Estrategias de adaptación a incrementos en la temperatura nocturna: bases funcionales para el manejo de trigo (*Triticum aestivum* L.)

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias

Victor David Gimenez
Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2015

Lugar de trabajo: Cátedra de Cerealicultura, Departamento de Producción Vegetal, e IFEVA-CONICET, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires

FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis
Román Augusto Serrago
Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Co-Director
Daniel Julio Miralles
Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Consejero de Estudios
Guillermo Ariel García
Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)
Magister en Producción Vegetal (Universidad de Buenos Aires, Argentina)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

JURADO DE TESIS

JURADO
Ximena Carolina Lizana Campos
Ingeniero Agrónomo (Universidad de Chile, Chile)
Magíster en Ciencias Agrarias (Universidad de Chile, Chile)
Doctora en Ciencias Agrarias (Universidad Austral de Chile, Chile)

JURADO
Daniel Vázquez Peyronel
Químico Farmacéutico (Universidad de la República, Uruguay)
Master of Human Nutrition Sciences (University of Manitoba, Canada)
Doctor of Philosophy (University of Manitoba, Canada)

JURADO
Ralph Anthony Fischer
Bachelor Agricultural Science (University of Melbourne, Australia)
Master of Agricultural Science (University of Melbourne, Australia)
Doctor of Philosophy (University of California - Davis, United States)

A Jesi, a mis viejos, a mi familia y a mis amigos.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera agradecer a mi comité consejero Román Serrago, Daniel Miralles y Guillermo García. Gracias por su paciencia y la enorme generosidad que siempre tuvieron para brindarme su tiempo y experiencia. Román, gracias por tu amabilidad y apoyarme durante todo el doctorado y por siempre estar disponible para escuchar cuando las cosas no salían del todo bien. Daniel, gracias por brindarme tu experiencia y conocimientos, por tu paciencia durante todo este tiempo y siempre estar para cualquier consulta o pedido. Guille, gracias por tu buena onda y por tus valiosos aportes de conocimiento y experiencia siempre para mejorar el trabajo.

Gracias a mis compañeros de oficina: Martín, Daniela, Seba, Nico, Ale, Gina y Pato por su enorme compañerismo, por siempre estar para dar una mano y por el tiempo compartido entre charlas y mates. Quiero agradecer especialmente a Nico, que más que un compañero es un amigo y hermano de la vida, con quien compartí lindos momentos y de los otros, desde aquel día que nos acercamos a la Cátedra para empezar la tesis de grado. Quiero agradecer también a todos aquellos con los que compartí día a día no solo horas de trabajo, sino también mates, asados y fútbol: Santi, Salva, Pepe, Beto, Tinghi, Robinson, Vasco, Romi, Carlina, Turco, Euge, Magui, Diego, Seba, Gonza, Quique, Coni, Mai, Chalo y Rocío.

Gracias a todos los integrantes de la Cátedra de Cerealicultura por su cariño y ayuda y también a los integrantes de las Cátedras de Producción Vegetal y Cultivos Industriales con quien he compartido lindos momentos. Aprovecho para agradecer enormemente a Adrián Otero, Maxi Rodríguez, Silvina Enciso y muy especialmente a Juan Fuentes por su ayuda con los experimentos y los análisis de laboratorio. Probablemente, nada se podría haber realizado sin su ayuda.

Gracias a Carolina Lizana Campos, Daniel Vázquez Peyronel y Tony Fischer por el tiempo dedicado en la evaluación de la tesis y por los valiosos comentarios y aportes. Quiero agradecer también a Gabriela Abeledo y Deborah Rondanini por su predisposición para discutir ideas y resultados y ayudarme con algunos análisis.

Gracias al CONICET por la beca con la cual pude financiar mi Doctorado. Gracias a la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires y a la Escuela para Graduados "Ing. Agr. Alberto Soriano" por brindarme la posibilidad de realizar el doctorado. Gracias a los proyectos de investigación UBACyT 20020150200215BA y PICT 2017-4564 por los fondos para realizar experimentos y participar de reuniones científicas.

Por último, quiero agradecer a mis viejos por bancarme en todo momento y a Jesi, mi compañera de vida, por apoyarme en todas mis decisiones y acompañarme en todo momento.

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en esta u otra institución.

Víctor David Gimenez

Publicaciones derivadas de la tesis

Giménez, V. D., Miralles, D. J., García, G. A. Serrago, R. A. 2021. Warmer nights during early stages affect wheat development without grain yield penalty. Crop and Pasture Science. 72, 489-499.

Giménez, V.D., Miralles, D.J., García, G.A., Serrago, R.A., 2021. Can crop management reduce the negative effects of warm nights on wheat yield? Field Crops Research. 261, 108010. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.108010

Giménez, V.D., Serrago, R.A., García, G.A., Miralles, D.J., 2021. How milling and breadmaking quality are modified by warmer nights in wheat? Journal of Cereal Science. 102, 103343.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS x
ÍNDICE DE FIGURAS xiii
Abreviaturas xvii
Resumen xix
Abstract xx

CAPÍTULO 1. Introducción general 22
1.1 Futuro escenario climático y relevancia del cultivo de trigo. 24
1.2 Fisiología del cultivo de trigo: Generación del rendimiento y la calidad comercial e industrial del grano de trigo. 25
1.3 Impacto de la disponibilidad de recursos sobre las variables fisiológicas determinantes del rendimiento y la calidad comercial e industrial del grano de trigo. 27
1.4 Incremento de la temperatura nocturna y su interacción con la disponibilidad de recursos sobre el rendimiento y la calidad comercial e industrial del grano de trigo. 29
1.5 Objetivos. 32
1.5.1 Objetivo general. 32
1.5.2 Objetivos específicos. 32
1.6 Hipótesis y predicciones. 32

CAPÍTULO 2. Condiciones experimentales y climáticas durante los experimentos, mediciones y análisis 34
2.1 Condiciones experimentales y manejo agronómico de los ensayos a campo. 36
2.2 Sistemas de calentamiento y registro de la temperatura, humedad relativa y radiación. 36
2.3 Condiciones climáticas de los experimentos 38
2.4 Mediciones y análisis. 40

CAPÍTULO 3. Noches más cálidas durante el macollaje afectan el desarrollo del trigo sin penalizar el rendimiento 43
3.1 Introducción. 45
3.2 Materiales y métodos. 46
3.2.1 Manejo de cultivos y condiciones experimentales 46
3.2.2 Mediciones y análisis. 46
3.3 Resultados. 47
3.3.1 Condiciones de temperatura nocturna y desarrollo de cultivos. 47
3.3.2 Dinámica de aparición macollos y hojas. 50
3.3.3 Producción de biomasa durante la fase de macollaje y sus componentes fisiológicos. 52
3.3.4 Impacto del aumento en las temperaturas nocturnas sobre la producción de biomasa durante el período crítico. 53
3.3.5 Rendimiento y componentes numéricos. 54
3.4 Discusión. 56
3.4.1 Las noches más cálidas durante el macollaje aceleran la tasa de desarrollo del cultivo sin cambios en la producción de biomasa. 56
3.4.2 Temperaturas nocturnas más altas durante la fase de macollaje no afectaron significativamente el rendimiento. 58
3.5 Conclusiones. 59

CAPÍTULO 4. ¿Puede el manejo del cultivo reducir los efectos negativos de las noches cálidas en el periodo crítico sobre el rendimiento de trigo?.....61
4.1 Introducción. 63
4.2 Materiales y métodos. 64
4.2.1 Manejo de cultivos y condiciones experimentales.....64
4.2.2 Mediciones y análisis. 64
4.3 Resultados. 65
4.3.1 Condiciones de temperatura nocturna y desarrollo de cultivos. 65
4.3.2 Producción de biomasa durante el período crítico y componentes fisiológicos del número de granos bajo condiciones contrastantes de recursos. 67
4.3.3 Rendimiento y sus componentes numéricos bajo condiciones contrastantes de recursos. 72
4.3.4 Producción de biomasa, rendimiento y sus componentes bajo diferentes densidades de plantas.....77
4.4 Discusión.....81
4.4.1 La disponibilidad de recursos modula el impacto de las noches más cálidas. 81
4.4.2 El manejo de la densidad de siembra no contrarrestó el impacto de las noches más cálidas.....83
4.5 Conclusiones. 84

CAPÍTULO 5. Impacto de las noches más cálidas durante el período crítico y el llenado de granos sobre los componentes del rendimiento y la calidad de trigo 86
5.1 Introducción. 88
5.2 Materiales y métodos. 89
5.2.1 Manejo de cultivos y condiciones experimentales.....89
5.2.2 Mediciones y análisis. 89
5.3 Resultados. 90
5.3.1 Condiciones de temperatura nocturna y desarrollo de cultivos. 90
5.3.2 Rendimiento y componentes numéricos. 91
5.3.3 Atributos de calidad comercial e industrial.....93
5.4 Discusión.....96
5.4.1 Noches más durante el llenado de granos produjeron caídas en el rendimiento similares que durante el período crítico. 96
5.4.2 Las noches más cálidas modifican los parámetros de calidad mediante cambios en el contenido de gluten. 97
5.5 Conclusiones. 99

CAPÍTULO 6. Discusión general y conclusiones de los principales resultados obtenidos 101
6.1 Contexto de la problemática abordada.....103
6.2 Procesos funcionales a nivel de cultivo que gobiernan la respuesta del rendimiento de trigo a mayores temperaturas nocturnas.....104
6.3 La importancia del período crítico y el llenado de granos en la definición de estrategias de adaptación al incremento en las temperaturas nocturnas. 108
6.4 Posibles estrategias de adaptación frente a incrementos de la temperatura nocturna en la Región Pampeana.....111
6.5 Implicancias para investigaciones futuras.....112
6.5.1 Variabilidad intra-especifica en la respuesta de trigo a mayores temperaturas nocturnas. 112

6.5.2 La caída en el número de granos debido a las noches más cálidas es un efecto directo del aumento en la temperatura o es un efecto indirecto mediado por el suministro de asimilados.....114
6.5.3 Susceptibilidad a heladas de cultivos de trigo expuestos a mayores temperaturas nocturnas. 114
6.5.4 Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre la calidad comercial e industrial de trigos de diferentes grupos de calidad. 115

Bibliografía 117

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Temperatura mínima media (Tmín 1950-2013) y temperatura máxima media (Tmáx 1950-2013) para los meses de junio a diciembre en Buenos Aires, Argentina (34° 35´S, 58° 29´O, 26 msnm). 38

Cuadro 3.1. Efecto del régimen de temperatura nocturna (Tn) durante la fase de macollaje sobre la duración de emergencia a antesis (DC11 - DC65) y de emergencia a madurez fisiológica (DC11 - DC87) para ambos años (GS) y disponibilidad de nitrógeno (N). Los valores con las mismas letras no son significativamente diferentes según la prueba de Tukey ($P < 0,05$). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones. 49

Cuadro 3.2. Efecto de la temperatura nocturna (Tn) durante el macollaje sobre la tasa de macollaje lenta (TM_{lenta}), la duración de la fase de macollaje lenta (DM_{lenta}), la tasa de macollaje rápida ($TM_{rápido}$), la duración de la fase de macollaje rápida ($DM_{rápido}$), duración total de la fase de macollaje (DTM), filocrono y el número máximo de macollos (MNM) para los dos años y los dos tratamientos de nitrógeno (N). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones. ... 51

Cuadro 3.3. Efecto del régimen de temperatura nocturna durante la fase de macollaje (Tn) sobre la duración del macollaje (DC21-DC33), radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente, la eficiencia de intercepción de radiación durante la fase de macollaje (eint), la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante la fase de macollaje, la eficiencia en el uso de radiación (EUR) y la biomasa acumulada durante la fase de macollaje para los dos años y los dos niveles de disponibilidad de nitrógeno (N). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones. 53

Cuadro 3.4. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente, eficiencia de intercepción de la radiación (eint), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada, eficiencia en el uso de radiación (EUR) y biomasa acumulada en todos los casos durante el período crítico para los años 2015 y 2016, disponibilidad de N en el suelo (N-, N+), condiciones de temperatura nocturna durante la fase de macollaje (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). 54

Cuadro 3.5. Efectos del régimen de temperatura nocturna (Tn) durante la fase de macollaje sobre el rendimiento, el número de granos por unidad de área (NG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE) y peso de grano (PG) para los dos años y los dos niveles de disponibilidad de nitrógeno (N). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones. 55

Cuadro 4.1. Fecha de siembra (FS), fecha de tercer nudo detectable (DC33), diez días después de antesis (DC65+10), temperatura mínima promedio durante el período crítico (Tmín PC) para los años 2015, 2016 y 2017 y los dos régimenes de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico. 67

Cuadro 4.2. Cuadrados medios del análisis de varianza de la duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF). 68

Cuadro 4.3. Duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis) para los años 2015 y 2016, disponibilidad de N en el suelo (N-, N+), régimen de disponibilidad de agua (secano, regado) y condiciones de temperatura nocturna durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). 69

Cuadro 4.4. Duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis). para N- y N+ y las dos condiciones de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). Cada valor corresponde al promedio de los años 2015 y 2016 para cada combinación de Nitrógeno y Temperatura nocturna. 70

Cuadro 4.5. Cuadrados medios del análisis de varianza del rendimiento, el número de granos por unidad de área (NG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE), y el peso de grano (PG). 73

Cuadro 4.6. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE), y peso de grano (PG) para los años 2015 y 2016, disponibilidad de N en el suelo (N-, N+), régimen de disponibilidad de agua (secano, regado) y condiciones de temperatura nocturna durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). 74

Cuadro 4.7. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE), peso seco de espigas por unidad de área (PSEa), eficiencia de fructificación (EF), peso seco individual de espigas (PSE) y peso de grano (PG) para los años 2015 y 2016 y las dos condiciones de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). Cada valor corresponde al promedio de los dos niveles de nitrógeno (N- y N+) para cada combinación de Año y Temperatura nocturna. 75

Cuadro 4.8. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE), y peso de grano (PG) para N- y N+ y las dos condiciones de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). Cada valor corresponde al promedio de los años 2015 y 2016 para cada combinación de Nitrógeno y Temperatura nocturna. .. 75

Cuadro 4.9. Duración del período crítico (DPC), **r**adiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis) para tres densidades de plantas (DP) (D1: 100 plantas m^{-2}, D2: 150 plantas m^{-2} y D3: 300 plantas m^{-2}) y dos regímenes de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna) para el año 2017. 78

Cuadro 4.10. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso de grano (PG) del total, el tallo principal (TP) y macollos para tres densidades de plantas (DP) (D1: 100 plantas m^{-2}, D2: 150 plantas m^{-2} y D3: 300 plantas m^{-2}) y dos régimenes de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: Control, >Tn: mayor temperatura nocturna) para el año 2017. Resumen ANOVA muestra el nivel de significancia para los efectos principales y sus interacciones. 79

Cuadro 5.1. Temperatura mínima media ($T_{mín}$PC), temperatura media (T_{media}PC), temperatura máxima ($T_{máx}$PC) durante el período crítico; temperatura mínima media ($T_{mín}$LLG), temperatura media (T_{media}LLG), temperatura máxima ($T_{máx}$LLG) durante el llenado de granos; duración de emergencia a antesis (DC11 - DC65), duración de emergencia a madurez fisiológica (DC11-DC87) y duración del período crítico (PC) y el llenado de granos (LLG) para los años 2013, 2016 y 2017 y los tres tratamientos de temperatura nocturna (Tn). 91

Cuadro 5.2. Peso de grano (PG), Peso hectolítrico (PH), rendimiento de molienda, porcentaje de proteína del grano (PrG), porcentaje de gluten húmedo, fuerza panadera de la masa (Alv*W*), tenacidad de la masa (Alv*P*), extensibilidad de la masa (Alv*L*), relación entre tenacidad y extensibilidad (*P*/*L*) y el falling number (FN) para los años 2013, 2016 y 2017 y los tres tratamientos de temperatura nocturna (Tn). El rendimiento de molienda y el falling number no se midieron en 2013. 93

Cuadro 6.1. Incremento de la temperatura mínima durante el período crítico (Δ Tmín) y cambio relativo al control sin calentar (%) de la duración del período crítico (Δ DPC), radiación fotosintéticamente activa (Δ RFA) interceptada durante el período crítico, eficiencia en el uso de la radiación durante el período crítico (Δ EUR), partición de biomasa a espiga (Δ PBE), peso seco de espigas por unidad de área (Δ PSEa), eficiencia de fructificación (Δ EF), número de granos por unidad de área (Δ NG), peso de grano (Δ PG) y rendimiento (Δ R) en cultivos sin limitaciones de nitrógeno para los años 2011, 2013, 2015, 2016 y 2017. Los datos de 2011 y 2013 corresponden a García et al. (2015). Los valores en negrita son estadísticamente significativos ($P < 0,05$). 107

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Relación entre el rendimiento potencial, alcanzable y logrado y los factores definitorios, limitantes y reductores del crecimiento. Adaptado de van Ittersum y Rabbinge (1997). 27

Figura 2.1. Fotografía de las carpas de calentamiento, controladores y caloventores utilizados para incrementar la temperatura nocturna en cultivos de trigo. La fotografía de las carpas fue tomada al atardecer, a las 19 h (horario de inicio del tratamiento). 37

Figura 2.2. Dinámica de la temperatura nocturna de tres noches consecutivas durante el período crítico en 2015. La línea punteada roja representa la temperatura nocturna promedio para las cuatro combinaciones de disponibilidad de nitrógeno y agua la línea negra la temperatura control sin calefacción. 38

Figura 2.3. Condiciones ambientales durante 2015, 2016 y 2017 en Buenos Aires, Argentina, descriptas en función de los días desde el 1ro de junio. Los valores de la temperatura mínima (Tmín), media (Tmedia), máxima diaria (Tmáx) y radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (RFA) corresponden al promedio de 5 días. La mínima, media y máxima para el período 1950-2013 se calculó como el promedio de la temperatura media diaria de 5 días. La precipitación diaria se representa como la suma de las precipitaciones ocurridas en un período de 5 días. La precipitación acumulada se representa como la suma de las precipitaciones desde el 1 de junio. Las precipitaciones acumuladas para el período 1990-2019 se representan como la suma de las precipitaciones acumuladas promedio en ese período. Los eventos fenológicos (fecha promedio): DC11 (emergencia), DC65 (antesis) y DC87 (madurez fisiológica) se indican con triángulos vacíos. 39

Figura 3.1. Esquema de ajuste del modelo trilineal utilizado para determinar los parámetros de la dinámica de aparición de macollos (a, intercepción; b, tasa de aparición de macollos lentos; c tiempo en que cambia la tasa de aparición de macollos; d tasa de aparición de macollos rápida; e, tiempo en el que se alcanza el máximo el número de macollos). 47

Figura 3.2. Dinámica de la temperatura mínima control diaria (Tmin Control) y de la temperatura mínima bajo incremento de temperatura nocturna (Tmin >Tn) durante la fase de macollaje para: (a) N- 2015, (b) N- 2016, (c) N + 2015 y (d) N + 2016. Se indica la fecha promedio de DC31 en tratamientos calentados (triángulos cerrados) y no calentados (triángulos abiertos). Las barras verticales indican el error estándar de la media. El área gris indica las diferencias entre Tmin Control y Tmin >Tn. 48

Figura 3.3. Duración de las fases fenológicas para cada combinación de nivel de nitrógeno y régimen de temperatura nocturna (C: control sin calentar, >Tn: mayor temperatura nocturna) para 2015 y 2016. La duración se expresa desde la emergencia hasta el inicio del macollaje (DC11 - DC21); desde el inicio del macollaje hasta primer nudo visible (DC21 - DC31); desde primer nudo visible hasta antesis (DC31 - DC65); y desde antesis hasta madurez fisiológica (DC65 - DC87). Cada barra representa el promedio de tres repeticiones y los segmentos horizontales representan el error estándar de la media. Los valores con letras diferentes son significativamente diferentes ($P < 0,05$). Las líneas verticales punteadas indican el momento de inicio y termino de los tratamientos de temperatura nocturna. 50

Figura 3.4. Número de espigas por m^2 vs. número de tallos por m^2 en DC33. La línea punteada representa la relación 1:1. Los círculos y los cuadrados representan los niveles

de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Los símbolos vacíos y llenos representan los tratamientos control (C) y de mayores temperaturas nocturnas (>Tn), respectivamente. Cada punto corresponde a una repetición de la combinación de los factores Año, Nitrógeno y Temperatura nocturna. 52

Figura 3.5. Relación entre: (a) el rendimiento y el número de granos por unidad de área; (b) el número de granos y el número de espigas por unidad de área y (c) el número de granos y el número de granos por espiga. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Los símbolos abiertos y cerrados representan parcelas control y >Tn, respectivamente. Cada punto corresponde a una repetición de la combinación de los factores Año, Nitrógeno y Temperatura nocturna. Se incluyen las ecuaciones de regresión y las probabilidades (** $P < 0,01$). 56

Figura 4.1. Dinámica de la temperatura mínima control diaria (Tmin Control) y de la temperatura mínima bajo incremento de Tn (Tmin >Tn) durante el período crítico para las temporadas de cultivo 2015, 2016 y 2017. La fecha promedio de antesis (DC65) bajo mayores Tn (triángulo de cerrado) y sin calentar (triángulo vacío). 66

Figura 4.2. (a) Biomasa producida durante el período crítico normalizado, (b) Radiación interceptada durante el período crítico (RFA int PC) normalizado y (c) eficiencia en el uso de la radiación (EUR) normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente) y el coeficiente de regresión y la probabilidad (*$P < 0,05$; **$P < 0,01$). 71

Figura 4.3. (a) Peso seco de las espigas por unidad de área (PSEa) normalizado, (b) Peso seco individual de las espigas (PSE) normalizado y (c) eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis) normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente) y el coeficiente de regresión y la probabilidad (*$P < 0,05$; **$P < 0,01$). 72

Figura 4.4. (a) Rendimiento normalizado, (b) número de granos por unidad de área normalizado, (c) y peso de grano normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente), el coeficiente de regresión y la probabilidad (* $P < 0,05$). 76

Figura 4.5. (a) Número de espigas por unidad de área normalizado y (b) Número de granos por de espiga normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los

segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente) y el coeficiente de regresión y la probabilidad (** *P* < 0,01). 77

Figura 4.6. (a) Cambio relativo en el número de granos por m^2 (círculos llenos), cambio relativo en el número de espigas por unidad de área (cuadrados abiertos) y número de granos por espiga (triángulos llenos) de parcelas bajo incremento en las Tn con respecto a las parcelas control en respuesta a la densidad de plantas, (b) cambio relativo en el número de espigas por unidad de área de parcelas bajo incremento en las Tn en función del número de macollos por unidad de área diez días después de la antesis y (c) cambio relativo en el número de granos por espiga de parcelas bajo incremento en las Tn en función del número de granos por espiga. Cada punto corresponde al valor de cada repetición. Se incluyen el coeficiente de regresión y la probabilidad (**P* < 0,05; ***P* < 0,01). 80

Figura 5.1. (a) Rendimiento, (b) número de grano por unidad de área y (c) peso de grano en 2013, 2016 y 2017. Las barras vacías representan el control (C), las barras grises representan el tratamiento de incremento de Tn durante el período crítico (PC) y las barras negras representan el tratamiento de incremento de Tn durante el llenado del grano (LLG). Cada barra representa el promedio de tres repeticiones y el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos según la prueba de Tukey (*P* < 0,05). 92

Figura 5.2. Relación entre el porcentaje relativo de gluten húmedo y el porcentaje relativo de proteína en grano. Los círculos vacíos representan el control (C), los círculos grises representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el período crítico (PC) y los círculos negros representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el llenado del grano (LLG). Se incluyen la ecuación de regresión y la probabilidad (** *P* < 0,01). Los valores relativos de cada rasgo se calcularon en comparación con la media anual. 94

Figura 5.3. Relación entre: (a) Alv*W* relativo; (b) Alv*L* relativo; (c) Alv*P* relativo y el contenido relativo de gluten húmedo. Los círculos vacíos representan el control (C), los círculos grises representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el período crítico (PC) y los círculos negros representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el llenado del grano (LLG). Se incluyen la ecuación de regresión y la probabilidad (** *P* < 0,01). Los valores relativos de cada rasgo se calcularon en comparación con la media anual. 95

Figura 5.4. Relación entre: (a) Alv*W* relativo y Alv*L* relativo y (b) Alv*W* relativo y Alv*P* relativo. Los círculos vacíos representan el control (C), los círculos grises representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el período crítico (PC) y los círculos negros representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el llenado del grano (LLG). Se incluyen la ecuación de regresión y la probabilidad (** *P* < 0,01). Los valores relativos de cada rasgo se calcularon en comparación con la media anual. 96

Figura 6.1. Diagrama conceptual de la generación de la biomasa y el número de granos durante el período crítico, indicando las principales variables (rectángulos) y procesos (pentágonos) involucrados, destacando en gris los principales procesos afectados por el incremento de la temperatura nocturna. Esquema del cultivo adaptado de Slafer y Rawson (1994). Abajo a la derecha se muestra la respuesta de cultivos de trigo a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto es el promedio de tres repeticiones correspondientes a los experimentos de 2015 y 2016, los segmentos

horizontales y verticales indican el error estándar. Los puntos rojos en la figura de respuesta del rendimiento corresponden a García et al. (2015). 106

Figura 6.2. Respuesta de cultivos de trigo a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico y llenado de granos. Diagrama conceptual del impacto del incremento en las temperaturas nocturnas sobre el rendimiento, el número de granos, peso de granos y la calidad comercial e industrial de trigo. Esquema del cultivo adaptado de Slafer y Rawson (1994). 110

Abreviaturas

A: disponibilidad de agua
Alv*L* (mm): extensibilidad de la masa
Alv*P* (mm): tenacidad de la masa
Alv*W* (10^{-4} J): fuerza panadera de la masa
C: control
DC: código decimal, escala fenológica propuesta por Zadoks et al. (1974)
DC11: emergencia
DC21: inicio de macollaje
DC24: cuatro macollos en el tallo principal
DC31: primer nudo visible
DC33: tercer nudo detectable (considerado como el inicio del período crítico de trigo)
DC65: antesis
DC65+10: 10 días post antesis (considerado como el fin del período crítico de trigo)
DC87: madurez fisiológica
DLL (días): duración del llenado
DMlenta (días): duración de la fase de macollaje lenta
DMrápida (días): duración de la fase de macollaje rápida
DP (plantas m^{-2}): densidad de plantas
DPC (días): duración del período crítico
DTM (días): duración total de la fase de macollaje
EF (granos g^{-1}): eficiencia de fructificación
eint mediodía: eficiencia de intercepción de la radiación al mediodía
eint: eficiencia de intercepción de la radiación
EUR (g MJ^{-1}): eficiencia de uso de la radiación
Exp.: experimento
FAUBA: Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires
FN (seg): falling number
FS: fecha de siembra
gl: grados de libertad
Gluten hum (%): porcentaje de gluten húmedo
IAF: índice de área foliar
IC: índice de cosecha
INASE: Instituto Nacional de Semillas
IPCC: Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático
IRAM: Instituto Argentino de Normalización y Certificación
LLG: llenado de granos
MNM (macollos $planta^{-1}$): máximo número de macollos
N: disponibilidad de nitrógeno
N-: baja disponibilidad de nitrógeno
N+: alta disponibilidad de nitrógeno
NE (espigas m^{-2}): número de espigas por unidad de área
NG (granos m^{-2}): número de granos por unidad de área
NGE (granos $espiga^{-1}$): número de granos por espiga
ns: no significativo
P/L: equilibrio de la masa
PBE: partición de biomasa a espigas
PC: período crítico
PG (mg): peso promedio de granos
PH (kg hl^{-1}): peso hectolítrico

Precip. (mm): precipitaciones
Precip. Acum. (mm): precipitaciones acumuladas
Precip. Acum. 1990-2019 (mm): precipitaciones acumuladas promedio para el período 1990-2019
PrG (%): porcentaje de proteína del grano
PSE (g espiga^{-1}): peso seco por espiga
PSEa (g m^{-2}): peso de espigas por unidad de área
R (g m^{-2}): rendimiento
RFA (MJ m^{-2} d^{-1}): radiación fotosintéticamente activa (de cada período de crecimiento definido)
RFA interceptada (MJ m^{-2}): radiación fotosintéticamente activa interceptada (de cada período de crecimiento definido)
TCC (g día^{-1}): tasa de crecimiento del cultivo
TLL (g día^{-1}): tasa de llenado
Tmáx (°C): temperatura máxima
TmáxLLG (°C): temperatura máxima media durante el llenado de granos
TmáxPC (°C): temperatura máxima media durante el período crítico
Tmedia (°C): temperatura media
TmediaLLG (°C): temperatura media durante el llenado de granos
TmediaPC: temperatura media durante el período crítico
Tmín (°C): temperatura mínima
Tmin Control (°C): temperatura mínima control diaria
Tmin >Tn (°C): temperatura mínima bajo incremento de temperatura nocturna TmínLLG (°C): temperatura mínima media durante el llenado de granos
TmínPC (°C): temperatura mínima media durante el período crítico
TMlenta (macollos planta^{-1} día^{-1}): tasa de macollaje lenta
TMrápida (macollos planta^{-1} día^{-1}): tasa de macollaje rápida
Tn: temperatura nocturna
>Tn: mayor temperatura nocturna
TP: tallo principal
VA: valor del atributo en una determinada unidad experimental (i.e. parcela)
*VA*r.C: valor del atributo en una determinada unidad experimental relativo al promedio del cultivo en todos los ambientes
$VA_{\bar{x}.C}$: valor del atributo promedio para el cultivo en todos los ambientes (i.e., combinación de año y régimen de temperatura nocturna)

Resumen

Estrategias de adaptación a incrementos en la temperatura nocturna: bases funcionales para el manejo de trigo (*Triticum aestivum* L.).

La Región Pampeana experimenta un incremento asimétrico de las temperaturas que expone al trigo a mayores temperaturas nocturnas durante las distintas etapas del ciclo del cultivo. Estudios anteriores han evaluado el impacto del aumento de las temperaturas nocturnas, pero solo en condiciones de crecimiento potenciales y en algunas etapas particulares del ciclo ontogénico. Teniendo como objetivo generar información útil para diseñar estrategias de manejo y mejora que permitan adaptar este cultivo a escenarios más cálidos, en esta tesis se estudió la respuesta del rendimiento de trigo a mayores temperaturas nocturnas bajo condiciones contrastantes de recursos poniendo énfasis en posibles estrategias de adaptación. Además, se evaluó el impacto de las noches más cálidas sobre la calidad comercial e industrial de trigo bajo condiciones potenciales de crecimiento. Para ello, se realizaron experimentos a campo y se utilizaron estructuras de calentamiento nocturno diseñadas para tal fin. Los resultados obtenidos destacan que la disponibilidad de recursos (i.e., nitrógeno) modula la respuesta de trigo, en términos de rendimiento, ante incrementos en la temperatura nocturna. Además, los resultados resaltan la importancia del "período crítico" para la definición del número de granos, como la etapa más sensible a incrementos en las temperaturas nocturnas, tanto en rendimiento como en calidad. Noches más cálidas durante el macollaje aceleraron el desarrollo del cultivo acortando la duración de esta etapa, sin afectar la dinámica de macollaje y el rendimiento. Mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico redujeron la producción de biomasa como consecuencia de una menor captura de radiación solar y una reducción en la eficiencia en el uso de la radiación solo en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno, impactando negativamente sobre el número de granos. Así, el rendimiento se redujo ca. 7% por °C de calentamiento nocturno, exclusivamente en altos niveles de N. Sin embargo, la penalización en rendimiento asociada a mayores temperaturas nocturnas solo fue significativo en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno. En el mismo sentido, noches más cálidas acortaron la duración del llenado de granos reduciendo el peso final. A diferencia de lo ocurrido con los componentes numéricos del rendimiento, incrementos en las temperaturas nocturnas durante el período crítico y el llenado de granos produjeron mejoras en la calidad de trigo a través de aumentos en el porcentaje de gluten. Ante este escenario, el adelanto en la fecha de siembra, siempre que las mayores temperaturas nocturnas estén acompañadas por un adelanto de la fecha de última helada; y la utilización de cultivares de ciclo más largo sembrados tempranamente, surgen como posibles estrategias de adaptación.

Palabras clave: Cambio climático, temperaturas nocturnas, rendimiento, calidad, estrategias de adaptación, *Triticum aestivum* L.

Abstract

Adaptation strategies to night temperature increases: functional bases for wheat (*Triticum aestivum* L.) management.

The Pampas experiences an asymmetric temperature increase that exposes wheat to higher night temperatures during the different stages of the crop cycle. Previous studies have evaluated the impact of night temperature increase, but only under potential growth conditions and at some stages of the ontogenetic cycle. To generate useful information to design management and improvement strategies that allow adapting this crop to warmer scenarios, in this thesis the response of wheat yield to higher night temperatures under contrasting resource conditions was studied, emphasizing possible adaptation strategies. Also, the impact of warmer nights on wheat milling and breadmaking quality was evaluated under potential growing conditions. For this, field experiments were carried out and night heating structures designed for this purpose were used. The results obtained highlight that resource availability of (i.e., nitrogen) modulates the response of wheat, in terms of yield, to night temperature increase. In addition, the results highlight the importance of the "critical period" for grain number definition, as the most sensitive stage to increases in night temperatures, both in yield and quality. Warmer nights during tillering accelerated crop development, shortening the duration of this stage, without affecting tillering dynamics and yield. Higher night temperatures during the critical period reduced biomass production because of a lower capture of radiation and a reduction in the radiation use efficiency only in conditions of high nitrogen availability, negatively impacting the number of grains. Thus, the yield dropped ca. 7% per °C overnight heating, exclusively at high N levels. However, yield penalty associated with higher night temperatures was only significant under high nitrogen availability conditions. Similar, warmer nights shortened grain filling duration, reducing the final grain weight. Unlike what happened with yield numerical components, night temperature increases during the critical period and grain filling produced improvements in wheat quality through increases in the percentage of gluten. Given this scenario, the advance in the sowing date, provided that the higher night temperatures are accompanied by an advance in last frost date; and the use of cultivars with a longer cycle sown early, emerge as possible adaptation strategies.

Keywords: Climate change, night temperature increase, yield, quality, adaptation strategies, *Triticum aestivum* L.

1.1 Futuro escenario climático y relevancia del cultivo de trigo.

El clima mundial experimenta un cambio consistente e inevitable, el cual influye directamente sobre la producción de alimentos, fibras y biocombustibles (Asseng et al., 2009). El Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (IPCC), define "cambio climático" como aquellas modificaciones en el estado del clima respecto de su valor medio y/o en la variabilidad de sus propiedades, las cuales persisten durante un período prolongado (generalmente cifrado en decenios o en períodos de tiempo más largos) (IPCC, 2021). Dentro de las modificaciones proyectadas para el siglo XXI, el aumento en la temperatura media, tanto de la superficie terrestre como del océano, es uno de los fenómenos con mayor probabilidad de ocurrencia (IPCC, 2021). Hacia fines de este siglo y teniendo en cuenta los escenarios más contrastantes, la temperatura media global se incrementará entre 1,4 °C (1,0 - 1,8) y 4,4 °C (3,3 – 5,7) con relación al período 1850-1900 (IPCC, 2021). En lo que respecta a Sudamérica, las proyecciones de incremento térmico son similares a las encontradas a nivel global (G. Magrin et al., 2007). La Región Pampeana, unas de las zonas de producción de cultivos extensivos más importantes del mundo (Hall et al., 1992), no es ajena a estas tendencias. En este sentido, se estiman aumentos en la temperatura media de entre 1,8 y 4,5 °C hacia 2080 (G. Magrin et al., 2007) junto con una mayor probabilidad de ocurrencia de temperaturas extremas.

Teniendo en cuenta la serie climática de 1961-2014, el rango de temperatura media durante los meses de primavera (septiembre, octubre, noviembre) en la región abarca un rango de 13,4 ºC a 18,4 ºC, en sentido Sur-Norte (García et al., 2018). En este sentido, el rango de temperaturas máximas promedio durante estos meses es de 19,3 ºC - 24,8 ºC, en tanto que la temperatura mínima media durante estos meses varía de 6,8 ºC a 12,4 ºC en sentido Sur-Norte de la región (García et al., 2018). Un aspecto importante del cambio climático es el comportamiento diferencial en las tendencias de las temperaturas diurnas y nocturnas (Vose et al., 2005). Diversos análisis retrospectivos a escala mundial muestran mayores aumentos en las temperaturas mínimas diarias ($T_{mín}$) en relación con las temperaturas máximas diarias ($T_{máx}$) (Donat y Alexander, 2012; Easterling et al., 1997; Vose et al., 2005). Además, diferentes modelos proyectan que esta tendencia continuará durante el siglo XXI debido principalmente a una menor pérdida de calor durante las noches producto del aumento en la nubosidad (Dai et al., 2001; D. B. Lobell et al., 2007; Sillmann et al., 2013). Del mismo modo, en la Región Pampeana se observa una reducción de la amplitud térmica diaria sumado a un leve incremento de la temperatura media producto del aumento en las $T_{mín}$ (Fernández-Long et al., 2013; G. O. Magrin et al., 2005; Rivelli et al., 2021; Rusticucci y Barrucand, 2004), especialmente durante los meses de primavera (García et al., 2018). En este sentido, García et al. (2018) observaron que para el período 1961-2014, la temperatura mínima promedio de septiembre a noviembre se incrementó ca. 2% por década (0,24 ºC década^{-1}), mientras que la temperatura máxima promedio durante esos meses aumentó ca. 1% por década (0,20 ºC década^{-1}). Esta situación tan particular expone principalmente a los cultivos de invierno (e.g., trigo, cebada, avena, etc.) a ambientes con mayores temperaturas medias producto de un incremento en las temperaturas nocturnas (Tn), sobre todo durante las etapas críticas para la definición del rendimiento y la calidad.

El trigo pan (*Triticum aestivum* L.) es el principal cultivo invernal de Argentina, tanto por su producción en volumen como en superficie cultivada (Bolsa de Cereales, 2020). El área implantada con trigo, si bien ha sufrido fluctuaciones en las últimas campañas, abarca ca. 5,3 millones de hectáreas (promedio de las últimas 5 campañas), alcanzando los 6,2 millones de hectáreas para la campaña 2018-2019 (Bolsa de Cereales, 2020). La importancia de este cereal radica no solo en su nivel de producción, sino que también cumple un rol indispensable en la sostenibilidad de los sistemas extensivos de la

Región Pampeana (Andrade et al., 2015). Su incorporación en la rotación agrícola implica numerosos beneficios, como por ejemplo, control de la erosión de los suelos debido a una mayor cobertura de rastrojos (Mannering y Meyer, 1963; Schillinger y Papendick, 1997), beneficios en el balance de carbono del suelo asociados al aporte de sus residuos (Studdert y Echeverría, 2000), mejoras en la estructura y reducción de los procesos de densificación de los suelos por efecto de sus sistemas radicales y control de malezas problemáticas para los cultivos de verano (Crutchfield et al., 1986). Por estos motivos, resulta relevante evaluar el impacto del incremento de las Tn sobre la determinación del rendimiento y la calidad comercial e industrial de trigo, generando información que permita identificar estrategias de adaptación a posibles escenarios de cambio climático.

1.2 Fisiología del cultivo de trigo: Generación del rendimiento y la calidad comercial e industrial del grano de trigo.

El rendimiento de los cultivos está determinado por la combinación de procesos de desarrollo y crecimiento que ocurren a lo largo de su ciclo (L. T. Evans, 1993). Esta aproximación puede ser resumida mediante la ecuación 1.1, donde el rendimiento (R) es el producto de la duración del ciclo del cultivo (d), la eficiencia con que la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) es interceptada ($eint$), convertida en biomasa (EUR) y particionada hacia los órganos cosechables (IC) (Monteith y Moss, 1977; Sinclair, 1993).

$$R = d * RFA * eint * EUR * IC \qquad \text{ecuación 1.1}$$

Desde otro punto de vista, el rendimiento (R) puede ser analizado a través de sus componentes numéricos: (i) número de granos por unidad de área (NG) y (ii) peso de grano (PG) (ecuación 1.2) (Slafer et al., 2014). Asimismo, en el caso de trigo el NG está compuesto por: el número de espigas por unidad de área (NE) y (ii) el número de granos por espiga (NGE). Numerosos trabajos muestran que el NG es el componente que mejor explica los cambios en rendimiento (R. Fischer, 1985; Peltonen-Sainio et al., 2007; Slafer et al., 2014). Sin embargo, una vez establecido el NG, buena parte de la variabilidad encontrada en el rendimiento es asociada a cambios en el PG (Borrás et al., 2004a).

$$R = NG * PG \qquad \text{ecuación 1.2}$$

Si bien el ambiente influye sobre todo el ciclo del cultivo, la respuesta del cultivo a las variaciones ambientales no es la misma a lo largo de todo el ciclo ontogénico. Las condiciones ambientales predominantes en las etapas alrededor de floración son críticas para la generación del rendimiento, ya que en este período queda establecido el NG (R. Fischer, 1985) y el PG potencial (Calderini et al., 1999). Por este motivo, aunque la generación del NG se extiende desde la emergencia hasta poco después de la floración (Slafer y Rawson, 1994b), existe un período crítico para su determinación debido a que situaciones que reducen la tasa de crecimiento (e.g., baja radiación, déficit hídrico, deficiencias nutricionales) experimentadas por el cultivo durante esta etapa provocan pérdidas que no pueden ser compensadas una vez superadas estas situaciones. Este período va desde inicio del crecimiento activo de la espiga hasta el cuaje de los granos (R. Fischer, 1985) y comprende procesos vinculados con el sostenimiento de estructuras reproductivas como el NE (Alzueta et al., 2012; Davidson y Chevalier, 1990) y el NGE (Kirby, 1988; D. Miralles et al., 2000).

