Las temperaturas supraóptimas y su impacto sobre el crecimiento, la actividad fotosintética y la productividad del cultivo de algodón

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

> Kelly Mercado Álvarez Ingeniera Agrónoma - Universidad de Córdoba - Colombia 2011

Lugar de trabajo: Cátedra de Cultivos Industriales 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 Edmundo L. Ploschuk

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina) Magister Scientiae en Producción Vegetal (Universidad de Buenos Aires, Argentina)Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

Consejero de Estudios

Hector Daniel Bertero

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina) Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

JURADO DE TESIS

JURADO Carlos Alberto Acuña

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional del Nordeste) Doctor of Philosophy (Universidad Nacional del Nordeste)

JURADO

Pierluigi Pierantozzi

Ingeniero Agrónomo (Universitá degli Studi di Perugia, Italia) Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad Nacional de Córdoba, Argentina)

JURADO

Eduardo Tambussi

Licenciado en Biología (Universidad de la Plata) Doctor en Biología (Universitat de Barcelona)

Fecha de defensa de la tesis: 19 de mayo de 2022

A Dios A mi Madre Liris y mi Angelito Fernando A mis amados hermanos Luz K y José A mi adorable esposo Fredy Javier A mi Pequeño Javier Fernando A mis sobrinos Samuel, Valentina y Mateo

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, Edmundo Ploschuk, por haberme dado la posibilidad de formar parte de su grupo de trabajo, por dedicarme su tiempo, por su excelente predisposición y generosidad, y por sus invalorables aportes en el desarrollo de la tesis. Aprendí de él mucho en toda la instancia del doctorado. A Marcelo Paytas por su gran apoyo y confianza desde el principio, por abrirme las puertas del INTA y hacerme sentir como en casa en durante mi estadía en Reconquista. Por sus valiosos aportes, profesionalismo, y por su inigualable dedicación y entrega infinitas gracias!!! A Daniel Bertero por su excelente predisposición, generosidad, y su gran ayuda para resolver todas las dudas. A Gustavo Maddonni por su valioso recibimiento en la FAUBA, y por su gran colaboración para la elección de mi Director. A Coni Domínguez y a Rocío Fernández, mis dos grandes amigas, por haber compartido infinidad de momentos felices y no tanto, y ser mi apoyo constante durante mi doctorado. A mis compañeros de oficina Marianne, Enrique, Chalo, Magui, Joha, Cris, Tony por el buen ambiente de trabajo, por tantos momentos compartidos, por hacerse siempre un tiempo para escucharme, por todo lo que aprendí en el día a día y por haber sido un gran apoyo siempre. A todos los integrantes de la cátedra de Cultivos Industriales, por su apoyo y por brindarme un buen ambiente de trabajo. A Tulio Longhi, Ana Brach, Mariana Sager y a todo el equipo del INTA Reconquista, por su gran ayuda con los experimentos, y por la buena acogida que siempre me dieron durante largas jornadas de trabajo.

A los jurados por sus comentarios y sus valiosos aportes. A la FAUBA por otorgarme el lugar de trabajo, a INTA por otorgarme el espacio para realizar mis experimentos y CONICET por otorgarme la beca para la realización del doctorado.

A toda mi familia, a mis suegros gracias por su apoyo incondicional.

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.

Ing. Agr. Kelly Mercado Álvarez

PUBLICACIONES

Mercado Álvarez, K., Bertero, H. D., Paytas, M. J., & Ploschuk, E. L. (2021). Mesophyll conductance modulates photosynthetic rate in cotton crops exposed to heat stress under field conditions. Journal of Agronomy and CropScience. http://doi.org/10.1111/jac.12536.

.

