

TASA DE CRECIMIENTO DEL CULTIVO Y RASGOS REPRODUCTIVOS COMO DETERMINANTES DEL NÚMERO DE GRANOS EN HÍBRIDOS DE MAÍZ GENÉTICAMENTE CONTRASTANTES BAJO ESTRÉS TÉRMICO E HÍDRICO COMBINADO

Boscarino, S.^{1,2*}; Echarte, L.^{2,3,4}; Kettler, B.A.^{1,2}; Nalli Sonzogni, F.D.^{1,2}; Klevet Menezes, C.A.^{1,2}; Neiff, N.^{1,5}

¹Centro de Ecofisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Nordeste (FCA-UNNE), Corrientes, Argentina.

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Buenos Aires, Argentina.

³IPADS (INTA-CONICET), Balcarce, Argentina.

⁴Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Balcarce, Argentina.

⁵Asociación Argentina de Consorcios Regionales de Experimentación Agrícola (AACREA).

(*) Autor de correspondencia: sebaboscarino@hotmail.com

CROP GROWTH RATE AND REPRODUCTIVE TRAITS AS DETERMINANTS OF KERNEL NUMBER IN MAIZE HYBRIDS OF CONTRASTING GENETIC BACKGROUND UNDER COMBINED HEAT AND WATER STRESS

Abstract

Maize expansion into subtropical marginal regions has increased crop exposure to combined heat stress and low water availability during reproductive stages, challenging predictions of kernel number (KN). This study evaluated the relationship between KN and crop growth rate during the critical period (CGR_{CP}) and tested whether reproductive traits explained KN variability beyond CGR_{CP}, in temperate (Te) and temperate x tropical (TeTr) maize hybrids grown under well-watered (WW) and water-restricted (WR) regimes across four environments in Corrientes, Argentina (2022-2024). Grain yield (GY) and KN were strongly associated in both hybrids. CGR_{CP} explained 57% and 46% of KN variation in Te and TeTr, respectively, but residuals of the non-linear KN-CGR_{CP} relationship remained associated with reproductive traits. Pollen viability was linked to residual KN variation in both hybrids, while anthesis-silking interval (ASI) was additionally associated in Te and pollen production in TeTr. These results showed that crop growth rate alone is insufficient to explain KN under combined stress, identifying pollen viability as a trait explaining variation not captured by growth, with hybrid-specific traits playing an additional role.

Keywords: Grain yield; Pollen viability; ASI; Combined stress

Palabras clave: Rendimiento; Viabilidad de polen; ASI; Estrés combinado

1. Introducción

La expansión del maíz sobre regiones subtropicales marginales, como el noreste argentino (NEA), incrementó la exposición del cultivo a la ocurrencia combinada de estrés térmico y baja disponibilidad hídrica durante las etapas reproductivas (Satorre y Andrade, 2023; Kettler et al., 2025). El rendimiento en grano del maíz está determinado principalmente por el número de granos por unidad de área (NG) y las caídas en este

componente por estreses ambientales pueden deberse tanto a reducciones en el crecimiento del cultivo como a alteraciones en los rasgos reproductivos. La relación entre NG y la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC_{PC}) ha sido ampliamente validada en maíz y es un buen predictor del NG (Andrade et al., 1999, 2002; Echarte et al., 2004). Sin embargo, evidencia reciente bajo estrés combinado por calor y déficit hídrico mostró que híbridos con tasas de crecimiento similares pueden diferir sustancialmente en NG, sugiriendo que el crecimiento del cultivo no explicaría completamente las pérdidas observadas (Boscarino et al., 2026).

El estrés térmico afecta principalmente a los órganos reproductivos masculinos (producción y viabilidad de polen, período de liberación de polen; Schoper et al., 1986; Wang et al., 2019), mientras que la baja disponibilidad hídrica afecta principalmente los órganos femeninos, retrasando la emisión de estigmas e incrementando el intervalo anthesis-silking (ASI, por sus siglas en inglés; Otegui et al., 1995; Vennam et al., 2023). Si bien existen antecedentes que comparan genotipos contrastantes bajo estrés térmico (Rattalino Edreira y Otegui, 2012), evidencia que integre respuestas reproductivas y crecimiento del cultivo de manera conjunta bajo estrés combinado sigue siendo escasa. Este trabajo tuvo como objetivos: i) evaluar la respuesta de los rasgos reproductivos masculinos y femeninos y de la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC_{PC}) al estrés por calor y la baja disponibilidad hídrica, y ii) determinar si los rasgos reproductivos explican la variabilidad en el número de granos (NG) más allá de los efectos mediados por la TCC_{PC} , en híbridos de maíz templados (Te) y templados × tropicales (TeTr).

