurez fisiológica, la pérdida de humedad ocurrió a un

ritmo más lento. Este patrón ha sido muy poco explorado en maíz, especie en que la atención sobre la pérdida de humedad del grano se concentró en su período de llenado (Gambín et al., 2007). La única evidencia disponible corresponde a un estudio local con un único híbrido, que confirma el patrón descrito (Ferraguti et al., 2016). La falta de información ha estado probablemente asociada a la tendencia de cosechar con altos porcentajes de humedad en el principal productor mundial (i.e., EEUU), procediéndose al secado postcosecha en forma artificial.

En los dos ambientes evaluados, los genotipos estudiados no mostraron diferencias para ninguna de las variables que describen la evolución de la humedad del grano luego de la floración (b_1 , x_1 y b_2), lo cual indicaría un impacto nulo sobre ellas en el programa de mejoramiento genético conducido por Dekalb-Monsanto. Si bien se observaron diferencias entre los híbridos para el número de chalas, carácter levemente asociado a la tasa de secado según viejos estudios norteamericanos (Troyer y Ambrose, 1971; Cavalieri y Smith, 1985), en el presente estudio no se encontró una relación entre esta variable y el año de liberación. La diferencia entre estudios puede deberse a (i) el número de cultivares evaluados en cada estudio (pequeño en el presente), y (ii) el ambiente objetivo de selección, que ha requerido de más o menos atención al ritmo de secado. Respecto al segundo punto, el ambiente objetivo de casi todos los programas locales de mejoramiento de maíz ha sido el de siembras tempranas en la región maicera Central de Argentina, el cual no impediría alcanzar la humedad comercial hasta por lo menos siembras de noviembre (Otegui et al., 2002). Esta tendencia deberá ser reconsiderada para las siembras más tardías, en las cuales el período de secado de los granos se desplaza hacia los meses otoño-invernales, durante los cuales la demanda atmosférica es menor por la menor carga de radiación y

el incremento de la humedad relativa de la atmósfera (Maddonni, 2012; Mercau y Otegui, 2014; Bonelli et al., 2016).

Las fechas de siembra utilizadas en el presente trabajo generaron condiciones ambientales contrastantes a lo largo del período de desecamiento del grano. Las diferencias en el ritmo diario de secado entre estos ambientes fueron notables solamente luego de la madurez fisiológica. Sin embargo, al analizar la dinámica de secado del grano en base al TT desde la floración, las diferencias ambientales mencionadas en la tasa de secado (b_2) desaparecieron. En consecuencia, esta variable podría ser utilizada para estimar el porcentaje de humedad del grano a partir de madurez fisiológica. Cavalieri y Smith (1985) tampoco encontraron diferencias en las tasas de secado en base al TT al comparar experimentos en dos años con condiciones meteorológicas contrastantes.

Las fechas de siembra difirieron en el momento (punto de quiebre x_1) en el que ocurre el cambio entre las tasas de secado (b_1 y b_2), el cual sucede antes en la FS2 (1003°Cd) respecto a la FS1 (1235°Cd). Esta diferencia en x_1 se corresponde con una tendencia opuesta en el contenido de humedad del grano a madurez fisiológica, que resultó marcadamente superior en FS2 (41,3%) que en FS1 (32,8%). Así, los valores de 30-35% de humedad del grano, generalmente asociados con la ocurrencia de la madurez fisiológica (Ma y Dwyer, 2001; Gambín et al., 2007), no serían de utilidad como criterio de definición de la misma en siembras tardías. Valores fuertemente superiores al 35% de humedad en madurez fisiológica se observaron en condiciones de baja relación fuente-destino durante el llenado de granos, como los provocados con tratamientos artificiales de defoliación (Sala et al., 2007). A su vez, en ambientes que exploran muy bajas temperaturas durante la etapa final del llenado del grano se produce una