ÍNDICE GENERALvii
ÍNDICE DE CUADROSxi
ÍNDICE DE FIGURASxiv
ABREVIATURASxxi
RESUMENxxiii
ABSTRACTxxiv
CAPÍTULO 1
INTRODUCCIÓN GENERAL1
1.1. PLANTEO DEL PROBLEMA Y REVISIÓN DE ANTECEDENTES2
1.1.1. El impacto del estrés abiótico y de las altas temperaturas sobre la
1 1 2 Efecto de la temperatura sobre la tasa de deserrollo
1.1.2 Efecto de la temperatura sobre la tasa de desarrono
1.1.5 Electo sobre las tasas de fotosintesis y de crecimiento
determinen el rendimiento de un cultivo
1 1 5 Efectos de las altas temperaturas sobre el índice de coseche
1.1.5 Electos de las altas temperaturas sobre el muice de cosecha
1.1.6 1 Deseringión hotónica
1.1.6.2 Importanzia aconémica en al munda y en Argentina
1.1.6.2 Emportancia economica en el mundo y en Argentina
1.1.6.4 Antecedentes del imposte de los altes temperatures en el cultivo de
1.1.0.4 Antecedentes del impacto de las atas temperaturas en el cultivo de
algodon a escala de planta, oloquínica y molecular
1.1.6.5 Antecedentes del impacto de las altas temperaturas en el cultivo de
algodon a escala econsiologica de cultivo. 22
1.2 OBJETTVOS E HIPOTESIS DE TRABAJO
1.2.1 Objetivo general
1.2.2 Objetivos específicos
1.3. Hipotesis
1.4 Estructura de la tesis
CAPITULO 2
METODOLOGIA GENERAL
2.1 Generalidades y tratamientos

ÍNDICE GENERAL

2.2. Experimento 1	
2.3 Experimento 2	
2.4 Registro de variables meteorológicas	
2.5 Condiciones ambientales durante el período de crecimiento d	lel cultivo y
tratamientos	
CAPÍTULO 3	41
IMPACTO DE LAS TEMPERATURAS SUPRAÓPTIMAS SOBRE LA	A TASA DE
FOTOSÍNTESIS Y VARIABLES ASOCIADAS	41
3.1 Introducción	41
3.2 Materiales y métodos	44
3.2.1 Material vegetal y experimentos	44
3.2.2. Intercambio gaseoso foliar y parámetros de fluorescencia de clor	rofila 45
3.2.3 Conductancia del mesófilo	
3.2.4 Análisis estadístico	
3.3 Resultados	49
3.3.1 Intercambio de gases de las hojas	49
3.3.2 Asociaciones de parámetros de intercambio de gases y la fotos	síntesis de las
hojas	54
3.4 Discusión	
CAPÍTULO 4	65
IMPACTO DE LAS TEMPERATURAS SUPRAÓPTIMAS SOBRE LA	EFICIENCIA
DE INTERCEPCIÓN Y SOBRE LA EFICIENCIA EN EL USO DE LA R	RADIACIÓN.
	65
4.1 Introducción	66
4.2 Materiales y métodos	69
4.2.1 Material Vegetal y experimentos	69
4.2.2 Variables medidas	69
4.2.3 Análisis estadístico	71
4.3 Resultados	71
4.3.1 Índice de área foliar (IAF)	71
4.3.2 Eficiencia de intercepción (e _i)	72
4.3.3 EUR a través de las pendientes para el período entre PP y FF	74
•	

4.3.4 Eficiencia en el uso de la radiación (EUR) estimada en forma separada para
las etapas de pre (entre PP y FL) y post-floración (entre FL y FF) 79
4.3.4 Tasa de crecimiento del cultivo (TCC) 82
4.4 Discusión
CAPÍTULO 5
IMPACTO DE LAS TEMPERATURAS SUPRAÓPTIMAS SOBRE EL
RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES Y SOBRE LA DISTRIBUCIÓN
ESPACIAL DE LAS CÁPSULAS EN LA PLANTA
5.1 Introducción
5.2 Materiales y métodos
5.2.1 Sitio Experimental y tratamientos
5.2.2 Material Vegetal
5.2.3 Mediciones realizadas a campo
5.2.4 Rendimiento y Componentes
5.2.5 Parámetros de calidad de fibra96
5.3 Análisis de datos
5.4 Resultados
5.4.1. Aporte de los estratos y las posiciones al número de cápsulas por estrato: 96
5.4.2 Retención de estructuras reproductivas 101
5.4.3 La posición de la cápsula y el rendimiento:
5.4.4 Índice de cosecha (IC) y biomasa total al momento de cosecha 112
5.4.5 Parámetros de calidad de fibra114
5.5 Discusión
5.6 Conclusión
CAPÍTULO 6
DISCUSIÓN GENERAL
6.1 Síntesis y aportes en relación a lo anteriormente conocido
6.1.1. Introducción
6.1.2. Avance en las fronteras del conocimiento de las líneas propuestas 124
6.1.3. La disponibilidad de fuente y su interacción con el impacto del estrés por
altas temperaturas
6.1.4. Integración del conocimiento adquirido
6.2 Modelo conceptual