Según lo detallado anteriormente, el número de granos (NG) puede ser analizado desde el punto de vista de la disponibilidad, partición y utilización de recursos durante

esta etapa (ecuación 1.3) (R. A. Fischer, 2008). Esta aproximación integra atributos relacionados con el desarrollo, como la duración del período crítico (DPC), y el crecimiento, como la tasa de crecimiento del cultivo (TCC). A su vez, tiene en cuenta la partición de la biomasa a la espiga (PBE), y la eficiencia de fructificación (EF, i.e., número de granos fijados por unidad de peso seco de espiga a antesis). Este último atributo integra la partición de la biomasa dentro de la espiga, la generación y muerte de flores y el cuaje de los granos (González et al., 2011).

$$NG = DPC * RFA * eint * EUR * PBE * EF \qquad \text{ecuación 1.3}$$

Del mismo modo, el PG puede ser analizado mediante la disponibilidad y utilización de recursos disponibles durante la etapa previa a floración hasta la madurez fisiológica. En este sentido, el PG se encuentra determinado por el peso de grano potencial (uno de los determinantes del tamaño del destino) y la disponibilidad de recursos durante el llenado de grano (tamaño de la fuente) (R. A. Fischer, 1983). Este puede ser modelizado a través de atributos relacionados con el desarrollo (i.e., duración del llenado de grano (DLL) y el crecimiento (i.e., la tasa de llenado de grano (TLL) (ecuación 1.4) (Egli, 1981, 2006). Generalmente, en trigo el peso de los granos no se encuentra limitado por el tamaño de la fuente durante el llenado de granos (Borrás et al., 2004a). Sin embargo, algunas situaciones adversas (e.g., enfermedades foliares) pueden limitar la disponibilidad de recursos, provocando cambios en la relación fuente:destino que pueden impactar negativamente en el PG (Bingham et al., 2009; Serrago y Miralles, 2014).

$$PG = TLL * DLL \qquad \text{ecuación 1.4}$$

Si bien los mayores esfuerzos del mejoramiento y el manejo de los cultivos se destinaron a incrementar el rendimiento, un aspecto muy importante para tener en cuenta es la calidad de los granos. En este sentido, los criterios para definir la calidad dependen del uso final del grano cosechado y no están determinados por la presencia de un componente en particular sino por la interacción entre los distintos componentes (Gooding y Davies, 1997). Los principales componentes del grano de trigo son los hidratos de carbono (70-80 %) y las proteínas (8-18 %) (Gooding y Davies, 1997; Stone y Savin, 1999). Dentro de los hidratos de carbono, el almidón es el principal componente y se encuentra agrupado en gránulos los cuales se clasifican según su tamaño en: (i) tipo A, de mayor tamaño, (ii) tipo B, tamaño intermedio y (iii) tipo C, de menor tamaño (Bechtel et al., 1990). Dentro de las proteínas, las prolaminas o proteínas de reserva (gliadinas + gluteninas) componen alrededor del 70-80% de las proteínas almacenadas en el grano de trigo y cumplen un rol fundamental en la determinación de la calidad del gluten (Wieser, 2007), y por ende, de la calidad comercial e industrial de los granos (Nuttall et al., 2017; Schofield, 1994; Stone y Savin, 1999). Un aspecto importante a tener en cuenta es que las distintas proteínas de reserva comienzan a acumularse en distintos momentos durante el llenado de los granos (Stone y Nicolas, 1996). En este sentido, las gliadinas son las primeras en depositarse durante el llenado de granos (alrededor de 5 a 10 días desde floración). Por su parte, las gluteninas comienzan a almacenarse en el grano alrededor de 20 días post-floración (Stone y Nicolas, 1996). Las gliadinas son las encargadas de conferir extensibilidad a la masa, mientras que las gluteninas son las responsables de conferir la tenacidad. Es necesario un adecuado balance entre ambos componentes de proteínas para que la masa tenga las propiedades óptimas para la panificación (Stone y Savin, 1999). Si la relación gliadinas:gluteninas es baja, la masa es excesivamente fuerte y poco extensible dando como resultado una masa que requiere

mucha energía para mezclar y la baja elasticidad produce un bajo volumen de pan. Por otro lado, una alta relación gliadinas:gluteninas produce una masa débil que no es capaz de mantener separadas las burbujas de gas formando grandes agujeros en la miga (Stone y Savin, 1999).

1.3 Impacto de la disponibilidad de recursos sobre las variables fisiológicas determinantes del rendimiento y la calidad comercial e industrial del grano de trigo.

El rendimiento potencial de un cultivo está determinado, principalmente, por las condiciones fototermales del ambiente, las características propias del genotipo y la interacción del genotipo con las condiciones ambientales (van Ittersum y Rabbinge, 1997) (Figura 1.1). En el caso de trigo, numerosos estudios muestran que existe una relación estrecha entre el NG (y por consiguiente del rendimiento potencial) y las condiciones fototermales predominantes durante el PC del cultivo (Abbate et al., 1995; R. Fischer, 1985; G. O. Magrin et al., 1993; Savin y Slafer, 1991). Sin embargo, en la mayor parte de las áreas de producción, el rendimiento potencial pocas veces es alcanzado debido a que al menos durante una parte del ciclo la TCC se encuentra limitada por la disponibilidad de recursos (i.e., agua y nitrógeno) (Figura 1.1) (van Ittersum y Rabbinge, 1997). En este sentido, la disponibilidad de recursos afecta la producción de biomasa y el rendimiento en trigo a través de modificaciones tanto en el tamaño como en la actividad de la fuente y el destino de los fotoasimilados.

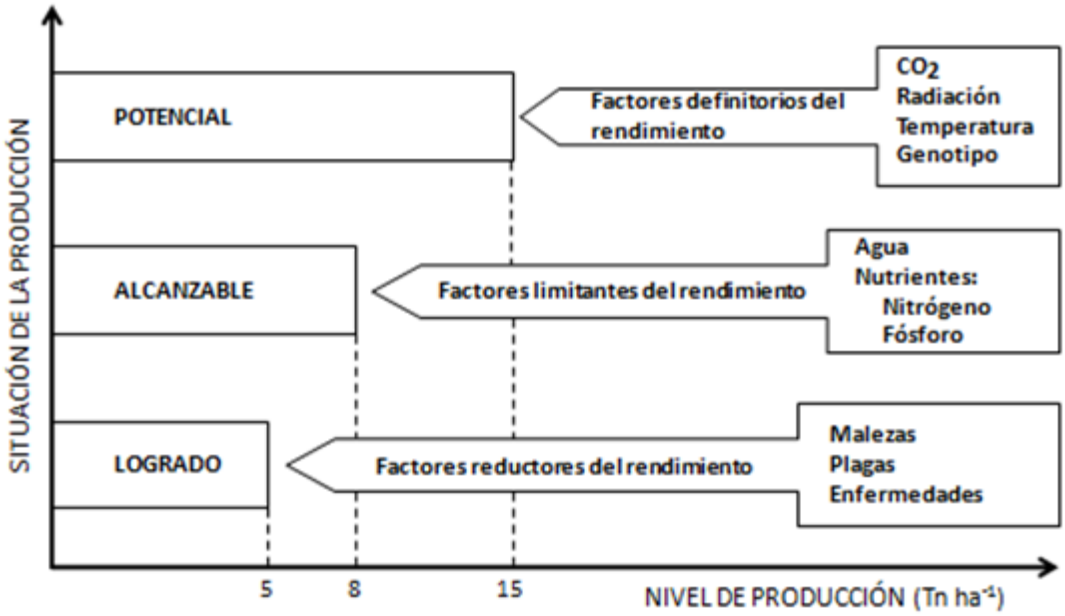

Figura 1.1. Relación entre el rendimiento potencial, alcanzable y logrado y los factores definitorios, limitantes y reductores del crecimiento. Adaptado de van Ittersum y Rabbinge (1997).

La disponibilidad de agua y nitrógeno modifican el tamaño y la actividad de la fuente (i.e., área foliar) del cultivo de trigo a través de dos procesos: (i) la intercepción de la radiación y (ii) la eficiencia en el uso de la radiación interceptada (Abbate et al., 1995; R. A. Fischer, 1993; Robertson y Giunta, 1994; Whitfield y Smith, 1989). En el caso de la intercepción de la radiación, la misma se encuentra determinada por la dinámica del índice de área foliar (IAF) durante el ciclo del cultivo a través de los procesos de expansión y senescencia foliar. El IAF de un cultivo puede definirse a través de sus componentes: (i) número de hojas por vástago, (ii) número de vástagos por planta y (iii) el área foliar por hoja. En este sentido, el número de hojas por vástago está regulado por

el genotipo y los factores que modifican el desarrollo del cultivo (Slafer et al., 1994). En cambio, el principal efecto de la disponibilidad de recursos sobre el IAF en cereales, se da a través del número de vástagos por planta mediante su efecto sobre la generación y supervivencia de los macollos (Alzueta et al., 2012; R. A. Fischer, 1993; Robertson y Giunta, 1994). A su vez, la disponibilidad de recursos regula la senescencia foliar. Generalmente, la senescencia foliar comienza durante la etapa de post-floración y este proceso es acelerado en situaciones de baja disponibilidad de recursos (i.e., agua y nitrógeno) (Dreccer et al., 2000; Robertson y Giunta, 1994; Shah y Paulsen, 2003; Whitfield y Smith, 1989). Del mismo modo, incrementos en la temperatura pueden provocar una senescencia anticipada del canopeo (Farooq et al., 2011; Talukder et al., 2014), lo cual podría magnificarse ante situaciones de escasa disponibilidad de recursos.

En términos generales, existe una relación positiva entre la EUR y la disponibilidad de nitrógeno (Dreccer et al., 2000; R. A. Fischer, 1993; Sinclair y Horie, 1989). Uno de los principales impactos de la disponibilidad de nitrógeno sobre la EUR se relaciona con su efecto sobre la fotosíntesis. La mayor parte del nitrógeno foliar se encuentra en las proteínas que cumplen funciones asociadas a la fotosíntesis (J. R. Evans, 1989). A su vez, la disponibilidad hídrica tiene un impacto positivo sobre la EUR (Robertson y Giunta, 1994; Whitfield y Smith, 1989), principalmente debido a una mayor tasa de intercambio gaseoso producto de una mayor conductividad estomática (Shah y Paulsen, 2003). En términos relativos, el impacto de la deficiencia de nitrógeno sobre la EUR es menor que sobre la intercepción de la radiación. Este hecho se debe a que trigo tiende a mantener la concentración de nitrógeno foliar a expensas de una reducción del IAF (Lemaire et al., 2008). Existe una diferencia en los valores umbrales de concentración de nitrógeno foliar a partir de los cuales se ve restringida la expansión foliar y la EUR. En este sentido, el valor umbral es mayor para la expansión foliar que para la EUR y, por lo tanto, en situaciones de deficiencia de nitrógeno primero se ve afectada la expansión foliar y luego la EUR (Meinke et al., 1997). Del mismo modo, la intercepción de la radiación es más sensible a la escasez de agua en el suelo que la EUR (Muchow, 1989; Robertson y Giunta, 1994). Esto se debe a que el valor umbral en el cual se ve restringida la expansión foliar es mayor al valor a partir del cual la fotosíntesis comienza a verse afectada (V. O. Sadras y Milroy, 1996).

Como fue mencionado anteriormente, el rendimiento del cultivo de trigo se asocia estrechamente al NG, el cual depende de la tasa de crecimiento del cultivo durante la etapa de crecimiento activo de la espiga (R. Fischer, 1985). Deficiencias de recursos (i.e., agua y nitrógeno) durante esta etapa pueden afectar el NG (Cossani et al., 2009; Estrada-Campuzano et al., 2012; R. A. Fischer, 1993; Robertson y Giunta, 1994) a través de su impacto en la TCC, mediante los efectos que este nutriente tiene sobre la intercepción de la radiación y la eficiencia en el uso de la radiación. En cuanto a los componentes del NG, la disponibilidad de recursos puede afectar el NE a través de su impacto en la supervivencia de los macollos (Alzueta et al., 2012; R. A. Fischer, 1993). Así, deficiencias de nitrógeno durante la etapa alrededor de floración producen caídas en la TCC lo cual restringe el aporte de fotoasimilados hacia los primordios de espigas afectando su supervivencia (Demotes-Mainard y Jeuffroy, 2004). A su vez, la disponibilidad de recursos puede modificar el NG a través del NGE, vía su efecto sobre el número de flores fértiles (Abbate et al., 1995; Estrada-Campuzano et al., 2012). En cuanto al PG, diversos estudios muestran que deficiencias en la disponibilidad de agua disminuyen el tamaño del grano mediante una reducción en la duración sin verse modificada la tasa de llenado del grano (Altenbach et al., 2003; Kobata et al., 1992). Por otro lado, la disponibilidad de nitrógeno durante la etapa de llenado de grano tiene un impacto menor sobre la dinámica de crecimiento del grano (Altenbach et al., 2003).

Las proteínas son el componente más importante en la determinación de la calidad del grano de trigo (Gooding y Davies, 1997; Nuttall et al., 2017; Stone y Savin, 1999). Además de la temperatura, la disponibilidad de nitrógeno y el contenido hídrico del suelo son dos de los factores ambientales más importantes que afectan el contenido de proteína del grano y por ende la calidad comercial e industrial (Altenbach et al., 2003; Daniel y Triboí, 2002; Dupont et al., 2006; Gooding et al., 2003; Jenner et al., 1991; Zahedi et al., 2004). El impacto de la disponibilidad de nitrógeno sobre el contenido de proteínas depende de la condición nutricional de la planta ya que en casos de una fuerte deficiencia, aumentos de la disponibilidad de nitrógeno producen fuertes incrementos en el rendimiento acompañados de caídas en el porcentaje de proteínas debido a un efecto de dilución (Stone y Savin, 1999). En el otro extremo, situaciones con alta disponibilidad de nitrógeno tienen poca respuesta en el rendimiento a la aplicación de este nutriente, pero el contenido de nitrógeno del grano aumenta en una proporción mayor al incremento del rendimiento, promoviendo un mayor porcentaje de proteína en el grano (Stone y Savin, 1999). Dupont et al. (2006) encontraron respuestas de un 88% de aumento en el contenido de proteína del grano y un incremento del 102% del porcentaje de proteína de la harina producto de la fertilización nitrogenada (ca. 180 kg N ha^{-1}). Por otra parte, la disponibilidad de nitrógeno no solo afecta el contenido de proteína del grano sino también la composición de las proteínas (Pechanek et al., 1997). Por ejemplo, Pechanek et al. (1997) observaron incrementos de un 32% y 28%, en promedio, en el porcentaje de gliadinas y gluteninas, respectivamente; ante aumentos en la oferta de nitrógeno. A su vez, algunos parámetros de calidad industrial como el porcentaje de gluten también son modificados por la disponibilidad de nitrógeno. Pechanek et al. (1997) encontraron respuestas de entre 11% y 117% de aumento en el contenido de gluten ante aumentos en la disponibilidad de nitrógeno.

Por su parte, el déficit hídrico durante el llenado del grano tiende a aumentar la concentración de proteína del grano debido a que la acumulación de almidón se reduce en una proporción mayor que la acumulación de proteína (Altenbach et al., 2003; Jenner et al., 1991). Por otro lado, la composición proteica del grano también es afectada por la disponibilidad de agua (Zhao et al., 2009). Estos autores observaron aumentos en la concentración de gluteninas ante caídas en el contenido hídrico del suelo durante el llenado de granos, pasando de valores de un 3,6% para la situación control a valores de un 4,5% para las situaciones de baja disponibilidad hídrica. Por su parte, el porcentaje de gliadinas también aumenta ante caídas en la disponibilidad de agua, en línea con los observado por Zhao et al. (2009), quienes encontraron aumentos del ca. 31% debido al menor contenido de humedad del suelo.

1.4 Incremento de la temperatura nocturna y su interacción con la disponibilidad de recursos sobre el rendimiento y la calidad comercial e industrial del grano de trigo.

En términos generales, aumentos en la temperatura media debido a mayores Tn producen caídas de rendimiento de entre 2% y 9% por cada °C de incremento en la temperatura mínima (García et al., 2015, 2016, 2018; D. Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007). Sin embargo, hasta el momento, todos los estudios realizados, tanto a través de modelos de simulación (García et al., 2018; D. Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007) como mediante ensayos a campo (García et al., 2015, 2016) fueron llevados a cabo bajo condiciones potenciales de crecimiento. Por estos motivos, surge la necesidad de evaluar si el impacto del aumento en las Tn sobre el rendimiento y sus diferentes componentes (i.e., fisiológicos, numéricos) se puede extrapolar universalmente o si la respuesta del trigo a este cambio en las condiciones del ambiente se encuentra sujeta a la disponibilidad de recursos (i.e., agua y nitrógeno).

Los incrementos en las Tn implican aumentos en la temperatura media dentro del rango de temperaturas consideradas como “moderadamente altas” (i.e., temperatura media entre 15 ºC y 25 °C con temperaturas máximas de hasta ca. 32 °C, Stone, 2001; Wardlaw and Wrigley, 1994). En este sentido, es muy poco probable que la temperatura media explorada por los cultivos en la Región Pampeana supere los 25 ºC, especialmente durante las etapas previas a la floración (García et al., 2018). Por el contrario, los “golpes de calor” implican temperaturas medias superiores a 25 ºC y al menos 1 o 2 días con temperaturas máximas superiores a 34 ºC (Stone, 2001; Wardlaw and Wrigley, 1994). Por ello, el principal efecto del aumento en las Tn sobre la productividad de un cultivo está mediado por procesos de desarrollo, evidenciándose un acortamiento de las etapas fenológicas provocado por una aceleración en la tasa de desarrollo del cultivo, con la consecuente reducción en la radiación interceptada durante las etapas críticas para la generación del rendimiento (Cantarero et al., 1999; García et al., 2015). Por otro lado, el impacto del incremento en las Tn sobre el crecimiento puede ser analizado a través de su efecto sobre la EUR (García et al., 2015). Este atributo integra todos los procesos que resultan en el intercambio neto de carbono (i.e., fotosíntesis, fotorrespiración, respiración), resultando un buen indicador del crecimiento a nivel de cultivo (Monteith y Moss, 1977; Sinclair y Muchow, 1999). En este sentido, la respiración es un proceso que ocurre durante todo el día, por lo tanto, un aumento en las temperaturas mínimas puede reducir el balance de carbono mediante un incremento en la respiración (Impa et al., 2019; Penning de Vries, 1975; Sadok y Jagadish, 2020). Sin embargo, existen evidencias en diferentes cultivos como trigo (García et al., 2015), arroz (Peraudeau et al., 2015) y maíz (Cantarero et al., 1999) que muestran que cuando se analiza a nivel de canopeo, la magnitud de estos efectos puede ser despreciable. Por lo tanto, el principal impacto del incremento en las Tn sobre la productividad de un cultivo se encuentra mediado por los procesos que modifican la captura de recursos (i.e., radiación) a través de la modificación en la duración de las etapas del cultivo y en menor medida por la eficiencia con la que el cultivo utiliza los recursos (i.e., EUR) (García et al., 2015). Por ello, el manejo de la disponibilidad de recursos surge como una posible estrategia de mitigación. Un aumento en la oferta de agua y nitrógeno podría suplir la menor captura de recursos producida por el acortamiento de las etapas a causa de las mayores temperaturas nocturnas.

Trabajos previos muestran que noches más cálidas durante el período crítico, producto de diferentes fechas de siembra e incrementos artificiales de la temperatura nocturna, reducen el rendimiento debido a una caída en el NE, sin observarse cambios significativos en el NGE (García et al., 2015). Estos autores especulan que la caída en el NE se debe a un incremento en la mortandad de los macollos como consecuencia de las mayores Tn, demostrando que el proceso de macollaje es uno de los principales atributos afectados por el aumento en las Tn. Hasta el momento, los estudios a campo que evalúan el efecto de las noches más cálidas fueron realizados durante las etapas de mortandad y establecimiento de macollos (García et al., 2015); sin embargo, existen antecedentes que demuestran que cambios en la generación de macollos, a través de modificaciones en la tasa de aparición, repercuten sobre la supervivencia de los macollos ya que existe una compensación entre la tasa de aparición y la tasa de mortandad de macollos (i.e., más macollos se producen, más macollos mueren) (Alzueta et al., 2012; Berry et al., 2003; Salvagiotti y Miralles, 2007). Por lo tanto, cambios en la generación de macollos por ejemplo de través de incrementos en la Tn podrían afectar el rendimiento a través de su efecto sobre la supervivencia de macollos y establecimiento de espigas.

El rendimiento del cultivo de trigo en ambientes de alto potencial de rendimiento se encuentra altamente relacionado con el NE (V. O. Sadras y Rebetzke, 2013; Slafer et al., 2014; Zhang et al., 2010). Por este motivo, en sistemas de alta producción es necesario

lograr un elevado NE (Slafer et al., 2014; Zhang et al., 2007). Este objetivo puede ser alcanzado mediante (i) altas densidades de siembra, con espigas provenientes principalmente del vástago principal o (ii) bajas densidades de siembra, con un importante aporte de espigas provenientes de macollos (R. A. Fischer et al., 1976; Nerson, 1980). Sin embargo, trabajos previos (Blumenthal et al., 1991, 1993; Triboi et al., 2000) muestran que el principal impacto del incremento en las Tn sobre el rendimiento se da a través de su efecto sobre NE producto del impacto sobre la mortandad de macollos (García et al., 2015). Por estos motivos, el manejo de la densidad de siembra con el objetivo de lograr un alto NE provenientes del vástago principal podría ser una alternativa de manejo que permita reducir el impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre el rendimiento (García et al., 2015).

Al igual que el rendimiento, la calidad del grano y como consecuencia la calidad de la harina se encuentra fuertemente afectada por la temperatura explorada por el cultivo durante la etapa de desarrollo del grano (Blumenthal et al., 1993; Nuttall et al., 2017; Stone y Savin, 1999). En este sentido, la temperatura impacta sobre la calidad a través de su efecto sobre el contenido y composición tanto del almidón como de la proteína del grano. Con relación al contenido de almidón del grano, este se reduce ante un incremento en las temperaturas, ya que se produce un acortamiento en la etapa de síntesis de almidón sin que un aumento en la tasa de acumulación de almidón compense dicho efecto (Altenbach et al., 2003; Jenner et al., 1991; Sofield et al., 1977). Del mismo modo, el contenido de proteína del grano se reduce ante incrementos en las temperaturas; sin embargo, la concentración de proteína aumenta debido a una disminución proporcionalmente mayor en la acumulación de almidón y en consecuencia del PG (Altenbach et al., 2003; Jenner et al., 1991; Triboi et al., 2000). A su vez, un incremento en la temperatura produce un aumento en el porcentaje de proteína de la harina (Koga et al., 2015; Randall y Moss, 1990; Stone et al., 1997). Sin embargo, este incremento en la concentración de proteína de la harina no siempre se traduce en un incremento de la calidad panadera debido a que el aumento en la temperatura también produce cambios en la composición de las proteínas de la harina (Blumenthal et al., 1993; Stone et al., 1997; Stone y Savin, 1999; Wardlaw et al., 2002). Mayores temperaturas son acompañadas, en general, por incrementos en la proporción de gliadinas debido a que su tasa de acumulación se encuentra menos afectada que la acumulación de gluteninas (Blumenthal et al., 1991; Stone et al., 1997; Stone y Savin, 1999). Como consecuencia, la relación gliadinas:gluteninas de la harina aumenta provocando una caída en la calidad panadera debido a que producen masas excesivamente débiles (Stone et al., 1997; Stone y Savin, 1999; Wardlaw et al., 2002). Sin embargo, hasta el momento existen pocos antecedentes donde se evalúe el impacto del incremento en las Tn sobre los atributos de definen la calidad comercial e industrial del trigo (Impa et al., 2020; Li et al., 2019).

Al presente, diversos estudios han evaluado el impacto del incremento en la temperatura bajo distintas condiciones de disponibilidad de recursos (Altenbach et al., 2003; Elía et al., 2018; Ordóñez et al., 2015; Passarella et al., 2008; Shah y Paulsen, 2003; Wardlaw, 2002; Zahedi et al., 2004). Estos trabajos remarcan una fuerte interacción entre el impacto de la temperatura y la disponibilidad de recursos. En este sentido, la escasez de agua en el suelo exacerba el impacto de la temperatura sobre el cultivo de trigo (Shah y Paulsen, 2003; Wardlaw, 2002). Por otro lado, el impacto del incremento en la temperatura suele ser mayor cuanto mayor es la disponibilidad de nitrógeno tanto en cultivos de trigo (Elía et al., 2018) como cebada (Passarella et al., 2008) o maíz (Ordóñez et al., 2015). Sin embargo, los trabajos realizados hasta el momento evalúan el impacto del incremento de la temperatura media en general (Altenbach et al., 2003; Shah y Paulsen, 2003; Wardlaw, 2002) o de las máximas en particular (Elía et al., 2018; Ordóñez

et al., 2015; Passarella et al., 2008) explorando regímenes de temperatura dentro del rango de las muy altas (Stone, 2001; Wardlaw y Wrigley, 1994). Estas respuestas encontradas hasta el momento no pueden ser extrapoladas a situaciones de mayores Tn ya que el rango de temperaturas exploradas en estas situaciones corresponde al de moderadamente altas (Stone, 2001; Wardlaw y Wrigley, 1994) donde los procesos de captura de recursos son los más afectados, debido a los cambios en la tasa de desarrollo producido por el aumento de la temperatura (García et al., 2015). Este es un claro vacío en el conocimiento ya que hasta el momento no se han realizado trabajos que evalúen el impacto del incremento en las Tn en términos de rendimiento sobre cultivos de trigo bajo diferentes disponibilidades de recursos.

1.5 Objetivos.

1.5.1 Objetivo general.

Estudiar la respuesta del rendimiento y la calidad comercial e industrial del cultivo de trigo frente a incrementos en la temperatura nocturna poniendo énfasis en posibles estrategias de adaptación.

1.5.2 Objetivos específicos.

1. Estudiar mecanismos fisiológicos de la respuesta del rendimiento de trigo a mayores temperaturas nocturnas bajo condiciones hídricas y nutricionales contrastantes.
2. Evaluar mecanismos fisiológicos involucrados en la respuesta del rendimiento de trigo a ambientes con mayores temperaturas nocturnas en cultivos sembrados bajo diferentes densidades de siembra.
3. Estudiar la respuesta de la calidad comercial e industrial de trigo a ambientes con mayores temperaturas nocturnas.

1.6 Hipótesis y predicciones.

Hipótesis 1: Cambios en la oferta de recursos modulan la vulnerabilidad del cultivo de trigo (en términos de rendimiento) ante aumentos en la temperatura nocturna.

Predicción 1: La tasa de pérdida de rendimiento de trigo por grado de aumento en la temperatura nocturna es diferente entre condiciones contrastantes de recursos.

Hipótesis 2: La generación de macollos modula la respuesta (en términos de rendimiento) de trigo frente al incremento de temperaturas nocturnas.

Predicción 2: El incremento en la temperatura nocturna durante macollaje reduce el rendimiento de trigo a causa de una menor generación de macollos.

Hipótesis 3: La mortandad de macollos modula la respuesta (en términos de rendimiento) de trigo frente al incremento de temperaturas nocturnas.

Predicción 3a: Mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico reducen el rendimiento a causa de una mayor mortandad de macollos.

Predicción 3b: Mayor densidad de siembra reduce la pérdida de rendimiento en trigo frente al incremento de temperaturas nocturnas.

Hipótesis 4: Variaciones en la temperatura nocturna alteran la calidad comercial e industrial del grano de trigo.

Predicción 4: Mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico y el llenado de granos mejoran la calidad industrial a través de aumentos en la concentración de proteínas del grano.

CAPÍTULO 2. Condiciones experimentales y climáticas durante los experimentos, mediciones y análisis.

En el presente capitulo se detallan los aspectos generales (i.e. manejo agronómico, medición de la temperatura e imposición de los incrementos en las Tn mediante carpas) de los diferentes experimentos que fueron llevados a cabo en el marco de la presente tesis para cumplir con los objetivos propuestos y poner a prueba las hipótesis planteadas. Los detalles particulares de cada uno de los experimentos llevados a cabo, así como las variables de respuesta medidas se detallan en cada uno de los capítulos correspondientes a la sección de resultados.

2.1 Condiciones experimentales y manejo agronómico de los ensayos a campo.

Todos los ensayos se realizaron en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34° 35´S, 58° 29´O, 26 msnm). Los cultivares de trigo pan utilizados fueron: (i) Baguette 601 caracterizado como invernal insensible (Vanzetti, com. pers.) con alto potencial de rendimiento y clasificado en términos de calidad como Grupo 2 (INASE, www.inase.gov.ar); y (ii) Baguette 13 caracterizado como primaveral insensible (Gomez et al., 2014) con un potencial intermedio y clasificado como en términos de calidad como Grupo 1 (INASE, www.inase.gov.ar). El manejo de la fecha y la densidad de siembra, así como también la disponibilidad hídrico-nutricional varió de acuerdo con los objetivos de cada uno de los ensayos. En todos los casos, los cultivos se mantuvieron libres de adversidades bióticas (i.e., control químico de malezas, plagas y enfermedades). Todos los ensayos se sembraron con sembradora experimental con dosificación a cono y cuerpos de siembra distanciados a 0,175 m, bajo sistema de labranza convencional y cada parcela consistió en 7 surcos de 3 m de largo, distanciados a 0,175 m.

Los experimentos de campo se realizaron durante 2015, 2016 y 2017. Los dos primeros años experimentales (Exp. 1- 2015 y Exp. 2- 2016) se diseñaron para evaluar el impacto del incremento en las Tn bajo disponibilidades contrastantes de nitrógeno y agua. En 2017 se llevó a cabo el Exp. 3 para analizar el efecto de mayores temperaturas nocturnas bajo diferentes densidades de plantas, pero en condiciones óptimas de crecimiento (sin limitaciones de agua y nutrientes).

La fecha de siembra del Exp. 1 fue el 8 de julio de 2015 y la del Exp. 2 el 11 de agosto de 2016. Las densidades de siembra fueron 200 plantas m^{-2} en 2015 (Exp. 1) y 300 plantas m^{-2} en 2016 (Exp. 2). En el Exp. 1 y Exp. 2, se aplicó fosfato monoamónico antes de la siembra a razón de 80 kg ha^{-1}.

El Exp. 3 se sembró el 5 de junio de 2017. Los cultivos se mantuvieron sin limitaciones hídrico-nutricionales. Para ello, inmediatamente antes de la siembra se aplicó fosfato diamónico a razón de 80 kg ha^{-1} y se aplicó urea en una dosis de 200 kg ha^{-1}.

2.2 Sistemas de calentamiento y registro de la temperatura, humedad relativa y radiación.

Los incrementos de temperatura nocturna se lograron utilizando carpas de calentamiento portátiles colocadas en las parcelas entre las 7:00 p.m. y las 7:00 a.m. del día siguiente durante toda la duración de los tratamientos. Estas carpas consistieron en estructuras de hierro de 3 m de largo, 1,3 m de ancho y 1,3 m de alto, cubierto con polietileno transparente de 200 µm de espesor (Agroplastic, Argentina) y equipadas con 2 caloventores eléctricos (2000 W cada uno) controlados automáticamente. Todas las carpas tuvieron un controlador electrónico equipado con sensores de lectura dual simultánea (Cavadevices.com, Argentina). Estos controladores registraron la temperatura del interior y exterior de la carpa mediante sensores de temperatura ubicados sobre el canopeo del cultivo y regularon el funcionamiento de los caloventores con el objetivo de

generar un incremento de temperatura entre el cultivo calentado y el control sin calentar. El incremento de temperatura buscado con la instalación de las carpas, consideró uno de los escenarios más extremos para fines del presente siglo en la región sur de América del Sur (G. Magrin et al., 2007). Para ello, los dispositivos de calentamiento estuvieron programados para generar un incremento de la temperatura nocturna de entre 2-3 °C, determinando aumentos de la temperatura media de 1,5 °C. Sistemas de calentamiento similares han sido utilizados en ensayos con trigo y cebada (García et al., 2015, 2016).

La temperatura nocturna y la humedad relativa del aire durante los tratamientos de incremento en las Tn se registró con sensores portátiles (Schwyz DAT-10, Schwyz, Suiza) colocados justo encima del canopeo tanto en parcelas calentadas como en parcelas control. En ambos tratamientos y en cada una de las parcelas, se registró la temperatura y la humedad relativa del aire cada 15 minutos entre las 7:00 pm y las 7:00 am, todos los días durante el período en que se aplicaron los tratamientos. A su vez, la temperatura del aire durante todo el ciclo del cultivo fue registrada por una estación meteorológica (Vantage Pro 2, Davis Instruments Co. Inc.; San Francisco, EE. UU.) ubicada en el campo experimental. La radiación solar global se registró con la misma estación meteorológica y el 48% de la radiación solar incidente se consideró radiación fotosintéticamente activa (RFA) (Sinclair y Muchow, 1999).

Figura 2.1. Fotografía de las carpas de calentamiento, controladores y caloventores utilizados para incrementar la temperatura nocturna en cultivos de trigo. La fotografía de las carpas fue tomada al atardecer, a las 19 h (horario de inicio del tratamiento).

El incremento de la temperatura nocturna se calculó como la diferencia entre la temperatura nocturna promedio en las parcelas calentadas y la temperatura nocturna promedio en los controles durante toda la noche. Luego, a la temperatura mínima registrada en las parcelas de control se sumaron las diferencias entre ambas temperaturas, tal como se describe en la ecuación 2.1.

$$Tn = Tmín\ parcelas\ control + \left(\bar{x}_{Tnoct.\ \ parcelas\ calentadas} - \bar{x}_{Tnoct.\ parcelas\ control}\right) \quad \text{ecuación 2.1}$$

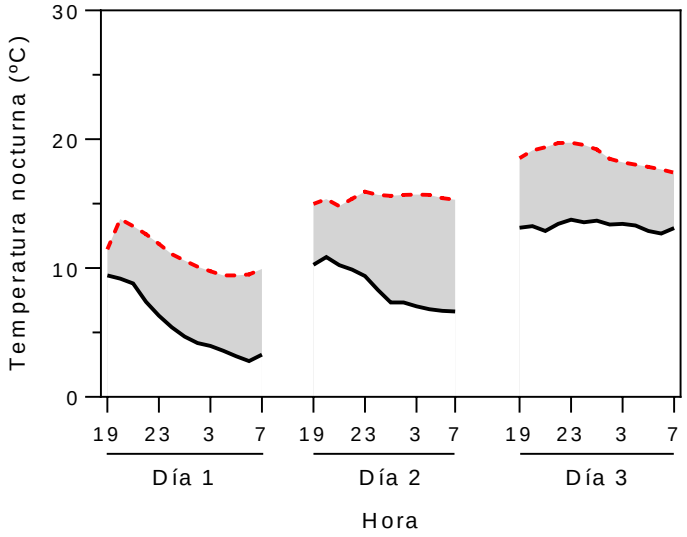

Figura 2.2. Dinámica de la temperatura nocturna de tres noches consecutivas durante el período crítico en 2015. La línea punteada roja representa la temperatura nocturna promedio para las cuatro combinaciones de disponibilidad de nitrógeno y agua la línea negra la temperatura control sin calefacción.

2.3 Condiciones climáticas de los experimentos.

En promedio para la serie climática de 1950 - 2013, la temperatura mínima media durante los meses de junio a diciembre en Buenos Aires va 7,3 °C (julio) a 17,9 °C (diciembre) (Cuadro 2.1). Similarmente, la temperatura máxima media durante los meses de junio a diciembre en Buenos Aires para la serie climática de 1950 – 2013 va de 13,7 °C (julio) a 28,4 °C (diciembre) (Cuadro 2.1). La temperatura media durante todo el ciclo del cultivo fue de 15,5 ºC (2015), 17,0 ºC (2016) y 15,2 ºC (2017). Analizando los datos históricos (Figura 2.1), la temperatura media diaria durante todo el ciclo de los cultivos en 2015 y 2016 fue ligeramente más fría (0,4 °C) en comparación con los valores históricos. Sin embargo, 2017 se caracterizó por una temperatura media más alta (ca. 1 °C) que los registros históricos. La RFA incidente diaria promedio para todo el ciclo de cultivo varió desde el valor más bajo (5,5 MJ m^{-2}) en 2017 hasta el valor más alto (8,2 MJ m^{-2}) en 2016, mientras que durante 2015 el valor promedio fue de 7,0 MJ m^{-2}.

Cuadro 2.1. Temperatura mínima media (Tmín 1950-2013) y temperatura máxima media (Tmáx 1950-2013) para los meses de junio a diciembre en Buenos Aires, Argentina (34° 35´S, 58° 29´O, 26 msnm).

Mes	Tmín 1950-2013 °C	Tmáx 1950-2013 °C
Junio	7,9	15,8
Julio	7,3	13,7
Agosto	8,3	17,3
Septiembre	10,1	19,3
Octubre	12,7	22,2
Noviembre	15,5	25,5
Diciembre	17,9	28,4

Las precipitaciones acumuladas durante el ciclo de los cultivos fueron similares en 2016 y 2017 (292 mm y 314 mm, respectivamente), mientras que en 2015 se registraron precipitaciones significativamente más altas (750 mm). En 2015, la precipitación acumulada durante el ciclo fue un 45% mayor que los valores históricos, mientras que en 2016 y 2017 fue un 35% y 52% menor, respectivamente (Figura 2.1). Las condiciones climáticas correspondientes al año 2013 fueron publicadas previamente en García et al. (2015, 2016).

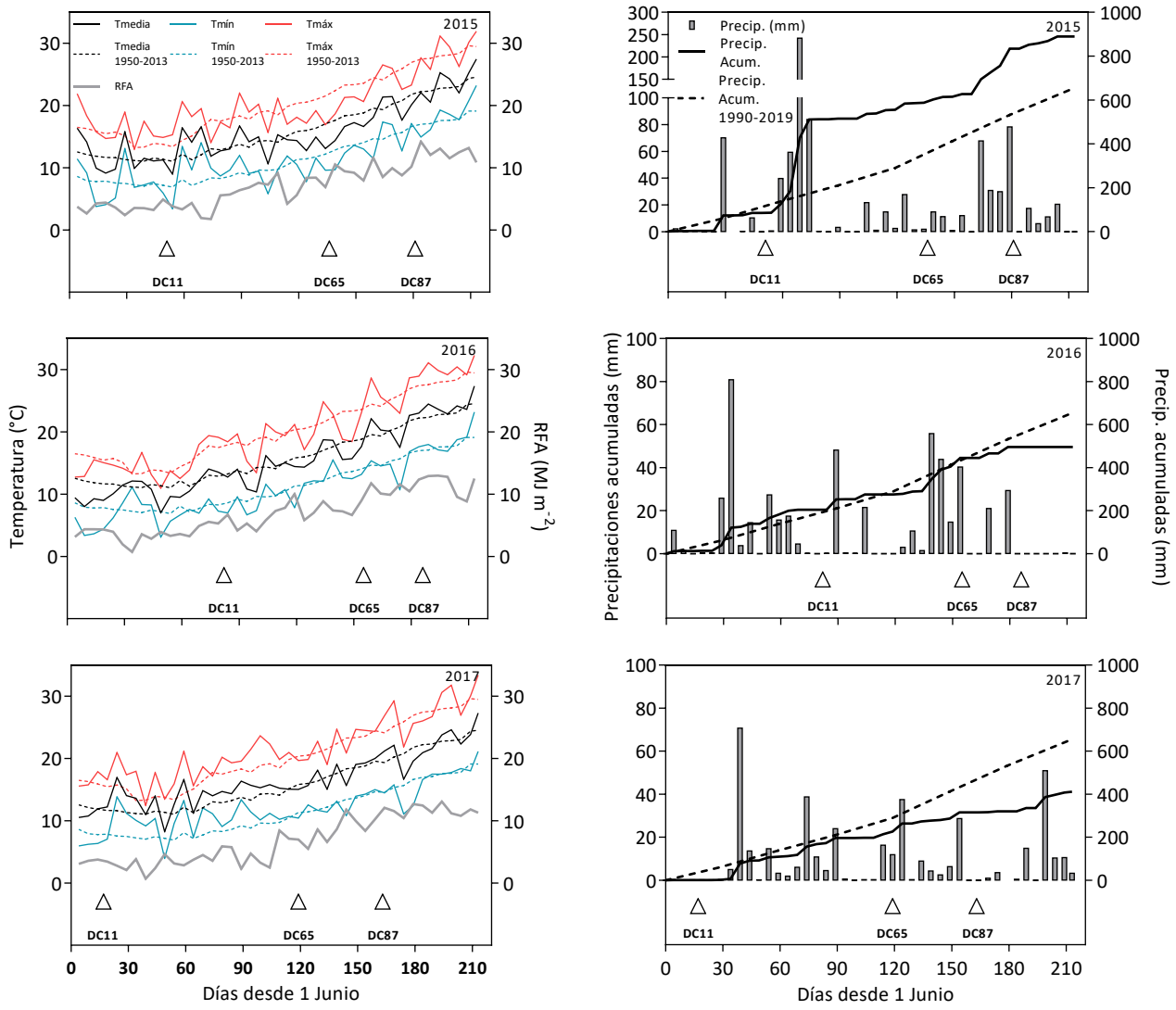

Figura 2.3. Condiciones ambientales durante 2015, 2016 y 2017 en Buenos Aires, Argentina, descriptas en función de los días desde el 1ro de junio. Los valores de la temperatura mínima (Tmín), media (Tmedia), máxima diaria (Tmáx) y radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (RFA) corresponden al promedio de 5 días. La mínima, media y máxima para el período 1950-2013 se calculó como el promedio de la temperatura media diaria de 5 días. La precipitación diaria se representa como la suma de las precipitaciones ocurridas en un período de 5 días. La precipitación acumulada se representa como la suma de las precipitaciones desde el 1 de junio. Las precipitaciones acumuladas para el período 1990-2019 se representan como la suma de las precipitaciones acumuladas promedio en ese período. Los eventos fenológicos (fecha promedio): DC11 (emergencia), DC65 (antesis) y DC87 (madurez fisiológica) se indican con triángulos vacíos.