2. Materiales y métodos

2.1 Sitio experimental, diseño y tratamientos

Los experimentos se realizaron en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Corrientes, Argentina, durante las campañas 2022-2023 y 2023-2024. Se compararon dos híbridos simples con germoplasma contrastante: DK72-70 TRE (templado, Te) y DK77-02 VT3P (templado × tropical, TeTr). Dos fechas de siembra por campaña generaron cuatro ambientes (A1-A4) con distinta probabilidad de estrés térmico. El diseño fue en bloques completos aleatorizados con arreglo en parcelas divididas y tres repeticiones, asignando los regímenes hídricos a la parcela principal y los híbridos a la subparcela. La densidad final fue de 6,6 plantas m^{-2} a 0,5 m entre surcos, sin limitaciones nutricionales y con control de malezas, plagas y enfermedades.

Se compararon dos regímenes: bien regado (BR), sin limitaciones hídricas durante todo el ciclo, y restricción hídrica (RH), con 50% menos agua que BR desde el inicio del período crítico (V_{12}) hasta la madurez fisiológica (R_6).

2.2 Variables evaluadas

El estrés térmico se cuantificó mediante dos índices (Kettler et al., 2025): el número de días con temperatura máxima superior a 35°C durante el período crítico (D_{TX+35}) y la suma acumulada de grados por encima de ese umbral (S_{TX+35}).

La TCC_{PC} ($g\ m^{-2}\ gdd^{-1}$) se estimó a partir de biomasa aérea calculada mediante relaciones alométricas (Vega et al., 2001) entre V_{12} y R_1+15 días. El rendimiento en grano (RG, $g\ m^{-2}$) y el número de granos (NG, m^{-2}) se determinaron a madurez fisiológica sobre diez

plantas por subparcela. La relación NG-TCC_{PC} se ajustó con un modelo no lineal (Vega et al., 2001; Echarte et al., 2004). La producción de polen (PP, mg planta⁻¹), la viabilidad de polen (VP, %) y el período de liberación de polen (PLP, días) se determinaron siguiendo lo propuesto por Wang et al. (2019) y Alam et al. (2017); la VP mediante germinación *in vitro* de granos de polen y observación bajo microscopio (100x), considerando viables aquellos con tubo polínico mayor al diámetro del grano; y el PLP como el intervalo entre el inicio y el fin de la liberación de polen. La floración femenina se caracterizó mediante el número total de estigmas y estigmas expuestos por espiga, siguiendo lo propuesto por Parco et al. (2022). El ASI se calculó como la diferencia entre la fecha de 50% de estigmas visibles y 50% de liberación de polen en la subparcela.

2.3 Análisis estadístico

Los datos se analizaron mediante un modelo lineal mixto para cada ambiente, considerando régimen hídrico e híbrido como efectos fijos y bloque como efecto aleatorio, con comparación de medias mediante test LSD de Fisher ($\alpha = 0,05$). Se realizaron correlaciones de Pearson entre RG, NG y TCC_{PC}. Para evaluar la variabilidad en NG no explicada por la TCC_{PC}, los residuos del modelo no lineal NG- TCC_{PC} se relacionaron con los rasgos reproductivos mediante regresión lineal simple, para cada híbrido por separado.

3. Resultados

3.1 Caracterización ambiental

Los ambientes difirieron en intensidad, duración y momento del estrés térmico durante el período crítico (Tabla 1). Los A1, A3 y A4 presentaron estrés térmico moderado (5-7 D_{TX+35}; S_{TX+35} entre 5,5 y 16,9°Cd), mientras que A2 representó un escenario de estrés elevado (20 D_{TX+35}; S_{TX+35} = 68,0°Cd). Las parcelas de RH recibieron entre 47 y 79% del agua aportada a BR, generando estrés combinado por calor y déficit hídrico, particularmente severo en A2. En A3, las superiores precipitaciones limitaron la restricción hídrica efectiva.