Impacto de la tesis sobre potenciales aplicaciones y futuras líneas de investigación	6
OGRAFÍA	BIF

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1 Temperaturas del aire medias, mínimas y máximas diarias, humedad relativa (HR) y radiación global en los dos experimentos durante los meses comprendidos entre la siembra y los 15 días posteriores a la floración. El Experimento 1 se llevó a cabo en Reconquista (29 ° 15 'S, 59 ° 44' O, Santa Fe, Argentina) y el Experimento 2 en Buenos Cuadro 2.2. Temperaturas medias y máximas diarias para las estructuras de control (C) y calentadas (H) registradas por un datalogger a intervalos de media hora. Promedio de Cuadro 3.1 Análisis estadísticos del Experimento 1 para la tasa fotosintética neta bajo irradiancias saturantes (Amáx), conductancia estomática (gs), concentración interna de CO_2 de la cavidad estomática (C_i), y conductancia del mesófilo (g_m). Los datos se tomaron durante los períodos de pre- y post-floración en genotipos con ciclos cortos (Gc, DP402) y largos (Gl, DP1238). Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada Cuadro 3.2. Análisis estadísticos en el Experimento 2 para la tasa de fotosíntesis neta $(A_{máx})$, la conductancia estomática (g_s) , la concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (Ci) y la conductancia del mesófilo (gm). Los datos correspondieron a medidas tomadas en el pre-post floración en el genotipo DP402 (Gc). Los regímenes de temperatura correspondieron al control (C) y los tratamientos térmicos (H). Los análisis se realizaron para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos y tres vías cuando las mediciones se realizaron antes y después de la floración, respectivamente (n= 5). 52 Cuadro 4.1. Valores de eficiencia en el uso de la radiación (EUR), Radiación interceptada acumulada (Rintacum) y Materia seca total (MS_{Tot}), para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) durante pre-floración (C1-H1) y postfloración (C2-H2). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) y para el genotipo DP 1238 de ciclo largo (Gl) en Exp.1. Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n= 3). Los valores fueron obtenidos a través de las pendientes ajustadas de las funciones de la Figura 4.3. Los asteriscos indican diferencias significativas con respecto a su tratamiento control. Cuadro 4.2. Valores de eficiencia en el uso de la radiación (EUR), Radiación interceptada acumulada (Rintacum) y Materia seca total (MS_{Tot}), para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) y en los tratamientos de defoliación parcial (D-) y sin defoliar (D+) aplicados durante pre-floración (C1-H1) y post-floración (C2-H2). Los datos se presentan para el genotipo DP 402 genotipo corto (Gc) en Exp.2. Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n= 3). Los valores fueron obtenidos a través de las pendientes ajustadas de las funciones de la Figura 4.4. ns= No significativo.77 Cuadro 5.1: Tiempo térmico (TT) promedio acumulado desde la siembra requerido para lograr cada una de las etapas fenológicas del cultivo del algodón en un experimento realizado en Australia. Tº base: 12°C (Constable y Shaw, 1988).91 Cuadro 5.2. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta de la posición uno (P1) en cada estrato (Superior, Medio e Inferior). Los datos se tomaron al momento de cosecha. Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n= 4)......97 Cuadro 5.3. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta de la posición dos (P2) en cada estrato (Superior, Medio e Inferior). Los datos se tomaron al momento de cosecha. Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas Cuadro 5.4. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta de la posición tres (P3) en cada estrato (Superior, Medio e Inferior). Los datos se tomaron al momento de cosecha. Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas Cuadro 5.5 Análisis estadísticos para la retención de estructuras reproductivas por posición (posición 1; posición 2; posición 3) en cada tratamiento medida al final de cada tratamiento.). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (posición 1: n=24, posición 2: n=24, posición 3: n=24).....102 Cuadro 5.6. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta por posición (posición 1; posición 2; posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos,