Es importante mencionar que la temperatura máxima diaria durante el ciclo del cultivo de los tres años experimentales nunca superó los 32 °C, al menos por dos días consecutivos. Por lo tanto, es posible concluir que los cultivos no experimentaron ningún tipo de daño ocasionado por "golpe" o estrés térmico debido a temperaturas excesivamente altas durante más de dos días consecutivos.

Las carpas utilizadas para el incremento de la temperatura tendieron a aumentar la humedad relativa en el interior de las carpas con respecto al exterior, lo que redujo el déficit de presión de vapor (DPV) dentro de las carpas. Sin embargo, los cambios en las condiciones exploradas por los cultivos fueron de una magnitud relativamente pequeña. Por ejemplo, la humedad relativa nocturna durante el período crítico fue, en promedio, 89% y 91% en las parcelas de control y calentadas, respectivamente. La humedad relativa nocturna durante el llenado de grano fue, en promedio, del 83 % en las parcelas calentadas y del 87 % en las parcelas de control. Así, el DPV nocturno durante el período crítico fue, en promedio, de 0,21 kPa y 0,18 kPa en las parcelas de control y calentadas, respectivamente; y 0,45 kPa y 0,30 kPa durante el llenado de grano en parcelas calentadas y de control, respectivamente. Similares resultados fueron observados por Hein et al. (2020) utilizando sistemas de calentamiento conformados por grandes carpas fijas sobre los cultivos.

2.4 Mediciones y análisis.

En todos los experimentos se registró la fenología del cultivo siguiendo el código decimal propuesto por Zadoks et al. (1974). Los estados fenológicos registradas fueron emergencia (DC11), inicio de macollos (DC21), primer nudo visible (DC31), tercer nudo visible (DC33), antesis (DC65) y madurez fisiológica (DC87). Las fechas fueron registradas cuando el 50% de los tallos alcanzaron el estado fenológico. Todas las determinaciones se realizaron en los estratos superiores de los tallos (i.e., tallos principales y primeros macollos) y se calculó la duración en días de cada fase, así como el tiempo hasta la antesis y la madurez fisiológica.

La biomasa aérea se muestreó en aprox. 0,45 m^2 (i.e., 0,5 m de 5 hileras centrales) en tres momentos durante el ciclo del cultivo: (i) DC33, (ii) diez días después de DC65 y (iii) dos semanas después de DC87 (coincidiendo con el muestreo de cosecha). Los muestreos se realizaron de acuerdo con el estado fenológico del cultivo, tanto en las parcelas control como las calentadas. En cada muestreo se dejó un espacio sin muestrear de ca. 0,50 m de distancia en cada surco para evitar el efecto borde. Después de contar los tallos y las espigas, toda la biomasa se secó en horno con ventilación forzada a 60 °C durante 72 hs. y luego se pesó. A partir del muestreo de cosecha, se estimó el rendimiento y sus componentes numéricos. La metodología utilizada para la determinación del rendimiento y sus componentes se describe en la sección de materiales y métodos de cada capítulo de resultados.

Se midió periódicamente (ca. 2 veces por semana) la eficiencia de intercepción de radiación solar del cultivo desde 30 días post DC11 hasta DC87, utilizando un ceptómetro lineal (BAR-RAD 100, Cavadevices.com, Argentina) los días despejados entre las 12 y 14 h. Cada registro consistió en dos mediciones por sub-parcela, la radiación solar incidente colocando el ceptómetro sobre el canopeo, y la radiación transmitida con el dispositivo colocado en la base del cultivo (cruzando a 45° los surcos centrales de la sub-parcela). La eficiencia de intercepción de radiación al mediodía ($eint\ mediodía$) se calculó como la relación entre la diferencia de la radiación incidente y transmitida y la radiación incidente, y la eficiencia de intercepción de radiación diaria del cultivo ($eint$) se estimó de acuerdo con la ecuación 2.2 propuesta por (Charles-Edwards and Lawn, 1984).

$$eint = 2 * eint\ mediodía/(1 + ei\ mediodía)$$ ecuación 2.2

La eficiencia de intercepción de radiación solar del canopeo entre dos fechas de medición fue estimada por interpolación lineal, obteniéndose un valor para cada día durante el macollaje. Por otra parte, en la central meteorológica en la que se obtuvo temperatura ambiente, se registraron datos de radiación solar global, considerándose como RFA al 50% de la misma (Sinclair y Muchow, 1999). Con esta información se estimó la RFA promedio (MJ m^{-2} d^{-1}) y RFA acumulada (MJ m^{-2}) durante cada tratamiento de temperatura nocturna. Con la información proveniente de los cortes de biomasa, se calculó la EUR (g MJ^{-1}) durante cada tratamiento de temperatura nocturna como el cociente entre la biomasa aérea acumulada y la RFA interceptada y acumulada durante cada etapa.

CAPÍTULO 3. Noches más cálidas durante el macollaje afectan el desarrollo del trigo sin penalizar el rendimiento[1]

[1] Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: *Giménez, V. D., Miralles, D. J., García, G. A. and Serrago, R. A. (2021). Warmer nights during early stages affect wheat development without grain yield penalty. Crop Pasture Sci., 2021, 72, 489-499.*

3.1 Introducción.

Los cultivos de trigo expuestos a noches más cálidas reducen la captura de recursos como la radiación, debido a un acortamiento en la duración de las etapas fenológicas, penalizando la producción de biomasa y el número de granos por unidad de superficie (García et al., 2015). Las reducciones en el número de granos debido a incrementos en la Tn se asocian principalmente con menos espigas por unidad de área, ya que las noches más cálidas reducen el establecimiento de espigas (García et al., 2015). Por lo tanto, es posible especular que, en situaciones sin deficiencias hídricas, el aumento de recursos como por ejemplo la oferta de nutrientes durante la fase de macollaje podría compensar la caída en el número de espigas asociados con mayores Tn a través de una mayor generación de macollos.

El número de espigas por unidad de área es el resultado del proceso de macollaje (Alzueta et al., 2012; de San Celedonio et al., 2016; Salvagiotti y Miralles, 2007). En el trigo, este proceso tiene lugar desde la aparición de la tercera o cuarta hoja en el tallo principal hasta unos días antes de la floración (Slafer y Rawson, 1994b). El macollaje se puede modelar considerando cuatro fases: la primera fase involucra la aparición de macollos y va desde la aparición de la tercera/cuarta hoja hasta el inicio de la encañazón. Esta fase se puede dividir en dos subfases según la tasa de aparición de los macollos. En la primera subfase, los macollos aparecen lentamente; mientras que, durante la segunda, aparecen con mayor rapidez siguiendo la secuencia de Fibonacci hasta alcanzar el número máximo de macollos (Bos y Neuteboom, 1998; D. J. Miralles y Richards, 2000; Salvagiotti y Miralles, 2007). En la segunda fase del macollaje, el número de macollos aparecidos se mantiene hasta el inicio de la mortandad de macollos, que tiene lugar durante la primera parte de la encañazón. Durante la tercera fase del macollaje, asociado con la encañazón, una proporción de macollos muere y la mortandad depende del número de macollos iniciados y de las condiciones ambientales durante esa fase (Berry et al., 2003). Finalmente, justo antes de la antesis queda definido el número final de espigas por unidad de superficie, resultado de los procesos de aparición y supervivencia de los macollos (Alzueta et al., 2012).

La aparición y supervivencia de los macollos se ven afectadas por varios factores como: (i) la disponibilidad de nutrientes (e.g., nitrógeno) (Alzueta et al., 2012; Salvagiotti y Miralles, 2007), (ii) la densidad de plantas (Evers et al., 2006; Spink et al., 2000) y (iii) las condiciones ambientales (i.e., temperatura, intensidad y calidad de la luz) (Evers et al., 2006; Sparkes et al., 2006; Thorne y Wood, 1987). Aunque la temperatura es uno de los principales factores que afecta el macollaje a través de su impacto en la tasa y la duración, hasta el momento no se han realizado investigaciones que evalúen los efectos del incremento en las Tn en el proceso de macollaje.

El análisis y cuantificación del impacto de temperaturas más altas en condiciones de campo reportados en la literatura se realizaron principalmente a través del calentamiento durante todo el ciclo del cultivo de trigo (Batts et al., 1997; Gourdji et al., 2013; Ottman et al., 2012; Wheeler et al., 1996), mientras que pocos estudios se han centrado en fases fenológicas particulares (R. Fischer y Maurer, 1976; Lizana y Calderini, 2013; Wollenweber et al., 2003). De manera similar, en el caso del cultivo de trigo la mayoría de los estudios que evaluaron el impacto del incremento en las Tn en trigo se realizaron durante todo el ciclo del cultivo (Fang et al., 2015; Tian et al., 2012), aunque trabajos llevados a cabo en el grupo de trabajo de la FAUBA han estudiado los efectos de mayores Tn durante el período crítico para la determinación del número de granos (García et al., 2015) y durante el período de llenado de grano (García et al., 2016). Sin embargo, solo hay un caso publicado en la literatura que analiza el impacto de mayores temperaturas nocturnas durante la fase de macollaje (Fan et al., 2015). En el trabajo de

Fan et al. (2015), las temperaturas medias nocturnas durante la fase de macollaje cercanas a 0° C, fueron marcadamente diferentes del clima templado en la región pampeana argentina, por lo que no son extrapolables a climas templados. Bajo temperaturas nocturnas extremadamente bajas durante la fase de macollaje, aumentos en la temperatura nocturna incrementan el rendimiento debido a una mayor tasa de crecimiento del cultivo durante la fase vegetativa, lo que lleva a una mayor área foliar y biomasa en antesis (Fan et al., 2015). Sin embargo, en climas templados como los que ocurre en las zonas de producción de los cultivos de invierno en Argentina, el aumento de la temperatura nocturna durante el macollaje afectaría la aparición y supervivencia de los macollos reduciendo en consecuencia el rendimiento del cultivo. El objetivo de este capítulo fue analizar el impacto de mayores temperaturas nocturnas durante la fase de macollaje sobre el rendimiento y sus componentes numéricos, enfocándose en el desarrollo y dinámica del macollaje, bajo diferentes condiciones de nutrición nitrogenada.

3.2 Materiales y métodos.

3.2.1 Manejo de cultivos y condiciones experimentales

Los experimentos se realizaron durante 2015 y 2016. Las fechas de siembra fueron 8 de julio de 2015 y el 11 de agosto de 2016. Las densidades de siembra fueron de 200 plantas m^{-2} y 300 plantas m^{-2} en 2015 y 2016, respectivamente.

Los tratamientos fueron una combinación de niveles de N y regímenes de temperatura nocturna. Los tratamientos con nitrógeno consistieron en dos niveles de disponibilidad de nitrógeno: (1) 60 kg N ha^{-1} (N–) y (2) 200 kg N ha^{-1} (N+). Considerando el N-NO_3^- del suelo antes de la siembra (2015: 20,5 kg ha^{-1} y 2016: 28,7 kg ha^{-1}), se aplicó urea para alcanzar las disponibilidades de nitrógeno mencionadas anteriormente. Para el tratamiento con N–, la dosis total se aplicó al inicio del macollaje. Para el tratamiento N+, la dosis se repartió en tres momentos a lo largo del ciclo del cultivo: (1) 50% al comienzo del macollaje; (2) 25% a mediados del macollaje; y (3) 25% en el estado de tercer nudo visible (durante encañazón).

Dentro de cada nivel de N, se establecieron dos regímenes de temperatura nocturna impuestos durante la fase de macollaje: (i) control (i.e., cultivos sin calentar) y (ii) mayor de temperatura nocturna (i.e., cultivos calentados) desde mediados del macollaje (DC24) hasta el comienzo de la elongación del tallo (DC31). Los tratamientos se dispusieron en un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones, donde el tratamiento de nitrógeno fue la parcela principal y régimen de temperatura nocturna fue la sub-parcela. Los cultivos se mantuvieron libres de adversidades bióticas mediante control químico y sin limitaciones de agua mediante riego por goteo para complementar las lluvias.

3.2.2 Mediciones y análisis.

Para seguir la dinámica de aparición de hojas y macollos, pocos días después de DC11 se marcaron tres plantas de las hileras centrales en cada parcela. El número de macollos por planta (sin diferenciar los macollos primarios, secundarios o terciarios) se registró una o dos veces por semana desde DC11 hasta que se alcanzó el número máximo de macollos por planta (i.e., cerca de DC31). La aparición del número de hojas en los tallos principales se registró dos veces por semana desde pocos días después de DC11 hasta la hoja bandera completamente expandida, según la escala propuesta por Haun (1973). El filocrono se calculó como la inversa de la pendiente de la dinámica de la aparición de hojas, donde x representa el tiempo térmico acumulado desde DC11, asumiendo una temperatura base de 0 °C (Kirby et al., 1985).

Se analizó la dinámica de macollaje, en las plantas marcadas, mediante un modelo trilineal según la siguiente ecuación (Radushev et al., 2012):

$$y = a + bx(x \leq c) + bc\ (x > c) + d\ (x - c)(x > c)(x < e) + d(e - c)(x \geq e) \quad \text{ecuación 3.1}$$

Donde y representa el número de macollos por planta (macollos pl^{-1}), a la intersección (macollos pl^{-1}), b la tasa de aparición de macollos lenta (macollos pl^{-1} d^{-1}), c el momento en que cambia la tasa de aparición de macollos (días), d la tasa de aparición de macollos rápida (macollos pl^{-1} d^{-1}), e el momento en que se alcanza el número máximo de macollos (días) y x los días desde DC11 (Figura 3.1).

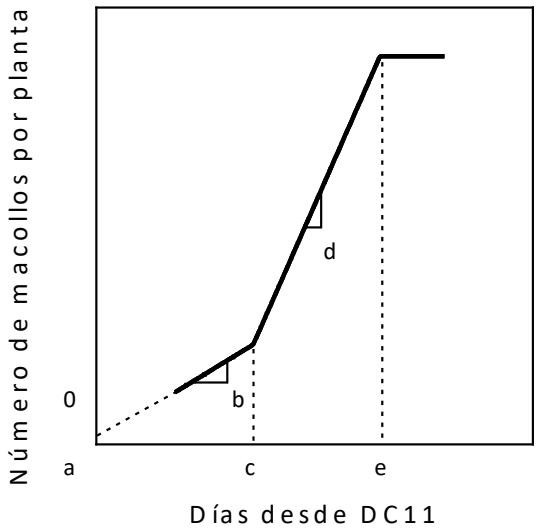

Figura 3.1. Esquema de ajuste del modelo trilineal utilizado para determinar los parámetros de la dinámica de aparición de macollos (a, intercepción; b, tasa de aparición de macollos lentos; c tiempo en que cambia la tasa de aparición de macollos; d tasa de aparición de macollos rápida; e, tiempo en el que se alcanza el máximo el número de macollos).

Para estimar el rendimiento por unidad de área, las espigas de la muestra de cosecha se trillaron en trilladora estacionaria y los granos se secaron en horno hasta peso constante. Se pesó una submuestra de 200 granos para estimar el peso promedio de los granos. El número de granos por unidad de área se calculó como el cociente entre el rendimiento y el peso promedio de grano. El número de granos por espiga se estimó como el cociente entre el número de granos y el número de espigas por unidad de área.

Para el análisis estadístico se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2020). Los efectos de los tratamientos y sus interacciones se analizaron mediante ANOVA, considerando la fuente de error de un diseño de parcelas divididas. La prueba de Tukey fue utilizada para detectar diferencias significativas entre las medias de las variables analizadas.

3.3 Resultados.

3.3.1 Condiciones de temperatura nocturna y desarrollo de cultivos.

La dinámica de las temperaturas mínimas diarias durante los tratamientos se describe en la Figura 3.2. El incremento de la temperatura nocturna fue similar en ambos años y en ambos niveles de N (ca. 2,3 °C).

Debido al tratamiento de temperatura nocturna y a las diferentes fechas de siembra, la temperatura mínima promedio durante la fase de macollaje varió entre 8,5 °C

(control) y 10,6 °C (>Tn) en 2015 y de 10 °C (control) a 12,4 °C (>Tn) en 2016 (Figura 3.2). Por otro lado, la temperatura media diaria durante el tratamiento térmico osciló entre 13,1 °C y 14,4 °C en 2015 y entre 15,6 °C y 16,5 °C en 2016 (Figura 3.2).

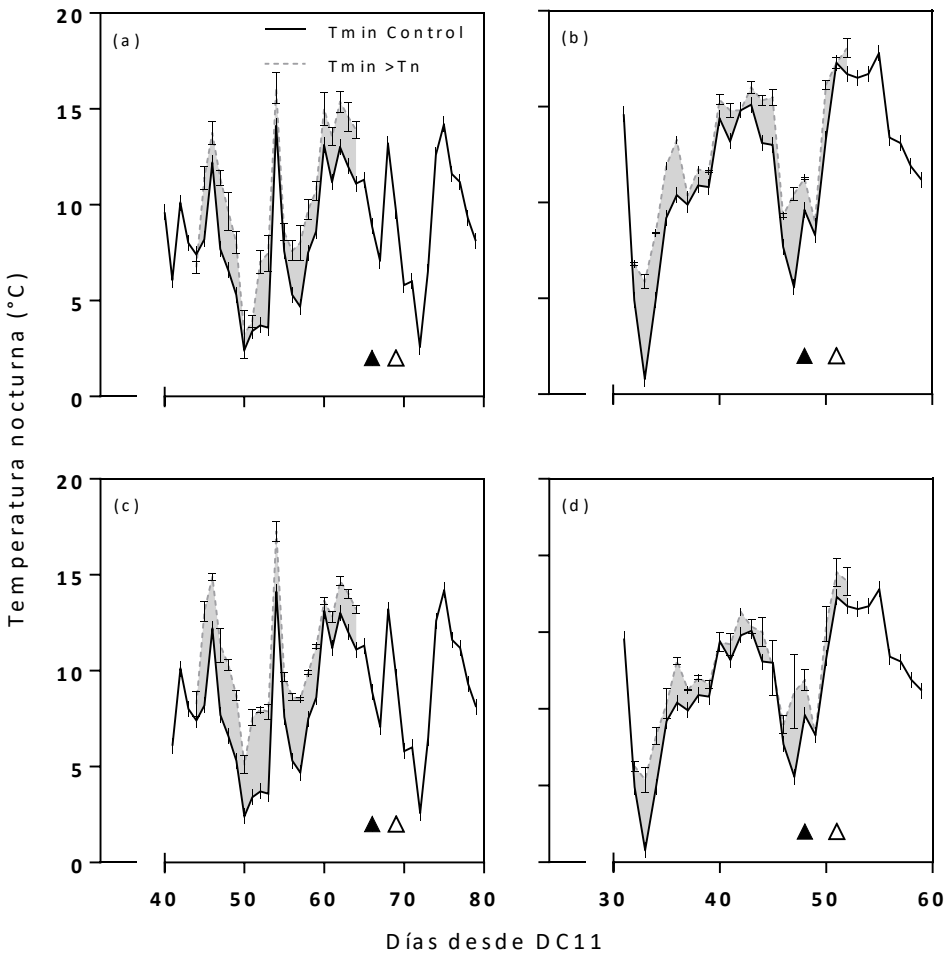

Figura 3.2. Dinámica de la temperatura mínima control diaria (Tmin Control) y de la temperatura mínima bajo incremento de temperatura nocturna (Tmin >Tn) durante la fase de macollaje para: (a) N- 2015, (b) N- 2016, (c) N + 2015 y (d) N + 2016. Se indica la fecha promedio de DC31 en tratamientos calentados (triángulos cerrados) y no calentados (triángulos abiertos). Las barras verticales indican el error estándar de la media. El área gris indica las diferencias entre Tmin Control y Tmin >Tn.

Las noches más cálidas redujeron el tiempo hasta antesis en 2015 y 2016 (ca., 3 y 4 días, respectivamente) en comparación con el control (Cuadro 3.1). El acortamiento del tiempo hasta antesis fue casi exclusivamente consecuencia de las reducciones en la duración de la fase de macollaje (i.e., DC21 - DC31) tanto en 2015 (ca. 4 días, $P = 0{,}0019$) como en 2016 (ca. 3 días, $P < 0{,}0001$) (Figura 3.3).

Cuadro 3.1. Efecto del régimen de temperatura nocturna (Tn) durante la fase de macollaje sobre la duración de emergencia a antesis (DC11 - DC65) y de emergencia a madurez fisiológica (DC11 - DC87) para ambos años (GS) y disponibilidad de nitrógeno (N). Los valores con las mismas letras no son significativamente diferentes según la prueba de Tukey (*P* < 0,05). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones.

Año	N	Tn	DC11 – DC65 días	DC11 – DC87 días
2015	N-	C	99 a	131 ab
		>Tn	95 c	128 b
	N+	C	99 a	134 a
		>Tn	97 b	132 a
2016	N-	C	75 e	104 d
		>Tn	71 g	104 d
	N+	C	76 d	110 c
		>Tn	73 f	108 c
		Año	**	**
		N	*	*
		Tn	**	*
		GS*N	ns	ns
		GS*Tn	*	ns
		N*Tn	**	ns
		GS*N*Tn	ns	ns

Control sin calentar (C), incremento de temperatura nocturna (>Tn)

* *P* < 0,05, ** *P* < 0,01, ns: no significativo (*P* ≥ 0,05). Medias con letras diferentes son significativamente diferentes (*P* < 0,05).

El acortamiento en la fase de macollaje modificó levemente la duración de la fase de encañazón ya que se observaron ligeras diferencias (*P* = 0,0805) entre los tratamientos control y calentado en la fase entre DC31 y DC65 (excepto para N+ bajo mayores Tn en 2015 que fue de ca. 3 días más largo que el tratamiento N+ bajo control; Figura 3.3).

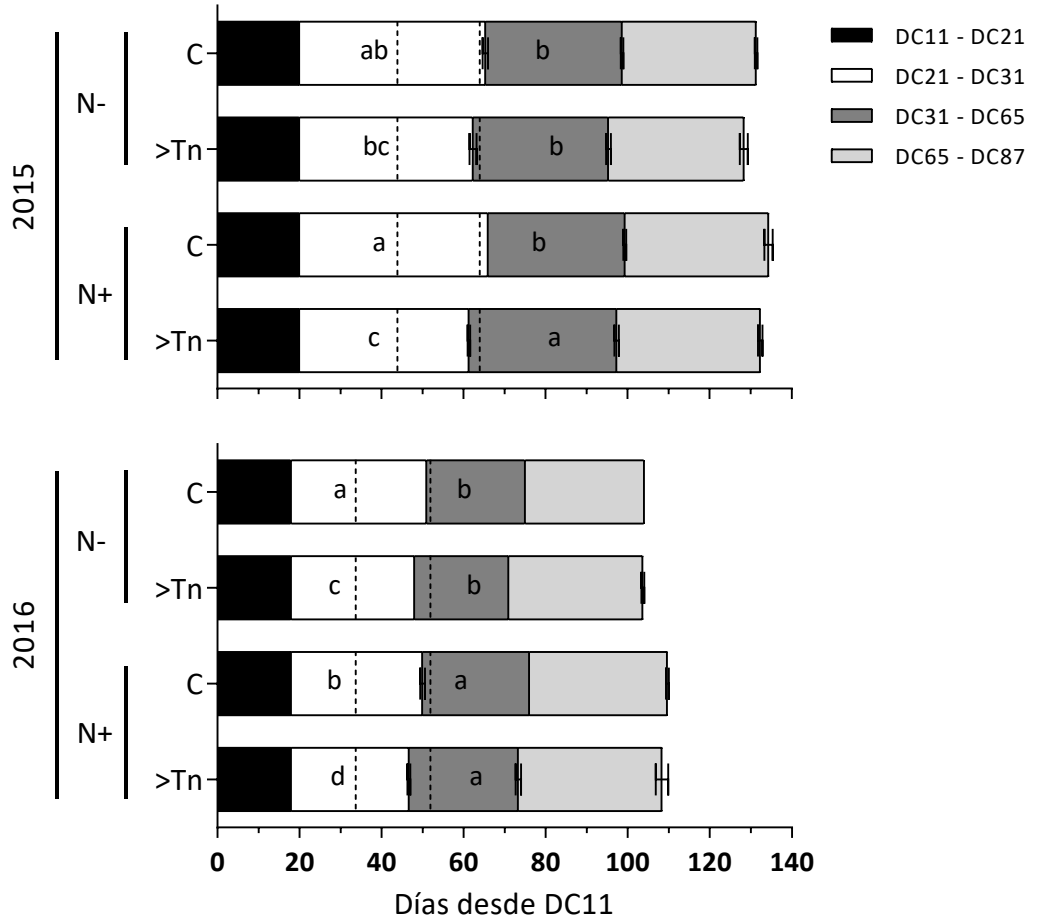

Figura 3.3. Duración de las fases fenológicas para cada combinación de nivel de nitrógeno y régimen de temperatura nocturna (C: control sin calentar, >Tn: mayor temperatura nocturna) para 2015 y 2016. La duración se expresa desde la emergencia hasta el inicio del macollaje (DC11 - DC21); desde el inicio del macollaje hasta primer nudo visible (DC21 - DC31); desde primer nudo visible hasta antesis (DC31 - DC65); y desde antesis hasta madurez fisiológica (DC65 - DC87). Cada barra representa el promedio de tres repeticiones y los segmentos horizontales representan el error estándar de la media. Los valores con letras diferentes son significativamente diferentes ($P < 0,05$). Las líneas verticales punteadas indican el momento de inicio y termino de los tratamientos de temperatura nocturna.

3.3.2 Dinámica de aparición macollos y hojas.

La ecuación 3.1 utilizada para ajustar las dinámicas de macollaje estimó con precisión los parámetros, ya que el r^2 fue > 0,75 en todos los casos (datos no mostrados). Aunque el incremento en las Tn no afectó la duración de las subfases del macollaje, la duración total del macollaje se acortó ($P = 0,0007$). En línea con lo resultados observados en la Figura 3.3, la fase de macollaje se redujo debido al incremento en las Tn (i.e., 32 y 29 días para el control y bajo mayores Tn, respectivamente). Sin embargo, es importante destacar una interacción significativa Año*N*Tn para la duración total del macollaje (DTM) medida a nivel de planta. Esta interacción se debe a que en el año 2016 bajo N+, no hubo diferencias entre los tratamientos control y calentados en la duración total del macollaje (Cuadro 3.2). Este resultado se opone a la reducción observada en la duración del macollaje cuando se midió a nivel de canopeo (Figura 3.3 y Cuadro 3.3). Las noches más cálidas no afectaron el número máximo de macollos ($P = 0,5793$), mientras que una

mayor disponibilidad de nitrógeno aumentó el número máximo de macollos por planta (N+: ca. 5,5, N-: 4,3, *P* = 0,0124).

Cuadro 3.2. Efecto de la temperatura nocturna (Tn) durante el macollaje sobre la tasa de macollaje lenta (TM_{lenta}), la duración de la fase de macollaje lenta (DM_{lenta}), la tasa de macollaje rápida ($TM_{rápido}$), la duración de la fase de macollaje rápida ($DM_{rápido}$), duración total de la fase de macollaje (DTM), filocrono y el número máximo de macollos (MNM) para los dos años y los dos tratamientos de nitrógeno (N). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones.

Año	N	Tn	TM_{lenta} mac pl^{-1} d^{-1}	DM_{lenta} Días	$TM_{rápida}$ mac pl^{-1} d^{-1}	$DM_{rápida}$ días	DTM días	Filocrono °Cd $hoja^{-1}$	MNM mac pl^{-1}
2015	N-	C	0,01	30	0,39	10	39	113	4,2
		>Tn	0,04	26	0,39	10	36	112	4,7
	N+	C	0,02	23	0,37	18	41	111	6,7
		>Tn	0,03	24	0,31	14	38	111	5,5
2016	N-	C	0,06	11	0,26	14	25	101	4,6
		>Tn	0,08	12	0,28	7	19	103	3,5
	N+	C	0,08	12	0,23	12	24	103	4,6
		>Tn	0,09	10	0,35	14	24	100	5,3
		Año	**	**	ns	ns	**	**	ns
		N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*
		Tn	ns	ns	ns	ns	**	ns	ns
		Año*N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
		Año*Tn	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
		N*Tn	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns
		Año*N*Tn	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns

Control sin calentar (C), incremento de temperatura nocturna (>Tn)

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ns: no significativo ($P \geq 0,05$)

La tasa de aparición de hojas expresada en °C por día por hoja (i.e., filocrono) fue similar entre los tratamientos bajo mayores Tn (Cuadro 3.2). No se observaron diferencias (*P* = 0,5097) en el número final de hojas en los tallos principales entre los cultivos control y calentados (ca. 11 hojas, en ambos años).

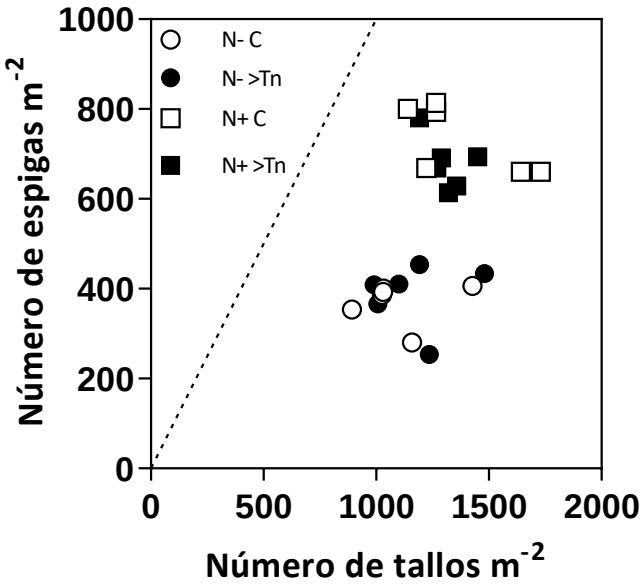

Figura 3.4. Número de espigas por m^2 vs. número de tallos por m^2 en DC33. La línea punteada representa la relación 1:1. Los círculos y los cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Los símbolos vacíos y llenos representan los tratamientos control (C) y de mayores temperaturas nocturnas (>Tn), respectivamente. Cada punto corresponde a una repetición de la combinación de los factores Año, Nitrógeno y Temperatura nocturna.

Las noches más cálidas durante la fase de macollaje no modificaron el número máximo de tallos medidos a nivel de planta individual (*P* = 0,9097) y tampoco por unidad de área (Cuadro 3.2 y Figura 3.4). El número de tallos por unidad de área fue ca. 20% más alto en el tratamiento N+ en comparación con el tratamiento con N- (Cuadro 3.2). Por otro lado, los cultivos con alta disponibilidad de nitrógeno muestran una menor mortalidad de macollos debido a que, a valores similares de tallos por m^2, el número de espigas por m^2 a cosecha fue significativamente mayor que los cultivos con baja disponibilidad de nitrógeno (Figura 3.4). La mortandad de macollos en N+ fue un 30% menor (*P* = 0,0113) que en el tratamiento N- (en promedio, la mortandad de macollos fue del 66% y del 47% en los tratamientos N- y N+, respectivamente) y se redujo de manera similar en ambos tratamientos de temperatura nocturna (*P* = 0,5859). El régimen de temperatura nocturna durante la fase de macollaje no modificó la mortandad de macollos (*P* = 0,3942).

3.3.3 Producción de biomasa durante la fase de macollaje y sus componentes fisiológicos.

La producción de biomasa durante la fase de macollaje en 2016 fue incrementada en un 77% respecto a la observada en 2015 (Cuadro 3.3). La RFA incidente y la eficiencia de intercepción durante el periodo de macollaje fueron mayores en 2016 en comparación con 2015, con valores de RFA incidente de 7,9 MJ m^{-2} y 6,8 MJ m^{-2}, respectivamente; y valores de eficiencia de intercepción promedios de 0,46 en 2015 y 0,65 en 2016. Sin embargo, se observaron pequeñas diferencias (*P* = 0,0739) en la RFA interceptada acumulada durante la fase de macollaje entre ambos años debido a la menor duración de esta etapa en 2016 (Cuadro 3.3). La eficiencia en el uso de la radiación durante la fase de macollaje fue mayor (*P* = 0,0008) en 2016 respecto del 2015 (1,48 g MJ^{-1} y 3,45 g MJ^{-1} en 2015 y 2016, respectivamente).

Cuadro 3.3. Efecto del régimen de temperatura nocturna durante la fase de macollaje (Tn) sobre la duración del macollaje (DC21-DC33), radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente, la eficiencia de intercepción de radiación durante la fase de macollaje (eint), la radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante la fase de macollaje, la eficiencia en el uso de radiación (EUR) y la biomasa acumulada durante la fase de macollaje para los dos años y los dos niveles de disponibilidad de nitrógeno (N). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones.

Año	N	Tn	DC21-DC31	RFA	eint	RFA interceptada	EUR	Biomasa
			días	MJ m^{-2} d^{-1}		MJ m^{-2}	g MJ^{-1}	g m^{-2}
2015	N-	C	45	6,8	0,45	122	1,2	146
		>Tn	42	6,7	0,48	116	1,1	129
	N+	C	46	6,9	0,45	127	1,8	223
		>Tn	41	6,7	0,48	111	1,9	201
2016	N-	C	33	8,0	0,62	99	3,1	301
		>Tn	30	8,0	0,61	81	2,6	212
	N+	C	32	8,0	0,71	107	3,6	378
		>Tn	29	7,7	0,66	78	4,5	352
ANOVA		Año	**	**	*	ns	**	**
		N	ns	ns	ns	ns	*	*
		Tn	**	**	ns	**	ns	ns
		Año *N	ns	*	ns	ns	ns	ns
		Año *Tn	ns	**	ns	ns	ns	ns
		N*Tn	ns	**	ns	ns	ns	ns
		Año *N*Tn	ns	**	ns	ns	ns	ns

Control sin calentar (C), mayor temperatura nocturna (>Tn)

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ns: no significativo ($P \geq 0,05$)

El tratamiento N+ produjo un 48% más de biomasa que bajo el tratamiento N- (288 g m^{-2} en N+ vs. 197 g m^{-2} en N-). La mayor producción de biomasa en las parcelas con mayor disponibilidad de nitrógeno se asoció con una mayor EUR (P = 0,0172). Así, la EUR en los cultivos con altos niveles de nitrógeno fue de un 48% más alta (Cuadro 3.3). Por otro lado, las noches más cálidas durante la fase de macollaje redujeron (P = 0,0025) la RFA interceptada acumulada durante la fase un 16% (Cuadro 3.3). Sin embargo, el impacto sobre la producción de biomasa fue escaso (P = 0,0855).

3.3.4 Impacto del aumento en las temperaturas nocturnas sobre la producción de biomasa durante el período crítico.

La producción de biomasa durante el período crítico se redujo un 8% como consecuencia del incremento en las temperaturas nocturnas durante el macollaje (P = 0,0447). Esta caída en la producción de biomasa fue consecuencia de una menor cantidad de radiación interceptada (6%) durante el período crítico por los cultivos bajo mayores temperaturas nocturnas durante el macollaje (Cuadro 3.4).

Cuadro 3.4. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) incidente, eficiencia de intercepción de la radiación (eint), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada, eficiencia en el uso de radiación (EUR) y biomasa acumulada en todos los casos durante el período crítico para los años 2015 y 2016, disponibilidad de N en el suelo (N-, N+), condiciones de temperatura nocturna durante la fase de macollaje (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna).

Factor	RFA MJ m^{-2} d^{-1}	eint	RFA interceptada MJ m^{-2}	EUR g MJ^{-1}	Biomasa g m^{-2}
			Año		
2015	9,4 a	0,82 a	319 b	2,7 a	870 a
2016	8,7 b	0,83 a	243 a	2,3 b	573 b
			Disponibilidad de N		
N-	9,0 b	0,73 b	238 b	2,1 b	504 b
N+	9,1 a	0,92 a	324 a	2,9 a	940 a
			Temperatura nocturna		
C	9,2 a	0,82 a	290 a	2,5 a	751 a
>Tn	8,8 b	0,83 a	272 b	2,5 a	693 b

Medias con letras diferentes son significativamente diferentes ($P < 0,05$) cuando se analizan dentro de cada uno de los efectos principales

La menor cantidad de radiación interceptada durante el período crítico se debió a una menor radiación incidente durante esta etapa (4%) ya que no se observaron cambios en la eficiencia de intercepción de la radiación ni en la duración del período crítico. Además, el incremento en las temperaturas nocturnas durante el macollaje no produjo cambios significativos en la EUR durante el período crítico.

3.3.5 Rendimiento y componentes numéricos.

Las noches más cálidas durante el macollaje no modificaron el rendimiento (P = 0,3418); sin embargo, el impacto varió entre años (Cuadro 3.5). En 2015, las noches más cálidas durante el macollaje aumentaron ligeramente (3%) el rendimiento, mientras que en 2016 el rendimiento disminuyó (6%) en comparación con el control sin calentar. De manera similar, la respuesta del número de granos por unidad de área fue diferente según el año. En 2016, el incremento en las Tn redujo un 9% el número de granos por unidad de área, mientras que en 2015 el efecto fue despreciable (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.5. Efectos del régimen de temperatura nocturna (Tn) durante la fase de macollaje sobre el rendimiento, el número de granos por unidad de área (NG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE) y peso de grano (PG) para los dos años y los dos niveles de disponibilidad de nitrógeno (N). El resumen del ANOVA muestra los niveles de significancia para los efectos principales y sus interacciones.

Año	N	Tn	Rendimiento g m^{-2}	NG granos m^{-2}	NE esp m^{-2}	NGE grains esp^{-1}	PG mg
2015	N-	C	471	13700	347	40,5	34,4
		>Tn	519	15044	366	43,1	34,5
	N+	C	886	26015	663	39,2	34,0
		>Tn	883	25277	671	37,6	34,9
2016	N-	C	470	14149	393	36,0	33,2
		>Tn	461	14020	410	34,3	32,9
	N+	C	898	27995	803	34,9	32,1
		>Tn	819	24521	688	35,7	33,5
		Año	ns	ns	ns	ns	**
		N	**	**	**	ns	ns
		Tn	ns	ns	ns	ns	ns
		Año *N	ns	ns	ns	ns	ns
		Año * Tn	*	*	ns	ns	ns
		N* Tn	*	**	*	ns	ns
		Año *N* Tn	ns	ns	ns	*	ns

Control sin calentar (C), mayor temperatura nocturna (>Tn)

* $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ns: no significativo ($P \geq 0,05$)

El impacto del aumento en las Tn sobre el rendimiento fue diferente ($P = 0,0210$) según la disponibilidad de nitrógeno (Cuadro 3.5). En el tratamiento N+, el rendimiento se redujo un 5%, mientras que en N- se incrementó un 4%. Las noches más cálidas disminuyeron en un 8% el número de granos por unidad de área solo en el tratamiento N+ ($P = 0,0091$). Tal como ocurrió con el rendimiento, el efecto del incremento en las Tn sobre el número de espigas por unidad de área difirió con la disponibilidad de nitrógeno ($P = 0,0395$) (Cuadro 3.5). Así, las noches más cálidas redujeron el número de espigas en un 7% en N+; sin embargo, en N- el número de espigas aumentó en un 5%.

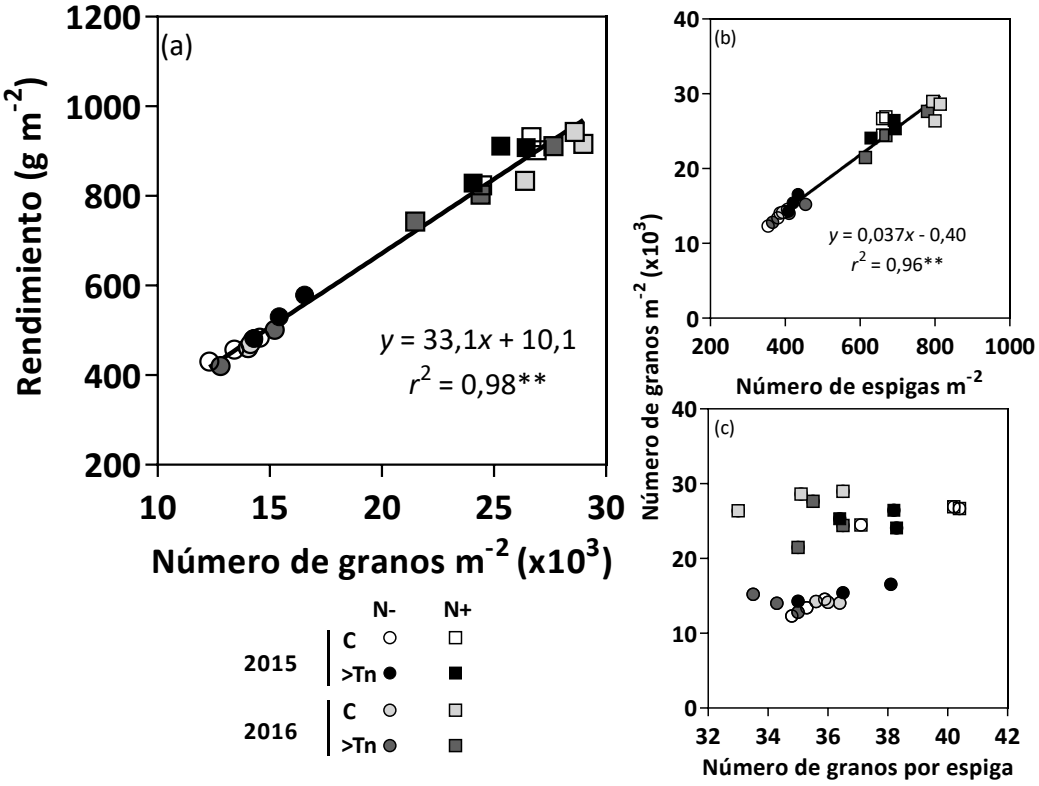

Figura 3.5. Relación entre: (a) el rendimiento y el número de granos por unidad de área; (b) el número de granos y el número de espigas por unidad de área y (c) el número de granos y el número de granos por espiga. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Los símbolos abiertos y cerrados representan parcelas control y >Tn, respectivamente. Cada punto corresponde a una repetición de la combinación de los factores Año, Nitrógeno y Temperatura nocturna. Se incluyen las ecuaciones de regresión y las probabilidades (** $P < 0,01$).