formación prematura de la capa negra y un acortamiento del período de llenado del grano, conducentes a que el cultivo alcance la madurez fisiológica con contenidos de humedad del grano entre el 39 y el 42% (Daynard, 1972). Consecuentemente, el método más preciso para determinar madurez fisiológica consistiría en el seguimiento de la acumulación de biomasa en el grano desde R1 (Ma y Dwyer, 2001; Gambín et al., 2007). Este método tiene el contratiempo de la no inmediatez en la determinación (i.e., secado en estufa hasta constancia en peso), ya que los medidores electrónicos no suelen ser recomendados cuando la humedad es superior al 25% (Afuakwa y Crookston, 1984; Baker, 1971). La formación de la capa negra, los días calendarios o el TT transcurrido desde la emergencia o R1, como también la evolución de la línea de leche (Afuakwa y Crookston, 1984) son también indicadores útiles empleados para determinar la madurez fisiológica. Bajo condiciones normales, la desaparición de la línea de leche coincide con la formación de la capa negra y el cese del incremento del peso seco del grano (Afuakwa y Crookston, 1984). En siembras tardías, la combinación de métodos para estimar la madurez fisiológica podría ser de gran utilidad. A partir de ese momento, el TT acumulado sería una buena herramienta para estimar el momento de cosecha.

8. CONCLUSIONES

La detección de las respuestas detalladas en este trabajo fue posible gracias a la utilización de fechas de siembra contrastantes, que incluyeron una siembra temprana de Octubre (31-Oct) y una muy tardía (28-Dic). Sería valioso describir los determinantes fisiológicos del llenado y el secado de los granos en un rango más amplio de fechas de siembra entre estas dos situaciones, lo que permitiría estudiar con mayor detalle las limitaciones por fuente durante el llenado del grano que afectan al PG y los efectos del ambiente sobre todos los parámetros de interés para la estimación del contenido porcentual de humedad del grano.

Dada la escasa información sobre ganancia genética para los rasgos mencionados en FS tardías, un estudio de un conjunto de genotipos que abarquen entre 30-40 años del mejoramiento genético cultivados en siembras contrastantes sería de gran interés. Así, estudios futuros podrían analizar las dinámicas del llenado y el secado de los granos en híbridos pertenecientes a distintas compañías semilleras, donde podrían evidenciarse tanto diferencias en la distribución total del ciclo entre pre y postfloración como en la dinámica del llenado y el secado de los granos por diferencias en los objetivos de los planes de mejoramiento.

9. BIBLIOGRAFÍA

Afuakwa, J.J., R.K. Crookston. 1984a. Effect of temperature and sucrose availability on kernel black layer development in maize. *Crop Sci.* 24:285–288.

Afuakwa, J.J., R.K. Crookston. 1984b. Using the kernel milk line to visually monitor grain maturity in maize. *Crop Sci.* 24:687–691.

Andrade, F.H., Uhart, S.A., Cirilo, A.G. 1993. Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crops Res.* 32:17-25.

Bewley, J.D., Black, M. 1985. *Seeds: Physiology of development and germination.* Plenum, New York.

Blum, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100: 77–83.

Bonelli, L.E., Monzón J.P., Cerrudo, A., Rizalli, R.H., Andrade, F.H. 2016. Maize grain yield components and source-sink relationships as affected by the delay in sowing date. *Field Crop Research* 198: 215-225.

Borrás, L., Otegui, M.E. 2001. Maize kernel weight response to postflowering source-sink ratio. *Crop Sci.* 49:1816-1822.

Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86:131–146.

Borrás, L., Westgate, M.E., Otegui, M.E. 2003. Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source-sink ratio in maize. *Annals of Botany* 91: 857-867.

Cavaliere, A.J., Smith, O.S. 1985. Grain filling and field drying of a set of maize hybrids released from 1930 to 1982. *Crop Sci. Vol. 25 (5):856-860*

Cerrudo, A., Di Matteo, J., Fenandez, E., Robles, M., Olmedo Pico, L. Andrade, F.H. 2013. Yield components of maize as affected by short shading periods and thinning. *Crop and Pasture Science* 64(6):580-587.