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Duración (izq.) y tasa de desarrollo (duración ⁻¹ , der.) de una etapa fenológica
de un cultivo ante diferentes temperaturas. En el eje de abscisas se indican las
temperaturas base (Tb), óptima (Tópt) y máxima (Tmáx) y la pendiente de la relación
cuya recíproca es el tiempo térmico, único para cualquier temperatura ubicada en el
rango entre Tb y Tópt . Tomado de Miralles et al. 20035
Figura 1.2 Contraste de la respuesta de la tasa de fotosíntesis neta a la temperatura entre
una planta C3 proveniente de un hábitat costero fresco y una planta C4 adaptada y
crecida en un hábitat desértico cálido. Adaptado de Berry et al. (1980). (Adaptado de
Berry et al. 1980)
Figura 1.3 Esquema descriptivo del ciclo ontogénico del cultivo de algodón: etapa
vegetativa, reproductiva, madurez. Escala adaptada por Paytas y Ploschuk (2013) 17
Figura 1.4 Esquema de la planta de algodón con el tallo principal, las ramificaciones
monopodiales y simpodiales, las estructuras reproductivas (botón floral o pimpollo,
flores y capsulas) y sus intervalos de floración vertical y horizontal, medidos en días
calendario. Los números en cada posición representan la secuencia temporal de emisión
de estructuras florales, medida en días a partir de la primera flor abierta. El triángulo
representa la zona de mayor retención de frutos. La línea entrecortada representa el
sector en el que se produce el denominado "cutout". Modificado de Paytas y Ploschuk
(2013)
Figura 2.1 Esquema de los tratamientos de calentamiento y control realizados en los
Experimentos 1 y 2 mediante el uso de estructuras portátiles de control (C1-C2) y de
calentamiento (H1-H2) durante los períodos de pre-floración (C1-H1) y post-floración
(C2-H2). Las barras grises indican el período en el que se impusieron los tratamientos
correspondientes (A). Los momentos de medición y los respectivos tratamientos
medidos se indican mediante flechas verticales para las variables de intercambio de
gases y fluorescencia. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período

post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación del estrés térmico. S= siembra, BF= etapa de botón floral, FL= etapa de floración, MF = madurez fisiológica.