Tabla 1. Condiciones ambientales durante el período crítico en cada ambiente. D_{TX+35}: número de días con temperatura máxima superior a 35°C; S_{TX+35}: suma térmica acumulada sobre ese umbral; aporte hídrico: porcentaje de agua recibida en restricción hídrica (RH) respecto de riego pleno (BR).

Año	Fecha de siembra	Ambiente	D _{TX+35}	S _{TX+35}	Precipitaciones	Aporte hídrico
			días	°Cd		%
2022-2023	22-Agosto	A1	7	5.5	96.8	58
	8-October	A2	20	68.0	31.4	47
2023-2024	23-Agosto	A3	5	16.9	252.1	79
	9-October	A4	7	11.9	134.0	60

3.2 Rendimiento, número de granos y tasa de crecimiento del cultivo

El RG y el NG variaron entre 296,4 y 931,9 g m⁻² y entre 1971 y 3916 granos m⁻², respectivamente, según ambiente, híbrido y régimen hídrico. La variación en RG estuvo fuertemente asociada al NG ($r = 0,93^*$ en Te y $r = 0,71^*$ en TeTr), siendo la fijación de granos el principal determinante del rendimiento. La TCC_{PC} varió entre 0,6 y 2,5 g m⁻² gdd⁻¹, y la restricción hídrica la redujo ($p < 0,05$) 21% en el ambiente moderado y hasta 46% en el de mayor estrés térmico. El NG se asoció positiva y no linealmente con la TCC_{PC} en ambos híbridos, explicando el 57% y 46% de su variación en Te y TeTr, respectivamente (Fig. 1A, B). Por encima de 1,0 g m⁻² gdd⁻¹, Te presentó mayor NG que TeTr (3442 vs. 3169 granos m⁻²; $p < 0,05$). Sin embargo, para valores similares de TCC_{PC} se observó una variación sustancial en NG no explicada por el crecimiento del cultivo (Fig. 1A, B).

Tabla 2. Rendimiento en grano (RG, g m⁻²), número de granos (NG, m⁻²), tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC_{PC}, g m⁻² gdd⁻¹), viabilidad de polen (VP, %), producción de polen (PP, mg planta⁻¹), intervalo antesis-estigmas (ASI, días) y número total de estigmas (NTE) y excertos, régimen hídrico (BR: bien regado; RH: restricción hídrica) e híbrido (Te: templado; TeTr: templado × tropical). Se incluyen los valores p de ANOVA

Ambiente	Régimen	Híbrido	RG	NG	TCC _{PC}	VP	PP	PLP	ASI	NTE	Estigmas Expuestos
			g m ⁻²	m ⁻²	g m ⁻² gdd ⁻¹	%	mg	días	días		
A1	BR	TeTr	893.6	3656	2.5	58.5	763.9	5	-1	586	530
	RH		704.9	2856	1.9	53.7	609.7	4	1	568	483
	BR	Te	931.9	3830	2.2	31.0	726.1	5.0	2	642	566
	RH		697	3326	1.9	30.6	479.4	5	3	601	503
	Régimen		0.0143	0.0106	0.0098	0.1	0.0065	-	0.2131	0.4639	0.0455
	Híbrido		0.8174	0.0625	0.1616	0.8016	0.1306	-	0.0507	0.0293	0.3023
	Régimen x Híbrido		0.726	0.5786	0.3752	0.8267	0.3832	-	0.7396	0.108	0.7588
A2	BR	TeTr	881.1	3350	1.2	51.7	759.4	5	0	597	513
	RH		514.8	2757	0.8	42.5	732	5	2	586	493
	BR	Te	867.8	3916	1.3	55.7	691.3	5.0	1	691	641
	RH		296.4	1971	0.6	13.8	575.2	5	3	617	492
	Régimen		<0.0001	0.0004	0.0104	0.0395	0.1277	-	0.0889	0.0739	0.0023
	Híbrido		0.0207	0.5535	0.7945	0.2375	0.0329	-	>0.9999	0.0187	0.0089
	Régimen x Híbrido		0.033	0.0084	0.3177	0.1366	0.3191	-	0.5242	0.1602	0.0087
A3	BR	TeTr	885.8	3190	1.5	69.8	724.4	5	0	626	532
	RH		774.6	2957	1.3	55.1	531.7	5	-1	645	512
	BR	Te	890.4	3899	1.1	62.7	603.4	5.0	-1	724	573