La disponibilidad de nitrógeno fue el factor que más afectó el rendimiento (P = 0,0001) y sus componentes numéricos (Cuadro 3.5). En promedio, los cultivos que crecieron con baja disponibilidad de nitrógeno rindieron 480 g m^{-2}, mientras que con alta disponibilidad de nitrógeno el rendimiento fue de 870 g m^{-2}. El rendimiento estuvo estrechamente asociado con el número de granos por unidad de área (r^2 = 0,98, P < 0,0001) (Figura 3.5a). Las variaciones en el número de granos se explicaron principalmente debido a los cambios en el número de espigas por unidad de área (r^2 = 0,96, P < 0,0001), sin relación con el número de granos por espiga (Figura 3.5b y 3.5c).

3.4 Discusión.

3.4.1 Las noches más cálidas durante el macollaje aceleran la tasa de desarrollo del cultivo sin cambios en la producción de biomasa.

Las mayores temperaturas nocturnas durante el macollaje redujeron la duración de esta fase, adelantando el momento de la floración. En trigo, como en numerosas especies, la duración de las etapas fenológicas se acorta como consecuencia de aumentos en la temperatura (dentro del rango entre la temperatura base y la óptima) debido a una aceleración de la tasa de desarrollo (Slafer y Rawson, 1994b). A pesar del acortamiento de la fase de macollaje, la duración de la siguiente fase (i.e., encañazón) no se modificó,

ya que la fecha de antesis se adelantó en una magnitud similar a la reducción en la duración de la fase de macollaje.

El posible acortamiento en el fotoperíodo explorado durante la fase de encañazón tuvo un efecto insignificante en la duración del período crítico probablemente debido a que este acortamiento no fue lo suficientemente importante como para producir un cambio significativo en el desarrollo, más aún, teniendo en cuenta que el genotipo utilizado en los experimentos tiene una baja sensibilidad al fotoperíodo y está caracterizado como insensible al fotoperíodo en términos moleculares (*Ppd*-B1b, *Ppd*-D1a) (Vanzetti com. pers.), al igual que otros cultivares comerciales de trigo utilizados en Argentina (Gomez et al., 2014). Sin embargo, es importante destacar que a pesar de que se trata de un cultivar insensible en términos moleculares, la duración de las etapas prefloración durante el 2016 fueron marcadamente menores, probablemente como consecuencia de un fotoperíodo promedio más largo sumado a una temperatura media más alta, lo cual acelera el desarrollo del cultivo (Slafer y Rawson, 1994b).

Así, las noches más cálidas durante el macollaje no representaron ningún beneficio en la extensión de la siguiente fase, etapa en la cual ocurre el período crítico para el establecimiento del número de granos (García et al., 2011; González et al., 2003; D. Miralles et al., 2000). Sin embargo, es importante resaltar que genotipos con mayor sensibilidad al fotoperiodo podrían beneficiarse de una menor duración del macollaje ya que un fotoperiodo más corto durante la fase de encañazón podría extender la duración de esta etapa, promoviendo un mayor número de granos y por ende el rendimiento (González et al., 2005; Slafer et al., 2001).

Las variaciones en el tiempo hasta la floración de los cereales de invierno están determinadas por cambios en: (i) el número total de hojas diferenciadas y/o (ii) la tasa de aparición de hojas (Abeledo et al., 2004; Slafer y Rawson, 1995a). Dado que la temperatura tiene efectos insignificantes sobre el del número final de hojas diferenciadas (Cao y Moss, 1989; Slafer y Rawson, 1994a), el acortamiento del tiempo a floración como consecuencia del incremento en las Tn estuvo relacionado con una mayor tasa de aparición de hojas medida en número de hojas aparecidas por día (Cao y Moss, 1989; Slafer y Rawson, 1995b). Sin embargo, cuando se calculó la tasa de aparición de hojas considerando la temperatura (i.e., filocrono expresado en tiempo térmico) no se observó ninguna diferencia significativa entre los tratamientos de temperatura nocturna (Bos y Neuteboom, 1998). De manera similar, no se observó ningún efecto significativo de la disponibilidad de nitrógeno sobre el número final de hojas o el filocrono, tal como fue reportado anteriormente (Alzueta et al., 2012; Hall et al., 2014; Salvagiotti y Miralles, 2007). Sin embargo, se han reportado algunas excepciones donde el nitrógeno afectó la tasa de aparición de hojas en cebada (Arisnabarreta y Miralles, 2004).

En general, la producción de biomasa está relacionada positivamente con la radiación interceptada a lo largo del ciclo del cultivo (Gallagher y Biscoe, 1978; Muchow, 1989; Whitfield y Smith, 1989) que depende de la duración de la fase y la dinámica de intercepción del cultivo (Maddonni y Otegui, 1996; D. J. Miralles y Slafer, 1997). El principal efecto negativo del incremento en las Tn sobre la captura de radiación estuvo dado por la aceleración del desarrollo, reduciendo la radiación interceptada acumulada al final del periodo de macollaje (García et al., 2015). A pesar de una menor captura de radiación, se observaron leves efectos sobre la producción de biomasa al final de este período. Esto podría explicarse por una compensación parcial de una mayor eficiencia en el uso de la radiación bajo mayores temperaturas nocturnas. Debido a la época del año en la que tiene lugar la fase de macollaje, las temperaturas mínimas rondaron los 10 °C. En estas condiciones, los incrementos en las Tn (aproximadamente 2,3 °C) podrían afectar positivamente la fijación de CO_2 sin aumentar marcadamente en la tasa de respiración

(Porter y Semenov, 2005; Stone, 2001). Por lo tanto, en esas condiciones, noches más cálidas podrían aumentar la fotosíntesis neta, promoviendo la tasa de crecimiento del cultivo. En este sentido, los mayores valores de EUR observados en el 2016 podrían deberse a que atrasos en las fechas de siembra (dentro del rango agronómico), como la de ese año, exponen a los cultivos a temperaturas más favorables el crecimiento durante las etapas tempranas del cultivo.

3.4.2 Temperaturas nocturnas más altas durante la fase de macollaje no afectaron significativamente el rendimiento.

Los resultados observados en este capítulo muestran que el incremento en las temperaturas nocturnas durante la fase de macollaje en climas templados tienen un efecto insignificante sobre el rendimiento del trigo. Estos resultados están respaldados por evidencias en la literatura que demuestran que los incrementos en la temperatura media durante el macollaje apenas modificaron el rendimiento (R. Fischer y Maurer, 1976; Wollenweber et al., 2003). Por otro lado, incrementar la disponibilidad de nitrógeno no parece ser una opción para reducir el impacto de las noches más cálidas, ya que se observaron mayores caídas en el número de granos en los tratamientos con niveles altos de nitrógeno.

En general, retrasos en la fecha de siembra conduce a reducciones en el rendimiento asociadas con cambios en el ambiente fototérmico explorado por los cultivos de trigo (Stapper y Fischer, 1990). Por ello, aunque la radiación incidente tiende a aumentar a medida que se retrasa la siembra, las temperaturas más altas acortan la duración de las etapas, reduciendo la cantidad de radiación interceptada por el cultivo (y por lo tanto, los valores del cociente fototérmico) y el rendimiento (R. Fischer, 1985). A pesar de ello, no se observaron diferencias en el rendimiento entre las diferentes fechas de siembra exploradas en este capítulo. Es importante resaltar que la densidad de plantas se incrementó en la fecha de siembra tardía para compensar la reducción en la captura de recursos y no afectar el rendimiento potencial. En este sentido, trabajos anteriores mostraron que los aumentos en la densidad de plantas en fechas de siembra tardía producen rendimientos similares a fechas tempranas (Spink et al., 2000).

En trigo, las condiciones ambientales inmediatamente anteriores a la floración son decisivas para la determinación del rendimiento (R. Fischer, 1985). Las condiciones que limitan la tasa de crecimiento de los cultivos durante este período tienen un impacto negativo en el número de granos y finalmente en el rendimiento (de San Celedonio et al., 2014; R. Fischer, 1985; Lizana y Calderini, 2013). El calentamiento nocturno durante el macollaje redujo la producción de biomasa durante el período crítico, sin embargo, no se observaron cambios significativos en el número de granos o el rendimiento. Esta ausencia de efecto sobre el número de granos puede deberse a que la menor producción de biomasa puede deberse a un menor crecimiento vegetativo ya que no se observaron cambios significativos sobre la biomasa reproductiva medida a través del peso de la espiga (P = 0,0658, datos no mostrados). A diferencia de lo que ocurrió en esta tesis, en cultivos de invierno que se desarrollan en climas más fríos (como los cultivos de las planicies en China y en Rusia), temperaturas más altas durante etapas tempranas del cultivo promueven el crecimiento debido a que en esos ambientes las temperaturas exploradas por los cultivos suelen estar por debajo del rango óptimo de crecimiento (Fan et al., 2015; Fang et al., 2015; Tian et al., 2012). Además, temperaturas más cálidas durante estas etapas desplazan los períodos de definición de rendimiento hacia condiciones más favorables desde el punto de vista fototérmico, reduciendo la probabilidad de caídas en el rendimiento debido a temperaturas excesivamente altas (V. O. Sadras y Monzon, 2006).

3.5 Conclusiones.

En este capítulo se evaluó la respuesta de un cultivar de trigo (Baguette 601) a mayores temperaturas nocturnas durante la etapa de macollaje, cuantificando el impacto sobre el rendimiento y sus componentes numéricos, así como la generación de macollos bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno. En resumen, el incremento de las temperaturas nocturnas durante el macollaje acortó la duración de esta etapa como consecuencia de una aceleración en el desarrollo de manera similar para ambos niveles de N. Sin embargo, no se produjeron cambios en la generación y el número máximo de macollos tanto a nivel de planta individual como por unidad de área. Por último, mayores temperaturas nocturnas durante el macollaje tuvieron un escaso impacto sobre el rendimiento, sin embargo, solo se observó una caída en el rendimiento en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno.

CAPÍTULO 4. ¿Puede el manejo del cultivo reducir los efectos negativos de las noches cálidas en el periodo crítico sobre el rendimiento de trigo?[2]

[2] Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: *Giménez, V.D., Miralles, D.J., García, G.A., Serrago, R.A., 2021. Can crop management reduce the negative effects of warm nights on wheat yield? F. Crop. Res. 261, 108010. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.108010*

4.1 Introducción.

Diferentes estudios han demostrado que el incremento en las temperaturas nocturnas produce entre 2% y 10% de caída en el rendimiento por cada grado centígrado de aumento de temperatura mínima (García et al., 2015, 2016, 2018; D. Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007). Sin embargo, hasta donde sabemos, todos los trabajos anteriores se han realizado en condiciones potenciales de crecimiento (i.e., sin limitaciones nutricionales, hídricas o bióticas). Por ello, es necesario evaluar si el impacto del incremento en las Tn durante el periodo crítico en el rendimiento y sus componentes numéricos se puede extrapolar universalmente o si las respuestas al aumento de la temperatura nocturna interactúan con la disponibilidad de recursos (e.g., agua, nitrógeno).

Las condiciones ambientales cercanas a la floración son críticas para la determinación del rendimiento ya que en este período se establecen tanto el número de granos (Fischer, 1985) como el peso potencial del grano (Calderini et al., 1999). Por esta razón, aunque la determinación del número de granos se extiende desde la emergencia hasta poco después de la floración (Slafer y Rawson, 1994), existe una ventana de tiempo denominada período crítico en la que las reducciones en la tasa de crecimiento del cultivo penalizan el número de granos por unidad de área y, por lo tanto, el rendimiento (Fischer, 1985). Este período crítico se extiende desde el comienzo de la aparición de la penúltima hoja (DC33, Zadoks et al., 1974) hasta el comienzo del período de llenado efectivo del grano (ca. 10 días después de DC65, Zadoks et al., 1974) (Fischer, 1985), e incluye procesos asociados con el soporte de las estructuras reproductivas (i.e., macollos Alzueta et al. (2012) y flores Miralles et al. (2000).

El rendimiento de trigo está estrechamente relacionado con el número de espigas por unidad de área (Slafer et al., 2014; Zhang et al., 2007, 2010), especialmente en sistemas de producción de alto rendimiento (Slafer et al., 2014; Zhang et al., 2007). Así, es posible lograr altos rendimientos mediante: (i) altas densidades de plantas, con un número espigas predominantemente de vástagos principales o (ii) bajas densidades de plantas, con una gran proporción de espigas proveniente de macollos (R. A. Fischer et al., 1976; Nerson, 1980). En el capítulo anterior (ver capítulo 3), se demostró que noches más cálidas durante el macollaje no afectaron significativamente la generación de espigas o el rendimiento. Sin embargo, estudios anteriores que aplicaron mayores Tn en el periodo crítico demostraron que el número de espigas fue el componente de rendimiento más afectado por las mayores temperaturas nocturnas (García et al., 2015), posiblemente debido a aumentos en la mortandad de macollos. Por lo tanto, una alta densidad de plantas con un alto número de espigas de vástagos principales podría ser una estrategia de manejo para reducir el impacto de las mayores temperaturas nocturnas más altas durante el periodo crítico.

El cambio climático representa una amenaza para la seguridad alimentaria (Howden et al., 2007), por lo que se vuelve esencial evaluar y comprender las respuestas de los cultivos a estos cambios para identificar estrategias de adaptación (R. A. Fischer, 2015). Dado que el aumento de la temperatura nocturna afecta el rendimiento del trigo, principalmente, a través de una menor captura de recursos (e.g., radiación) producto de una aceleración en el desarrollo y un acortamiento de las etapas (García et al., 2015), los cambios en la disponibilidad de recursos (e.g., nitrógeno y agua) podrían modular el impacto negativo del incremento en las Tn en términos de rendimiento de grano. Por lo tanto, se evaluó el aumento de la disponibilidad de recursos mediante la fertilización con nitrógeno o el riego como estrategias de manejo para contrarrestar el impacto negativo de las noches más cálidas en el rendimiento del cultivo de trigo. Por otro lado, dado que el incremento en las Tn penaliza el rendimiento de trigo a través de reducciones en el

número de espigas por unidad de área, debido a una mayor mortandad de macollos (García et al., 2015), es posible especular que cultivos con menos espigas provenientes de macollos (i.e., mayor contribución de los vástagos principales) son menos vulnerables en términos de penalización del rendimiento. Por lo tanto, también se evaluó el manejo de la densidad de siembra como una estrategia para aumentar la contribución de las espigas de los tallos principales y así minimizar el impacto negativo de las noches más cálidas.

4.2 Materiales y métodos.

4.2.1 Manejo de cultivos y condiciones experimentales

Los experimentos de campo se realizaron durante 2015, 2016 y 2017. Las fechas de siembra fueron el 8 de julio, el 11 de agosto y el 5 de junio, para los años 2015, 2016 y 2017, respectivamente. Los dos primeros años experimentales se diseñaron para evaluar el impacto del incremento en las Tn bajo disponibilidades contrastantes de nitrógeno y agua. Los tratamientos consistieron en una combinación de disponibilidad de N, agua y temperatura nocturna durante el período crítico. En el caso del N, se impusieron dos disponibilidades de nitrógeno del suelo: (i) 60 kg N ha^{-1} (N-) y (ii) 200 kg N ha^{-1} (N+). Considerando el N-NO_3^- del suelo antes de la siembra (2015: 20,5 kg ha^{-1} y 2016: 28,7 kg ha^{-1}), se aplicó urea para alcanzar las disponibilidades de nitrógeno mencionadas anteriormente. En el caso de N-, toda la dosis se aplicó al inicio del macollaje y en N+, la dosis se repartió en tres momentos a lo largo del ciclo de cultivo: 50% al inicio del macollaje, 25% a mediados de macollaje y 25% en el estado de tercer nudo visible. Se aplicaron dos regímenes de disponibilidad de agua: (i) regado (donde la humedad del suelo se mantuvo cerca de la capacidad de campo hasta la madurez) y (ii) secano (en el que la humedad del suelo se mantuvo cerca de la capacidad de campo hasta el inicio del macollaje y desde ese momento hasta la cosecha el contenido de agua del suelo dependió exclusivamente de la lluvia.

Cruzando la combinación de N y agua, se impusieron dos regímenes de temperatura nocturna durante el período crítico: (i) control (i.e., cultivos sin calentar) y (ii) mayor de temperatura nocturna (i.e., cultivos calentados) desde el tercer nudo visible hasta 10 días después de la antesis.

El experimento de 2017 se llevó a cabo para analizar el efecto de mayores temperaturas nocturnas bajo diferentes densidades de plantas, pero en condiciones óptimas de crecimiento (sin limitaciones de agua y nutrientes). La fecha de siembra fue el 5 de junio de 2017 y los tratamientos consistieron en una combinación de tres densidades de plantas: 100, 150 y 300 plantas m^{-2} y dos regímenes de temperatura nocturna, similares a los descritos anteriormente para los Exp. 1 y Exp. 2. Los tratamientos se organizaron en un diseño completamente al azar con tres repeticiones y los cultivos se realizaron sin limitaciones de agua y nutrientes. Inmediatamente antes de la siembra se aplicó fosfato diamónico a razón de 80 kg ha^{-1} y se aplicó urea en los momentos y dosis descritos para el tratamiento N+ en el primer experimento.

4.2.2 Mediciones y análisis.

El rendimiento y sus componentes numéricos se estimaron a partir del muestreo de cosecha, excepto por el número de espigas por unidad de área que se determinó diez días después de DC65. Para la estimación del rendimiento y sus componentes numéricos, las muestras de cosecha se trillaron en una trilladora estacionaria y los granos se secaron en la estufa hasta peso constante y luego se pesaron. Además, se pesó una submuestra de 200 granos para estimar el peso promedio de los granos. El número de granos por unidad

de área se estimó como el cociente entre el rendimiento de grano y el peso promedio de grano. El número de granos por espiga se estimó como el cociente entre el número de granos por unidad de área y el número de espigas por unidad de área estimado en DC65 + 10 días. La mortandad de macollos se calculó como la diferencia entre el número de tallos por unidad de área en DC33 y el número de espigas por unidad de área, dividido por el número de tallos por unidad de área en DC33. El peso seco de las espigas individuales se calculó como el cociente del peso seco de las espigas por unidad de área y el número de espigas por unidad de área. La eficiencia de fructificación se calculó como el cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de la espiga diez días después de DC65. En el tercer experimento, el rendimiento y los componentes numéricos del tallo principal y los macollos se estimaron por separado.

Para el análisis estadístico se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2020). En los experimentos 1 y 2, los efectos de los tratamientos y sus interacciones fueron analizados a través de ANOVA, considerando la fuente de error correspondiente de un diseño de parcela subdividida y en el experimento 3 los efectos de los tratamientos y sus interacciones fueron analizados considerando la fuente de error de un diseño completamente aleatorizado en el segundo experimento. Se utilizó la prueba de Tukey para detectar diferencias significativas entre medias. Posteriormente, se analizaron relaciones funcionales (e.g., respuesta de un determinado atributo a la variación en temperatura nocturna) mediante análisis de regresión lineal (Radushev et al., 2012). A fin de hacer posibles comparaciones entre las disponibilidades de nitrógeno, cada variable se normalizó como un valor relativo al promedio en todos los ambientes. Para ello, el valor de cada atributo (VA) registrado (e.g., rendimiento) se relativizó (VAr) al promedio de todos los ambientes (VA$\bar{x}$), i.e. combinación de ambiente fototermal (año y fecha de siembra) disponibilidad de nitrógeno, disponibilidad de agua y régimen de temperatura nocturna (ecuación 4.1).

$$VA_r = \frac{VA}{VA_{\bar{x}}} \qquad \text{ecuación 4.1}$$

La pendiente de la relación entre valores relativos al promedio de un determinado atributo (VAr) y temperaturas mínimas promedio durante la etapa $\left(\frac{\delta VA_{r.C}}{\delta Tmin}, °C\right)$ fue considerada como la respuesta (% °C^{-1}) de dicho atributo a los incrementos en la temperatura nocturna (ecuación 4.2). Esta respuesta permitió hacer comparaciones (i.e., test de pendiente) entre cultivos o atributos.

$$Respuesta = \left(\frac{\delta VA_r}{\delta Tmin}\right) * 100 \qquad \text{ecuación 4.2}$$

4.3 Resultados.

4.3.1 Condiciones de temperatura nocturna y desarrollo de cultivos.

La temperatura nocturna se incrementó (P < 0,01) por los tratamientos de incremento en las Tn (Figura 4.1), pero la magnitud de los aumentos fue ligeramente diferente entre años (P < 0,05), ya que se incrementó en 2,9 ± 0.3 °C (2015), 1,9 ± 0,1 °C (2016) y 2,0 ± 0,3 °C (2017) (Cuadro 4.1).

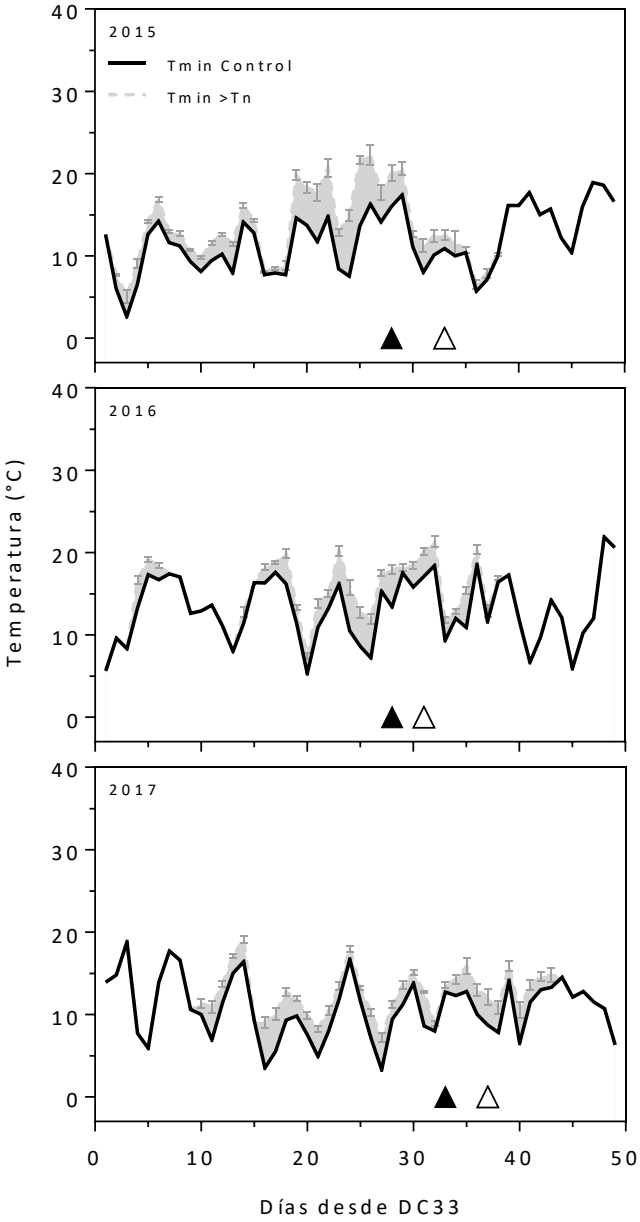

Figura 4.1. Dinámica de la temperatura mínima control diaria (Tmin Control) y de la temperatura mínima bajo incremento de Tn (Tmin >Tn) durante el período crítico para las temporadas de cultivo 2015, 2016 y 2017. La fecha promedio de antesis (DC65) bajo mayores Tn (triángulo de cerrado) y sin calentar (triángulo vacío).

Las noches más cálidas durante el período crítico redujeron ($P < 0{,}001$) los días hasta antesis (5, 3 y 5 días en 2015, 2016 y 2017, respectivamente; Cuadro 4.1), como consecuencia de una reducción ($P < 0{,}001$) en la duración del período crítico (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Fecha de siembra (FS), fecha de tercer nudo detectable (DC33), diez días después de antesis (DC65+10), temperatura mínima promedio durante el período crítico (Tmín PC) para los años 2015, 2016 y 2017 y los dos régimenes de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico.

Año	Tn	FS	DC33	DC65 + 10	$T_{mín}$ PC
2015	C	8/7	29/9	6/11	10,7 °C
	>Tn			1/11	13,7 °C
2016	C	11/8	10/10	14/11	13,5 °C
	>Tn			11/11	15,1 °C
2017	C	5/6	28/8	10/10	10,7 °C
	>Tn			5/10	12,4 °C

4.3.2 Producción de biomasa durante el período crítico y componentes fisiológicos del número de granos bajo condiciones contrastantes de recursos.

La disponibilidad de nitrógeno fue el factor con mayor impacto sobre los componentes fisiológicos del número de granos (Cuadro 4.2; 4.3). Así, las parcelas con alta disponibilidad de nitrógeno produjeron un 66% más de biomasa ($P < 0,0001$) que aquellas con bajo nivel de nitrógeno (Cuadro 4.3). Este incremento en la biomasa fue consecuencia de un aumento en la cantidad de radiación interceptada ($P < 0,0001$) durante el período crítico (27%) y una mejora en la eficiencia en el uso de la radiación ($P = 0,0005$) (31%). Las condiciones del año también afectaron la producción de biomasa ($P < 0,0001$) (Cuadro 4.2, 4.3). La producción de biomasa durante el período crítico fue un 36% menor en 2016 con respecto al 2015. La menor producción de biomasa en 2016 fue producto de una menor cantidad de radiación interceptada ($P = 0,00013$) durante el período crítico (12%) y una menor eficiencia en el uso de radiación ($P < 0,0002$) (36%) (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.2. Cuadrados medios del análisis de varianza de la duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF).

Factor	gl	DPC		RFA interceptada		EUR		Biomasa		PBE		PSE_a		PSE		EF	
Año	1	75	**	12449	**	6,8	**	930747	**	0,0	**	87296	**	159045	**	10384	**
N	1	12	*	45449	**	4,8	**	1199536	**	0,1	**	85430	**	82254	**	936	*
A	1	12	*	6888	**	0,0		32865	**	0,0		928		31570		560	
Tn	1	243	**	13300	**	0,7	**	303690	**	0,1	**	8295	**	9492		0	
Año*N	1	21	**	15		0,4	*	70994	**	0,0	*	17595	**	37913	*	48	
Año*A	1	0		13		0,0		3040		0,0		609		1292		27	
Año*Tn	1	65	**	3799	**	0,2		8533		0,0		7228	*	2868		1121	
N*A	1	0		729	*	0,2	**	1704		0,0		276		165		184	
N*Tn	1	8	*	760	*	0,7	**	138675	**	0,0		7880	**	204		37	
A*Tn	1	5	*	0		0,0		3201		0,0		248		4238		1	
Año*N*A	1	3		35		0,1	*	4961		0,0		239		426		7	
Año*N*Tn	1	0		475		0,0		3924		0,0		78		1789		19	
Año*A*Tn	1	5	*	5		0,0		4760		0,0		11		1151		44	
Año*N*A*Tn	1	8	*	514		0,0		40		0,0		20		6098		533	
Error	21	1		136		0,05		3788		0,01		927		3974		285	

Año, N: disponibilidad de N, A: disponibilidad de agua, Tn: temperatura nocturna

*P < 0,05, **P < 0,01

La disponibilidad de agua también afectó la producción de biomasa (P = 0,0047), aunque en menor medida que la disponibilidad de nitrógeno (Cuadro 4.2, 4.3). Así, las parcelas regadas produjeron un 9% más de biomasa (Cuadro 4.3), como consecuencia de un incremento en la cantidad de radiación interceptada (P = 0,0005) durante el período crítico (10%) sin cambios en la eficiencia en el uso de la radiación (P = 0,7893) (Cuadro 4.3).

Cuadro 4.3. Duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis) para los años 2015 y 2016, disponibilidad de N en el suelo (N-, N+), régimen de disponibilidad de agua (secano, regado) y condiciones de temperatura nocturna durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna).

Factor	DPC	RFA interceptada	EUR	Biomasa	PBE	PSE_a	PSE	EF
	días	MJ m^{-2}	g MJ^{-1}	g m^{-2}		g m^{-2}	mg $espiga^{-1}$	granos g^{-1}
				Año				
2015	36 a	277 a	2,8 a	776 a	0,37 b	283 a	539 a	69 b
2016	34 b	245 b	2,0 b	498 b	0,41 a	198 b	424 b	99 a
				Disponibilidad de N				
N-	34 b	230 b	2,1 b	479 b	0,42 a	199 b	523 a	80 b
N+	35 a	292 a	2,7 a	795 a	0,36 b	283 a	440 b	88 a
				Disponibilidad de agua				
Secano	34 b	249 b	2,4 a	611 b	0,40 a	236 a	456 a	87 a
Regado	35 a	273 a	2,4 a	663 a	0,38 a	245 a	507 a	81 a
				Temperatura nocturna				
C	37 a	278 a	2,5 a	717 a	0,36 a	254 a	495 a	84 a
>Tn	32 b	245 b	2,3 b	558 b	0,42 a	228 a	467 a	84 a

Medias con letras diferentes son significativamente diferentes ($P < 0,05$) cuando se analizan dentro de cada uno de los efectos principales

Por otro lado, las noches más cálidas durante el período crítico redujeron la cantidad de biomasa ($P < 0,0001$) producida durante el período crítico en un 22% (Cuadro 4.3). Esta reducción en la producción de biomasa fue producto de una caída en la cantidad de radiación interceptada ($P < 0,0001$) (12%) y una menor eficiencia en el uso de la radiación ($P = 0,0018$) durante el período crítico (10%) (Cuadro 4.3). Sin embargo, el impacto del incremento de las temperaturas nocturnas estuvo modulado por la disponibilidad de nitrógeno ($P < 0,0001$) (Cuadro 4.2). Así, las noches más cálidas redujeron la producción de biomasa durante el período en un 29% bajo altos niveles de nitrógeno, mientras que en condiciones de baja disponibilidad no hubo diferencias entre las parcelas calentadas y control (Cuadro 4.4). Del mismo modo, las noches más cálidas durante el período crítico redujeron la eficiencia de uso de la radiación (16%) bajo altos niveles de nitrógeno, mientras que en condiciones de baja disponibilidad no hubo diferencias entre las parcelas calentadas y control (Cuadro 4.4). Por el contrario, el incremento de las Tn redujo la radiación interceptada durante el período crítico de manera similar entre ambos niveles de nitrógeno (10% en N- y 13% en N+) (Cuadro 4.4). Es importante mencionar que no hubo interacciones significativas entre la disponibilidad de agua y los tratamientos de temperatura nocturna para ninguno de los componentes fisiológicos del número de granos (Cuadro 4.2, 4.3). Teniendo en cuenta estos resultados, todas las regresiones que analizan cómo la disponibilidad de recursos modula el impacto de las noches más cálidas se graficaron considerando solo el tratamiento de disponibilidad de N, graficando cada nivel de disponibilidad de agua por separado.

Cuadro 4.4. Duración del período crítico (DPC), radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis). para N- y N+ y las dos condiciones de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). Cada valor corresponde al promedio de los años 2015 y 2016 para cada combinación de Nitrógeno y Temperatura nocturna.

N	Tn	DPC	RFA interceptada	EUR	Biomasa	PBE	PSE_a	PSE	EF
		días	MJ m^{-2}	g MJ^{-1}	g m^{-2}		g m^{-2}	mg $espiga^{-1}$	granos g^{-1}
N-	C	37 a	243 c	2,1 c	505 c	0,39 ab	199 c	539 a	79 a
	>Tn	32 c	218 d	2,1 c	453 c	0,46 b	198 c	507 ab	80 a
N+	C	37 a	313 a	2,9 a	929 a	0,33 a	309 a	452 bc	89 a
	>Tn	33 b	271 b	2,5 b	662 b	0,39 ab	257 b	428 c	87 a

Medias con letras diferentes son significativamente diferentes ($P < 0,05$)

Considerando ambos años, la biomasa producida durante el período crítico, la radiación interceptada durante el período crítico y la eficiencia en el uso de la radiación durante dicho periodo se representaron gráficamente en función el rango de temperaturas nocturnas exploradas durante el período crítico, para determinar cómo sus efectos fueron modulados por la disponibilidad de nitrógeno (Figura 4.2). Hubo una clara interacción entre la temperatura nocturna y la disponibilidad de nitrógeno sobre la producción de biomasa, ya que, en altos niveles de nitrógeno, la biomasa se redujo como resultado del incremento en las Tn durante el período crítico a una tasa de ca. 22% por °C bajo altos niveles de nitrógeno y a una tasa de ca. 8% por °C en baja disponibilidad de nitrógeno (Figura 4.2a). Esta interacción fue consecuencia de una mayor caída de la eficiencia en el uso de la radiación bajo N+ (no se encontró relación significativa bajo N-, Figura 4.2c) ya que la radiación interceptada durante el período crítico se redujo a una tasa similar en ambas condiciones de nitrógeno (6% por °C en N+ y 5% por °C en N-) (Figura 4.2b).

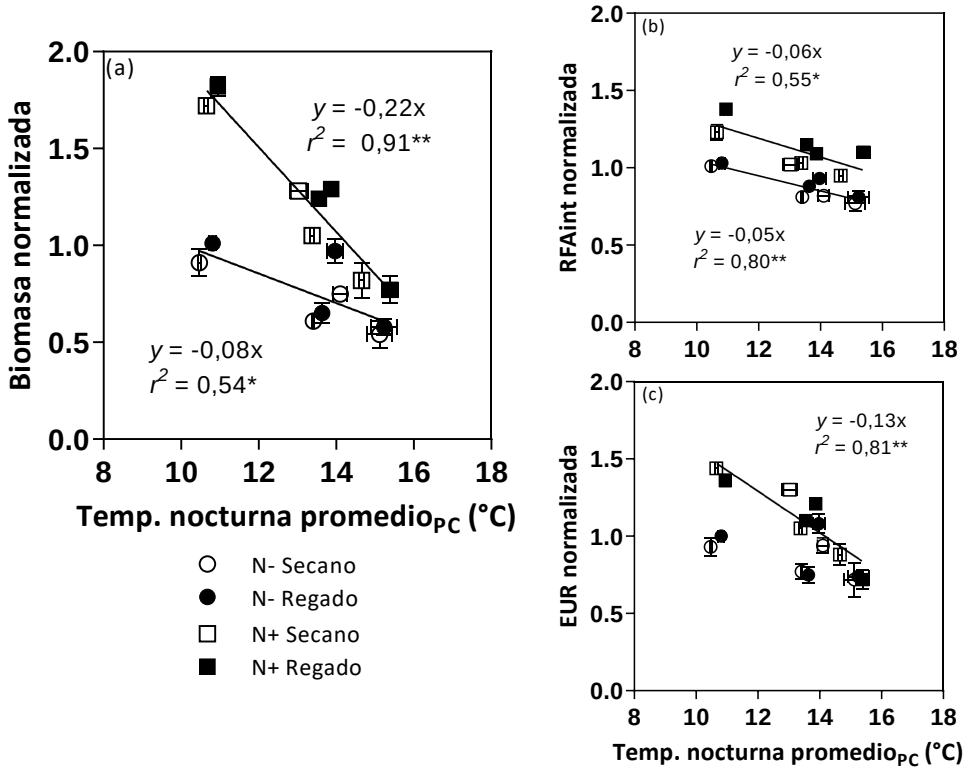

Figura 4.2. (a) Biomasa producida durante el período crítico normalizado, (b) Radiación interceptada durante el período crítico (RFA int PC) normalizado y (c) eficiencia en el uso de la radiación (EUR) normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente) y el coeficiente de regresión y la probabilidad (**P* < 0,05; ***P* < 0,01).

De manera similar a la biomasa, el efecto de las noches más cálidas sobre el peso seco de espigas por unidad de área fue modificado por la disponibilidad de nitrógeno (*P* = 0,0083) (Cuadro 4.2 y 4.3). Así, las noches más cálidas redujeron el peso de espigas por unidad de área en un 17% bajo altos niveles de nitrógeno, mientras que en condiciones de baja disponibilidad no hubo diferencias entre las parcelas calentadas y control (Cuadro 4.4).

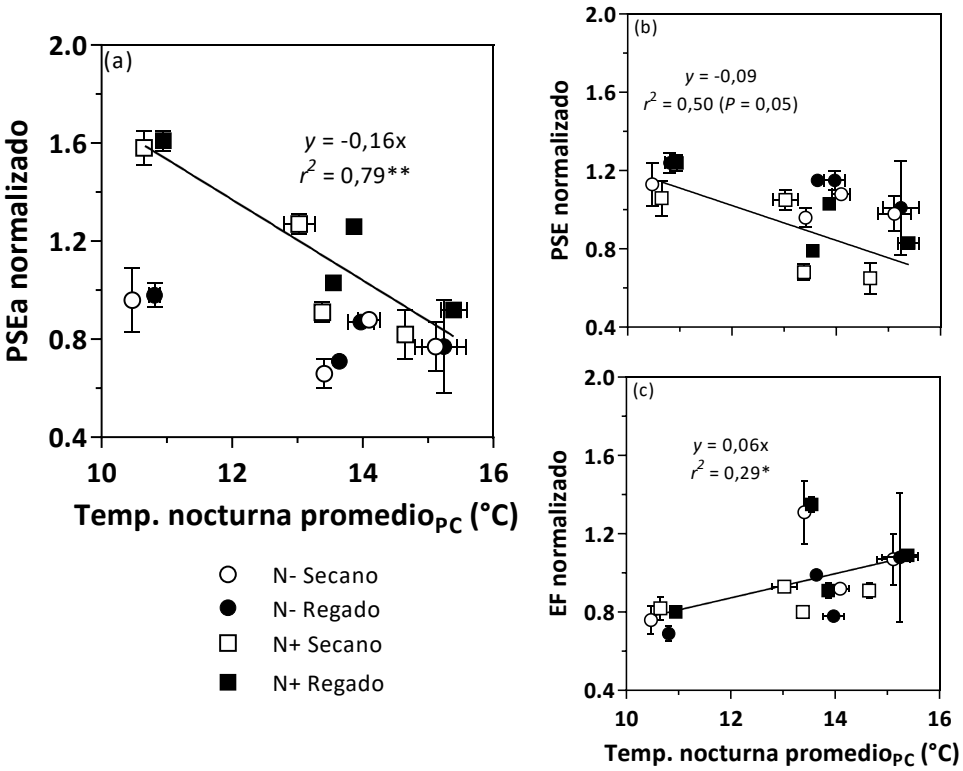

Figura 4.3. (a) Peso seco de las espigas por unidad de área (PSEa) normalizado, (b) Peso seco individual de las espigas (PSE) normalizado y (c) eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis) normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente) y el coeficiente de regresión y la probabilidad (**P* < 0,05; ***P* < 0,01).

Teniendo en cuenta ambos años, el peso seco de la espiga se redujo (*P* = 0,003) a una tasa ca. 16% por °C de incremento en las Tn en N+ (Figura 4.3a) mientras que en N- el peso seco de las espigas disminuyó a una tasa de ca. 4% por °C de incremento en las Tn; aunque la reducción no fue significativa en términos estadísticos (*P* = 0,0752). El peso seco individual de las espigas también se redujo diferencialmente según la disponibilidad de nitrógeno. Así, el peso seco individual de las espigas se redujo a una tasa ca. 9% y 4% por °C de aumento en las Tn para los tratamientos N+ y N-, respectivamente (Figura 4.3b), aunque la relación solo fue significativa a *P* = 0.05 para el tratamiento N+. Las noches más cálidas aumentaron la eficiencia de fructificación (6% por °C de aumento en las Tn) en ambos tratamientos de N, aunque el porcentaje de la variabilidad explicada por los incrementos de temperatura nocturna fue bajo (r^2 = 0.29) (Figura 4.3c).

4.3.3 Rendimiento y sus componentes numéricos bajo condiciones contrastantes de recursos.

La disponibilidad de nitrógeno fue el factor con mayor impacto en el rendimiento (*P* < 0,0001) (Cuadro 4.5 y 4.6). Así, las parcelas con alta disponibilidad de nitrógeno produjeron un 57% más de rendimiento que aquellos con bajo nivel de nitrógeno (Cuadro

4.6). En línea con el rendimiento, el nitrógeno aumentó el número de granos por unidad de área ($P < 0,001$) (Cuadro 4.6). Los cambios en el número de granos se relacionaron con el número de espigas ya que el tratamiento N+ produjo un 70% más de espigas por unidad de área ($P < 0,0001$) en comparación con el tratamiento con N- (Cuadro 4.6). La disponibilidad de agua no produjo cambios ($P = 0,8711$) sobre el rendimiento en ningún año (Cuadro 4.5). De manera similar, no hubo interacciones significativas entre la disponibilidad de agua y los tratamientos de temperatura nocturna ni para el rendimiento ni para sus componentes (Cuadro 4.5). Teniendo en cuenta estos resultados, todas las regresiones que analizan cómo la disponibilidad de recursos modula el impacto de las noches más cálidas se graficaron considerando solo el tratamiento de disponibilidad de N, graficando cada nivel de disponibilidad de agua por separado.