 Figura 2.3 Concentración interna de CO₂ medida en tratamientos de control (C) y calor (H), medida con el analizador de gases Li-Cor 6400, durante el período de pre-floración en la parte superior del dosel de la planta. Las mediciones se tomaron a la 1: 30h PM. Figura 2.4 Fotografías de los tratamientos sin defoliar (D+) (a) y defoliados (D-) (b)...32 Figura 2.5. Potencial agua de la hoja para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor: H) y defoliación (D + intacto y D- eliminado al 50%) durante la postfloración en Exp. 2. Las mediciones se tomaron a la 1: 30 h PM a los 6 días después del inicio del estrés. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n=4). Letras Figura 2.6. Temperatura máxima diaria (símbolos negros) y promedio diario (símbolos grises) en Exp. 1 (A) y Exp. 2 (B). Registro de la marcha diaria de la temperatura media de un día completamente soleado (20/02) y un día nublado (23/02) en Exp. 2 (C), en tratamientos de control (C, símbolos vacíos) y de calor (H, símbolos llenos). Las líneas punteadas verticales representan el final (H1) o el inicio (H2) de los tratamientos Figura 2.7 Déficit de presión de vapor de la hoja (VPDL) durante pre-floración, medido con el analizador de gases Li-Cor 6400, para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H). Los datos se presentan para dos genotipos (Gc) y (Gl), y dos temperaturas instantáneas (Tc: 35°-Th: 43°C) en Exp.1 (a) y Exp.2 (b) a los 6 días después del inicio del estrés. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P< Figura 3.1. Tasa fotosintética neta bajo irradiancias saturantes (A_{máx}, AB), conductancia estomática (gs, CD), concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (Ci, EF) y conductancia del mesófilo (gm, GH) durante pre-floración (ACEG) y post-floración (BD-FH) para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H). Se presentan datos para dos genotipos (Gc y Gl) y dos temperaturas instantáneas ($Tc = 35^{\circ}C$ y Th = 43°C) en Exp. 1. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5). Los análisis Figura 3.2. Tasa fotosintética neta bajo irradiancias saturantes (A_{máx}), conductancia estomática (g_s), concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (C_i) y conductancia del mesófilo (gm) durante los dos momentos, pre-floración (ACEG) y post-floración (BDFH) para tratamientos de temperatura (control: C y calor: H) y defoliación (D +, no defoliado y D-, parcialmente defoliado) a una temperatura de 35° C. Exp. 2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5). Letras diferentes indican diferencias significativas entre combinaciones de tratamientos (P< (0,05) y se agregaron solo cuando se detectaron interacciones significativas. Los análisis estadísticos se muestran en la Cuadro 3.2.....53 Figura 3.3. Relaciones entre la tasa fotosintética neta bajo irradiancia saturante (A_{máx}) y la conductancia estomática al CO₂ (g_s, a), la concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (Ci, b) y la conductancia del mesófilo (gm, c) Los datos corresponden a las mediciones de los dos momentos analizados (pre-floración y post-floración) en Exp. 1 y Figura 3.4. Relación entre la tasa neta de fotosíntesis bajo irradiancias saturantes (Amáx) y la tasa de transporte de electrones (ETR), medida en Exp. 2 en hojas de plantas sometidas a tratamientos térmicos y de control. Los datos incluyeron mediciones tanto Figura 3.5. Tasa de transporte de electrones (ETR) durante pre-floración (A) y postfloración (B) para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H) y en los tratamientos de defoliación (D + y D-) a una temperatura de 35°C. Exp. 2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5) y letras diferentes indican Figura 3.6. Relación entre la tasa neta de fotosíntesis bajo irradiancias saturantes (Amáx) y la máxima eficiencia fotoquímica del PSII (Fv / Fm), medida en hojas de plantas sometidas a tratamientos térmicos y de control. Los datos corresponden a medidas de los dos momentos analizados (pre-floración y post-floración), en Exp. 2......57 Figura 3.7. Máxima eficiencia fotoquímica del PSII (Fv / Fm), durante pre-floración (A) y post-floración (B) para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H) y en tratamientos de defoliación (D + y D -) medida a una temperatura de 35°C. Exp. 2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5), ns: indican diferencias no significativas y letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P< Figura 4.1. Índice de área foliar (IAF) para los tratamientos de estructura C1-H1 de prefloración (A, C) y C2-H2 de post-floración (B, D), para los genotipos corto (Gc) y largo

(Gl) en el Experimento 1 y en los tratamientos defoliados (D-) y sin defoliar (D+) en el Experimento 2.Las barras horizontales indican el período que abarcaron los

tratamientos. Los asteriscos indican diferencias significativas (P<0,05) para los factores estructura térmica (H), defoliación (D) y genotipo para cada momento fenológico. ns= No significativo......72 Figura 4.2. Eficiencia de intercepción (ei) durante pre-floración (A, C) y post-floración (B,D) para los tratamientos de estructura C1-H1 de pre-floración (A, C) y C2-H2 de post-floración (B,D), para los genotipos corto (Gc) y largo (Gl) en el Experimento 1 y en los tratamientos defoliados (D-) y sin defoliar (D+) en el Experimento 2.Las barras horizontales indican el período que abarcaron los tratamientos.Los asteriscos indican diferencias significativas (P<0,05) para los factores estructura térmica (H), defoliación (D) y genotipo para cada momento fenológico. ns= No significativo......74 Figura 4.3. Ajustes de la variación de biomasa (g m⁻²) en función de la Radiación interceptada acumulada (MJ m⁻²), para tratamientos aplicados en pre-floración (A, B; E, F) y post-floración (C,D; G, H) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H). Los datos se presentan para el genotipo DP402 genotipo corto (Gc) y para el Figura 4.4. Ajustes de la variación de biomasa en función de la Radiación interceptada acumulada (MJ m⁻²), para tratamientos aplicados en pre-floración para los diferentes tratamientos térmicos control (C) y calor (H) y en los tratamientos de defoliación (D+; A,B y D-; C,D). Los datos se presentan para el genotipo DP402 (Gc) en el Exp. 2.....78 Figura 4.5. Tasas de variación de acumulación de Biomasa (g m⁻²) en función de la Radiación interceptada acumulada (MJ m⁻²), para tratamientos aplicados en post floración para los diferentes tratamientos térmicos control (C) y calor (H) y en los tratamientos de defoliación (D+; A,B y D-; C,D). Los datos se presentan para el Figura 4.6. Eficiencias en el uso de la radiación (EUR, g MJ⁻¹), estimadas durante prefloración (A,) y post-floración (B) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) y para el genotipo DP1238 de ciclo largo (Gl) Exp.1. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación post estrés térmico (ver Fig. 2.1). Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 9) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los