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

Cirilo, A.G. F.H. Andrade. 1994: Sowing date and maize productivity: II. Kernel number determination. *Crop Sci.* 34:1044:1046.

Cirilo, A.G., Andrade, F.H. 1996. Sowing date and kernel weight in maize. *CropSci.* 36:325-331

Corke, H., Kannenberg, L.W. 1989. Selection for vegetative phase and actual filling period duration in short season maize. *Crop Sci.* 29:607-612.

Cubero Salmerón, J.I. 2013. *Introducción a la mejora genética vegetal*. 3ra. Edición. Mundi-Prensa, Madrid, 600 pp.

D'Andrea, K.E., Piedra, C.V., Mandolino, C.I., Bender, R., Cerri, A.M., Cirilo, A.G., Otegui, M.E. 2016. Contribution of reserves to kernel weight and grain yield determination in maize: phenotypic and genotypic variation. *Crop Sci.* 56:697-706.

Daynard, T.B. 1972. Relationships among black layer formation, grain moisture percentage and heat unit accumulation in corn. *Agronomy Journal*, Madison. 64: 716-719.

Di Matteo, J.A., Ferreyra, J.M., Cerrudo, A.A., Echarte, L., Andrade, F.H. 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *Field Crops Res.* 197:107-116.

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W. 2011. InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Echarte, L., Andrade, F.H., Sadras, V.O., Abatte, P.E. 2006. Kernel weight and its response to source manipulation during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Research* 96:307-312.

Egli, D.B. 1998. *Seed Biology and the Yield of Grain Crops*. CAB International, Wallingford, Oxfordshire, UK.

Esmailpour-Jahromi, M., Ahmadi, A., Lunn, J.E., Abbasi, A., Poustini, K., Joudi, M. 2012. Variation in grain weight among Iranian wheat cultivars: The importance of stem carbohydrate reserves in determining final grain weight under source limited conditions. *Aust. J. CropSci.*6:1508-1515.

Eyhéride, G., Damilano, A., 2001. Evolución de la ganancia genética en rendimiento de grano de maíz en Argentina entre 1979 y 1998. En: *Asoc. Ing. Agr. del Norte de la Prov. de Buenos Aires (Eds.)*, Actas VII Congreso Nacional de Maíz. Pergamino, Argentina, p. 45. FAO, 2015. <http://www.fao.org>

Ferraguti, F., Castellarín, J., Papa, J.C., Mendez, J.M., Cristos, D., Moschini, R. 2016. Determinación del momento óptimo de cosecha en maíz tardío. Evolución del rendimiento, calidad e inocuidad de granos durante el secado a campo. Reporte técnico, INTA Oliveros, 12 pp.

Gabaldón-Leal, C., Lorite, I.J., Mínguez, M.I., Lizaso, J.I., Dosio, A., Sanchez, E., Ruiz- Ramos, M., 2015. Strategies for adapting maize to climate change and extreme temperatures in Andalusia, Spain. *Climate Research* 65:159-173.

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

Gambín, B.L., Borrás, L., Otegui, M.E. 2007. Kernel water relations and duration of grain filling in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 101: 1-9

Gambin, B.L., Coyos, T., Di Mauro, G., Borrás, L., Garibaldi, L.A. 2016. Exploring genotype, management, and environmental variables influencing grain yield of late-sown maize in central Argentina. *Agric.Sys.* 146:11-19

Gambin, B.L., Coyos, T., Di Mauro, M., Borrás, L. Garibaldi, L. 2016. Exploring genotype, management, and environmental variables influencing grain yield of late-sown maize in central Argentina. *Agricultural Systems* 146:11–19

Hall, A.J., Richards, R.A., 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crops Res.* 143: 18–33.