Cuadro 4.5. Cuadrados medios del análisis de varianza del rendimiento, el número de granos por unidad de área (NG), el número de espigas por unidad de área (NE), el número de granos por espiga (NGE), y el peso de grano (PG).

Factor	gl	Rendimiento		NG		NE		NGE		PG	
Año	1	57270	*	3105919		17290	*	121	*	85,3	**
N	1	981552	**	954761120	**	839259	**	86	**	6,5	
A	1	40		2831437		17214	**	7		6,3	
Tn	1	29900	**	42348904	**	9719	*	51	*	2,4	
Año*N	1	41654	*	21932144	*	1036		246	**	0,3	
Año*A	1	10034		3328533		4		5		4,4	
Año*Tn	1	24661	**	15124565	**	6936	*	242	**	3,0	*
N*A	1	47125	**	26246334	*	2228		149	*	4,2	
N*Tn	1	41419	**	57917314	**	33338	**	1		3,9	*
A*Tn	1	4070		7096332		501		35		2,3	
Año*N*A	1	7154		7366467		117		35		0,0	
Año*N*Tn	1	4563		3226107		2041		24		0,2	
Año*A*Tn	1	0,3		65860		3350		13		0,0	
Año*N*A*Tn	1	5461		7975591	*	6143	*	1		1,1	
Error	21	2406		1685570		1293		10		0,6	

Año, N: disponibilidad de N, A: disponibilidad de agua, Tn: temperatura nocturna

*$P < 0,05$, **$P < 0,01$

Las noches más cálidas durante el período crítico redujeron el rendimiento ($P = 0,002$) (Cuadro 4.5). Sin embargo, el impacto estuvo modulado por el año, ya que la interacción entre Tn y el año fue significativa ($P = 0,0043$) (Cuadro 4.5). El rendimiento se redujo como consecuencia de las noches más cálidas en 2016 (14%), mientras que en 2015 el impacto fue insignificante (Cuadro 4.6). Por otro lado, el impacto del aumento en las Tn en el rendimiento estuvo modulado por el nivel de nitrógeno, con una interacción significativa entre N y Tn ($P < 0,0005$) (Cuadro 4.5). Las reducciones en el rendimiento debido a las noches más cálidas fueron mayores en los tratamientos N+ (13%), siendo insignificantes en N- (Cuadro 4.6). Al igual que con el rendimiento, las noches más cálidas redujeron el número de granos por unidad de área ($P = 0,0001$) (Cuadro 4.6). Asimismo, el nivel de nitrógeno moduló el impacto del incremento en las Tn sobre el número de granos ($P < 0,0001$). Así, el aumento en las Tn no produjo cambios en el número de granos en condiciones de baja disponibilidad de nitrógeno, mientras que, bajo niveles altos, las noches más cálidas redujeron el número de granos (16%) (Cuadro 4.6).

Cuadro 4.6. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE), y peso de grano (PG) para los años 2015 y 2016, disponibilidad de N en el suelo (N-, N+), régimen de disponibilidad de agua (secano, regado) y condiciones de temperatura nocturna durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna).

Fuente	Rendimiento g m^{-2}	NG granos m^{-2}	NE espigas m^{-2}	NGE granos $espiga^{-1}$	PG mg
			Año		
2015	684 a	19627 a	530 a	36,9 b	34,9 a
2016	613 b	19129 a	492 b	40,1 a	32,2 b
			Disponibilidad de N		
N-	505 b	14924 b	379 a	39,8 a	33,9 a
N+	792 a	23833 a	643 b	37,2 b	33,2 a
			Disponibilidad de agua		
Secano	649 a	19627 a	530 b	38,1 a	33,1 a
Regado	648 a	19130 a	492 a	38,9 a	33,9 a
			Temperatura nocturna		
C	673 a	20323 a	525 a	39,5 a	33,3 a
>Tn	624 b	18433 b	497 b	37,5 b	33,8 a

Medias con letras distintas son significativamente diferentes ($P < 0,05$) cuando se analizan dentro de cada uno de los efectos principales

Las variaciones en el número de granos se explicaron por los cambios en el número de espigas por unidad de área ($r^2 = 0,81$, $P < 0,0001$, datos no mostrados). Los cambios en el número de espigas debido a incrementos en las Tn estuvieron modulados por el año ($P = 0,0307$) y también por el nivel de nitrógeno ($P < 0,0001$) (Cuadro 4.5). Así, en 2015 el número de espigas por unidad de área se redujo un 9% debido a las noches más cálidas mientras que en 2016 no hubo impacto del régimen de temperatura nocturna (Cuadro 4.7). Por otro lado, las reducciones en el número de espigas debido a las noches más cálidas en N+ fueron mayores (12%) que en los tratamientos N- (Cuadro 4.8). Es importante destacar que no hubo diferencias ($P > 0.05$) en el número de tallos por unidad de área al inicio de los tratamientos de Tn entre las parcelas control y calentadas tanto bajo los tratamientos N+ como N-. Sin embargo, las noches más cálidas aumentaron la mortandad de los macollos un 34% solo en tratamientos N+ mientras que no hubo diferencias en N-.

Cuadro 4.7. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE), peso seco de espigas por unidad de área (PSEa), eficiencia de fructificación (EF), peso seco individual de espigas (PSE) y peso de grano (PG) para los años 2015 y 2016 y las dos condiciones de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). Cada valor corresponde al promedio de los dos niveles de nitrógeno (N- y N+) para cada combinación de Año y Temperatura nocturna.

Año	Tn	Rendimiento g m^{-2}	NG granos m^{-2}	NE espigas m^{-2}	NGE granos $espiga^{-1}$	PG mg
2015	C	685 a	20016 a	556 a	35,7 b	34,4 b
	>Tn	680 a	19260 a	504 b	38,1 b	35,3 a
2016	C	661 a	20630 a	494 b	43,4 a	32,2 c
	>Tn	566 b	17629 b	490 b	36,8 b	32,2 c

Medias con letras distintas son significativamente diferentes ($P < 0,05$)

Las noches más cálidas afectaron el número de granos por espiga, sin embargo, el efecto fue diferente según el año ya que la interacción entre Año y Tn fue significativa ($P = 0,0001$) (Cuadro 4.5). Mientras que en 2015 las noches más cálidas aumentaron el número de granos por espiga (7%), en 2016 el incremento en las Tn redujo este número (15%) (Cuadro 4.7). El peso del grano se modificó por la temperatura nocturna, pero el impacto dependió del año ($P = 0,0425$) (Cuadro 4.5). Así, en 2015 el peso del grano se incrementó debido a las noches más cálidas (3%), mientras que en 2016 no hubo un impacto significativo (Cuadro 4.7). El efecto de las noches más cálidas sobre el peso del grano también fue modificado por el nivel de nitrógeno ($P = 0,0232$). Así, en niveles altos de nitrógeno, el peso del grano aumentó (4%) debido al aumento en las Tn, mientras que, en niveles bajos de nitrógeno, el impacto del régimen de temperatura fue insignificante (Cuadro 4.8).

Cuadro 4.8. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE), y peso de grano (PG) para N- y N+ y las dos condiciones de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna). Cada valor corresponde al promedio de los años 2015 y 2016 para cada combinación de Nitrógeno y Temperatura nocturna.

N	TN	Rendimiento g m^{-2}	NG granos m^{-2}	NE espigas m^{-2}	NGE granos $espiga^{-1}$	PG mg
N-	C	501 c	14765 c	367 c	41,0 a	33,9 a
	>Tn	509 c	15083 c	391 c	38,7 ab	33,8 a
N+	C	845 a	25881 a	684 a	38,0 ab	32,6 b
	>Tn	737 b	21806 b	603 b	36,3 b	33,7 a

Medias con letras distintas son significativamente diferentes ($P < 0,05$)

Considerando ambos años, el rendimiento, el número de granos y el peso de los granos se representaron gráficamente en función el rango de temperaturas nocturnas exploradas durante el período crítico, para determinar cómo sus efectos fueron modulados por la disponibilidad de nitrógeno (Figura 4.4). Hubo una clara interacción entre el impacto de las noches más cálidas y la disponibilidad de nitrógeno, ya que, en altos niveles de nitrógeno, el rendimiento y el número de granos se redujeron como resultado

del aumento en las Tn durante el período crítico a una tasa de ca. 7% y ca. 6% por cada °C de aumento en la temperatura nocturna, respectivamente (Figura 4.4a,b). Sin embargo, con niveles más bajos de nitrógeno no se encontró relación entre el rendimiento, el número de granos y la temperatura nocturna.

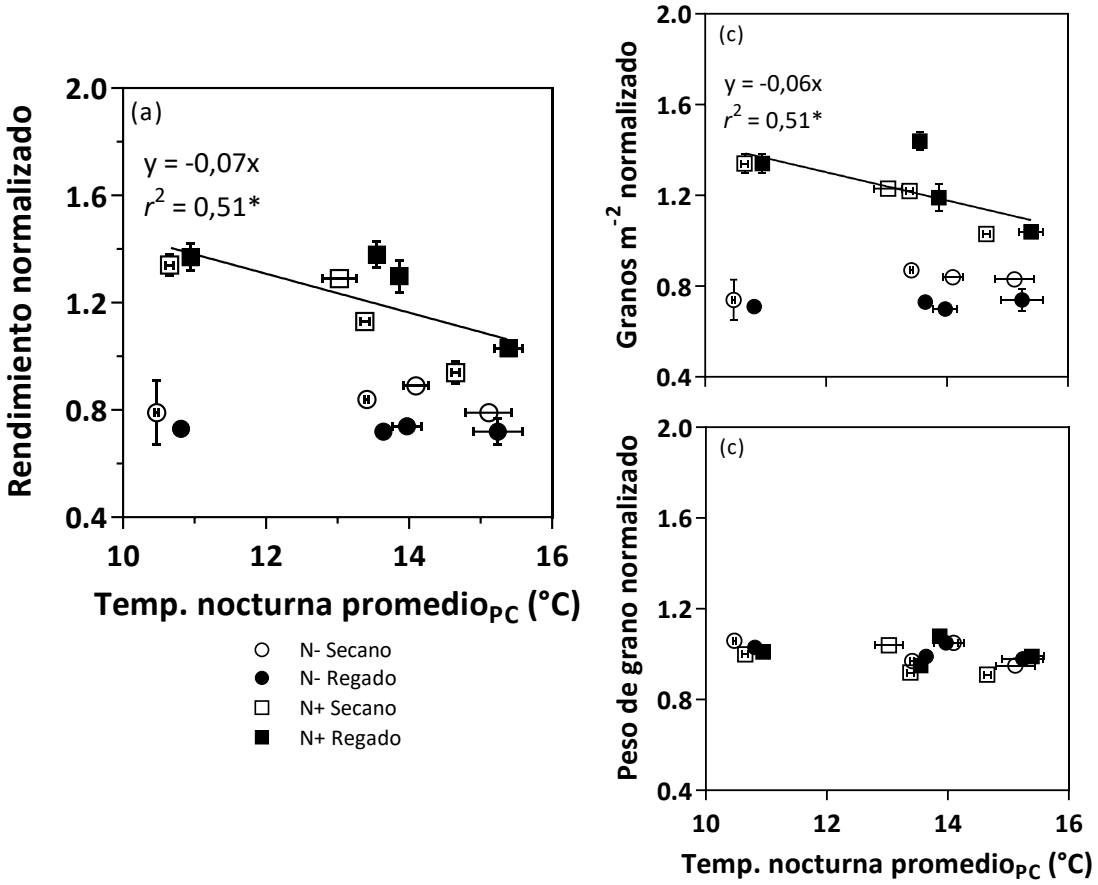

Figura 4.4. (a) Rendimiento normalizado, (b) número de granos por unidad de área normalizado, (c) y peso de grano normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente), el coeficiente de regresión y la probabilidad (* $P < 0,05$).

El número de espigas fue la variable más afectada por el aumento en las Tn, en una magnitud similar a la observada para el rendimiento y el número de granos por unidad de área bajo alta disponibilidad de nitrógeno (ca. 7% por ° C, $r^2 = 0,77$), sin relación significativa en el tratamiento con baja disponibilidad de nitrógeno (Figura 4.5a).

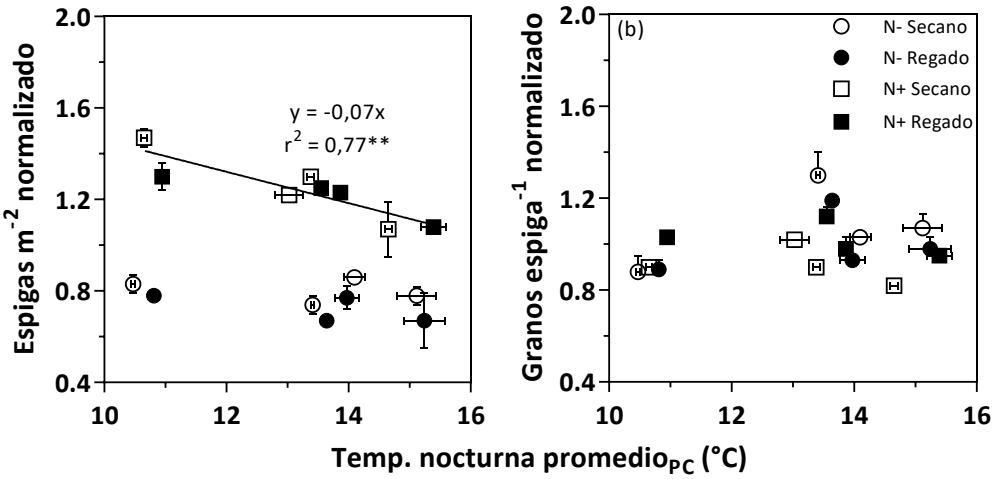

Figura 4.5. (a) Número de espigas por unidad de área normalizado y (b) Número de granos por de espiga normalizado en función de la temperatura nocturna promedio durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto corresponde al promedio de tres repeticiones, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Se incluyen la tasa de caída (i.e., la pendiente) y el coeficiente de regresión y la probabilidad (** $P < 0,01$).

4.3.4 Producción de biomasa, rendimiento y sus componentes bajo diferentes densidades de plantas.

Los cambios en densidad de plantas no produjeron cambios significativos en la producción de biomasa durante el período crítico ni en ninguno de los componentes fisiológicos determinantes de la biomasa (Cuadro 4.9). Incrementos en la temperatura nocturna durante el período crítico redujeron la producción de biomasa (P = 0,0403) en un 17%. Esta caída en la producción de biomasa durante el período crítico estuvo asociada con una menor captura de radiación (P = 0,003) como consecuencia de un acortamiento en la duración de esta etapa (P = 0,0025). Si bien las mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico redujeron la EUR en bajas densidades (i.e., 100 y 150 pl m^{-2}), en la densidad más alta la EUR fue superior bajo incrementos en la Tn. Por ello, en promedio no hubo diferencias significativas (P = 0,2681) entre las parcelas control (EUR = 2,65) y las parcelas bajo incrementos en la Tn (EUR = 2,40).

Cuadro 4.9. Duración del período crítico (DPC), **r**adiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada acumulada durante el período crítico, eficiencia en el uso de radiación (EUR), biomasa acumulada durante el período crítico, partición de biomasa a espigas (PBE), peso de espigas por unidad de área (PSEa), peso seco por espiga (PSE) y eficiencia de fructificación (EF: cociente entre el número de granos por unidad de área y el peso seco de espigas por unidad de área 10 días post antesis) para tres densidades de plantas (DP) (D1: 100 plantas m^{-2}, D2: 150 plantas m^{-2} y D3: 300 plantas m^{-2}) y dos regímenes de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: control, >Tn: mayor temperatura nocturna) para el año 2017.

Año	DP	Tn	DPC	RFA interceptada	EUR	Biomasa	PBE	PSEa	EF
	plantas m^{-2}		días	MJ m^{-2}	g MJ^{-1}	g m^{-2}		g m^{-2}	granos g^{-1}
2017	100	C	42	290	3,1	901	0,38	480	61
		>Tn	38	264	2,3	607	0,37	364	65
	150	C	44	309	2,6	797	0,37	464	67
		>Tn	40	279	2,5	712	0,40	440	65
	300	C	45	315	2,2	697	0,38	429	65
		>Tn	39	273	2,4	657	0,36	371	60
		C	43 a	305 a	2,7 a	798 a	0,38 a	456 a	64 a
		>Tn	39 b	272 b	2,4 a	659 b	0,37 a	392 a	63 a
	ANOVA	DP	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
		Tn	**	**	ns	*	ns	ns	ns
		DP*Tn	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Resultados ANOVA: *P < 0,05, **P < 0,01, ns: no significativo ($P \geq 0.05$). Medias con letras distintas son significativamente diferentes (P < 0,05)

El rendimiento de los cultivos fue diferente según la densidad de plantas (P < 0,005). Las densidades de plantas más bajas (i.e. 100 y 150 plantas m^{-2}) rindieron un 10% más que las densidades más altas (Cuadro 4.10). Sin embargo, la contribución de los tallos principales y los macollos difirió entre las distintas densidades de plantas (P < 0,0001). El rendimiento, el número de granos y el número de espigas de los tallos principales mostraron los valores de contribución más altos en la densidad de planta más alta (i.e. 300 plantas m^{-2}) (Cuadro 4.10). Por el contrario, el número de granos por espiga registró el valor más alto con la densidad más baja (Cuadro 4.10). La contribución de los macollos al rendimiento y sus componentes numéricos fue mayor en la densidad más baja (Cuadro 4.10).

Cuadro 4.10. Rendimiento, número de granos por unidad de área (NG), número de espigas por unidad de área (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso de grano (PG) del total, el tallo principal (TP) y macollos para tres densidades de plantas (DP) (D1: 100 plantas m^{-2}, D2: 150 plantas m^{-2} y D3: 300 plantas m^{-2}) y dos régimenes de temperatura nocturna (Tn) durante el período crítico (C: Control, >Tn: mayor temperatura nocturna) para el año 2017. Resumen ANOVA muestra el nivel de significancia para los efectos principales y sus interacciones.

Año	DP	Tn	Rendimiento (g m^{-2})			NG (m^{-2})			NE (espigas m^{-2})			NGE (granos $espiga^{-1}$)			PG (mg)		
	plantas m^{-2}		Total	TP	Macollo	Total	TP	Macollo	Total	TP	Macollo	Total	TP	Macollo	Total	TP	Macollo
2017	D1	C	1047 a	260 b	787 a	29330 a	7060 b	22282 a	547 abc	107 c	440 ab	53,7 a	66,2 a	50,6 a	35,7 ab	36,9 a	35,3 a
		>Tn	868 ab	246 b	621 ab	23560 a	6549 b	17027 a	444 abc	105 bc	338 a	53,0 abc	62,1 ab	50,2 a	36,9 b	37,5 a	36,5 a
	D2	C	1014 abc	307 b	707 c	30644 ab	8728 b	22000 c	613 ab	149 a	465 c	49,9 c	59,0 b	47,3 a	33,2 ab	35,5 a	32,1 ab
		>Tn	880 cd	340 b	540 ab	23769 bc	8685 b	15157 b	499 c	178 c	321 bc	47,7 ab	54,4 ab	47,7 a	37,1 a	39,1 a	35,7 a
	D3	C	931 bcd	650 a	281 b	27508 bc	18112 a	9792 b	601 bc	316 bc	285 c	46,0 bc	57,2 bc	35,0 b	33,9 a	36,0 a	28,2 b
		>Tn	770 d	547 a	222 c	21657 c	14180 a	8072 c	534 abc	295 a	239 c	40,5 d	48,0 c	33,7 b	35,6 ab	38,6 a	27,2 b
	ANOVA	DP	**	**	**	ns	**	**	*	**	**	**	**	**	ns	ns	**
		Tn	**	ns	**	**	ns	**	**	ns	**	*	**	ns	**	*	ns
		DP*Tn	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Resultados ANOVA: *$P < 0,05$, **$P < 0,01$, ns: no significativo ($P \geq 0,05$)

Cuando se analizó el rendimiento y sus componentes numéricos sin distinguir entre el tallo principal y los macollos, no se encontró interacción entre la temperatura nocturna y la densidad de las plantas. Las noches más cálidas durante el período crítico redujeron el rendimiento (P < 0,0001) en una magnitud similar en las densidades de plantas (15%) (Cuadro 4.10). El número de granos también se redujo en una magnitud similar para todas las densidades de plantas (21%), el número de espigas y el número de granos por espiga también se redujeron 16% y 5%, respectivamente. Por el contrario, las noches más cálidas aumentaron el peso del grano (P = 0,0162) tal como se observó en 2015. Considerando todas las densidades de plantas, el peso del grano aumentó un 5% a causa del aumento en las Tn (Cuadro 4.10).

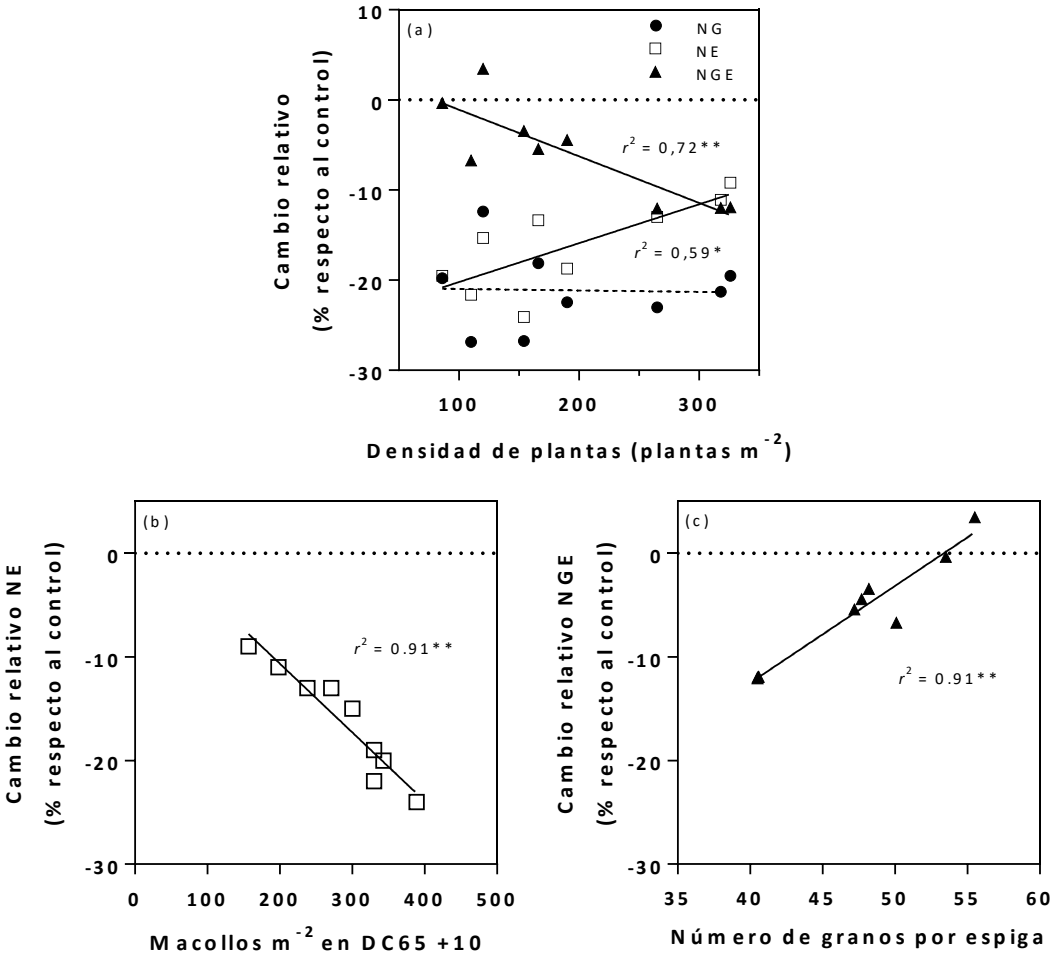

Figura 4.6. (a) Cambio relativo en el número de granos por m^2 (círculos llenos), cambio relativo en el número de espigas por unidad de área (cuadrados abiertos) y número de granos por espiga (triángulos llenos) de parcelas bajo incremento en las Tn con respecto a las parcelas control en respuesta a la densidad de plantas, (b) cambio relativo en el número de espigas por unidad de área de parcelas bajo incremento en las Tn en función del número de macollos por unidad de área diez días después de la antesis y (c) cambio relativo en el número de granos por espiga de parcelas bajo incremento en las Tn en función del número de granos por espiga. Cada punto corresponde al valor de cada repetición. Se incluyen el coeficiente de regresión y la probabilidad (*P < 0,05; **P < 0,01).

Aunque el aumento en las Tn redujo el número de granos por unidad de área en una magnitud similar para todas las densidades de las plantas, el impacto en sus componentes numéricos estuvo modulado por la densidad de las plantas (Figura 4.6a). Así, la reducción en el número de espigas debido a noches más cálidas disminuyó a medida que la densidad de plantas aumentó con un rango de reducción del 20% (100 plantas m^{-2}) al 10% (300 plantas m^{-2}). El efecto negativo de las noches más cálidas sobre el número de espigas aumentó a medida que aumentó el número de macollos por unidad de área (Figura 4.6b). Por lo tanto, cuanto mayor fue el número de tallos provenientes de macollos (i.e. baja densidad), mayor fue el impacto negativo del incremento en las Tn sobre el número de espigas por unidad de área. La tendencia opuesta se encontró en el número de granos por espiga, ya que las mayores reducciones en el número de granos por espiga se observaron en la densidad más alta. La reducción causada por el aumento en las Tn en el número de granos por espiga varió de 1% (100 plantas m^{-2}) hasta 12% (300 plantas m^{-2}) (Figura 4.6c). El impacto de las noches más cálidas en el número de granos por espiga se asoció con el tamaño de las espigas. Tomando el número de granos por espiga como un indicador del tamaño de las espigas, las espigas más chicas (mayor densidad) mostraron las mayores reducciones en el número de granos, mientras que las espigas más grandes (baja densidad) se vieron menos afectadas en términos de reducción del número de granos (Figura 4.6c).

4.4 Discusión

4.4.1 La disponibilidad de recursos modula el impacto de las noches más cálidas.

El impacto de mayores temperaturas nocturnas se puede analizar a través de cambios en el peso seco de las espigas y el número de granos por unidad de área en antesis (R. A. Fischer, 2008; R. A. Fischer et al., 1984). En este sentido, las noches más cálidas provocaron una mayor reducción del peso seco de las espigas en condiciones de altos niveles de nitrógeno, tanto por unidad de superficie como individualmente. Este atributo es el producto de la tasa de crecimiento de los cultivos durante el período crítico y de la partición de la biomasa a las espigas (R. A. Fischer, 2008; R. A. Fischer et al., 1984).

La tasa de crecimiento del cultivo es el producto de la radiación interceptada por el cultivo durante el período crítico y la eficiencia del uso de la radiación (R. A. Fischer et al., 1984). La cantidad de radiación interceptada durante el período crítico es el resultado de la eficiencia con que la radiación es interceptada por el canopeo y la duración del período crítico. Trabajos anteriores han demostrado que los aumentos de temperatura nocturna no provocan una senescencia temprana del canopeo, por lo que las noches más cálidas reducen la captura de radiación principalmente a través de una menor duración de las etapas (García et al., 2015). Coincidentemente con estudios previos, noches más cálidas durante el período crítico redujeron la duración del período crítico de manera similar en ambas condiciones de nitrógeno. Así, el impacto de las noches más cálidas sobre la captura de radiación fue similar para ambas condiciones de disponibilidad de nitrógeno.

Por otro lado, las noches más cálidas durante el período crítico redujeron la eficiencia en el uso de la radiación solo bajo condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno. Estos resultados se contraponen con trabajos previos donde aumentos en la temperatura nocturna durante el período crítico no produjeron cambios significativos en la eficiencia de uso de la radiación en trigos bajo alta disponibilidad de nitrógeno (García et al., 2015). Sin embargo, existen evidencias de que mayores temperaturas nocturnas reducen el intercambio neto de carbono a través de aumentos en la respiración nocturna (Impa et al., 2019; Penning de Vries, 1975). Por otro lado, aumentos de temperatura

podrían causar mayores aumentos en la tasa de respiración en plantas con niveles más altos de nitrógeno (Amthor, 2012; Penning de Vries, 1975; Swain et al., 2000), probablemente debido a un aumento en la respiración de mantenimiento asociada con el recambio de proteínas (Amthor, 2012; Swain et al., 2000). Estos mecanismos podrían explicar la mayor caída en la eficiencia en el uso de la radiación bajo altos niveles de nitrógeno, con respecto a la condición de bajo nitrógeno.

En línea con estudios previos, la partición de la biomasa a espigas no se modificó por los aumentos en la temperatura nocturna (García et al., 2015). Por lo tanto, el mayor impacto de las noches más cálidas en el peso seco de espigas bajo alta disponibilidad de nitrógeno podría ser consecuencia de una mayor reducción en la tasa de crecimiento del cultivo asociada con una mayor caída en la eficiencia del uso de la radiación en los tratamientos con alta disponibilidad de N en comparación con los tratamientos con baja disponibilidad de N. Por otro lado, el incremento en las Tn aumentó la eficiencia de fructificación, como lo observaron Dreccer et al. (2014) ante incrementos en la temperatura media diaria. Sin embargo, el porcentaje de variabilidad explicado por los aumentos de temperatura nocturna fue bajo, por lo tanto, el principal impacto de las noches más cálidas en las determinaciones del número de granos podría estar asociado con un menor peso seco de las espigas en antesis que no fue compensado por los ligeros incrementos en la eficiencia de fructificación.

Otros mecanismos podrían verse alterados durante la noche al exponer las plantas a noches más cálidas, resultando en pérdidas de carbono y finalmente afectando el rendimiento. Uno de estos mecanismos está relacionado con la transpiración nocturna (Sadok y Jagadish, 2020). Un incremento en el déficit de presión de vapor (DPV) durante la noche podría resultar en una mayor transpiración nocturna no asociada con la fijación de CO_2, como ocurre durante el día (Rawson y Clarke, 1988). Sin embargo, es importante mencionar que el DPV dentro de las carpas de calentamiento podría haber sido menor debido a una humedad relativa ligeramente más alta, lo que lleva a una menor tasa de transpiración nocturna.

El impacto de las noches más cálidas durante el período crítico estuvo modulado por la disponibilidad de nitrógeno, ya que el aumento en las Tn redujo significativamente el rendimiento solo en cultivos sin limitaciones de nitrógeno. En este sentido, la tasa de reducción del rendimiento (7% por °C de incremento en la Tn) observada bajo alta disponibilidad de nitrógeno estuvo en línea con reportes anteriores (García et al., 2015). Esta interacción fue consecuencia de la diferente mortandad de los macollos, ya que el aumento en las Tn durante el período crítico incrementó la mortandad sólo en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno, mientras que en condiciones de menor disponibilidad no hubo diferencias entre el control y bajo mayores Tn. En consecuencia, el número de espigas por unidad de área sólo se redujo con altos niveles de nitrógeno, lo que condujo a reducciones en el número de granos por unidad de área, el componente numérico más importante en la determinación del rendimiento de trigo (R. Fischer, 1985; R. A. Fischer, 2008; Slafer et al., 2014).

Hasta el momento, no existen estudios de campo que evalúen cómo la disponibilidad de nitrógeno modula el efecto de las temperaturas nocturnas más altas en trigo. Sólo hay un caso en arroz (Shi et al., 2017) en el que se observó una mayor pérdida de rendimiento en plantas cultivadas con alto aporte de nitrógeno cuando se expusieron a noches más cálidas. Sin embargo, esta situación no debe llevar a la conclusión errónea de reducir o incluso no fertilizar los cultivos, ya que esta penalización del rendimiento debido a las noches más cálidas nunca fue suficiente para reducir la producción a los niveles de los cultivos con bajo disponibilidad de nitrógeno.

4.4.2 El manejo de la densidad de siembra no contrarrestó el impacto de las noches más cálidas.

Noches más cálidas redujeron la producción de biomasa durante el período crítico de manera similar para el rango de densidades explorados. Esta caída en la biomasa estuvo asociada con una menor captura de radiación durante el período crítico debido a una aceleración en desarrollo bajo mayores temperaturas nocturnas. Esto resultados y los observados en los experimentos de 2015-2016 se suman a los antecedentes que demuestran que las mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico reducen la captura de radiación producto de un acortamiento de la etapa (García et al., 2015). Por otro lado, y a diferencia de lo observado en los experimentos de 2015-2016, el incremento en las temperaturas nocturnas durante el período crítico no produjo cambios en la eficiencia en el uso de la radiación. Sin embargo, es importante destacar que en promedio la EUR se redujo ca. 9%. Esta reducción en la EUR fue marcadamente mayor en la menor densidad de plantas (i.e., 100 plantas m^{-2}). Por último, la partición de biomasa a espiga, así como la eficiencia de fructificación no se vio modificado por las mayores temperaturas nocturnas. Estos resultados demuestran una importancia relativamente mayor del desarrollo respecto del crecimiento o la partición de asimilados sobre la determinación del NG en cultivos de trigo expuestos a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico (García et al., 2015).

Si bien no se encontró una interacción significativa entre la densidad de plantas y la temperatura nocturna en el rendimiento, la magnitud del impacto del incremento en las Tn en los componentes del número de granos estuvo modulada por la densidad de plantas. Las mayores reducciones en el número de espigas asociadas con noches más cálidas se observaron en las densidades bajas, probablemente debido a una mayor proporción del total de espigas proveniente de macollos, la mayoría de los cuales aparecen más tarde durante el período de macollaje y, por lo tanto, son más propensos a morir (Alzueta et al., 2012; Davidson y Chevalier, 1990). Sin embargo, aunque el impacto negativo del incremento en las Tn en el número de espigas fue mayor en las densidades bajas, las menores reducciones en el número de granos por espiga, tanto en tallos principales como en macollos, compensaron parcialmente el impacto negativo de menos espigas en el número de granos por unidad de área. En densidades altas, el número de granos por espiga se vio penalizado probablemente debido a un aumento en la competencia intra-planta por los recursos (Berry et al., 2003; García del Moral y García del Moral, 1995; Mohamed y Marshall, 1979). Asimismo, Fischer et al. (1976) observaron caídas en el número de granos por espiga en densidades altas de plantas, particularmente en ambientes de bajos recursos producto de una baja radiación incidente. Por lo tanto, aunque solo se realizó un año de experimentación, el aumento en la densidad de siembra no parece ser una práctica de manejo razonable para reducir el impacto de las noches más cálidas en ambientes con alta disponibilidad de recursos, ya que a pesar de que la reducción en el número de espigas fue menor a altas densidades, el menor número de granos por espiga compensó la reducción en el número de granos por unidad de área. Finalmente, es importante destacar los altos rendimientos alcanzados durante los experimentos 2017, especialmente a bajas densidades. En promedio, los rendimientos fueron ca. 6% y ca. 15% más altos con respecto a las parcelas con alta disponibilidad de nitrógeno y regadas en 2015 y 2016, respectivamente. Estos rendimientos se deben a los altos valores de números de granos m^{-2} los cuales pueden deberse a las óptimas condiciones fototermales exploradas durante fechas de siembra tempranas como las de 2017 (Stapper y Fischer, 1990). Aunque la radiación incidente tiende a aumentar a medida que se retrasa la siembra, las temperaturas más altas acortan la duración de las etapas, reduciendo la cantidad de radiación

interceptada por el cultivo (y por lo tanto, los valores del cociente fototérmico) y el potencial de rendimiento (R. Fischer, 1985).

4.5 Conclusiones.

Los incrementos de temperatura nocturna durante el período crítico aceleraron la tasa de desarrollo, penalizando la producción del número de granos por unidad de área y sus subcomponentes numéricos (i.e. el número de espigas y granos por espiga) y como consecuencia el rendimiento debido a que la compensación en el peso del grano fue parcial. El impacto del incremento de las temperaturas nocturnas sobre el rendimiento estuvo modulado por la disponibilidad de nitrógeno, siendo mayor la caída del rendimiento en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno. La caída en el rendimiento producto de mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico fue similar en el rango de densidades exploradas como consecuencia de una compensación en los componentes del número de granos (i.e., número de espigas y granos por espiga).

CAPÍTULO 5. Impacto de las noches más cálidas durante el período crítico y el llenado de granos sobre los componentes del rendimiento y la calidad de trigo[3]

[3] Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: *Giménez, V.D., Serrago, R.A., García, G.A., Miralles, D.J., 2021. How milling and breadmaking quality are modified by warmer nights in wheat? J. Cereal Sci. 102, 103343.*

5.1 Introducción.

El trigo tiene un papel importante en la dieta humana ya que proporciona aprox. 16% de las calorías consumidas a nivel mundial (Tilman et al., 2011) y es uno de los cultivos más vulnerables, en términos de pérdida de rendimiento y calidad de grano, en escenarios de mayores temperaturas (Asseng et al., 2015, 2019). El rendimiento de trigo está determinado en gran medida por el número de granos (Slafer et al., 2014), el cuál queda definido durante el período crítico para la determinación del rendimiento (R. Fischer, 1985). Sin embargo, variaciones en el peso del grano pueden ser cuantitavemente importantes en la determinación del rendimiento (Borrás et al., 2004b; Slafer et al., 2014). Las condiciones de temperatura durante el llenado granos tienen un fuerte impacto sobre la determinación del peso de grano debido a su impacto sobre la duración y el llenado de granos. En este sentido, estudios previos han demostrado que mayores temperaturas nocturnas durante el llenado de granos produce caídas en el rendimiento (ca. 4% por °C) debido a un menor peso de granos producto principalmente a un acortamiento del llenado de granos (García et al., 2016). Hasta el momento, los mayores esfuerzos se han centrado en comprender cómo el aumento de la temperatura nocturna afecta el rendimiento y sus componentes (García et al., 2015, 2016), mientras que pocos estudios han analizado el impacto de las noches más cálidas sobre los atributos que determinan la calidad comercial e industrial del trigo.

Uno de los factores que tiene un mayor impacto en la composición del grano de trigo y, en consecuencia, en la calidad de la harina es el rango de temperatura que encuentra el cultivo (Nuttall et al., 2017). El aumento de temperatura durante el llenado del grano afecta la calidad directamente debido a cambios en la composición del grano. Las temperaturas más altas aumentan la concentración de proteínas del grano porque la acumulación de almidón se ve más afectada que la deposición de proteínas (Impa et al., 2020). En términos generales, temperaturas más altas producen menor peso de grano pero mayor concentración de proteína (Altenbach et al., 2003).

La calidad panadera está asociada con las propiedades reológicas de la masa, descritas por la tenacidad, extensibilidad y resistencia de la masa (Vázquez et al., 2012). La industria del pan exige un equilibrio adecuado entre la tenacidad y la extensibilidad de la masa, que junto con una alta fuerza panadera son necesarias para contener los gases y resistir el colapso durante la fermentación. En este sentido, los atributos reológicos de la masa se relacionan positivamente con la concentración de proteínas (Vázquez et al., 2012). Así, aumentos de la temperatura media hasta 30 °C durante el llenado del grano aumentan la fuerza panadera de la masa debido a una mayor concentración de proteínas; sin embargo, temperaturas superiores a 30 °C reducen la calidad de panificación debido a un aumento en la proporción de gliadinas que integran el gluten debido a que su tasa de acumulación es menos afectada por la temperatura que la deposición de gluteninas (Daniel y Triboi, 2000). En consecuencia, la relación gliadinas:gluteninas aumenta provocando una menor calidad de pan debido a masas excesivamente débiles.

La mayoría de los estudios sobre el impacto de la temperatura en la calidad comercial e industrial analizan los efectos de las temperaturas máximas (i.e. estrés por golpe de calor) en particular o de la temperatura promedio en general; sin embargo, pocos estudios han analizado el impacto del incremento en las Tn en la calidad del grano y la harina de trigo (Impa et al., 2020; Li et al., 2019). Los estudios sobre los efectos del incremento en las Tn informaron un aumento en la concentración de proteína de grano (Impa et al., 2020; Li et al., 2019). Por otro lado, mientras que Li et al. (2019) encontraron aumentos en el peso del grano en noches más cálidas, Impa et al. (2020) observaron reducciones en el peso del grano debido a una mayor temperatura nocturna durante el

llenado del grano. En consonancia con los aumentos en la concentración de proteínas, Li et al. (2019) observaron un aumento en la concentración de gluten y de las propiedades de amasado debido a las noches más cálidas. La evidencia limitada y contradictoria hace necesario explorar cómo el aumento en las Tn afecta la determinación de la calidad del trigo. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue analizar cómo las noches más cálidas antes y después de la floración, afectan los componentes del rendimiento y los atributos relacionados con la calidad comercial e industrial del trigo.

5.2 Materiales y métodos.

5.2.1 Manejo de cultivos y condiciones experimentales.

Los experimentos a campo se realizaron en 2013, 2016 y 2017. En 2013, el cultivar evaluado fue Baguette 13 Premium, cultivar de ciclo corto con potencial de rendimiento medio y clasificado como grupo de calidad I (INASE, https://www.argentina.gob.ar/inase). En 2016 y 2017 el cultivar evaluado fue Baguette 601, material de ciclo intermedio con alto potencial de rendimiento y clasificado como grupo de calidad II (INASE, https://www.argentina.gob.ar/inase).