50 AÑOS
PENSANDO
EL FUTURO

XIII
CONGRESO
NACIONAL
DE MAÍZ

ANOVA	RH		867.1	3596	1.1	56	558.7	5	-1	725	541
	Régimen		0.2172	0.0801	0.128	0.0041	0.004	-	0.4198	0.7418	0.2277
	Híbrido		0.3567	0.0011	0.0009	0.2369	0.1227	-	0.0608	0.0222	0.1054
	Régimen x Híbrido		0.3988	0.9657	0.128	0.1441	0.0307	-	0.0608	0.7583	0.7627
ANOVA	BR	TeTr	742.6	3270	1.5	53.9	778.2	5	0	611	546
	RH		604.1	3104	1.5	48.5	719.6	5	1	596	515
	BR	Te	559.4	3150	1.2	38.2	596.1	5.0	0	687	576
	RH		415.6	2611	1	34.5	619.1	4	1	657	518
	Régimen		0.0205	0.0577	0.0667	0.4758	0.5948	-	0.1158	0.4487	0.0463
	Híbrido		0.0053	0.0089	0.0002	0.0484	0.0048	-	0.5628	0.044	0.4237
	Régimen x Híbrido		0.9647	0.0483	0.2283	0.8984	0.2608	-	0.5628	0.7901	0.5169

3.3 Rasgos reproductivos

Los rasgos reproductivos variaron entre ambientes y fueron modulados por el régimen hídrico y el híbrido (Tabla 2). En condiciones bien regadas, la viabilidad de polen (VP) se mantuvo en un rango moderado (31,0-69,8%) entre ambientes, aunque bajo restricción hídrica el rango fue mucho más amplio (13,8-56,0%). En general, la VP tendió a ser mayor en TeTr que en Te en todos los ambientes y regímenes hídricos, con una diferencia significativa en A4 ($p < 0,05$) y el mayor contraste en A2 (Te: 13,8% vs. TeTr: 42,5%; Tabla 2). La PP mostró una tendencia similar, siendo mayor en TeTr que en Te tanto en A2 como en A4 ($p < 0,05$), y se redujo (3-30%) por la restricción hídrica en A1 y A3 ($p < 0,05$; Tabla 2). El período de liberación de polen (PLP) mostró escasa variabilidad entre regímenes hídricos, híbridos y ambientes, manteniéndose entre cuatro y cinco días. El número total de estigmas (NTE) fue mayor en Te que en TeTr en los cuatro ambientes ($p < 0,05$), sin ser afectado por la restricción hídrica. Los estigmas expuestos, se redujeron por la restricción hídrica en tres de los cuatro ambientes ($p < 0,05$), con una reducción mayor en Te (23%) que en TeTr (4%) en el ambiente de estrés térmico elevado (A2; interacción híbrido $\times$ régimen hídrico, $p < 0,05$). El ASI mostró escasa variación (entre -1 y 3 días), sin diferencias significativas entre híbridos ni regímenes hídricos.

3.4 Rasgos reproductivos asociados a la variabilidad en el número de granos

Los residuos de la relación NG-TCC_{PC} no mostraron tendencia con la TCC_{PC} (Fig. 1C, D), pero sí se asociaron con rasgos reproductivos en ambos híbridos (Fig. 1E-H). La viabilidad de polen fue el rasgo común a ambos híbridos, explicando una proporción importante de la variación residual en Te ($R^2 = 0,50$; $p < 0,001$) y una menor en TeTr ($R^2 = 0,18$; $p = 0,03$). El segundo rasgo asociado difirió entre híbridos: el ASI en Te ($R^2 = 0,18$; $p = 0,03$) y la producción de polen en TeTr ($R^2 = 0,46$; $p < 0,001$).