Iizumi, T., Sakurai, G., Yokozawa, M., 2014. Contributions of historical changes in sowing date and climate to U.S. maize yield trend: An evaluation using large-area crop modeling and data assimilation. *Journal of Agricultural Meteorology* 70: 73-90.

Jones, R.J., Schreiber, B.M.N., Roessler, J.A. 1996. Kernel sink capacity in maize: genotypic and maternal regulation. *Crop Sci.* 36:301-306

Kiniry, J.R., Otegui, M.E. 2000. Processes Affecting Maize Grain Yield Potential in Temperate Conditions. En: Otegui, M.E. y Slafer, G.A. (eds). *Physiological bases for maize improvement*. Food Products Press, The Haworth Press. pp 31-46.

Liu, Z., Hubbard, K.G., Lin, X., Yang, X., 2013. Negative effects of climate warming on maize yield are reversed by the changing of sowing date and cultivar selection in Northeast China. *Global Change Biology* 19: 3481-3492.

Luque, S.F., Cirilo, A.G., Otegui, M.E. 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Res.* 95:383-397.

Luque, S.F. 2000. Bases ecofisiológicas de la ganancia genética en el rendimiento del maíz en la Argentina en los últimos 30 años. Tesis Magister Scientiae – Área Producción Vegetal .Escuela Para Graduados Alberto Soriano Facultad de Agronomía – UBA. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria – INTA. 96p.

Ma, B.L., Dwyer, L.M. 2001. Maize kernel moisture, carbon and nitrogen concentrations from silking to physiological maturity. *Can. J. Plant Sci.* 81: 225–232.

Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Cirilo, A.G. 2001. Plant population density, row spacing, and hybrid effects on maize canopy architecture and light interception. *Field Crops Res.* 71:183-193

Maddonni, G.A. 2012. Analysis of the climatic constraints to maize production in the current agricultural region of Argentina—a probabilistic approach. *Theor. Appl. Climatol.* 107:325–345

Mercau, J.L., Otegui, M.E. 2014. A modeling approach to explore water management strategies for late-sown maize and double-cropped wheat–maize in the rainfed pampas region of Argentina. *Advances in Agricultural Systems Modeling*. 5: 351-373.

Muchow, R.C., 1990. Effect of high temperature on grain-growth in field-grown maize. *Field Crops Res.* 23: 145–158.

Otegui, M.E, Borrás, L., Maddonni, G.A. 2014. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: a case study for maize. In: V.O. Sadras, and D.F. Calderini (Eds), 'Crop physiology: applications for genetic improvement, agronomy and farming systems'. Elsevier, Netherlands. ISBN: 978-0-12-417104-6. pp. 375-393.

Otegui, M.E. 1995. Prolificacy and grain yield components in modern Argentinean maize hybrids. *Maydica* 40: 371-376.

Otegui, M.E., Mercau, J.L., Menéndez, F.J. 2002. Estrategias de manejo para la producción de maíz tardío y de segunda. En: E.H. Satorre (ed.), *Guía Dekalb del cultivo de maíz*. Servicios y Marketing Agropecuario, Argentina. pp. 170-184.

Pierre, C.S., Trethowan, R., Reynolds, M. 2011. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: Association with wheat yield under water deficit. *Functional Plant Biology* 37:166-174.

Policastro Basallo, F., D'Andrea, K.E., Cirilo, A.G., Otegui, M.E. 2016. Progreso genético en maíz: Análisis del rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos. XXXI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. 13-16 de Noviembre de 2016, Corrientes, Argentina. p. 125.

Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C., Foley, J.A., 2013. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS One* 8: 1–8.

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

Ritchie, J.T., NeSmith, D.S., 1991. Temperature and crop development. En: Hanks, J., Ritchie, J.T. (Eds.), *Modelling plant and soil systems*, Agronomy Series 31. ASA-CSSA-SSSA, Madison, pp. 5–29.

Ritchie, S.W., Hanway, J.J. 1982. How a Corn Plant Develops. Special Report No. 48, Iowa State University of Science and Technology, Cooperative Extension Service.