Para explorar diferentes condiciones fototermales durante el período crítico y el llenado granos, las fechas de siembra variaron entre los años experimentales. En 2013 y 2017, las fechas de siembra fueron el 6 de junio y 5 de junio, respectivamente; y en 2016 el 11 de agosto. Las densidades de siembra variaron entre 300 y 400 plantas m^{-2}, para las fechas de siembra temprana y tardía, respectivamente. Los cultivos crecieron sin limitaciones de nutrientes o agua. Para ello, se aplicó urea en los tres años para alcanzar una disponibilidad de N en el suelo superior a 180 kg ha^{-1}. Además, a la siembra se aplicó superfosfato triple en 2013, fosfato monoamónico en 2016 y fosfato diamónico en 2017 para alcanzar 20 ppm de P disponible en el suelo. Todos los experimentos se regaron por goteo manteniendo la disponibilidad de agua del suelo cerca de capacidad campo. Las malezas, plagas y enfermedades fueron controladas químicamente de manera preventiva. Es importante aclarar que las condiciones y características del experimento llevado a cabo en el año 2013 fueron publicadas previamente en García et al. (2016, 2015).

Los tratamientos consistieron en una combinación de diferentes regímenes de temperaturas nocturnas: (i) mayores temperaturas Tn durante el período crítico (PC), desde DC33 hasta 10 días post antesis; (ii) mayores temperaturas Tn durante el período de llenado del grano (LLG), desde 10 días post antesis hasta DC87; y (iii) cultivos control sin calentar (C) durante todo el ciclo del cultivo.

5.2.2 Mediciones y análisis.

Para el rendimiento por unidad de área, las espigas se trillaron en una trilladora estacionaria y los granos se secaron en estufa a 60 °C hasta peso constante. Se pesó una submuestra de 200 granos para estimar el peso promedio de los granos. El número de granos por unidad de área se calculó como el cociente entre el rendimiento y el peso promedio de grano. El rendimiento, el número de granos por unidad de área y el peso de grano correspondientes al año 2013 fueron publicados previamente en García et al. (2016, 2015).

Los atributos de calidad comercial e industrial se determinaron de acuerdo con los estándares del Instituto Argentino de Normalización y Certificación (IRAM -http: //www.iram.org.ar) regidos por los estándares de la Organización Internacional de Normalización (ISO- http: / /www.bureau-veritas.com.ar). Para evaluar el impacto del aumento de la temperatura nocturna en los atributos de calidad comercial, los granos cosechados se limpiaron de impurezas y se determinó el peso hectolítrico con el

condrómetro de referencia Schopper. El contenido de proteína de grano (%) se obtuvo a partir del contenido total de nitrógeno del grano determinado por el método Kjeldahl (método de referencia estándar IRAM 15852) y se multiplicó por el factor de conversión 5.7 para obtener el contenido de proteína en los granos. El resto de los granos recolectados fueron acondicionados a una humedad del 15,5%, óptima para la molienda (IRAM15854-1). El rendimiento de molienda (%) se calculó en 2016 y 2017, a partir de la harina obtenida de molienda con el molino experimental Bühler MLU-202 (Bühler Holding, Uzwil, Suiza) (IRAM 15854-2). El contenido de gluten húmedo se determinó a partir de una muestra de 10 g de harina y 4,8 ml de solución salina (IRAM 15864-2) utilizando Glutomatic 2200® (Perten Instruments, Perkin Elmer Company). Los análisis reológicos se realizaron mediante un alveoconsistógrafo Chopin (Chopin Technologies, Villeneuve-La-Garenne, Francia) (IRAM 15857), donde se insufló una muestra de 250 g de harina hasta su rotura. Estos análisis dan como resultado curvas denominadas alveogramas donde los parámetros obtenidos son el área bajo la curva (Alv*W*, $\times 10^{-4}$ J) que indica la fuerza panadera de la masa, la tenacidad de la masa (Alv*P*, mm), la extensibilidad de la masa (Alv*L*, mm) y la relación entre tenacidad y extensibilidad (*P*/*L*) que expresa el equilibrio de la masa. Los análisis reológicos se realizaron en el Laboratorio de la Cámara Arbitral de Cereales de Bahía Blanca (Buenos Aires, Argentina). Finalmente, se obtuvo el análisis de la actividad alfa-amilasa en 2016 y 2017 según la norma (IRAM 15862) realizado con un equipo Falling number 1500® (Perten instruments, Perkin Elmer Company) utilizando 7 gramos de muestra de harina, que posteriormente fue sometida para estimular las temperaturas del proceso, gelatinización de amilasas, calculando la tasa de caída del émbolo (segundos), que representa la respuesta a la degradación de las amilasas. La norma de comercialización de los trigos argentinos (Norma XX – SAGyPA 1262/2004) establece un porcentaje base de proteína del 11% y un peso hectolítrico de 76 kg hl^{-1} a partir del cual incrementos o reducciones en estos valores implican bonificaciones o descuentos en el precio de comercialización, respectivamente (http://www.argentrigo.org.ar). Además, la norma de comercialización considera valores de fuerza panadera de la masa mayores a 320×10^{-4} J y una relación *P/L* entre 1 y 1,5 como de calidad superior (http://www.argentrigo.org.ar).

El análisis estadístico se realizó con el software InfoStat (Di Rienzo et al., 2020). El efecto del año y el régimen de temperatura nocturna y sus interacciones fueron analizados por ANOVA, considerando la fuente de error de un diseño completamente al azar. Se utilizó la prueba de Tukey para detectar diferencias significativas entre medias.

5.3 Resultados.

5.3.1 Condiciones de temperatura nocturna y desarrollo de cultivos.

El incremento en la Tn durante el período crítico aumentó la temperatura mínima ($P < 0,0001$) respecto del tratamiento control (Cuadro 5.1). Sin embargo, el incremento de la temperatura mínima fue diferente según el año (3.3 °C en 2013, 1.8 °C en 2016 y 1.5 °C en 2017). Del mismo modo, la temperatura media fue más alta que el control cuando se aplicó el tratamiento de Tn durante el período crítico, aunque el incremento de la temperatura media fue similar en los tres años (1.1 °C en 2013 y 0.8 °C en 2016 y 2017).

Cuadro 5.1. Temperatura mínima media ($T_{mín}PC$), temperatura media ($T_{media}PC$), temperatura máxima ($T_{máx}PC$) durante el período crítico; temperatura mínima media ($T_{mín}LLG$), temperatura media ($T_{media}LLG$), temperatura máxima ($T_{máx}LLG$) durante el llenado de granos; duración de emergencia a antesis (DC11 - DC65), duración de emergencia a madurez fisiológica (DC11-DC87) y duración del período crítico (PC) y el llenado de granos (LLG) para los años 2013, 2016 y 2017 y los tres tratamientos de temperatura nocturna (Tn).

Año	Tn	$T_{mín}PC$ °C	$T_{media}PC$ °C	$T_{máx}PC$ °C	$T_{mín}LLG$ °C	$T_{media}LLG$ °C	$T_{máx}LLG$ °C	DC11 - DC65 días	DC11 - DC87 días	Duración PC días	Duración LLG días
2013	C	11,7	16,2	20,7	14,3	18,6	23,0	115	146	43	31
	PC	15,0	17,3	19,6	14,9	19,4	23,8	108	139	36	31
	LLG	11,7	16,2	20,7	17,0	19,9	22,8	114	142	43	28
2016	C	13,6	18,5	23,4	14,8	21,1	27,4	76	110	36	34
	PC	15,4	19,3	23,3	14,8	21,1	27,2	73	108	34	35
	LLG	13,5	18,5	23,5	17,2	22,3	27,3	76	108	36	33
2017	C	10,6	15,9	21,1	15,6	19,6	23,6	106	145	45	39
	PC	12,1	16,7	20,7	14,1	18,5	22,9	98	139	38	41
	LLG	10,6	15,9	21,2	18,4	21,1	23,7	106	143	45	37

El aumento en la Tn durante el llenado de granos aumentó la temperatura mínima ($P < 0,0001$) respecto del tratamiento control (2,4 °C en 2016 y 2,8 en 2013 y 2017). Asimismo, es importante mencionar que no hubo diferencias ($P = 0,1445$) en los incrementos de temperaturas promedios durante el período crítico y el llenado de granos (2.7 ° C y 2.2 °C, respectivamente). La temperatura media durante el llenado de granos aumentó de manera similar en todos los años (1,3 °C, 1,2 ° C y 1,5 °C en 2013, 2016 y 2017, respectivamente). Finalmente, no se observaron diferencias en la temperatura máxima durante el llenado de granos entre las parcelas calentadas y control.

La duración del período emergencia-antesis fue diferente ($P < 0,0001$) según el año (Cuadro 5.1). La duración fue de 115 días en 2013, 106 días en 2017 y 76 días en 2016. La duración del período de llenado de grano también fue modificada por el año. La duración del llenado de grano fue de 39, 34 y 31 días en 2017, 2016 y 2013, respectivamente. Las noches más cálidas durante el período crítico acortaron el tiempo hasta la antesis ca. 5 días ($P < 0,001$) pero no modificó la etapa posterior de llenado de grano en ninguna de los años (Cuadro 5.1). Cuando se aplicó el aumento de Tn durante el llenado del grano, la duración de esta fase se acortó ($P = 0,0051$) 2 días, en promedio para los tres años.

5.3.2 Rendimiento y componentes numéricos.

El rendimiento en 2013 fue menor (607 g m^{-2}) al observado en los años 2016 y 2017 (897 g m^{-2} y 921 g m^{-2}, respectivamente) (Figura 5.1). El número de granos por unidad de área mostró una tendencia similar, ya que en 2013 fue menor (16635 granos m^{-2}) que en 2016 y 2017 (27995 granos m^{-2} y 25686 granos m^{-2}, respectivamente). Por otro lado, el peso del grano en 2016 fue menor (31,8 mg) que en 2013 (34.4 mg) y 2017 (35,8 mg).

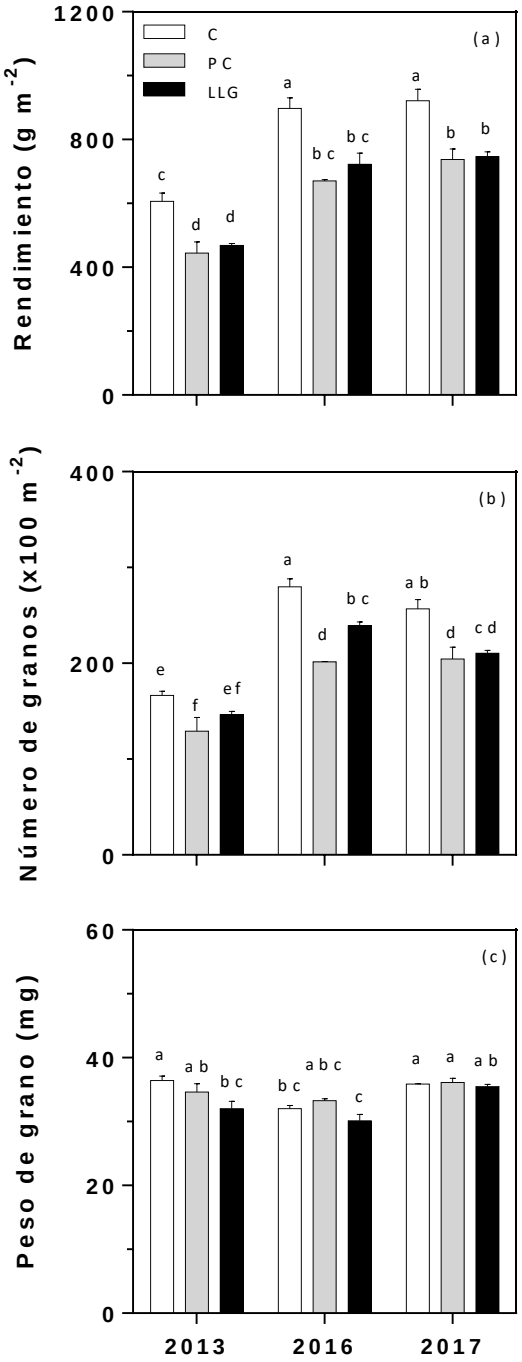

Figura 5.1. (a) Rendimiento, (b) número de grano por unidad de área y (c) peso de grano en 2013, 2016 y 2017. Las barras vacías representan el control (C), las barras grises representan el tratamiento de incremento de Tn durante el período crítico (PC) y las barras negras representan el tratamiento de incremento de Tn durante el llenado del grano (LLG). Cada barra representa el promedio de tres repeticiones y el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos según la prueba de Tukey ($P < 0,05$).

Las noches más cálidas durante el período crítico y el llenado de granos redujeron ($P < 0,0001$) el rendimiento un 23% y 20%, respectivamente, en comparación con el control (Figura 5.1). Sin embargo, el impacto en los componentes numéricos del rendimiento fue diferente según el momento en que se aplicó el aumento en la Tn. Así, las noches más cálidas durante el período crítico redujeron el número de granos por

unidad de área (28%), pero no se observaron diferencias en el peso del grano. Por otro lado, el incremento en la Tn durante el llenado de granos redujo tanto el número de granos como el peso de los granos en un 15% y un 6%, respectivamente (Figura 5.1).

5.3.3 Atributos de calidad comercial e industrial.

El peso hectolítrico fue modificado (*P* = 0,0002) por el efecto "año" (Cuadro 5.2), siendo 86,0, 76,6 y 83,1 kg hl^{-1} en 2013, 2016 y 2017, respectivamente. El impacto de las noches más cálidas varió según el año. Esto fue debido a que el peso hectolítrico, como consecuencia del tratamiento de incremento en las Tn durante el período crítico, fue mayor (80,8 kg hl^{-1}) que el control (76,6 kg hl^{-1}) solo en 2016, no observándose diferencias en los otros dos años. Por otro lado, el porcentaje de extracción de harina se redujo (3%) debido a las noches más cálidas durante el llenado de grano en comparación con los cultivos control (72%).

Cuadro 5.2. Peso de grano (PG), Peso hectolítrico (PH), rendimiento de molienda, porcentaje de proteína del grano (PrG), porcentaje de gluten húmedo, fuerza panadera de la masa (Alv*W*), tenacidad de la masa (Alv*P*), extensibilidad de la masa (Alv*L*), relación entre tenacidad y extensibilidad (*P*/*L*) y el falling number (FN) para los años 2013, 2016 y 2017 y los tres tratamientos de temperatura nocturna (Tn). El rendimiento de molienda y el falling number no se midieron en 2013.

Año	Tn	PG	PH	Rendimiento molienda	PrG	Gluten hum	Alv*W*	Alv*P*	Alv*L*	*P*/*L*	FN
			kg hl^{-1}	%	%	%	x 10^{-4} J	mm	mm		s
2013	C	36,5	86,0	-	11,0	24,6	340	110,0	83,0	1,33	-
	PC	34,6	85,3	-	12,3	28,3	352	92,0	107,7	0,86	-
	LLG	32,1	85,9	-	11,8	26,8	368	100,7	101,0	1,02	-
2016	C	32,1	76,6	72	12,9	25,4	323	100,7	77,3	1,30	350
	PC	33,3	80,8	73	13,4	26,8	382	107,0	88,7	1,22	388
	LLG	30,1	75,2	68	12,8	25,4	307	117,7	58,0	2,03	336
2017	C	35,9	83,1	71	10,8	23,8	273	136,7	47,7	2,98	367
	PC	36,1	83,1	71	10,8	24,2	310	142,0	52,3	2,73	432
	LLG	35,5	81,8	70	11,4	24,2	321	138,0	55,3	2,60	362
ANOVA	Año	**	**	ns	*	ns	ns	**	*	**	ns
	Tn	**	**	*	ns	**	ns	ns	*	ns	ns
	Año*Tn	ns	**	ns	ns	**	ns	*	*	ns	ns

C: control, PC (>Tn durante el período crítico), LLG (>Tn durante el llenado de granos).
* *P* < 0,05, ** *P* < 0,01, ns: no significativo (*P* ≥ 0,05).

El porcentaje de proteína del grano fue modificado (*P* = 0,0317) por el efecto año, siendo 11% en 2013, 12,9% en 2016 y 10,8% en 2017 (Cuadro 5.2). Las noches más cálidas no modificaron el porcentaje de proteína del grano (*P* = 0,073); sin embargo, tendieron a aumentarlo especialmente durante el período crítico. El incremento en las Tn aumentó (*P* = 0,0029) los valores de porcentaje de gluten húmedo cuando se aplicó durante el período crítico, así como durante el llenado del grano; sin embargo, el impacto fue diferente según el año. Noches más cálidas durante el período crítico aumentaron el porcentaje de gluten en un 15% en 2013, un 6% en 2016 y un 2% en 2017. Cuando se aplicó el tratamiento durante el llenado del grano, el gluten húmedo también mostró valores más altos (25,5%) en dos de los tres años, aunque dichos aumentos (9% en 2013

y 2% en 2017) fueron inferiores a los observados debido a la aplicación del tratamiento de Tn durante el período crítico. El porcentaje de gluten húmedo se asoció positivamente con el contenido de proteína de grano (Figura 5.2).

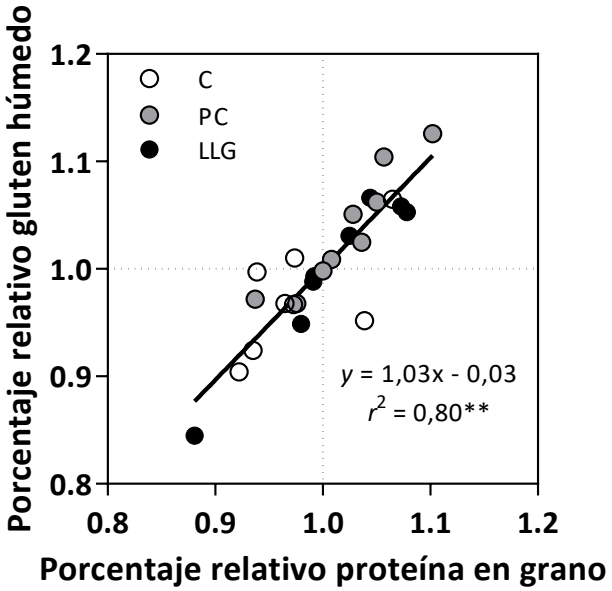

Figura 5.2. Relación entre el porcentaje relativo de gluten húmedo y el porcentaje relativo de proteína en grano. Los círculos vacíos representan el control (C), los círculos grises representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el período crítico (PC) y los círculos negros representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el llenado del grano (LLG). Se incluyen la ecuación de regresión y la probabilidad (** $P < 0,01$). Los valores relativos de cada rasgo se calcularon en comparación con la media anual.

La fuerza panadera de la masa (Alv*W*) no se vio afectada ni por el año experimental ($P = 0,2740$) ni por las mayores Tn ($P = 0,0707$). Sin embargo, en todos los casos, los valores de Alv*W* tendieron a ser más altos bajo mayores Tn (Cuadro 5.2). La fuerza panadera de la masa (Alv*W*) se relacionó positivamente con el porcentaje de gluten húmedo, mostrando los cultivos sometidos a noches más cálidas durante el período crítico los valores más altos (Figura 5.3a). El análisis de los parámetros que determinan el Alv*W*, es decir, la extensibilidad de la masa (Alv*L*) y la tenacidad (Alv*P*), mostró que ambos se vieron afectados por el año, aunque el impacto fue diferente según el año. Así, mientras que los valores más altos de Alv*P* se observaron en 2017 y los más bajos en 2013; el Alv*L* mostró la tendencia opuesta ya que los valores más altos se observaron en 2013 y los más bajos en 2017 (Cuadro 5.2). De hecho, se observó una relación negativa entre ambos parámetros ($r^2 = 0,73$, $P < 0,0001$). El equilibrio de la masa (i.e. la relación *P*/*L*) se modificó ($P < 0,0001$) por el año, siendo la relación *P*/*L* 1,07, 1,52 y 2,77 en 2013, 2016 y 2017, respectivamente. Esta relación *P*/*L* no se vio afectada ($P = 0,390$) por el incremento en las Tn (Cuadro 5.2).

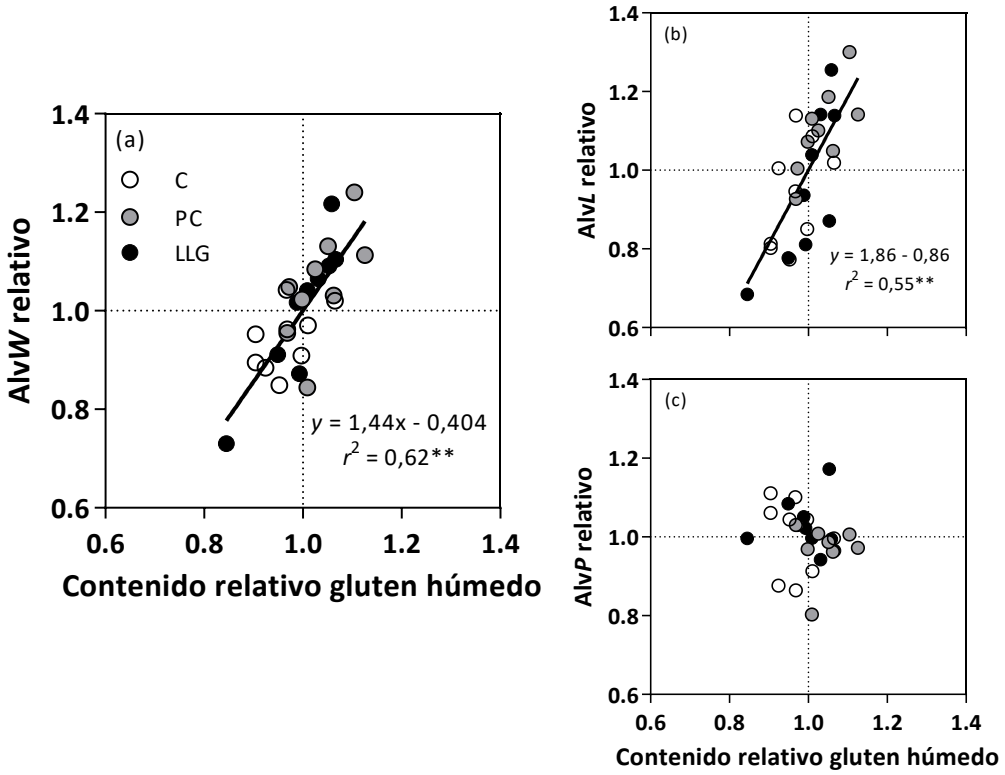

Figura 5.3. Relación entre: (a) Alv*W* relativo; (b) Alv*L* relativo; (c) Alv*P* relativo y el contenido relativo de gluten húmedo. Los círculos vacíos representan el control (C), los círculos grises representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el período crítico (PC) y los círculos negros representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el llenado del grano (LLG). Se incluyen la ecuación de regresión y la probabilidad (** $P < 0,01$). Los valores relativos de cada rasgo se calcularon en comparación con la media anual.

La extensibilidad de la masa (Alv*L*) fue modificada por el incremento en las Tn; sin embargo, el impacto fue diferente según el año (Cuadro 5.2). Así, la extensibilidad de la masa siempre se incrementó con las noches más cálidas durante el período crítico (29%, 15% y 10% en 2013, 2016 y 2017, respectivamente). Por otro lado, las noches más cálidas durante el llenado del grano incrementaron la extensibilidad de la masa 22% en 2013 y 16% en 2017 pero la redujeron 25% en 2016, aunque en este último caso no hubo diferencias significativas respecto al control. Al igual que la fuerza panadera, la extensibilidad de la masa se asoció positivamente con el porcentaje de gluten húmedo (Figura 5.3b), pero no se encontró relación entre la tenacidad de la masa y el porcentaje de gluten húmedo (Figura 5.3c). El impacto del aumento en las Tn sobre la tenacidad de la masa (Alv*P*) también varió entre los años ($P = 0,0321$) (Cuadro 5.2). En 2013, la tenacidad de la masa se redujo 16% y 8% por las noches más cálidas durante el período crítico y el llenado de granos, respectivamente. Por el contrario, el incremento en las Tn durante el período crítico incrementó la tenacidad de la masa un 6% en 2016 y un 4% en 2017. Las noches más cálidas durante el llenado de grano aumentaron la tenacidad de la masa, 17% en 2016. Las variaciones de la fuerza panadera se relacionaron con los cambios en la extensibilidad de la masa, pero no se observó una asociación significativa entre fuerza panadera y la tenacidad de la masa (Figura 5.4a,b). Finalmente, la actividad alfa-amilasa medida a través del falling number no fue modificada por efecto del año ni por el aumento en las Tn.

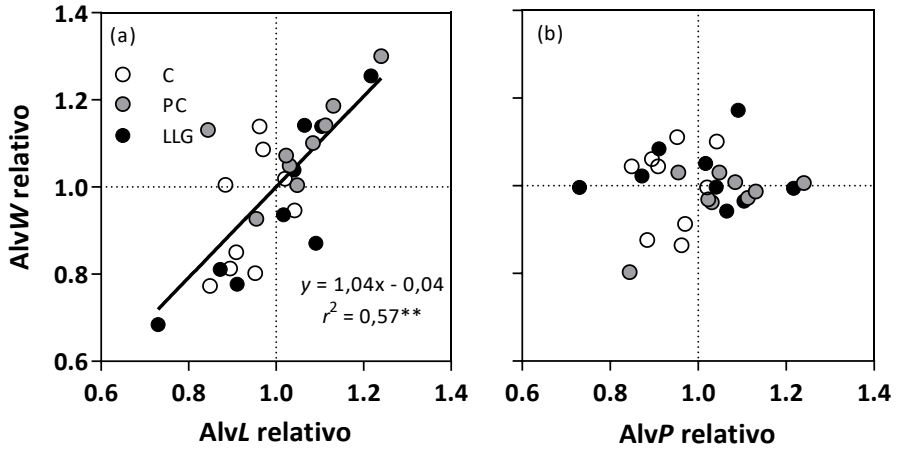

Figura 5.4. Relación entre: (a) Alv*W* relativo y Alv*L* relativo y (b) Alv*W* relativo y Alv*P* relativo. Los círculos vacíos representan el control (C), los círculos grises representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el período crítico (PC) y los círculos negros representan el tratamiento de incremento en las Tn durante el llenado del grano (LLG). Se incluyen la ecuación de regresión y la probabilidad (** $P < 0,01$). Los valores relativos de cada rasgo se calcularon en comparación con la media anual.

5.4 Discusión.

5.4.1 Noches más durante el llenado de granos produjeron caídas en el rendimiento similares que durante el período crítico.

Las condiciones ambientales, particularmente la radiación y la temperatura antes de la floración, son decisivas para la determinación del rendimiento, ya que el número de granos por unidad de área, principal componente del rendimiento se define en esta fase (R. Fischer, 1985). Así, condiciones que limitan la tasa de crecimiento de los cultivos durante este período reducen el número de granos, lo que conduce a un menor rendimiento (R. Fischer, 1985). Tal como se mostró en capítulos anteriores, el incremento en las Tn durante el período crítico provocó reducciones en el número de granos por unidad de área no compensadas por aumentos en el peso de los granos, lo que condujo a reducciones en el rendimiento. Estos resultados están en línea con trabajos previos que muestran que las noches más cálidas aceleran el desarrollo de los cultivos, reduciendo la radiación interceptada por los cultivos, lo que lleva a una menor tasa de crecimiento de los cultivos (García et al., 2015). Durante este período se determinan tanto el número de espigas por unidad de área como el número de granos por espiga (Alzueta et al., 2012; D. Miralles et al., 2000); por tanto, cultivos expuestos a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico tienen menor número de granos por unidad de área y finalmente menor rendimiento de grano (García et al., 2015).

Aunque el número de granos por unidad de área es el componente que mejor explica las variaciones en el rendimiento de granos, pueden ocurrir cambios significativos en el rendimiento como consecuencia de cambios en el peso del grano (Slafer et al., 2014). Las condiciones ambientales, especialmente la temperatura, durante el llenado del grano son importantes para la determinación del peso del grano (Farooq et al., 2011). En línea con estudios previos, las noches más cálidas durante el llenado del grano redujeron el peso del grano (García et al., 2016).

Es importante resaltar que, si bien se impuso un tratamiento de temperatura nocturna durante el llenado del grano a partir de los 10 días posteriores a la antesis, se observó una reducción significativa en el número de granos. Esto puede explicarse porque una cantidad significativa de granos de macollos o posiciones distales dentro de la espiga aún no se habían definido y son más lábiles para ser abortados que los granos de tallos principales y posiciones de granos basales en las espiguillas (Bremner y Rawson, 1978). En este sentido, en un estudio reciente donde se analizó el impacto de mayores temperaturas nocturnas desde 10 días post antesis hasta madurez fisiológica en 10 genotipos de trigo se observó una marcada caída en el número de granos por planta, principalmente de aquellos provenientes de macollos más tardíos (Impa et al., 2020). Es importante mencionar, que el estudio de Impa et al. se realizó en macetas donde las plantas normalmente tienen más macollos tardíos con espigas. Estos resultados sugieren que las condiciones de crecimiento de los cultivos aún luego de la floración pueden condicionar la fijación de una importante cantidad de granos, especialmente en materiales que poseen la capacidad de fijar un alto número de granos por unidad de área a través de los macollos o de granos de posiciones distales dentro de la espiga.

Los valores de caída del rendimiento producto del aumento en las temperaturas nocturnas se encuentran dentro del rango de respuestas observados en trabajos previos (entre 2% y 9% por cada °C de incremento en la temperatura mínima (García et al., 2015, 2016, 2018; D. Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007). La variabilidad observada en la respuesta del rendimiento a aumentos en la temperatura nocturna puede explicarse, por un lado, por una mayor sensibilidad al incremento de la temperatura nocturna durante el período crítico que durante post-antesis, con reducciones de ca. 7% por °C (García et al., 2015) y ca. 3% por °C (García et al., 2016), respectivamente. Por otro lado, la variabilidad regional observada a través de modelos de simulación tanto por García et al., (2018) como por Lobell y Ortiz-Monasterio (2007) puede atribuirse a la respuesta de la radiación solar incidente durante el período crítico al incremento de la temperatura mínima. La radiación solar incidente se incrementa continuamente a medida que trascurre la estación de crecimiento de trigo. Entonces, un acortamiento del período crítico debido a mayores temperaturas nocturnas se traduce en una menor radiación promedio durante la etapa. Sin embargo, localidades con una mayor variación diaria de la radiación solar incidente sufren una mayor caída en la radiación promedio ante similares acortamientos de la duración del período crítico. Por ello, en localidades donde esta reducción en la disponibilidad de radiación es mayor, el impacto negativo sobre el rendimiento podría ser más importante o *viceversa* (García et al., 2018).

5.4.2 Las noches más cálidas modifican los parámetros de calidad mediante cambios en el contenido de gluten.

Las noches más cálidas durante el período de llenado del grano redujeron el porcentaje de extracción de harina. Las temperaturas más altas durante esta fase pueden aumentar la heterogeneidad del tamaño de grano, debido al impacto diferente en las diversas posiciones de granos en las espigas y espiguillas. El cuaje de los granos centrales dentro de las espigas, y de los granos proximales al raquis dentro de las espiguillas, ocurre más tempranamente que el de los granos distales y son destino prioritario de los asimilados (Bremner y Rawson, 1978). Así, limitaciones de crecimiento, como las impuestas por las noches más cálidas, originan granos más pequeños, especialmente los de las espiguillas superiores e inferiores y las posiciones de los flósculos distales en las espiguillas. En consecuencia, los aumentos en las Tn podrían aumentar la variabilidad en el tamaño de los granos y un cambio en la distribución a tamaños de grano más pequeños junto con una reducción posterior en el rendimiento de harina. En términos generales el

peso hectolítrico bajo mayores Tn durante el llenado de grano fue en todos los años menor al control, en línea con el efecto negativo de las noches más cálidas sobre el peso del grano que se redujo en dos de los tres años experimentales. Cuando el tratamiento de Tn se aplicó durante el período crítico el peso hectolítrico no se vio afectado significativamente excepto en el 2016 en la que se incrementó respecto al control. Es importante resaltar que, en 2016, el número de granos por unidad de superficie sufrió la mayor reducción (25,3%) con respecto al control. Por lo tanto, es posible especular que en ese año la compensación positiva en peso de grano podría haber promovido un peso hectolítrico mayor al testigo que no se observó en las temporadas de 2013 y 2017.

La calidad industrial está determinada en gran medida por el porcentaje de proteína del grano y su composición (Johansson et al., 2013). El impacto de las noches más cálidas en la calidad industrial se asoció con cambios en el porcentaje de gluten húmedo impulsados por cambios en el porcentaje de proteína del grano. Como se informó anteriormente, el porcentaje de gluten húmedo se relacionó positivamente con el porcentaje de proteína de grano, ya que las proteínas de almacenamiento en el gluten comprenden la mayor parte del contenido total de proteína del grano (Vázquez et al., 2012). El impacto del aumento de la temperatura nocturna observado en el presente trabajo sobre el porcentaje de gluten húmedo se podría interpretar a través de: (i) un efecto directo sobre el porcentaje de gluten de la harina o (ii) un efecto indirecto del incremento en las Tn sobre la acumulación de proteína en el grano.

En primer lugar, una mayor temperatura media durante el llenado del grano puede aumentar el porcentaje de proteína del grano debido a efectos directos sobre la dinámica de la acumulación de almidón y proteína (Altenbach et al., 2003). Temperaturas más altas durante el llenado de granos incrementan la tasa de acumulación del almidón, pero no compensan completamente a la reducción en la duración del llenado de grano, lo que conduce a un peso de grano más bajo. Por el contrario, la acumulación de proteínas se ve menos afectada por temperaturas más altas, lo que resulta en un mayor porcentaje de proteína de grano (Altenbach et al., 2003). En nuestro trabajo, las noches más cálidas durante el período de llenado del grano aumentaron el porcentaje de proteína y gluten de manera similar en términos relativos (aprox. 4%), en comparación con el control, y esta es la razón por la que existió una estrecha relación entre ambos atributos de calidad. Este efecto podría considerarse un efecto "directo" de temperatura sobre ambos atributos, ya que las condiciones ambientales se modificaron durante el período en el que se acumulan almidón y proteínas. Estos hallazgos son consistentes con estudios anteriores de incrementos en las Tn durante la fase de llenado del grano (Impa et al., 2020; Li et al., 2019).

Por otro lado, las noches más cálidas durante el período crítico incrementaron el porcentaje de gluten húmedo a través de un efecto indirecto, ya que este tratamiento no modificó las condiciones de temperatura exploradas por los cultivos durante el llenado de granos. Este efecto indirecto podría ser causado por un aumento en la relación fuente-destino debido a una reducción significativa en el tamaño del destino (i.e. número de granos por unidad de área) sin cambios en el tamaño de la fuente (no se observó senescencia prematura del área foliar). Varios estudios han demostrado que la acumulación de proteínas en el grano de trigo se encuentra limitada por fuente (Barneix y Guitman, 1993; Martre et al., 2003). En este sentido, Barneix y Guitman (1993) observaron que aumentos del 100% de la fuente (desespiguillados de la mitad de la espiga) produjeron un aumento del 45% en el porcentaje de N del grano, mientras que reducciones del 100% la fuente (defoliación completa) provocaron una reducción del 40% en el porcentaje final de N del grano. Por lo tanto, aumentos en la relación fuente-destino, como el observado en el tratamiento de mayores Tn durante el período crítico,

podrían ser la causa de los aumentos en el porcentaje de proteína del grano y, por lo tanto, en el gluten húmedo.

Los trigos argentinos, según su calidad, se clasifican en tres grupos (Cuniberti et al., 2003). El genotipo utilizado en 2013 (Baguette 13) pertenece al grupo de calidad I (INASE, https://www.argentina.gob.ar/inase) con mayor calidad industrial por mayor porcentaje de proteínas y mayor fuerza panadera de la masa (Alv*W*), mientras que el genotipo utilizado en 2016 y 2017 pertenece al grupo de calidad II (INASE, https://www.argentina.gob.ar/inase), con calidad y valores intermedios de porcentaje proteico y fuerza panadera de la masa. La diferente aptitud de calidad entre ambos cultivares podría explicar la interacción entre el efecto de los aumentos de temperatura nocturna y el efecto del año. Así, parecería que la magnitud del efecto de las noches más cálidas sobre el porcentaje de proteína del grano y el gluten húmedo no sería la misma según el genotipo evaluado. En este sentido, el aumento del porcentaje de gluten por noches más cálidas fue mayor en el cultivar perteneciente al grupo I (Baguette 13, con mejor calidad de panificación) en comparación con el perteneciente al grupo II (Baguette 601, aptitud de calidad intermedia). Por ejemplo, el porcentaje de gluten húmedo se incrementó, en promedio, un 15% en Baguette 13 y un 4% en Baguette 601. Por ello, es necesario más estudios con un mayor número de cultivares de ambos grupos para seguir evaluando el impacto del aumento de las temperaturas nocturnas en los atributos de calidad de diferentes genotipos.

La extensibilidad de la masa (Alv*L*) estuvo estrechamente asociada con el porcentaje de proteína del grano y gluten húmedo (Fleitas et al., 2020; Vázquez et al., 2012). Por ello, aumentos en el porcentaje de proteínas como de gluten producen aumentos en Alv*L* (Fleitas et al., 2020; Vázquez et al., 2012). Por otro lado, no se encontró asociación entre el porcentaje de gluten húmedo y Alv*P*. Además, la extensibilidad y la tenacidad de la masa exhibieron un comportamiento opuesto. Las propiedades reológicas de la masa están asociadas con proteínas de almacenamiento de granos conocidas como gliadinas y gluteninas (Johansson et al., 2013). Las gliadinas son responsables de impartir extensibilidad a la masa, mientras que las gluteninas confieren fuerza. En el presente estudio, las noches más cálidas aumentaron la extensibilidad sin cambios en la fuerza de la masa. Por lo tanto, es posible especular que las noches más cálidas modificaron la estructura de las proteínas del gluten promoviendo la deposición de gliadinas en comparación con las gluteninas (Johansson et al., 2013).

5.5 Conclusiones.

Las noches más cálidas redujeron el rendimiento, pero mejoraron los atributos de calidad como el contenido de gluten. Las noches más cálidas durante el período crítico modificaron ambos atributos del cultivo en mayor medida que el calentamiento durante la fase de llenado del grano. Los cultivos expuestos a mayores Tn durante el período crítico presentaron los valores más altos de proteína de grano y contenido de gluten húmedo. Estos resultados sugieren que el efecto principal de las noches más cálidas sobre los atributos asociados con la calidad de la panificación ocurre indirectamente, probablemente relacionado con cambios en la relación fuente-destino del nitrógeno del grano y la acumulación de proteínas.

CAPÍTULO 6. Discusión general y conclusiones de los principales resultados obtenidos

6.1 Contexto de la problemática abordada.

La producción de alimentos, fibras y biocombustibles está directamente afectada por el clima (Asseng et al., 2009). El incremento en la temperatura media a nivel global es uno de los cambios proyectados para las próximas décadas con mayor probabilidad de ocurrencia (IPCC, 2021). Un aspecto que se destaca entre los cambios ocurridos en el clima a nivel global, es el aumento asimétrico de las temperaturas debido a mayores aumentos en las temperaturas mínimas diarias en relación con las temperaturas máximas diarias (Donat y Alexander, 2012; Easterling et al., 1997; Vose et al., 2005). Esta tendencia climática ha sido observada en la mayor parte de la Región Pampeana (Fernández-Long et al., 2013; García et al., 2018; G. O. Magrin et al., 2009; Rusticucci, 2012). En este contexto, los cultivos de invierno (e.g. trigo, cebada, avena, etc.) están expuestos a ambientes con mayores temperaturas medias producto de incrementos en las temperaturas nocturnas, sobre todo durante las etapas críticas para la definición del rendimiento y la calidad (García et al., 2018).

Por otro lado, el actual ritmo de crecimiento que experimenta la demanda mundial de productos agrícolas es uno de los desafíos más grandes a los que se enfrenta la humanidad (Ray et al., 2013; Tilman et al., 2011). En este contexto y teniendo en cuenta las futuras proyecciones climáticas, las cuales destacan, tal como se indicó a lo largo de la tesis, un aumento en la temperatura media producto de mayores temperaturas nocturnas (Sillmann et al., 2013) y teniendo en cuenta la relevancia tanto a nivel nacional (FAO, 2020) como mundial (T. Fischer et al., 2014) de la producción de trigo, resulta necesario desarrollar estrategias de adaptación que permitan mantener estable la producción de este cultivo en las próximas décadas (Howden et al., 2007). *En este sentido, esta tesis tiene como objetivo general estudiar la respuesta del rendimiento y la calidad comercial e industrial del cultivo de trigo frente a incrementos en la temperatura nocturna poniendo énfasis en posibles estrategias de adaptación.*

Estudios previos mostraron que el principal impacto del incremento en las Tn sobre la productividad de un cultivo se encuentra mediado por los procesos que modifican la captura de recursos a través de la modificación en la duración de las etapas del cultivo y en menor medida por la eficiencia con la que el cultivo utiliza los recursos (García et al., 2015). A partir de estos antecedentes, esta tesis tiene como objetivos específicos *estudiar mecanismos fisiológicos de la respuesta del rendimiento de trigo a mayores temperaturas nocturnas bajo condiciones hídricas y nutricionales contrastantes y bajo diferentes densidades de siembra,* haciendo énfasis en la generación y mortandad de macollos como posibles atributos responsables de modular la respuesta del cultivo de trigo a escenarios de mayores temperaturas nocturnas. La información generada pretende servir de base para diseñar estrategias de adaptación mediante el manejo de la oferta de recursos (i.e. agua y nitrógeno) y la densidad de siembra.