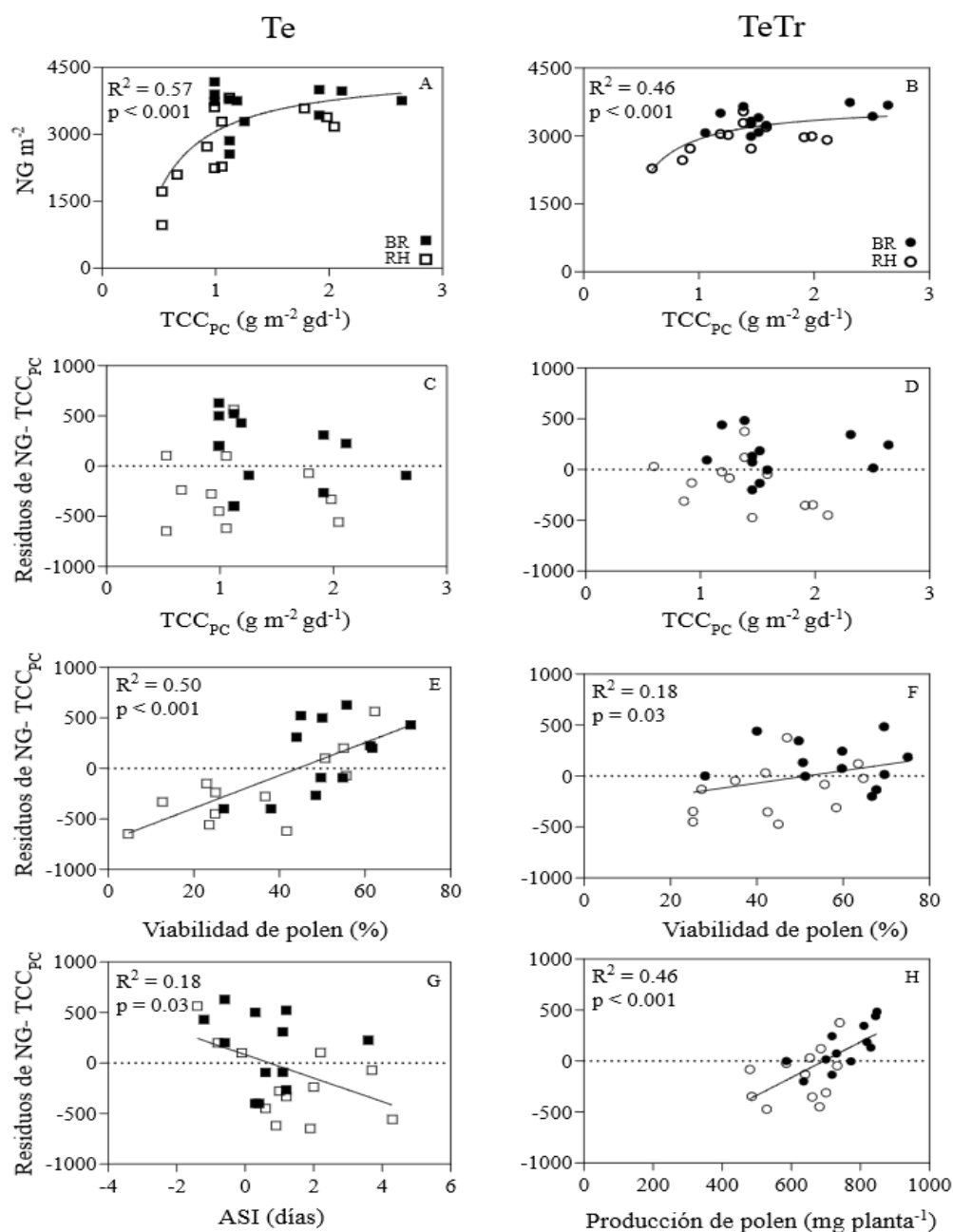


Fig. 1. Relación entre el número de granos (NG) y la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC_{PC}) en los híbridos templado (Te, A) y templado x tropical (TeTr, B), y residuos de esta relación en función de la TCC_{PC} (C, D), de la viabilidad de polen (E, F), del intervalo antesis-estigmas en Te (G) y de la producción de polen en TeTr (H). Símbolos llenos: bien regado (BR); símbolos vacíos: restricción hídrica (RH).