Russell, W.A. 1986. Contribution of breeding to maize improvement in the United States 1920s-1980s. *Iowa State Journal of Research* 61:5-34.

Saini, H.S., Westgate, M.E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Adv. Agron.* 68:59-96.

Sala, R.G., Andrade, F.H., Westgate, M.E. 2007. Maize kernel moisture at physiological maturity as affected by the source–sink relationship during grain filling. *Crop Sci.* 47:711-716.

Schmidt, J.L., Hallauer, A.R. 1966. Estimating harvest date of corn in the field. *Crop Sci.* 6:227-230.

Senthilkumar, K., Bergez, J.E., Leenhardt, D., 2015. Can farmers use maize earliness choice and sowing dates to cope with future water scarcity? A modelling approach applied to south-western France. *Agricultural Water Management* 152: 125-134.

Tao, F., Zhang, Z., Zhang, S., Rötter, R.P., Shi, W., Xiao, D., Liu, Y., Wang, M., Liu, F., Zhang, H., 2016. Historical data provide new insights into response and adaptation of maize production systems to climate change/variability in China. *Field Crops Research* 185: 1-11.

Teixeira, E.I., Fischer, G., Van Velthuisen, 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.

Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B.L., 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *PNAS* 108: 20260-20264.

Tollenaar, M. 1977. Sink-source relationships during reproductive development in maize. *Maydica* 22:49-75.

Tollenaar, M. 1989. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* 29: 1365-1371.

Tollenaar, M. 1991. Physiological basis of genetic improvement of maize hybrids in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* 31:119-124.

Tollenaar, M., Daynard, T.B. 1978. Effects of defoliation on kernel development in maize. *Can. J. Plant Sci.* 58: 207-212.

Tollenaar, M., Dwyer, L.M., Stewart, D.W. 1992. Ear and Kernel Formation in Maize Hybrids Representing Three Decades of Grain Yield Improvement in Ontario. *Crop Sci.* 32:432-438.

Tollenaar, M., Lee, E.A. 2011. Strategies for enhancing grain yield in maize. *Plant Breed. Rev.* 34: 37-38.

Troyer, A.F., Ambrose, W.B. 1971. Plant characteristics affecting field drying rate of ear corn. *Crop Sci.* 11:529-531.

Uhart, S.A., Andrade, F.H. 1991. Source-sink relationship in maize grown in a cool-temperate area. *Agronomic* 11: 863-875.

Viglizzo, E.F., Frank, F.C., Carreño, L.V., Jobbágy, E.G., Pereyra, H., Clatt, J., Pincén, D., Ricard, M.F., 2011. Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology* 17: 959-973.

Westgate, M.E., Boyer, J.S. 1986. Water status and the developing grain of maize. *Agronomy Journal* 78:714-719.

Westgate, M.E., Otegui, M.E., Andrade, F.H. 2004. Physiology of the corn plant. In: Wayne Smith, C; Bertrán, J; Runge, ECA (Eds), *Corn: Origin, History, Technology and Production*. Jhon Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, pp. 235-271.

Wilson, D.R., Muchow, R.C., Murgatroyd, C.J. 1995. Model analysis of temperature and solar radiation limitations to maize potential productivity in a cool climate. *Field Crops Res.* 43:1-18.

Zheng, H.J., Wu, A.Z., Zheng, C.C., Wang, Y.F., Dong, S.T. 2009. QTL mapping of maize (*Zea mays*) stay-green traits and their relationship to yield. *Plant Breeding* 128:54-62.

10. ANEXOS

Anexo I. Evolución de la humedad relativa media (línea continua) y las precipitaciones acumuladas (barras llenas negras) durante el período del experimento. Las flechas negras corresponden a la fecha de siembra temprana y las flechas grises a la fecha de siembra tardía e indican, la fecha de floración promedio (flechas llenas) y la fecha de madurez fisiológica promedio (flechas vacías con línea discontinua).