El trigo tiene un papel importante en la dieta humana ya que proporciona aprox. 16% de las calorías consumidas a nivel mundial (Tilman et al., 2011) y es uno de los cultivos más vulnerables a estos escenarios de mayores temperaturas (Asseng et al., 2015, 2019). En Argentina el trigo es el principal cultivo invernal, tanto por su producción en volumen como en superficie cultivada (Bolsa de Cereales, 2020). Los aumentos en las temperaturas nocturnas no solo afectan el rendimiento y sus componentes numéricos y fisiológicos, sino también es altamente probable que modifique la calidad del cultivo. Sin embargo, hasta el momento pocos estudios a nivel mundial y, menos aún en Argentina, han evaluado el impacto del aumento en las Tn sobre sobre la calidad comercial e industrial de trigo (Impa et al., 2020; Li et al., 2019). Por estos motivos, el tercer objetivo

específico de esta tesis es *estudiar la respuesta de la calidad comercial e industrial de trigo a ambientes con mayores temperaturas nocturnas.*

6.2 Procesos funcionales a nivel de cultivo que gobiernan la respuesta del rendimiento de trigo a mayores temperaturas nocturnas.

Existe suficiente evidencia que muestra que el rendimiento del cultivo de trigo que se define durante el periodo crítico principalmente a través del número de granos por unidad de área, está principalmente limitado por fuente (R. Fischer, 1985; D. Miralles y Slafer, 2007). Reducciones en la disponibilidad, captura y eficiencia de utilización de los recursos durante dicho período impactan negativamente sobre la determinación del número de granos y, por ende, del rendimiento (R. A. Fischer, 2008; R. A. Fischer et al., 1984). La respuesta del cultivo de trigo a mayores temperaturas nocturnas se esquematiza en la Figura 6.1, haciendo énfasis en los procesos funcionales relacionados con la captura y eficiencia de utilización de la radiación y partición de asimilados durante el período crítico. La cantidad de radiación capturada durante el período crítico depende de la eficiencia de intercepción por parte del canopeo y la duración de dicha etapa. Estudios previos han demostrado que el aumento en las temperaturas nocturnas reduce la captura de radiación durante el período crítico debido principalmente a un acortamiento de la etapa (García et al., 2015). Los resultados obtenidos en el Capítulo 4 de esta tesis mostraron reducciones en la radiación capturada durante el período crítico en cultivos expuestos a mayores temperaturas nocturnas (6% de reducción por °C) asociados a un aceleramiento de la tasa de desarrollo que derivo en un acortamiento del periodo crítico (Figura 6.1). Es importante remarcar que la eficiencia de intercepción de la radiación durante el periodo crítico no se vio modificada por el aumento en las temperaturas nocturnas. El Cuadro 6.1 resume los efectos de la Tn durante el período crítico para la determinación del rendimiento en trigo obtenidos en la FAUBA a lo largo de 5 años. En todos los ensayos realizados, claramente la captura de radiación fue el principal atributo afectado por el aumento de la Tn. Esta reducción fue consecuencia de una menor duración del período crítico (Cuadro 6.1). Los resultados descritos en el Capítulo 4 reafirman los efectos ampliamente conocidos de la temperatura media sobre el desarrollo de los cultivos (Slafer y Rawson, 1994; Porter y Gawith, 1999). Sin embargo, los estudios de los efectos de la Tn sobre el desarrollo son más escasos y recientes. Dentro de este escaso universo es donde se encuadran los resultados mostrados en el Capítulo 4.

Mayor nivel de controversia y desconocimiento existe sobre los efectos de la Tn en la eficiencia de uso de la radiación. La literatura señala que mayores temperaturas nocturnas pueden reducir el intercambio neto de carbono a través de aumentos en la respiración nocturna (Impa et al., 2019; Penning de Vries, 1975). Este efecto a nivel de hoja podría afectar negativamente la eficiencia en el uso de la radiación cuando esta es estimada a nivel de cultivo. Sin embargo, estudios realizados en trigo y cebada no han encontrado cambios significativos en la eficiencia en el uso de la radiación ante incrementos en las temperaturas nocturnas (García et al., 2015; Cuadro 6.1 años 2011 y 2013). Además, muchas de las evidencias obtenidas hasta el momento sobre pérdidas de carbono producto del aumento en la respiración foliar no se ven reflejados en cambios significativos en la biomasa producida cuando se evalúa a escala de cultivo o planta (Peraudeau et al., 2015). Por ello, uno de los hallazgos más novedosos de esta tesis corresponde a los resultados que mostraron caídas significativas en la EUR ante aumentos en la temperatura nocturna exclusivamente en las condiciones de N+ (Figura 6.1 y Cuadro 6.1, años 2015 y 2016). Claramente el efecto del aumento de la Tn sobre la eficiencia de uso de la radiación en condiciones no restrictivas de nitrógeno es uno de los aspectos del cultivo que aún quedan por dilucidar. El cuadro 6.1 muestra que, de 5 años experimentales

solamente en 2 de ellos las caídas en la EUR por efecto del aumento de las Tn fueron significativas. Estos resultados muestran que es importante seguir indagando en este aspecto del aumento de la Tn.

Tomando a la EUR como atributo integrador de procesos de crecimiento a nivel de cultivo (Monteith, 1977; Sinclair y Muchow, 1999) y a la duración del período crítico como atributo integrador de procesos de desarrollo (Fischer, 1984), el presente trabajo refuerza los resultados obtenidos anteriormente, demostrando una importancia relativamente mayor del desarrollo respecto del crecimiento o la partición de asimilados sobre la determinación del NG en cultivos de trigo expuestos a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico (García et al., 2015).

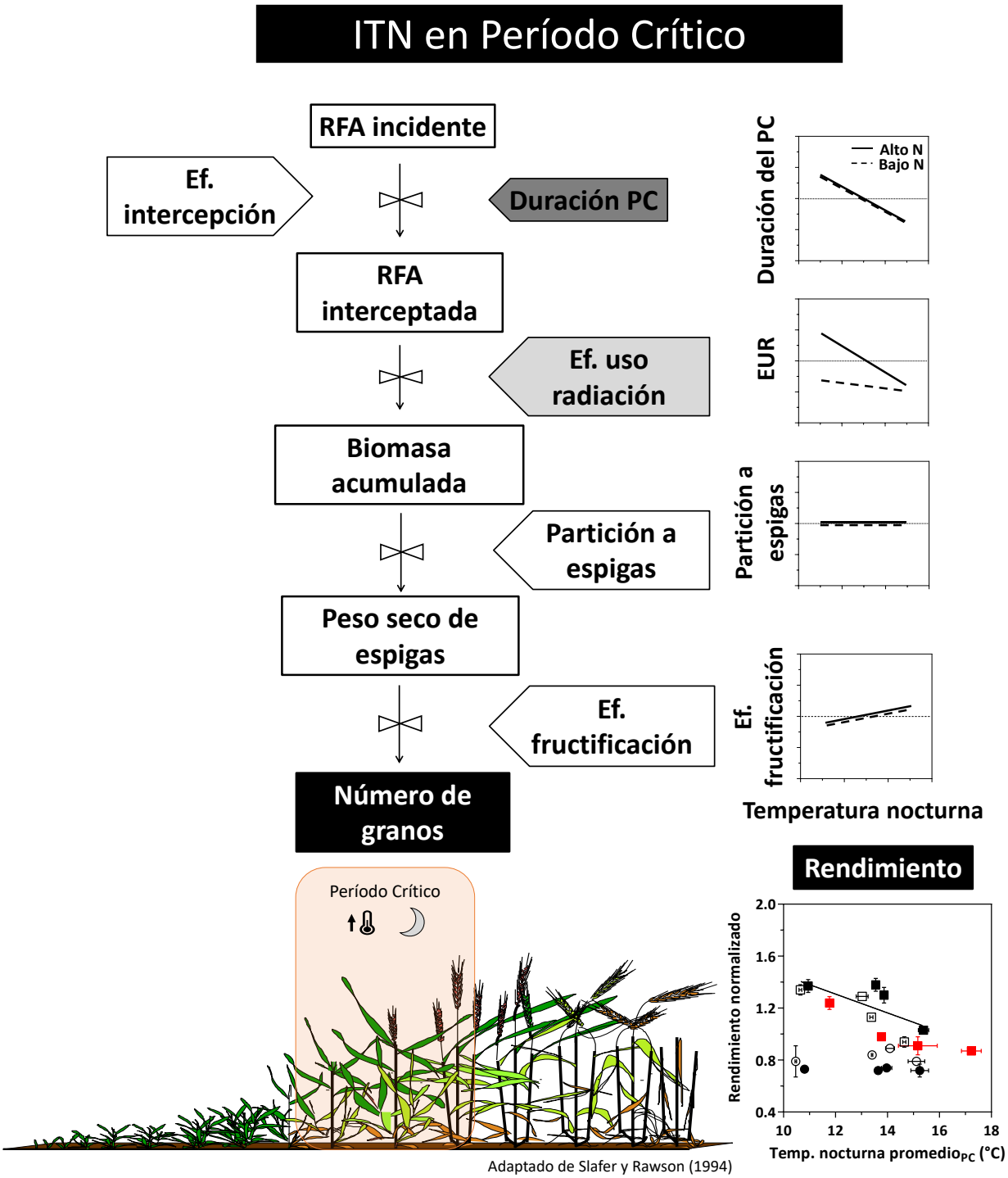

Figura 6.1. Diagrama conceptual de la generación de la biomasa y el número de granos durante el período crítico, indicando las principales variables (rectángulos) y procesos (pentágonos) involucrados, destacando en gris los principales procesos afectados por el incremento de la temperatura nocturna. Esquema del cultivo adaptado de Slafer y Rawson (1994). Abajo a la derecha se muestra la respuesta de cultivos de trigo a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico. Los círculos y cuadrados representan los niveles de nitrógeno N- y N+, respectivamente. Símbolos llenos y vacíos representan condiciones de secano y regado, respectivamente. Cada punto es el promedio de tres repeticiones correspondientes a los experimentos de 2015 y 2016, los segmentos horizontales y verticales indican el error estándar. Los puntos rojos en la figura de respuesta del rendimiento corresponden a García et al. (2015).

Cambios graduales de la temperatura, como un aumento crónico en las temperaturas nocturnas, impactan principalmente sobre tasas de desarrollo y crecimiento (Slafer y Rawson, 1994), mientras que los eventos térmicos extremos y puntuales suelen afectar la partición de asimilados y procesos reproductivos como los involucrados en la eficiencia de fructificación (Stone, 2001; Farooq et al., 2011; Dreccer et al., 2014). En este sentido, y coincidentemente con estudios previos (García et al., 2015), los resultados obtenidos en el Capítulo 4 demostraron que no hubo variaciones significativas en la partición de biomasa a espiga y eficiencia reproductiva ante incrementos en la temperatura nocturna durante el período crítico en ninguno de los 5 años experimentales (Figura 6.1 y Cuadro 6.1). Es importante mencionar que la partición de biomasa a espiga y la eficiencia de fructificación se calcularon teniendo en cuenta el peso seco de las espigas diez días después de DC65, lo cual puede crear cierto sesgo en la medición debido a que una parte del peso de las espigas puede corresponder a los granos en etapas iniciales del crecimiento.

Cuadro 6.1. Incremento de la temperatura mínima durante el período crítico (Δ Tmín) y cambio relativo al control sin calentar (%) de la duración del período crítico (Δ DPC), radiación fotosintéticamente activa (Δ RFA) interceptada durante el período crítico, eficiencia en el uso de la radiación durante el período crítico (Δ EUR), partición de biomasa a espiga (Δ PBE), peso seco de espigas por unidad de área (Δ PSEa), eficiencia de fructificación (Δ EF), número de granos por unidad de área (Δ NG), peso de grano (Δ PG) y rendimiento (Δ R) en cultivos sin limitaciones de nitrógeno para los años 2011, 2013, 2015, 2016 y 2017. Los datos de 2011 y 2013 corresponden a García et al. (2015). Los valores en negrita son estadísticamente significativos ($P < 0,05$).

Año	Δ Tmín	Δ DPC	Δ RFA interceptada	Δ EUR	Δ PBE	Δ PSEa	Δ EF	Δ NG	Δ PG	Δ R
	°C	%	%	%	%	%	%	%	%	%
2011	**3,4**	**-13,9**	**-16,1**	8,4	-18,7	-24,7#	10,4	**-17,7**	8,0	**-10,9**
2013	**3,3**	**-15,6**	**-19,4**	-3,6	-10,3	-31,5#	13,6	**-22,3**	-5,0	**-26,7**
2015	**2,7**	**-15,5**	**-19,2**	**-10,4**	8,8	**-20,6**	13,6	-9,5	**5,8**	**-4,4**
2016	**1,6**	**-4,0**	**-6,1**	**-25,5**	28,1	-10,6	-11,5	**-22,2**	1,2	**-21,3**
2017	**1,7**	**-9,6**	**-10,6**	-9,1	2,7	-14,4	-1,9	**-21,1**	**6,5**	**-15,9**

Datos no publicados

Para finalizar, es importante remarcar que el marco conceptual mostrado anteriormente es válido para cultivos creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales. La presente tesis avanza además en el entendimiento de estas relaciones, sobre todo en cultivos con baja disponibilidad de N. En estas condiciones, el incremento en las temperaturas nocturnas también redujo la captura de radiación como consecuencia de una menor duración del período crítico a causa de una aceleración en el desarrollo. Sin embargo, los resultados del Capítulo 4 demostraron que las mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico no modificaron la EUR en condiciones de baja disponibilidad de N. Esta respuesta podría estar relacionada a un mayor incremento en la respiración de mantenimiento en altos niveles de N asociada con un mayor recambio de proteínas (Amthor, 2012; Swain et al., 2000). Por otro lado, los cambios observados en la partición de biomasa a espigas y en la eficiencia de fructificación no difirieron de las respuestas observadas bajo alta disponibilidad de nitrógeno. Estos resultados concuerdan con la predicción derivada de la Hipótesis 1: *"Cambios en la oferta de recursos modulan la vulnerabilidad del cultivo de trigo (en términos de rendimiento) ante aumentos en la temperatura nocturna".* Por lo tanto, dicha hipótesis no fue rechazada.

Si bien estas condiciones productivas (bajo nivel de fertilización) no son las más comunes en los planteos de trigo de alta producción de la región pampeana, diferentes contextos económicos, productivos y sociales podrían hacer que los niveles de fertilización con N se vean reducidos en un futuro. De esta manera, el entendimiento de el efecto del aumento de la Tn sobre los procesos de captura y utilización de los recursos se vuelve relevante.

6.3 La importancia del período crítico y el llenado de granos en la definición de estrategias de adaptación al incremento en las temperaturas nocturnas.

Las reducciones en el número de granos debido a incrementos en la temperatura nocturna se asocian principalmente con menos espigas por unidad de área (García et al., 2015). El número de espigas por unidad de área es el resultado del proceso de macollaje y este proceso se divide en dos grandes etapas, una primera etapa que comprende la generación de los macollos y una segunda etapa donde ocurre la mortandad de los macollos hasta que queda definido el número final de espigas (Alzueta et al., 2012; Salvagiotti y Miralles, 2007). Los resultados obtenidos en el Capítulo 3 de la presente tesis demuestran que las noches más cálidas durante el macollaje tienen un impacto menor sobre la generación de macollos sin modificar el número de espigas por unidad de área. Estos resultados se contraponen con las predicciones derivadas de la Hipótesis 2: *"La generación de macollos modula la respuesta (en términos de rendimiento) de trigo frente al incremento de temperaturas nocturnas"*. Por lo tanto, la misma fue rechazada.

Incrementos en la temperatura nocturna durante el macollaje aceleraron del desarrollo acortando la duración de esta etapa. Además, temperaturas más altas durante el macollaje, pueden ubicar las etapas críticas para la definición del rendimiento en ambientes relativamente más frescos con mejores condiciones fototérmicas, compensando parcial o totalmente el efecto negativo sobre la fase expuesta (V. O. Sadras y Monzon, 2006). Así, incrementos en las temperaturas nocturnas durante la fase de macollaje en climas templados tienen un efecto insignificante sobre el rendimiento del trigo tanto en condiciones de alta como de baja disponibilidad de nitrógeno, tal como lo demuestran los resultados obtenidos en el Capítulo 3 de la presente tesis. Estos resultados están respaldados por evidencias en la literatura que demuestran que los incrementos en la temperatura media durante el macollaje tienen un escaso impacto sobre el rendimiento (R. Fischer y Maurer, 1976; Wollenweber et al., 2003).

Los resultados de esta tesis mostraron que noches más cálidas durante el período crítico redujeron significativamente el rendimiento, sin embargo; este efecto negativo solo se observó en cultivos sin limitaciones de nitrógeno. Los resultados obtenidos en el Capítulo 4, demuestran que el aumento en las Tn durante el período crítico incrementó la mortandad de macollos reduciendo el número de espigas por unidad de área, lo que condujo a una caída en el número de granos, el componente numérico más importante en la determinación del rendimiento de trigo (R. Fischer, 1985; R. A. Fischer, 2008; Slafer et al., 2014), al menos en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno. Estos resultados concuerdan con la primera predicción derivada de la Hipótesis 3, al menos en condiciones de alta disponibilidad de nitrógeno. Sin embargo, los resultados obtenidos del análisis del impacto de las noches más cálidas bajo diferentes densidades de siembra demostraron que está mayor mortandad de macollos solo se observó en bajas densidades de plantas, mientras que en altas densidades el principal impacto fue a través del número de granos por espiga, observándose una similar caída en el rendimiento para todas las densidades explorada. Estos resultados se contraponen con la segunda predicción derivada de la Hipótesis 3, *"La mortandad de macollos modula la respuesta (en términos de rendimiento) de trigo frente al incremento de temperaturas nocturnas",* por ello fue

rechazada. La tasa de reducción del rendimiento bajo alta disponibilidad de nitrógeno (7% por °C), obtenida en el Capítulo 4, se encuentra dentro del rango caídas en rendimiento reportados en la literatura, entre 2% y 9% por cada °C de incremento en la temperatura mínima (García et al., 2015, 2018; D. Lobell y Ortiz-Monasterio, 2007). Este rango de respuestas puede atribuirse, al menos en parte, a la utilización de diferentes cultivares que pueden tener diferente sensibilidad al aumento en las temperaturas nocturnas (Hein et al., 2021; Impa et al., 2020). Además, existe una variabilidad regional en la caída del rendimiento que puede atribuirse a la respuesta de la radiación solar incidente durante el período crítico al incremento de la temperatura nocturna. Un acortamiento del período crítico y adelantamiento de la floración, debido a mayores temperaturas nocturnas, se traduce en una menor radiación promedio durante esta etapa. Sin embargo, la caída en la radiación promedio es mayor en localidades con una mayor variación diaria de la radiación solar incidente. Por ello, en localidades donde esta reducción en la disponibilidad de radiación es mayor, el impacto negativo sobre el rendimiento podría ser más importante o *viceversa* (García et al., 2018). Esta relación entre el incremento en la temperatura nocturna y la radiación podría explicar buena parte de la variabilidad regional observada en la caída del rendimiento.

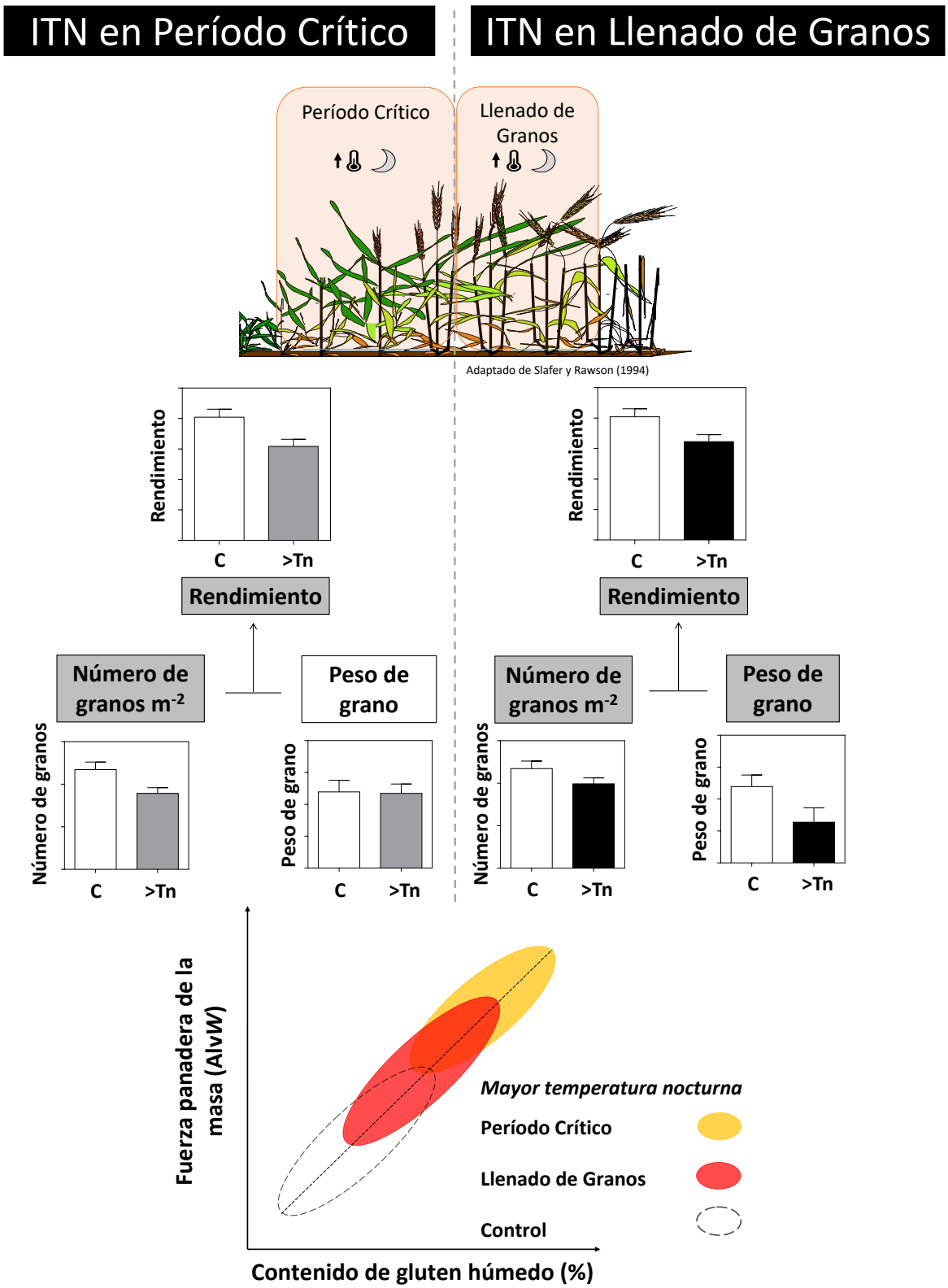

Figura 6.2. Respuesta de cultivos de trigo a mayores temperaturas nocturnas durante el período crítico y llenado de granos. Diagrama conceptual del impacto del incremento en las temperaturas nocturnas sobre el rendimiento, el número de granos, peso de granos y la calidad comercial e industrial de trigo. Esquema del cultivo adaptado de Slafer y Rawson (1994).

Los resultados del Capítulo 5 demuestran que incrementos en la temperatura nocturna durante el llenado de granos pueden ocasionar caídas significativas en el rendimiento. Esta caída en el rendimiento fue consecuencia de una reducción significativa en el número de granos. Esto puede explicarse porque una cantidad significativa de granos de macollos o posiciones distales dentro de la espiga aún no se habían definido y son más lábiles para ser abortados que los granos de tallos principales y posiciones de granos basales en las espiguillas (Bremner and Rawson, 1978; Impa et al., 2020). Definido el rendimiento del cultivo, las características relacionadas con la calidad de los granos definen la aptitud y el destino de la producción (Gooding y Davies, 1997). Al igual que el rendimiento, la calidad del grano y como consecuencia la calidad de la harina, se encuentra fuertemente afectada por la temperatura explorada por el cultivo durante la etapa de desarrollo del grano (Blumenthal et al., 1993; Nuttall et al., 2017; Stone y Savin, 1999). El aumento de temperatura durante el llenado del grano afecta la calidad directamente debido a cambios en la composición del grano (Altenbach et al., 2003), lo cual puede modificar las propiedades reológicas de la masa y la calidad panadera (Vázquez et al., 2012). Los resultados obtenidos en el Capítulo 5 demostraron que el principal impacto del aumento de la temperatura nocturna sobre la calidad industrial se da a través de cambios en el porcentaje de gluten de la harina. En este sentido, las noches más cálidas durante el llenado de granos aumentaron (aprox. 4%) el porcentaje gluten en comparación con el control. Este efecto podría considerarse un efecto "directo" de temperatura sobre este atributo, ya que las condiciones ambientales se modificaron durante el período en el que se acumulan almidón y proteínas. Estos hallazgos son consistentes con estudios anteriores de incrementos en las Tn durante la fase de llenado del grano (Impa et al., 2020; Li et al., 2019). Por otro lado, noches más cálidas durante el período crítico incrementaron el porcentaje de gluten húmedo a través de un “efecto indirecto”, ya que este tratamiento no modificó las condiciones de temperatura exploradas por los cultivos durante el llenado de granos. Los cultivos bajo temperaturas nocturnas más altas durante el período crítico presentaron los valores más altos de concentración de gluten (Figura 6.2). Estos resultados concuerdan con las predicciones derivadas de la Hipótesis 4: *“Variaciones en la temperatura nocturna alteran la calidad comercial e industrial del grano de trigo”*. Por lo tanto, la misma no fue rechazada.

Los resultados obtenidos en la presente tesis destacan que tanto el rendimiento como la calidad de trigo resultaron ser más sensibles al incremento de la temperatura nocturna durante el período crítico que durante el macollaje y el llenado de granos (Capítulos 3, 4 y 5). Por lo tanto, aunque podrían producirse aumentos en las temperaturas nocturnas a lo largo de toda la estación de crecimiento, estudios prospectivos sobre el efecto del incremento en las temperaturas nocturnas en la producción de trigo deben tener en cuenta el hecho de que el mayor impacto de sobre el rendimiento y la calidad ocurre durante el período crítico y el llenado de granos (García et al., 2015, 2016, 2018).

6.4 Posibles estrategias de adaptación frente a incrementos de la temperatura nocturna en la Región Pampeana.

La fecha de siembra determina cambios importantes en las condiciones ambientales que exploran los cultivos, lo cual repercute en la duración de las etapas y la capacidad de capturar recursos (e.g., radiación), determinando consecuentemente la producción de biomasa y el rendimiento (R. Fischer, 1985). En general, retrasos en la fecha de siembra conduce a reducciones en el rendimiento asociadas con cambios en el ambiente fototérmico (Stapper y Fischer, 1990). Por ello, ubicar el período crítico en mejores condiciones fototermales mediante el adelanto de la fecha de siembra podría ser una estrategia útil para reducir el impacto de mayores temperaturas nocturnas (G. O.

Magrin et al., 1993). Esta estrategia es factible siempre y cuando se adelante la ventana óptima de floración en el nuevo escenario térmico, como consecuencia de un adelanto de la fecha media de última helada. En este sentido, es importante destacar que si bien a nivel general de la Región Pampeana el período libre de heladas tendió a alargarse en las últimas décadas (Fernández-Long et al., 2013; García et al., 2018), existe una gran variabilidad a nivel regional y en alguna regiones, como en el Sudoeste de la Región Pampena, no se observaron cambios en la duración del período libre de heladas (Fernández-Long et al., 2013; García et al., 2018). De manera similar, en el sur de Australia, la fecha de última helada se mantuvo o incluso se retrasó a pesar de registrarse un incremento de la temperatura media, siendo necesario sembrar más tarde o cambiar a un cultivar de mayor largo de ciclo (Crimp et al., 2016).

Cuando la ubicación de la ventana óptima de floración no se modifica, una de las alternativas factible de adaptación es la utilización de cultivares de ciclo más largo para evitar fuertes acortamientos en las etapas previas a floración. La utilización de cultivares de mayor duración de ciclo con una mayor sensibilidad al fotoperíodo podría ser una estrategia viable, compensando el acortamiento en el ciclo que produce el aumento de la temperatura, ya que adelantos de la fecha de siembra durante el invierno aumentan las diferencias entre cultivares de diferente sensibilidad fotoperiódica al ubicar las etapas prefloración en fotoperiodos menos inductivos. En el mercado de trigo Argentino, la variabilidad en sensibilidad al fotoperíodo de los cultivares es cuantitativamente importante (Gomez et al., 2014). Otra alternativa entre cultivares con similar tiempo a floración, podría ser la utilización de genotipos con una mayor duración del período crítico en detrimento de las etapas previas, ya que pueden acumular más radiación solar durante esta etapa (D. Miralles y Slafer, 2007; Slafer et al., 2001), dándole una ventaja frente a escenarios de noches más cálidas. En este sentido, existe variabilidad de este atributo en cultivares comerciales de trigo (González et al., 2011; Whitechurch et al., 2007).

6.5 Implicancias para investigaciones futuras.

Más allá del aporte al conocimiento logrado en la presente tesis sobre la respuesta de trigo a mayores temperaturas nocturnas, nuevos interrogantes surgen para investigaciones futuras. Estas nuevas preguntas permitirán generar conocimiento útil para diseñar estrategias tanto de manejo como de mejora para la adaptación de trigo y otros cultivos a ambientes con mayores temperaturas nocturnas. Los principales interrogantes se plantean a continuación.

6.5.1 Variabilidad intra-especifica en la respuesta de trigo a mayores temperaturas nocturnas.

Una vez comprendida la respuesta de trigo a incrementos en la temperatura nocturna, es común preguntarse: *¿Existe variabilidad intra-específica en la respuesta de trigo a mayores temperaturas nocturnas? ¿Cuáles son los procesos o mecanismos detrás de esas diferencias?* Como se discutió en el Capítulo 4, los procesos más afectados por el incremento en las temperaturas nocturnas son la captura de recursos como consecuencia de un aceleramiento en el desarrollo y la eficiencia en el uso de los recursos capturados. Estudios recientes demuestran la existencia de gran variabilidad en la sensibilidad del desarrollo de diferentes genotipos de trigo ante incrementos similares en la temperatura nocturna durante el llenado de grano (Impa et al., 2020). Sin embargo, aún resta comprender con mayor precisión que procesos explican la variabilidad en la sensibilidad del desarrollo. Esta variabilidad genética en la respuesta del desarrollo al calentamiento

nocturno podría relacionarse a variabilidad genotípica en las temperaturas cardinales (T. Fischer et al., 2014; V. Sadras y Dreccer, 2015). Además, la variabilidad genética en la tasa de desarrollo podría ser causada por diferente sensibilidad del fotoperíodo (Gomez et al., 2014) la cual podría ser además utilizarse para mantener o incrementar la duración del período crítico (Slafer et al., 2001). En tercer lugar, la tasa de desarrollo podría manipularse a través de la respuesta a la vernalización (Gomez et al., 2014) pero este proceso afecta solo las etapas de establecimiento y macollaje del cultivo (Slafer y Rawson, 1994b), que como se describe en el Capítulo 3 el acortamiento de estas etapas tienen efectos despreciables sobre el rendimiento.

Por otro lado, la existencia de variabilidad en la eficiencia en el uso de recursos implicaría tener variabilidad genética en los procesos de conversión de los recursos en biomasa (e.g., EUR). Obtener mejoras constitutivas en la eficiencia en el uso de la radiación (Furbank et al., 2015; Reynolds et al., 2012) podría tener un marcado impacto en escenarios de mayores temperaturas nocturnas compensando la menor captura de radiación solar producto del acortamiento de la etapa o reduciendo las pérdidas de asimilados producto de la respiración. Estos aspectos representan un claro desafío a largo plazo para el mejoramiento de cultivos.

Hasta el momento, pocos estudios han evaluado la variabilidad genética en la susceptibilidad al incremento en las temperaturas nocturnas (Impa et al., 2020). Estos autores evaluaron el impacto de mayores temperaturas nocturnas durante el llenado de granos sobre un set de diez genotipos creciendo bajo condiciones controladas en cámaras de crecimiento. En este trabajo puede observarse una variabilidad en la respuesta del rendimiento por planta que va de un 5% a un 0,9% por °C de aumento en la temperatura nocturna (Impa et al., 2020). Los genotipos con rendimiento más estable fueron aquellos que retrasaron la senescencia del canopeo manteniendo el nivel de clorofila y la capacidad fotosintética de las hojas por más tiempo. Debido a que las noches más cálidas aumentan la pérdida de carbono producto de una mayor respiración nocturna (Impa et al., 2019), la capacidad de la planta para satisfacer la demanda de carbono al mantener la fotosíntesis podría ser un atributo favorable para reducir la pérdida de rendimiento (Impa et al., 2020). Sin embargo, es importante remarcar que las condiciones controladas exploradas por las plantas este tipo de trabajos son poco representativas de las condiciones exploradas a campo por los cultivos donde la interacción con otros factores muchas veces enmascara las respuestas observadas en cámaras de crecimiento. Además, otro problema importante es que muchos atributos evaluados en plantas individuales son bastante independientes de los observados en un cultivo (e.g., rendimiento) y hay pocos estudios que indiquen rasgos fisiológicos en plantas individuales que sean confiables para seleccionar para un cultivo (Pedró et al., 2012). Estas limitaciones nos llevan a preguntarse: *¿Cuáles son las mejores alternativas para evaluar la variabilidad genética en la susceptibilidad al incremento en las temperaturas nocturnas?*

Una manera podría ser mediante evaluaciones a campo con sistemas de calentamiento más intensos y de duración más breve que permitan evaluar la respuesta de un mayor número de genotipos. En este sentido, en un estudio publicado recientemente se evaluó a campo se evaluó el impacto de noches más cálidas durante el llenado de granos en 12 genotipos sembrados a campo mediante grandes invernáculos ubicados sobre parcelas de cultivo (Hein et al., 2020). Estos autores reportaron caídas en el rendimiento que variaron entre 3,6% y 8% por °C de aumento en la temperatura nocturna durante el llenado de granos. Estos sistemas de calentamiento tienen la ventaja de realizarse en cultivos bajo condiciones agronómicas similares a las presentes en los campos de producción, sin embargo, son muy costosos de implementar y la cantidad de genotipos que pueden evaluarse es algo limitada.

Una alternativa relativamente económica y sencilla de implementar para evaluar la susceptibilidad al aumento en la temperatura de un gran número de genotipos son los experimentos de fechas de siembra (Krishnamurthy et al., 2011; Ottman et al., 2012). Sin embargo, este tipo de experimentos son un método indirecto de evaluación donde los resultados pueden estar confundidos (V. O. Sadras et al., 2015), debido a que los cambios en la temperatura producto de las diferentes fechas de siembra también modifican la radiación, el fotoperíodo, el déficit de presión de vapor, así como también la oferta y demanda tanto de agua como de nitrógeno (Gastaldi et al., 2020). Además, la temperatura altera el desarrollo de los cultivos modificando el momento y la duración de las etapas críticas en relación con la temperatura y otras variables ambientales (Slafer et al., 2015).

6.5.2 La caída en el número de granos debido a las noches más cálidas es un efecto directo del aumento en la temperatura o es un efecto indirecto mediado por el suministro de asimilados.

Los resultados obtenidos en el Capítulo 4 de esta tesis, junto con estudios previos, demuestran que las noches más cálidas durante el período crítico reducen el número de granos principalmente debido a un efecto indirecto, mediado por el suministro de asimilados, como consecuencia de un acortamiento en la duración de la etapa y una menor captura de radiación (García et al., 2015). Sin embargo, la caída en la EUR (atributo que integra efectos de fotosíntesis dentro del canopeo y pérdida de asimilados a través de la fotorespiración, respiración -Monteith, 1977; Sinclair y Muchow, 1999-) observada en el Capítulo 4 de esta tesis demuestra la existencia de posibles efectos directos del aumento en la temperatura nocturna a través cambios en el intercambio neto de carbono. A partir de estos resultados, surge la necesidad de evaluar si: *¿La caída en el número de granos debido a las noches más cálidas es consecuencia únicamente del efecto indirecto mediado por el suministro de asimilados o también existe un efecto directo del aumento en la temperatura?* Para ello, es necesario evaluar mediante experimentos factoriales que combinen aumentos en la temperatura nocturna con tratamientos que permitan compensar la reducción en la captura de radiación, por ejemplo, a través de un aumento en la duración del período crítico mediante una exposición a fotoperíodos más cortos o mediante un incremento artificial de la radiación incidente durante el período crítico. En caso de que el menor fotoperíodo o el aumento de la radiación incidente compense la caída en el número de granos sería una nueva evidencia, mediante otra aproximación, a favor de que el efecto del aumento en la temperatura nocturna se trata principalmente de un efecto indirecto mediado por el suministro de asimilados a través de cambios en el desarrollo.

6.5.3 Susceptibilidad a heladas de cultivos de trigo expuestos a mayores temperaturas nocturnas.

La ocurrencia de heladas es uno de los aspectos más considerados por los productores a la hora de elegir la estrategia de producción de trigo en la región pampeana (e.g. fecha de siembra y el cultivar). Las heladas tienen gran variación espacial (Fernández-Long et al., 2013) y cierta independencia del incremento gradual de la temperatura nocturna (Crimp et al., 2016), con lo cual este fenómeno podría afectar al cultivo de trigo incluso en escenarios de mayores temperaturas nocturnas. Así, la tolerancia a heladas es un atributo que podría resultar sumamente útil en el mejoramiento de variedades para ambientes con noches más cálidas (Frederiks et al., 2015). En este sentido, las condiciones a las que están expuestas las plantas durante su desarrollo juegan un rol clave en la aclimatación (i.e. proceso a través del cual ciertas plantas, al ser expuestas a bajas temperaturas, incrementan su tolerancia al frío) y la tolerancia de trigo

a las heladas (Frederiks et al., 2015). Teniendo en cuenta estos aspectos, surge la pregunta: *¿Cultivos de trigo expuestos a noches más cálidas son más susceptibles a la ocurrencia de heladas como consecuencia de una peor aclimatación?* Este interrogante es un claro ejemplo de un posible impacto indirecto del calentamiento nocturno sobre el rendimiento de trigo, el cual merece ser investigado.

6.5.4 Impacto de mayores temperaturas nocturnas sobre la calidad comercial e industrial de trigos de diferentes grupos de calidad.

Los atributos que determinan la calidad comercial e industrial de trigo están fuertemente determinados para características genéticas de las variedades (Cuniberti et al., 2003; Vázquez et al., 2012). Los trigos argentinos, según su calidad, se clasifican en tres grupos (Abbate et al., 2010; Cuniberti et al., 2003), siendo el grupo I el de mayor calidad y el grupo III el de peor. En Argentina existe una gran oferta de materiales comerciales de trigo de diferentes grupos de calidad (INASE, https://www.argentina.gob.ar/inase), los cuales son utilizados de acuerdo con el objetivo de la producción. En el Capítulo 5 se observó que el impacto de las noches más cálidas sobre los atributos de calidad comercial e industrial variaron según el grupo de calidad analizado. Así, parecería que la magnitud del efecto sobre el porcentaje gluten húmedo no sería la misma según el genotipo evaluado (i.e., mayor impacto en el cultivar perteneciente al grupo I). Teniendo en cuenta estos resultados surge el interrogante: *¿El impacto del incremento en las temperaturas nocturnas sobre los atributos de calidad depende del grupo de calidad analizado?* Existen evidencias donde se observa que para un mismo contenido de proteína en el grano la fuerza panadera de la masa (*Alv*W) es mayor en los grupos de calidad I (Abbate et al., 2010; Cuniberti et al., 2003). Por ello, es necesario más estudios con un mayor número de cultivares de diferentes grupos de calidad para seguir evaluando el impacto del aumento de las temperaturas nocturnas en los atributos de calidad de diferentes genotipos. Este aspecto representa un desafío a largo plazo si se desea mantener o mejorar los niveles de calidad del trigo argentino frente a escenarios de noches más cálidas.

Bibliografía

Abbate, P. E. Andrade, F. H. Culot, J. P. 1995. The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. The Journal of Agricultural Science, 124(3), 351–360. https://doi.org/DOI: 10.1017/S0021859600073317

Abbate, P. E. Gutheim, F. Polidoro, O. Milisich, H. J. Cuniberti, M. 2010. Fundamentos para la clasificación del trigo argentino por calidad: Efectos del cultivar, la localidad, el año y sus interacciones. AgriScientia, 27(1), 1–9.

Abeledo, L. G. Calderini, D. F. Slafer, G. A. 2004. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. Field Crops Research, 86(1), 23–32. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-4290(03)00168-0

Altenbach, S. DuPont, F. Kothari, K. Chan, R. Johnson, E. Lieu, D. 2003. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. Journal of Cereal Science, 37(1), 9–20. https://doi.org/10.1006/jcrs.2002.0483

Alzueta, I. Abeledo, L. G. Mignone, C. M. Miralles, D. J. 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. European Journal of Agronomy, 41, 92–102. https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.04.002

Amthor, J. S. 2012. Respiration and crop productivity. Springer Science & Business Media.

Andrade, J. F. Poggio, S. L. Ermácora, M. Satorre, E. H. 2015. Productivity and resource use in intensified cropping systems in the rolling pampa, Argentina. European Journal of Agronomy, 67, 37–51. https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.03.001

Arisnabarreta, S. Miralles, D. J. 2004. The influence of fertiliser nitrogen application on development and number of reproductive primordia in field-grown two- and six-rowed barleys. Australian Journal of Agricultural Research, 55(3), 357–366. https://doi.org/10.1071/AR03066

Asseng, S. Cao, W. Zhang, W. Ludwig, F. 2009. Crop physiology, modelling and climate change: impact and adaptation strategies. Crop Physiology, 511–543.