50 AÑOS
PENSANDO
EL FUTURO

XIII
CONGRESO
NACIONAL
DE MAÍZ

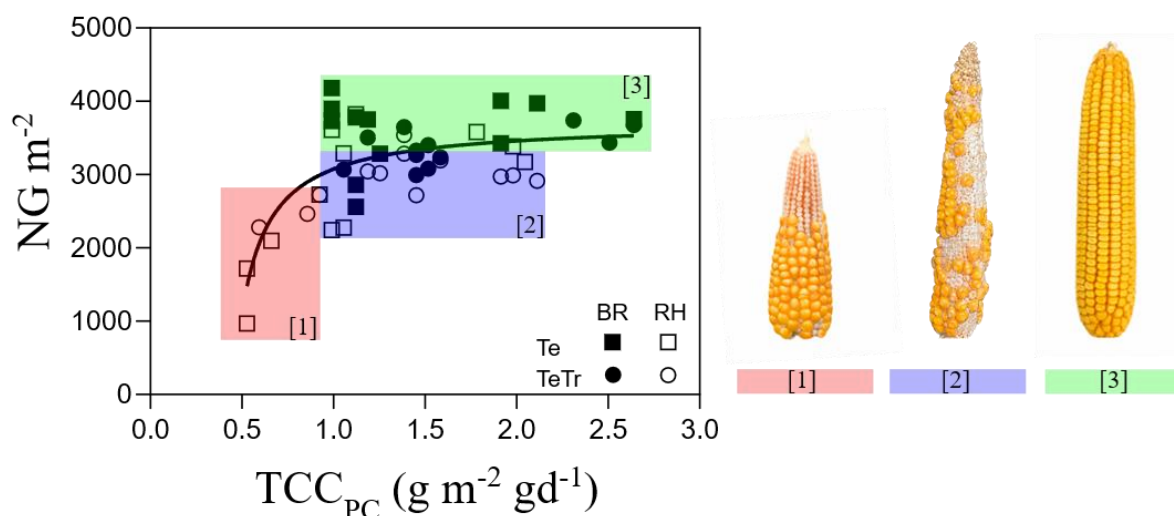


Fig. 2. Relación entre el número de granos (NG) y la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico (TCC_{PC}), combinando ambos híbridos y regímenes hídricos. Las imágenes ilustran espigas representativas de cada región.

4. Discusión

La relación NG-TCC_{PC} permitió identificar tres regiones conceptuales de respuesta (Fig. 2): una región de baja TCC_{PC} [1] en la que el NG estuvo limitado por el crecimiento del cultivo, y dos regiones en las que los valores de TCC_{PC} fueron suficientes para sostener una alta fijación de granos. En la región de mayor TCC_{PC} [3], altas tasas de crecimiento se asociaron con un NG consistentemente alto, mientras que en la región intermedia [2] se observó una variabilidad sustancial en NG a pesar de valores de TCC_{PC} similares y relativamente altos, indicando que el crecimiento del cultivo por sí solo resulta insuficiente para explicar completamente la fijación de granos bajo estrés combinado por calor y déficit hídrico, en línea con lo reportado por Boscarino et al. (2026).

La asociación entre viabilidad de polen y la variación residual de NG en ambos híbridos indica que la calidad funcional del polen contribuye a la fijación de granos más allá de lo explicado por la TCC_{PC}, en concordancia con estudios que muestran que el estrés térmico alrededor de la floración reduce tanto la viabilidad de polen como la fijación de granos (Wang et al., 2019; Alam et al., 2017). Los programas de mejoramiento de maíz, particularmente en germoplasma templado, han promovido la reducción del tamaño de la panoja para favorecer la partición de asimilados hacia la espiga (Duvick, 2005; Edmeades et al., 2017), si bien esta estrategia maximizó el crecimiento de la espiga, una menor producción de polen podría incrementar la vulnerabilidad del cultivo en ambientes estresantes (Zhang et al., 2024), lo que podría explicar por qué la producción de polen emergió como rasgo adicional relevante en TeTr.

El ASI, por su parte, mostró escasa variación, probablemente reflejando décadas de mejoramiento por sincronía floral (Duvick, 2005), pero se asoció de manera significativa, aunque débil, con la variación residual de NG en Te ($R^2 = 0,18$). Esto sugiere que, en este híbrido, pequeños desfasajes en la sincronía floral pueden funcionar como un indicador de campo de vulnerabilidad reproductiva no capturado por la TCC_{PC}.

En conjunto, estos resultados indican que, en ambientes con ocurrencia simultánea de estrés térmico y déficit hídrico, los modelos basados únicamente en el crecimiento del

cultivo pueden resultar insuficientes para explicar la variabilidad en NG, y que la viabilidad de polen constituye un rasgo reproductivo clave y común a distintos antecedentes genéticos, con rasgos adicionales específicos de cada híbrido.

5. Conclusiones

En condiciones de estrés térmico y estrés térmico combinado con baja disponibilidad hídrica, el número de granos estuvo explicado tanto por la tasa de crecimiento y por los rasgos reproductivos cultivo durante el período crítico. La variación en el número de granos no explicada por el crecimiento se asoció con la viabilidad de polen en ambos híbridos, además, se identificaron respuestas específicas de cada uno: la producción de polen en el híbrido TeTr y el ASI en Te. Estos resultados destacan la importancia de considerar los rasgos reproductivos, además del crecimiento del cultivo bajo condiciones de estrés.

Referencias bibliográficas

- 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.; Vega, C.; Uhart, S.; Cirilo, A.; Cantarero, M.; Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*, 39, 453-459.
- 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.
- Boscarino, S.; Echarte, L.; Kettler, B.A.; Sonzogni, F.D.N.; Neiff, N. 2026. Grain yield response to combined heat stress and low water availability in temperate and temperate × tropical maize hybrids. *Field Crops Research*, 345, 110573.
- Duvick, D.N. 2005. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.). *Maydica*, 50, 193.
- Echarte, L.; Andrade, F.H.; Vega, C.R.C.; Tollenaar, M. 2004. Kernel number determination in Argentine maize hybrids. *Crop Science*, 44, 1654-1661.
- Edmeades, G.O.; Trevisan, W.; Prasanna, B.M.; Campos, H. 2017. Tropical maize (*Zea mays* L.). In: *Genetic improvement of tropical crops*, Springer International Publishing, p. 57-109.
- Kettler, B.A.; Nalli Sonzogni, F.D.; Neiff, N.; Boscarino, S.; Maddonni, G.A. 2025. Climatic constraints for rainfed maize. *Theoretical and Applied Climatology*.
- Otegui, M.E.; Andrade, F.H.; Suero, E.E. 1995. Growth, water use and kernel abortion of maize under drought stress. *Field Crops Research*, 40, 87-94.
- Parco, M.; D'Andrea, K.E.; Maddonni, G.A. 2022. Maize prolificacy under contrasting plant densities and N supplies: I. Plant growth, biomass allocation and development of apical and sub-apical ears from floral induction to silking. *Field Crops Research*, 284, 108553.
- Satorre, E.H.; Andrade, F.H. 2023. El maíz en los sistemas productivos de Argentina: Un análisis global y regional de su desarrollo reciente. En: Andrade, F.H.; Otegui, M.E.; Cirilo, A.; Uhart, S.A. (Eds.), *Ecofisiología y manejo del cultivo de maíz, MAIZAR*, Asociación Maíz y Sorgo Argentino, p. 25-50.
- Schooper, J.B.; Lambert, R.J.; Vasilas, B.L. 1986. Maize pollen viability and ear receptivity under water and high temperature stress. *Crop Science*, 26, 1029-1033.
- Vega, C.R.C.; Andrade, F.H.; Sadras, V.O. 2001. Reproductive partitioning and seed-set efficiency in maize. *Field Crops Research*, 72, 163-175.
- Vennam, R.R.; Poudel, S.; Ramamoorthy, P.; Samiappan, S.; Reddy, K.R.; Bheemanahalli, R. 2023. Soil moisture stress effects during silking and grain filling in maize. *Physiologia Plantarum*, 175, e14029.
- Wang, Y.; Tao, H.; Tian, B.; Sheng, D.; Xu, C.; Zhou, H.; Wang, P. 2019. Pollen viability and yield formation in maize under high temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 80-88.
- Zhang, Y.; Dong, X.; Wang, H.; Lin, Y.; Jin, L.; Lv, X.; Huang, S. 2024. Maize breeding for smaller tassels threatens yield under a warming climate. *Nature Climate Change*, 14, 1306-1313.