Asseng, S. Ewert, F. Martre, P. Rötter, R. P. Lobell, D. B. Cammarano, D. Kimball, B. A. Ottman, M. J. Wall, G. W. White, J. W. Reynolds, M. P. Alderman, P. D. Prasad, P. V. V. Aggarwal, P. K. Anothai, J. Basso, B. Biernath, C. Challinor, A. J. De Sanctis, G. … Zhu, Y. 2015. Rising temperatures reduce global wheat production. Nature Climate Change, 5(2), 143–147. https://doi.org/10.1038/nclimate2470

Asseng, S. Martre, P. Maiorano, A. Rötter, R. P. O'Leary, G. J. Fitzgerald, G. J. Girousse, C. Motzo, R. Giunta, F. Babar, M. A. Reynolds, M. P. Kheir, A. M. S. Thorburn, P. J. Waha, K. Ruane, A. C. Aggarwal, P. K. Ahmed, M. Balkovič, J. Basso, B. … Ewert, F. 2019. Climate change impact and adaptation for wheat protein. Global Change Biology, 25(1), 155–173. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/gcb.14481

Barneix, A. J. Guitman, M. R. 1993. Leaf regulation of the nitrogen concentration in the grain of wheat plants. Journal of Experimental Botany, 44(10), 1607–1612. https://doi.org/10.1093/jxb/44.10.1607

Batts, G. R. Morison, J. I. L. Ellis, R. H. Hadley, P. Wheeler, T. R. 1997. Effects of CO2 and temperature on growth and yield of crops of winter wheat over four seasons. European Journal of Agronomy, 7(1), 43–52. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1161-0301(97)00022-1

Bechtel, D. B. Zayas, I. Kaleikau, L. Pomeranz, Y. 1990. Size-distribution of wheat starch granules during endosperm development. In Cereal Chemistry (Vol. 67, Issue 1, pp.

59–63).
Berry, P. M. Spink, J. H. Foulkes, M. J. Wade, A. 2003. Quantifying the contributions and losses of dry matter from non-surviving shoots in four cultivars of winter wheat. Field Crops Research, 80(2), 111–121. https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00174-0
Bingham, I. J. Walters, D. R. Foulkes, M. J. Paveley, N. D. 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. Annals of Applied Biology, 154(2), 159–173. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2008.00291.x
Blumenthal, C. S. Barlow, E. W. R. Wrigley, C. W. 1993. Growth environment and wheat quality: the effect of heat stress on dough properties and gluten proteins. Journal of Cereal Science, 18(1), 3–21. https://doi.org/https://doi.org/10.1006/jcrs.1993.1030
Blumenthal, C. S. Batey, I. L. Bekes, F. Wrigley, C. W. Barlow, E. W. R. 1991. Seasonal changes in wheat-grain quality associated with high temperatures during grain filling. Australian Journal of Agricultural Research, 42(1), 21–30. https://doi.org/10.1071/AR9910021
Bolsa de Cereales. 2020. Bolsa de Cereales - Estimaciones Agrícolas. http://www.bolsadecereales.com/ver-informes-precam. http://www.bolsadecereales.com/ver-informes-precampana-112
Borrás, L. Slafer, G. A. Otegui, M. E. 2004a. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. Field Crops Research, 86(2–3), 131–146. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002
Borrás, L. Slafer, G. A. Otegui, M. E. 2004b. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. Field Crops Research, 86(2), 131–146. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002
Bos, H. J. Neuteboom, J. H. 1998. Morphological analysis of leaf and tiller number dynamics of wheat (Triticum aestivum L.): responses to temperature and light intensity. Annals of Botany, 81(1), 131–139. https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0531
Bremner, P. Rawson, H. 1978. The weights of individual grains of the wheat ear in relation to their growth potential, the supply of assimilate and interaction between grains. Functional Plant Biology, 5(1), 61. https://doi.org/10.1071/pp9780061
Calderini, D. F. Abeledo, L. G. Savin, R. Slafer, G. A. 1999. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. Journal of Agricultural Science, 132(4), 453–459. https://doi.org/10.1017/S0021859699006504
Cantarero, M. G. Cirilo, A. G. Andrade, F. H. 1999. Night temperature at silking affects kernel set in maize. Crop Science, 39(3), 703–710. https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X003900020017x
Cao, W. Moss, D. N. 1989. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. Crop Science, 29(4), cropsci1989.0011183X002900040038x. https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900040038x
Cossani, C. M. Slafer, G. A. Savin, R. 2009. Yield and biomass in wheat and barley under a range of conditions in a Mediterranean site. Field Crops Research, 112(2–3), 205–213. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.003
Crimp, S. J. Zheng, B. Khimashia, N. Gobbett, D. L. Chapman, S. Howden, M. Nicholls, N. 2016. Recent changes in southern Australian frost occurrence: implications for wheat production risk. Crop and Pasture Science, 67(8), 801–811. https://doi.org/10.1071/CP16056
Crutchfield, D. A. Wicks, G. A. Burnside, O. C. 1986. Effect of winter wheat (Triticum aestivum) straw mulch level on weed control. Weed Science, 34(1), 110–114. https://doi.org/DOI: 10.1017/S0043174500026564
Cuniberti, M. B. Roth, M. R. MacRitchie, F. 2003. Protein Composition-Functionality

Relationships for a Set of Argentinean Wheats. Cereal Chemistry, 80(2), 132–134. https://doi.org/https://doi.org/10.1094/CCHEM.2003.80.2.132

Dai, A. Wigley, T. M. L. Boville, B. A. Kiehl, J. T. Buja, L. E. 2001. Climates of the twentieth and twenty-first centuries simulated by the NCAR Climate System Model. Journal of Climate, 14(4), 485–519.

Daniel, C. Triboi, E. 2000. Effects of temperature and nitrogen nutrition on the grain composition of winter wheat: effects on gliadin content and composition. Journal of Cereal Science, 32(1), 45–56. https://doi.org/https://doi.org/10.1006/jcrs.2000.0313

Daniel, C. Triboí, E. 2002. Changes in wheat protein aggregation during grain development: Effects of temperatures and water stress. European Journal of Agronomy, 16(1), 1–12. https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00114-9

Davidson, D. J. Chevalier, P. M. 1990. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. Crop Science, 30(4), 832–836. https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000040013x

de San Celedonio, R. P. Abeledo, L. G. Brihet, J. M. Miralles, D. J. 2016. Waterlogging affects leaf and tillering dynamics in wheat and barley. Journal of Agronomy and Crop Science, 202(5), 409–420. https://doi.org/10.1111/jac.12151

de San Celedonio, R. P. Abeledo, L. G. Miralles, D. J. 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. Plant and Soil, 378(1–2), 265–277. https://doi.org/10.1007/s11104-014-2028-6

Demotes-Mainard, S. Jeuffroy, M. H. 2004. Effects of nitrogen and radiation on dry matter and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat. Field Crops Research, 87(2–3), 221–233. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.11.014

Di Rienzo, J. A. Casanoves, F. Balzarini, M. G. Gonzalez, L. Tablada, M. Robledo, C. W. 2020. *InfoStat* (versión 24). Universidad Nacional de Córdoba. http://www.infostat.com.ar/

Donat, M. G. Alexander, L. V. 2012. The shifting probability distribution of global daytime and night-time temperatures. Geophysical Research Letters, 39(14), 1–5. https://doi.org/10.1029/2012GL052459

Dreccer, M. F. Schapendonk, A. H. C. M. Slafer, G. A. Rabbinge, R. 2000. Comparative response of wheat and oilseed rape to nitrogen supply: Absorption and utilisation efficiency of radiation and nitrogen during the reproductive stages determining yield. Plant and Soil, 220(1–2), 189–205. https://doi.org/10.1023/A:1004757124939

Dreccer, M. F. Wockner, K. B. Palta, J. A. McIntyre, C. L. Borgognone, M. G. Bourgault, M. Reynolds, M. Miralles, D. J. 2014. More fertile florets and grains per spike can be achieved at higher temperature in wheat lines with high spike biomass and sugar content at booting. Functional Plant Biology, 41(5), 482–495. https://doi.org/10.1071/FP13232

Dupont, F. M. Hurkman, W. J. Vensel, W. H. Tanaka, C. Kothari, K. M. Chung, O. K. Altenbach, S. B. 2006. Protein accumulation and composition in wheat grains: Effects of mineral nutrients and high temperature. European Journal of Agronomy, 25(2), 96–107. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.04.003

Easterling, D. R. Horton, B. Jones, P. D. Peterson, T. C. Karl, T. R. Parker, D. E. Salinger, M. J. Razuvayev, V. Plummer, N. Jamason, P. Folland, C. K. 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. Science, 277(5324), 364–367. https://doi.org/10.1126/science.277.5324.364

Egli, D. B. 1981. Species differences in seed growth characteristics. Field Crops Research, 4, 1–12. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(81)90049-6

Egli, D. B. 2006. The role of seed in the determination of yield of grain crops. Australian Journal of Agricultural Research, 57(12), 1237–1247.

https://doi.org/10.1071/AR06133

Elía, M. Slafer, G. A. Savin, R. 2018. Yield and grain weight responses to post-anthesis increases in maximum temperature under field grown wheat as modified by nitrogen supply. Field Crops Research, 221, 228–237. https://doi.org/10.1016/J.FCR.2018.02.030

Estrada-Campuzano, G. Slafer, G. A. Miralles, D. J. 2012. Differences in yield, biomass and their components between triticale and wheat grown under contrasting water and nitrogen environments. Field Crops Research, 128, 167–179. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.01.003

Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. Oecologia, 78(1), 9–19. https://doi.org/10.1007/BF00377192

Evans, L. T. 1993. Physiological aspects of crop improvement. In *Crop evolution, adaptation and yield* (pp. 169–268). Cambridge University Press.

Evers, J. B. Vos, J. Andrieu, B. Struik, P. C. 2006. Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red:far-red ratio. Annals of Botany, 97(4), 649–658. https://doi.org/10.1093/aob/mcl020

Fan, Y. Tian, M. Jing, Q. Tian, Z. Han, H. Jiang, D. Cao, W. Dai, T. 2015. Winter night warming improves pre-anthesis crop growth and post-anthesis photosynthesis involved in grain yield of winter wheat (Triticum aestivum L.). Field Crops Research, 178, 100–108. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.04.001

Fang, S. Cammarano, D. Zhou, G. Tan, K. Ren, S. 2015. Effects of increased day and night temperature with supplemental infrared heating on winter wheat growth in North China. European Journal of Agronomy, 64, 67–77. https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.12.012

FAO. 2020. *FAOSTAT Production Crops database*. http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC

Farooq, M. Bramley, H. Palta, J. A. Siddique, K. H. M. 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. Critical Reviews in Plant Sciences, 30(6), 491–507. https://doi.org/10.1080/07352689.2011.615687

Fernández-Long, M. E. Müller, G. V. Beltrán-Przekurat, A. Scarpati, O. E. 2013. Long-term and recent changes in temperature-based agroclimatic indices in Argentina. International Journal of Climatology, 33(7), 1673–1686. https://doi.org/10.1002/joc.3541

Fischer, R. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. The Journal of Agricultural Science, 105(2), 447–461. https://doi.org/10.1017/S0021859600056495

Fischer, R. A. 1983. Wheat. In W. H. Smith & S. J. Banta (Eds.), *Symposium on potential productivity of field crops under different environments* (pp. 129–154). The International Rice Research Institute.

Fischer, R. A. 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. Field Crops Research, 33(1–2), 57–80. https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90094-4

Fischer, R. A. 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. Field Crops Research, 105(1), 15–21. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.04.002

Fischer, R. A. 2015. Definitions and determination of crop yield, yield gaps, and of rates of change. Field Crops Research, 182, 9–18. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.12.006

Fischer, R. A. I. Aguilar M., undefined R. Maurer O., undefined S. Rivas A., undefined. 1976. Density and row spacing effects on irrigated short wheats at low latitude. The Journal of Agricultural Science, 87(1), 137–147. https://doi.org/DOI:

10.1017/S0021859600026691
Fischer, R. A. Smith, W. H. Banta, S. J. 1984. *Symposium on Potential sProductivity of Field Crops Under Different Environments*.
Fischer, R. Maurer, R. 1976. Crop temperature modification and yield potential in a dwarf spring wheat1. Crop Science, 16(6), 855–859. https://doi.org/10.2135/cropsci1976.0011183x001600060031x
Fischer, T. Byerlee, D. Edmeades, G. 2014. Crop yields and global food security: will copyright Act 1968 yield increase continue to feed the world? Australian Centre for International Agricultural Research, 634.
Fleitas, M. C. Mondal, S. Gerard, G. S. Hernández-Espinosa, N. Singh, R. P. Crossa, J. Guzmán, C. 2020. Identification of CIMMYT spring bread wheat germplasm maintaining superior grain yield and quality under heat-stress. Journal of Cereal Science, 93, 102981. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jcs.2020.102981
Frederiks, T. M. Christopher, J. T. Sutherland, M. W. Borrell, A. K. 2015. Post-head-emergence frost in wheat and barley: Defining the problem, assessing the damage, and identifying resistance. Journal of Experimental Botany, 66(12), 3487–3498. https://doi.org/10.1093/jxb/erv088
Furbank, R. T. Quick, W. P. Sirault, X. R. R. 2015. Improving photosynthesis and yield potential in cereal crops by targeted genetic manipulation: Prospects, progress and challenges. Field Crops Research, 182, 19–29. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.04.009
Gallagher, J. N. Biscoe, P. V. 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. The Journal of Agricultural Science, 91(1), 47–60. https://doi.org/DOI: 10.1017/S0021859600056616
García del Moral, M. B. García del Moral, L. F. 1995. Tiller production and survival in relation to grain yield in winter and spring barley. Field Crops Research, 44(2), 85–93. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(95)00072-0
García, G. A. Dreccer, M. F. Miralles, D. J. Serrago, R. A. 2015. High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: A field study. Global Change Biology, 21(11), 4153–4164. https://doi.org/10.1111/gcb.13009
García, G. A. González, F. G. Slafer, G. A. Miralles, D. J. 2011. Identificación de atributos ecofisiológicos favorables para incrementar el rendimiento potencial en trigo utilizando una población de líneas doble haploide. Limitaciones Para La Productividad de Trigo y Cebada, 117–123.
García, G. A. Miralles, D. J. Serrago, R. A. Alzueta, I. Huth, N. Dreccer, M. F. 2018. Warm nights in the Argentine Pampas: Modelling its impact on wheat and barley shows yield reductions. Agricultural Systems, 162, 259–268. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agsy.2017.12.009
García, G. A. Serrago, R. A. Dreccer, M. F. Miralles, D. J. 2016. Post-anthesis warm nights reduce grain weight in field-grown wheat and barley. Field Crops Research, 195, 50–59. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.06.002
Gastaldi, A. Alvarez Prado, S. Arduini, J. A. Miralles, D. J. 2020. Optimizing wheat (Triticum aestivum L.) management under dry environments: A case study in the West Pampas of Argentina. Agricultural Water Management, 233, 106092. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106092
Gomez, D. Vanzetti, L. Helguera, M. Lombardo, L. Fraschina, J. Miralles, D. J. 2014. Effect of Vrn-1, Ppd-1 genes and earliness per se on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. Field Crops Research, 158, 73–81. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.12.023
González, F. G. Slafer, G. A. Miralles, D. J. 2003. Grain and floret number in response

to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. Field Crops Research, 81(1), 17–27. https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00195-8

González, F. G. Slafer, G. A. Miralles, D. J. 2005. Pre-anthesis development and number of fertile florets in wheat as affected by photoperiod sensitivity genes Ppd-D1 and Ppd-B1. Euphytica, 146(3), 253–269. https://doi.org/10.1007/s10681-005-9021-3

González, F. G. Terrile, I. I. Falcón, M. O. 2011. Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): Variation in modern Argentinean wheats. Crop Science, 51(4), 1693–1702. https://doi.org/10.2135/cropsci2010.08.0447

Gooding, M. J. Davies, W. P. 1997. Wheat production and utilization: systems, quality and the environment. CAB international.

Gooding, M. J. Ellis, R. H. Shewry, P. R. Schofield, J. D. 2003. Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. Journal of Cereal Science, 37(3), 295–309. https://doi.org/10.1006/jcrs.2002.0501

Gourdji, S. M. Mathews, K. L. Reynolds, M. Crossa, J. Lobell, D. B. 2013. An assessment of wheat yield sensitivity and breeding gains in hot environments. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280(1752). https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2190

Hall, A. J. Rebella, C. M. Ghersa, C. M. Culot, J. P. 1992. Field-corp systems of the Pampas. In C. . Pearson (Ed.), Field crop ecosystems: ecosystems of the world (pp. 413–450). Elsevier.

Hall, A. J. Savin, R. Slafer, G. A. 2014. Is time to flowering in wheat and barley influenced by nitrogen?: A critical appraisal of recent published reports. European Journal of Agronomy, 54, 40–46. https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.11.006

Haun, J. R. 1973. Visual Quantification of Wheat Development1. Agronomy Journal, 65(1), 116–119. https://doi.org/10.2134/agronj1973.00021962006500010035x

Hein, N. T. Bheemanahalli, R. Wagner, D. Vennapusa, A. R. Bustamante, C. Ostmeyer, T. Pokharel, M. Chiluwal, A. Fu, J. Srikanthan, D. S. Neilsen, M. L. Jagadish, S. V. K. 2020. Improved cyber-physical system captured post-flowering high night temperature impact on yield and quality of field grown wheat. Scientific Reports, 10(1), 22213. https://doi.org/10.1038/s41598-020-79179-0

Hein, N. T. Somayanda, I. M. Wagner, D. Bheemanahalli, R. Kumar, R. Tiwari, M. Prasad, P. V. V. Tilley, M. Wu, X. Neilsen, M. Jagadish, S. V. K. 2021. Grain micronutrient composition and yield components in field-grown wheat are negatively impacted by high night-time temperature. Cereal Chemistry, n/a(n/a). https://doi.org/https://doi.org/10.1002/cche.10523

Howden, S. M. Soussana, J.-F. Tubiello, F. N. Chhetri, N. Dunlop, M. Meinke, H. 2007. Adapting agriculture to climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(50), 19691 LP – 19696. https://doi.org/10.1073/pnas.0701890104

Impa, S. M. Sunoj, V. S. J. Krassovskaya, I. Bheemanahalli, R. Obata, T. Jagadish, S. V. K. 2019. Carbon balance and source-sink metabolic changes in winter wheat exposed to high night-time temperature. Plant, Cell & Environment, 42(4), 1233–1246. https://doi.org/10.1111/pce.13488

Impa, S. M. Vennapusa, A. R. Bheemanahalli, R. Sabela, D. Boyle, D. Walia, H. Jagadish, S. V. K. 2020. High night temperature induced changes in grain starch metabolism alters starch, protein, and lipid accumulation in winter wheat. Plant, Cell & Environment, 43(2), 431–447. https://doi.org/10.1111/pce.13671

IPCC. 2021. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate

Change (V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (eds.)). Cambridge University Press. https://doi.org/doi:10.1017/9781009157896.

Jenner, C. F. Ugalde, T. D. Aspinall, D. 1991. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. Functional Plant Biology, 18(3), 211–226. https://doi.org/10.1071/PP9910211

Johansson, E. Malik, A. H. Hussain, A. Rasheed, F. Newson, W. R. Plivelic, T. Hedenqvist, M. S. Gällstedt, M. Kuktaite, R. 2013. Wheat gluten polymer structures: The impact of genotype, environment, and processing on their functionality in various applications. Cereal Chemistry, 90(4), 367–376. https://doi.org/https://doi.org/10.1094/CCHEM-08-12-0105-FI

Kirby, E. J. M. 1988. Analysis of leaf, stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. Field Crops Research, 18(2), 127–140. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(88)90004-4

Kirby, E. J. M. Appleyard, M. Fellowes, G. 1985. Variation in development of wheat and barley in response to sowing date and variety. The Journal of Agricultural Science, 104(2), 383–396. https://doi.org/DOI: 10.1017/S0021859600044075

Kobata, T. Palta, J. A. Turner, N. C. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. Crop Science, 32(5), 1238–1242. https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183x003200050035x

Koga, S. Böcker, U. Moldestad, A. Tosi, P. Shewry, P. R. Mosleth, E. F. Uhlen, A. K. 2015. Influence of temperature on the composition and polymerization of gluten proteins during grain filling in spring wheat (Triticum aestivum L.). Journal of Cereal Science, 65, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.jcs.2015.05.012

Krishnamurthy, L. Gaur, P. M. Basu, P. S. Chaturvedi, S. K. Tripathi, S. Vadez, V. Rathore, A. Varshney, R. K. Gowda, C. L. L. 2011. Large genetic variation for heat tolerance in the reference collection of chickpea (Cicer arietinum L.) germplasm. Plant Genetic Resources, 9(1), 59–69. https://doi.org/DOI: 10.1017/S1479262110000407

Lemaire, G. van Oosterom, E. Jeuffroy, M.-H. Gastal, F. Massignam, A. 2008. Crop species present different qualitative types of response to N deficiency during their vegetative growth. Field Crops Research, 105(3), 253–265. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.009

Li, S. Wang, J. Ding, M. Min, D. Wang, Z. Gao, X. 2019. The influence of night warming treatment on the micro-structure of gluten in two wheat cultivars. Food Research International, 116(August), 329–335. https://doi.org/10.1016/j.foodres.2018.08.043

Lizana, X. C. Calderini, D. F. 2013. Yield and grain quality of wheat in response to increased temperatures at key periods for grain number and grain weight determination: considerations for the climatic change scenarios of Chile. The Journal of Agricultural Science, 151(2), 209–221. https://doi.org/DOI: 10.1017/S0021859612000639

Lobell, D. B. Bonfils, C. Duffy, P. B. 2007. Climate change uncertainty for daily minimum and maximum temperatures: A model inter-comparison. Geophysical Research Letters, 34(5), 1–5. https://doi.org/10.1029/2006GL028726

Lobell, D. Ortiz-Monasterio, J. 2007. Impacts of Day Versus Night Temperatures on Spring Wheat Yields:A Comparison of Empirical and CERES Model Predictions in Three Locations. Agronomy Journal, 99(2), 469–477. https://doi.org/10.2134/agronj2006.0209

Maddonni, G. A. Otegui, M. E. 1996. Leaf area, light interception, and crop development in maize. Field Crops Research, 48(1), 81–87.

Magrin, G. García, C. G. Choque, D. C. Giménez, J. C. Moreno, A. R. Nagy, G. J. Nobre, C. Villamizar, A. 2007. Latin America. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. In M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. v. d. Linden, & C. E. Hanson (Eds.), Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (pp. 581–615). Cambridge University Press.

Magrin, G. O. Hall, A. J. Baldy, C. Grondona, M. O. 1993. Spatial and interannual variations in the photothermal quotient: implications for the potential kernel number of wheat crops in Argentina. Agricultural and Forest Meteorology, 67(1–2), 29–41. https://doi.org/10.1016/0168-1923(93)90048-M

Magrin, G. O. Travasso, M. I. Rodríguez, G. R. 2005. Changes in climate and crop production during the 20th century in Argentina. Climatic Change, 72(1–2), 229–249. https://doi.org/10.1007/s10584-005-5374-9

Magrin, G. O. Travasso, M. I. Rodriguez, G. R. Solman, S. Nuñez, M. 2009. Climate change and wheat production in Argentina. International Journal of Global Warming, 1(1–3), 214–226. https://doi.org/10.1504/IJGW.2009.02709

Mannering, J. V Meyer, L. D. 1963. The Effects of Various Rates of Surface Mulch on Infiltration and Erosion. Soil Science Society of America Journal, 27(1), 84–86. https://doi.org/10.2136/sssaj1963.03615995002700010029x

Martre, P. Porter, J. R. Jamieson, P. D. Triboï, E. 2003. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat. Plant Physiology, 133(4), 1959–1967. https://doi.org/10.1104/pp.103.030585

Meinke, H. Hammer, G. L. van Keulen, H. Rabbinge, R. Keating, B. A. 1997. Improving wheat simulation capabilities in Australia from a cropping systems perspective: water and nitrogen effects on spring wheat in a semi-arid environment. In M. K. van Ittersum & S. C. B. T.-D. in C. S. van de Geijn (Eds.), Perspectives for Agronomy (Vol. 25, pp. 99–112). Elsevier. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-519X(97)80012-8

Miralles, D. J. Richards, R. A. 2000. Responses of leaf and tiller emergence and primordium initiation in wheat and barley to interchanged photoperiod. Annals of Botany, 85(5), 655–663. https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1121

Miralles, D. J. Slafer, G. A. 1997. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. Euphytica, 97(2), 201–208. https://doi.org/10.1023/A:1003061706059

Miralles, D. Richards, R. Slafer, G. 2000. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. Functional Plant Biology, 27(10), 931–940. https://doi.org/10.1071/PP00021

Miralles, D. Slafer, G. 2007. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? Journal of Agricultural Science, 2007, Vol. 145, Núm. 2, p. 139-149.

Mohamed, G. B. S. Marshall, C. 1979. Physiological aspects of tiller removal in spring wheat. The Journal of Agricultural Science, 93(2), 457–463. https://doi.org/DOI: 10.1017/S0021859600038156

Monteith, J. L. Moss, C. J. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences, 281(980), 277–294. https://doi.org/10.1098/rstb.1977.0140

Muchow, R. C. 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment II. Effect of water deficits. Field Crops Research, 20(3), 207–219. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90080-4

Nerson, H. 1980. Effects of population density and number of ears on wheat yield and its components. Field Crops Research, 3, 225–234.

https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(80)90031-3
Nuttall, J. G. O'Leary, G. J. Panozzo, J. F. Walker, C. K. Barlow, K. M. Fitzgerald, G. J. 2017. Models of grain quality in wheat—A review. Field Crops Research, 202, 136–145. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.12.011
Ordóñez, R. A. Savin, R. Cossani, C. M. Slafer, G. A. 2015. Yield response to heat stress as affected by nitrogen availability in maize. Field Crops Research, 183, 184–203. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.07.010
Ottman, M. J. Kimball, B. A. White, J. W. Wall, G. W. 2012. Wheat Growth Response to Increased Temperature from Varied Planting Dates and Supplemental Infrared Heating. Agronomy Journal, 104(1), 7–16. https://doi.org/10.2134/agronj2011.0212
Passarella, V. S. Savin, R. Slafer, G. A. 2008. Are temperature effects on weight and quality of barley grains modified by resource availability? Australian Journal of Agricultural Research, 59(6), 510–516. https://doi.org/10.1071/AR06325
Pechanek, U. Karger, A. Gröger, S. Charvat, B. Schöggl, G. Lelley, T. 1997. Effect of Nitrogen Fertilization on Quantity of Flour Protein Components, Dough Properties, and Breadmaking Quality of Wheat. Cereal Chemistry, 74(6), 800–805. https://doi.org/https://doi.org/10.1094/CCHEM.1997.74.6.800
Pedró, A. Savin, R. Slafer, G. A. 2012. Crop productivity as related to single-plant traits at key phenological stages in durum wheat. Field Crops Research, 138, 42–51. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.09.016
Peltonen-Sainio, P. Kangas, A. Salo, Y. Jauhiainen, L. 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. Field Crops Research, 100(2), 179–188. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.07.002
Penning de Vries, F. W. T. 1975. The Cost of Maintenance Processes in Plant Cells. Annals of Botany, 39(1), 77–92. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084919
Peraudeau, S. Roques, S. O. Quiñones, C. Fabre, D. Van Rie, J. Ouwerkerk, P. B. F. Jagadish, K. S. V. Dingkuhn, M. Lafarge, T. 2015. Increase in night temperature in rice enhances respiration rate without significant impact on biomass accumulation. Field Crops Research, 171, 67–78. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.11.004
Porter, J. R. Semenov, M. A. 2005. Crop responses to climatic variation. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 360(1463), 2021–2035. https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1752
Radushev, D. Muzyka, A. Tarkany, O. Novikov, A. Moskalenko, E. Vysotsky, A. Volokh, V. 2012. Non linear regression. GraphPad Prism 6.01 for Windows. GraphPad Software, San Diego, USA.
Randall, P. J. Moss, H. J. 1990. Some effects of temperature regime during grain filling on wheat quality. Australian Journal of Agricultural Research, 41(4), 603–617. https://doi.org/10.1071/AR9900603
Rawson, H. M. Clarke, J. M. 1988. Nocturnal Transpiration in Wheat. Functional Plant Biology, 15(3), 397–406. https://doi.org/10.1071/PP9880397
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(6). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428
Reynolds, M. Foulkes, J. Furbank, R. Griffiths, S. King, J. Murchie, E. Parry, M. Slafer, G. 2012. Achieving yield gains in wheat. Plant, Cell and Environment, 35(10), 1799–1823. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02588.x
Rivelli, G. M. Fernández Long, M. E. Abeledo, L. G. Calderini, D. F. Miralles, D. J. Rondanini, D. P. 2021. Assessment of heat stress and cloudiness probabilities in post-flowering of spring wheat and canola in the Southern Cone of South America.

Theoretical and Applied Climatology. https://doi.org/10.1007/s00704-021-03694-x
Robertson, M. J. Giunta, F. 1994. Responses of spring wheat exposed to pre-anthesis water stress. Australian Journal of Agricultural Research, 45(1), 19–35. https://doi.org/10.1071/AR9940019
Rusticucci, M. 2012. Observed and simulated variability of extreme temperature events over South America. Atmospheric Research, 106, 1–17. https://doi.org/10.1016/j.atmosres.2011.11.001
Rusticucci, M. Barrucand, M. 2004. Observed Trends and Changes in Temperature Extremes over Argentina. Journal of Climate, 17(20), 4099–4107. https://doi.org/10.1175/1520-0442(2004)017%3C4099:OTACIT%3E2.0.CO
Sadok, W. Jagadish, S. V. K. 2020. The Hidden Costs of Nighttime Warming on Yields. Trends in Plant Science, xx(xx), 1–8. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.02.003
Sadras, V. Dreccer, M. F. 2015. Adaptation of wheat, barley, canola, field pea and chickpea to the thermal environments of Australia. Crop and Pasture Science, 66(11), 1137–1150. https://doi.org/10.1071/CP15129
Sadras, V. O. Milroy, S. P. 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange : A review. 47, 253–266.
Sadras, V. O. Monzon, J. P. 2006. Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: Shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina. Field Crops Research, 99(2–3), 136–146. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.04.003
Sadras, V. O. Rebetzke, G. J. 2013. Plasticity of wheat grain yield is associated with plasticity of ear number. Crop and Pasture Science, 64(3), 234–243. https://doi.org/https://doi.org/10.1071/CP13117
Sadras, V. O. Vadez, V. Purushothaman, R. Lake, L. Marrou, H. 2015. Unscrambling confounded effects of sowing date trials to screen for crop adaptation to high temperature. Field Crops Research, 177, 1–8. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.02.024
Salvagiotti, F. Miralles, D. J. 2007. Wheat development as affected by nitrogen and sulfur nutrition. Australian Journal of Agricultural Research, 58(1), 39–45. https://doi.org/10.1071/AR06090
Savin, R. Slafer, G. A. 1991. Shading effects on the yield of an Argentinian wheat cultivar. 1–7.
Schillinger, W. F. Papendick, R. I. 1997. Tillage Mulch Depth Effects during Fallow on Wheat Production and Wind Erosion Control Factors. Soil Science Society of America Journal, 61(3), 871–876. https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100030022x
Schofield, J. D. 1994. Wheat proteins: structure and functionality in milling and breadmaking. In W. Bushuk & V. F. Rasper (Eds.), *Wheat: Production, Properties and Quality* (pp. 73–106). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2672-8_7
Serrago, R. S. Miralles, D. J. 2014. Source limitations due to leaf rust (caused by Puccinia triticina) during grain fi lling in wheat. Crop & Pasture Science, 65, 185–193.
Shah, N. H. Paulsen, G. M. 2003. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling of wheat. Plant and Soil, 257(1), 219–226. https://doi.org/10.1023/A:1026237816578
Shi, W. Xiao, G. Struik, P. C. Jagadish, K. S. V. Yin, X. 2017. Quantifying source-sink relationships of rice under high night-time temperature combined with two nitrogen levels. Field Crops Research, 202, 36–46. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.05.013
Sillmann, J. Kharin, V. V Zwiers, F. W. Zhang, X. Bronaugh, D. 2013. Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble : Part 2 . Future climate projections. 118(March), 2473–2493. https://doi.org/10.1002/jgrd.50188
Sinclair, T. R. 1993. Crop yield potential and fairy tales. In D. R. Buxton & P. S.

Baenziger (Eds.), International Crop Science *I* (pp. 707–711). Crop Sci. Soc. Am.
Sinclair, T. R. Horie, T. 1989. Leaf Nitrogen, Photosynthesis, and Crop Radiation Use Efficiency: A Review. Crop Science, 29(1), cropsci1989.0011183X002900010023x. https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900010023x
Sinclair, T. R. Muchow, R. C. 1999. Radiation Use Efficiency (D. L. B. T.-A. in A. Sparks (ed.); Vol. 65, pp. 215–265). Academic Press. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60914-1
Slafer, G. A. Abeledo, L. G. Miralles, D. J. Gonzalez, F. G. Whitechurch, E. M. 2001. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. Euphytica, 119(1–2), 191–197. https://doi.org/10.1023/A:1017535632171
Slafer, G. A. Connor, D. J. Halloran, G. M. 1994. Rate of Leaf Appearance and Final Number of Leaves in Wheat: Effects of Duration and Rate of Change of Photoperiod. In Annals of Botany (Vol. 74, Issue 5, pp. 427–436). https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1138
Slafer, G. A. Kantolic, A. G. Appendino, M. L. Tranquilli, G. Miralles, D. J. Savin, R. 2015. Genetic and environmental effects on crop development determining adaptation and yield. In V. O. Sadras & D. F. B. T.-C. P. (Second E. Calderini (Eds.), Crop Physiology (Second Edition) (pp. 285–319). Academic Press. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417104-6.00012-1
Slafer, G. A. Rawson, H. M. 1994a. Does temperature affect final numbers of primordia in wheat? Field Crops Research, 39(2), 111–117. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)90013-2
Slafer, G. A. Rawson, H. M. 1994b. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. Functional Plant Biology, 21(4), 393–426. https://doi.org/10.1071/PP9940393
Slafer, G. A. Rawson, H. M. 1995a. Photoperiod × temperature interactions in contrasting wheat genotypes: Time to heading and final leaf number. Field Crops Research, 44(2), 73–83. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(95)00077-1
Slafer, G. A. Rawson, H. M. 1995b. Rates and cardinal temperatures for processes of development in wheat: effects of temperature and thermal amplitude. Functional Plant Biology, 22(6), 913–926. https://doi.org/10.1071/PP9950913
Slafer, G. A. Savin, R. 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. 37, 39–49.
Slafer, G. A. Savin, R. Sadras, V. O. 2014. Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. Field Crops Research, 157, 71–83. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.12.004
Sofield, I. Evans, L. T. Cook, M. G. Wardlaw, I. F. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. Australian Journal of Plant Phys, 4, 785–797.
Sparkes, D. L. Holme, S. J. Gaju, O. 2006. Does light quality initiate tiller death in wheat? European Journal of Agronomy, 24(3), 212–217. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.eja.2005.08.003
Spink, J. H. Semere, T. Spares, D. L. Whaley, J. M. Foulkes, M. J. Clare, R. W. Scott, R. K. 2000. Effect of sowing date on the optimum plant density of winter wheat. Annals of Applied Biology, 137, 179–188.
Stapper, M. Fischer, R. A. 1990. Genotype, sowing date and plant spacing influence on high-yielding irrigated wheat in southern New South Wales. III. Potential yields and optimum flowering dates. Australian Journal of Agricultural Research, 41(6), 1043–1056. https://doi.org/10.1071/AR9901043
Stone, P. J. 2001. The effects of heat stress on cereal yield and quality. In A. S. Basra

(Ed.), Crop Responses and Adaptations to Temperature Stress (pp. 243–291). https://books.google.com/books?id=uM7hFyNFm6AC&pgis=1

Stone, P. J. Gras, P. W. Nicolas, M. E. 1997. The Influence of Recovery Temperature on the Effects of a Brief Heat Shock on Wheat . III . Grain Protein Composition and Dough Properties. 25, 129–141.

Stone, P. J. Nicolas, M. E. 1996. Varietal Differences in Mature Protein Composition of Wheat Resulted From Different Rates of Polymer Accumulation During Grain Filling. Functional Plant Biology, 23(6), 727–737. https://doi.org/10.1071/PP9960727

Stone, P. J. Savin, R. 1999. Grain quality and its physiological determinants. In E. H. Satorre & G. A. Slafer (Eds.), Wheat: ecology and physiology of yield determination (pp. 85–120). Food Products Press.

Studdert, G. A. Echeverría, H. E. 2000. Crop Rotations and Nitrogen Fertilization to Manage Soil Organic Carbon Dynamics. Soil Science Society of America Journal, 64(4), 1496–1503. https://doi.org/10.2136/sssaj2000.6441496x

Swain, P. Baig, M. J. Nayak, S. K. 2000. Maintenance respiration of Oryza sativa leaves at different growth stages as influenced by nitrogen supply. Biologia Plantarum, 43(4), 587–590. https://doi.org/10.1023/A:1002810923897

Talukder, A. S. M. H. M. McDonald, G. K. Gill, G. S. 2014. Effect of short-term heat stress prior to flowering and early grain set on the grain yield of wheat. Field Crops Research, 160, 54–63. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.01.013

Thorne, G. N. Wood, D. W. 1987. Effects of radiation and temperature on tiller survival, grain number and grain yield in winter wheat. Annals of Botany, 59(4), 413–426. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087330

Tian, Y. Chen, J. Chen, C. Deng, A. Song, Z. Zheng, C. Hoogmoed, W. Zhang, W. 2012. Warming impacts on winter wheat phenophase and grain yield under field conditions in Yangtze Delta Plain, China. Field Crops Research, 134, 193–199. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.05.013

Tilman, D. Balzer, C. Hill, J. Befort, B. L. 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 108(50), 20260–20264. https://doi.org/10.1073/pnas.1116437108

Triboi, E. Abad, A. Michelena, A. Lloveras, J. Ollier, J. L. Daniel, C. 2000. Environmental effects on the quality of two wheat genotypes: 1. quantitative and qualitative variation of storage proteins. European Journal of Agronomy, 13(1), 47–64. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00059-9

van Ittersum, M. K. Rabbinge, R. 1997. Concepts in production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combinations. 52, 197–208.

Vázquez, D. Berger, A. G. Cuniberti, M. Bainotti, C. de Miranda, M. Z. Scheeren, P. L. Jobet, C. Zúñiga, J. Cabrera, G. Verges, R. Peña, R. J. 2012. Influence of cultivar and environment on quality of Latin American wheats. Journal of Cereal Science, 56(2), 196–203. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jcs.2012.03.004

Vose, R. S. Easterling, D. R. Gleason, B. 2005. Maximum and minimum temperature trends for the globe : An update through 2004. Geophysical Research Letters, 32, 1–5. https://doi.org/10.1029/2005GL024379

Wardlaw, I. . F. 2002. Interaction Between Drought and Chronic High Temperature During Kernel Filling in Wheat in a Controlled Environment. Annals of Botany, 90(4), 469–476. https://doi.org/10.1093/aob/mcf219

Wardlaw, I. F. Blumenthal, C. Larroque, O. Wrigley, C. W. 2002. Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. Functional Plant Biology, 29(1), 25–34. https://doi.org/10.1071/PP00147

Wardlaw, I. F. Wrigley, C. W. 1994. Heat tolerance in temperate cereals: an overview. Functional Plant Biology, 21(6), 695–703.

Wheeler, T. R. Batts, G. R. Ellis, R. H. Hadley, P. Morison, J. I. L. 1996. Growth and yield of winter wheat (Triticum aestivum) crops in response to CO2 and temperature. The Journal of Agricultural Science, 127(1), 37–48. https://doi.org/DOI: 10.1017/S0021859600077352

Whitechurch, E. M. Slafer, G. A. Miralles, D. J. 2007. Variability in the duration of stem elongation in wheat genotypes and sensitivity to photoperiod and vernalization. Journal of Agronomy and Crop Science, 193(2), 131–137. https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2007.00259.x

Whitfield, D. M. Smith, C. J. 1989. Effects of irrigation and nitrogen on growth, light interception and efficiency of light conversion in wheat. Field Crops Research, 20(4), 279–295. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90071-3

Wieser, H. 2007. Chemistry of gluten proteins. Food Microbiology, 24(2), 115–119. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fm.2006.07.004

Wollenweber, B. Porter, J. Schellberg, J. 2003. Lack of interaction between extreme high-temperature events at vegetative and reproductive growth stages in wheat. Journal of Agronomy and Crop Science, 189, 142–150.

Zadoks, J. C. Chang, T. T. Konzak, C. F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Weed Research, 14(6), 415–421. https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x

Zahedi, M. McDonald, G. Jenner, C. F. 2004. Nitrogen supply to the grain modifies the effects of temperature on starch and protein accumulation during grain filling in wheat. Australian Journal of Agricultural Research, 55(5), 551–564. https://doi.org/10.1071/AR03195

Zhang, H. Turner, N. C. Poole, M. L. Asseng, S. 2007. High ear number is key to achieving high wheat yields in the high-rainfall zone of south-western Australia. Australian Journal of Agricultural Research, 58(1), 21–27. https://doi.org/10.1071/AR05170

Zhang, H. Turner, N. C. Simpson, N. Poole, M. L. 2010. Growing-season rainfall, ear number and the water-limited potential yield of wheat in south-western Australia. Crop and Pasture Science, 61(4), 296–303. https://doi.org/10.1071/CP09288

Zhao, C.-X. He, M.-R. Wang, Z.-L. Wang, Y.-F. Lin, Q. 2009. Effects of different water availability at post-anthesis stage on grain nutrition and quality in strong-gluten winter wheat. Comptes Rendus Biologies, 332(8), 759–764. https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.crvi.2009.03.003