Figura 4.8. Tasas de crecimiento estimadas durante pre-floración (A) y post-floración (B) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H). Los datos se presentan para el genotipo DP402 (Gc) y para el genotipo DP1238 (Gl) Exp.1. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación del estrés térmico (ver Fig. 2.1). Las barras verticales son errores estándar para las medias (n=9) y letras diferentes indican Figura 4.9. Tasas de crecimiento estimadas para el período pre-floración (A) y postfloración (B) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor: H) y los tratamientos de defoliación (D + y D-). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) en el Exp.2. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación del estrés térmico (ver Fig. 2.1). Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 9) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P < 0.05)...83 Figura 5.1 Esquema de la planta de algodón con sectores para el análisis de la distribución de las cápsulas y los estratos. El sector 1 (línea entrecortada verde) representa el estrato inferior de la planta, el Sector 2 (línea entrecortada azul) el estrato medio y el Sector 3(línea entrecortada roja) el estrato superior. P indica la posición que ocupa la cápsula dentro de la rama, ej. P1: posición 1; P2: posición 2; P3: posición 3).95 Figura 5.2. Número de cápsulas por planta de la posición uno (P1) en cada estrato (a: superior, b: medio y c: inferior) y tratamiento. Los segmentos verticales indican el error Figura 5.3. Número de cápsulas por planta de la posición dos (P2) en cada estrato (a: superior, b: medio y c: inferior) y tratamiento. Los segmentos verticales indican el error

Figura 5.4. Número de cápsulas por planta de la posición tres (P3) en cada estrato (a: superior, b: medio y c: inferior) y tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (n= 24). Análisis estadístico en Cuadro 5.4.....101 Figura 5.5. Porcentaje de retención de estructuras reproductivas por posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento medida al final de cada tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media. Figura 5.6. Número de cápsulas por planta y posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media. Análisis estadístico en Cuadro 5.6.105 Figura 5.7. Peso unitario de cápsulas por posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (posición 1: n=24, posición 2: n=24, posición 3: n=24). Análisis estadístico Figura 5.8. Rendimiento en bruto por planta y posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (posición 1: n = 24, posición 2: n = 24, posición Figura 5.9. Rendimiento en fibra por planta y posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media. Análisis estadístico en Cuadro 5.9.109 Figura 5.10. Rendimiento en bruto Exp.1 (a, solo genotipo de ciclo corto), rendimiento en bruto Exp.2 (b) y rendimiento en fibra Exp.2 (c) de cápsulas por planta en cada tratamiento. Un valor P< 0,05 indica efectos significativos de las variables y los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (posición 1: n= 24, posición 2: n = 24, posición 3: n = 24). ns = No significativo (P > 0,05)......110 Figura 5.11. Número (a) y Peso unitario de cápsulas (b) en cada tratamiento. Un valor P < 0.05 indica efectos significativos de las variables y los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (posición 1: n= 24, posición 2: n= 24, posición 3: n= Figura 5.12. Relaciones entre el rendimiento y el Número de cápsulas m⁻² (a), y el Peso unitario de cápsulas (b) en cada tratamiento. Los datos corresponden a las mediciones de los dos momentos analizados pre-floración (C1 y H1) y post-floración (C2 y H2) 112 Figura 5.13. Índice de Cosecha (IC) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) y los tratamientos de defoliación (D + y D-). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) en el Exp.2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 3) y letras diferentes indican diferencias significativas Figura 5.14. Biomasa total al momento de cosecha para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) y los tratamientos de defoliación (D + y D-). Los datos se presentan para el genotipo DP402 ciclo corto (Gc) en el Exp.2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 3) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P<0,05).....113 Figura 5.15. Parámetros de calidad de fibra (a: Longitud (mm); b: Uniformidad (%); c: Micronaire; d: Resistencia (g/tex) en cada tratamiento). Un valor P< 0,05 indica efectos Figura 6.1. Modelo conceptual eco fisiológico de las relaciones evaluadas a nivel de cultivo entre los atributos de determinación de rendimiento y calidad del cultivo de algodón y su vinculación con los efectos de las temperaturas supraóptimas......133

ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado
Aprox.	Aproximadamente
A _{máx}	Tasa fotosintética neta a saturación lumínica
С	Tratamiento control
°C	Grados celsius
μm	Micrómetros
μmol	Micromoles
B	Biomasa
BAR	Unidad de presión, aproximadamente igual a una atmósfera
	(1 atm)
BF	Etapa de botón floral
cm	Centímetro
Ci	Concentración interna de CO ₂
D+	Tratamiento sin defoliar
D-	Tratamiento parcialmente defoliado
D	Día/s
DDS	Días desde la siembra
DDE	Días desde la emergencia
DPV	Déficit de presión de vapor
Exp	Experimento
ETR	Tasa de transporte de electrones
ei	Eficiencia de intercepción de la radiación
EUR	Eficiencia en el uso de la radiación
Fv/Fm	Máxima eficiencia cuántica del fotosistema II en hojas
aclimatadas a oscuridad	
Fig.	Figura
FL	Floración
FE	Floración efectiva
FF	Fin de floración efectiva
<u>σ</u>	Gramos
Gc	Genotipo Largo
Gl	Genotipo Corto
g _m	Conductancia del mesófilo
gs	Conductancia estomática
H	Tratamiento Calentado
h	Hora
ha	Hectárea
HR	Humedad relativa
IAF	Índice de área foliar
IC	Índice de Cosecha
kσ	Kilos
I.	Litros
– M	Molar
MJ	Megaioules
min	Minutos
ml	Mililitros

mm	Milímetros
m^2	Metros cuadrados
MS _{Tot}	Materia seca total
ppm	Partes por millón
PP	Pimpollado
P1	Cápsulas ubicadas en primera posición
P2	Cápsulas ubicadas en segunda posición
P3	Cápsulas ubicadas en tercera posición
Rd	Respiración diurna foliar no relacionada con la fotorrespiración
Γ^*	Punto de compensación de CO ₂ en ausencia de respiración
mitocondrial	
RFA	Radiación fotosintéticamente activa
R _{intacum}	Radiación interceptada acumulada
TCC	Tasa de crecimiento del cultivo
T _b	Temperatura base
T _{ópt}	Temperatura óptima
T _{máx}	Temperatura máxima
TT	Tiempo térmico (°Cd)
Tc	Temperatura instantánea del tratamiento control
Th	Temperatura instantánea del tratamiento calentado

Las temperaturas supraóptimas y su impacto sobre el crecimiento, la actividad fotosintética y la productividad del cultivo de algodón

RESUMEN

El algodón es un cultivo perenne de fructificación indeterminada y de origen tropical, tiene como producto principal la fibra, siendo uno de los productos agrícolas más importantes de la civilización moderna. Este suele estar expuesto a altas temperaturas durante la etapa reproductiva, lo que puede afectar negativamente su productividad. En esta tesis se analizó el impacto de las altas temperaturas durante el período crítico de determinación del rendimiento sobre su generación, a través de la captación de la radiación, su conversión en biomasa a través de la fotosíntesis y su partición reproductiva. Se realizaron dos experimentos en condiciones de campo, con tratamientos térmicos en dos momentos: i) a partir de pre-floración de 14 días entre el botón floral y el inicio de floración (H1) y ii) en post-floración de 15 días a partir de la floración (H2). Los tratamientos control fueron sin manipulación de temperatura en ambos períodos (C1 y C2 para H1 y H2, respectivamente). En Exp. 1, se compararon dos genotipos con duración ciclo contrastante. En Exp. 2, plantas defoliadas al 50% (D-) se compararon con plantas intactas (D +) bajo los mismos tratamientos de temperatura usando un solo genotipo. La temperatura máxima diaria promedio de los tratamientos calentados para ambos experimentos fue de $37.9 \pm 0.79^{\circ}$ C, 5.8° C más alta que los controles. Se observó que, independientemente del período, el estrés térmico tuvo un impacto negativo en la tasa de fotosíntesis en los dos genotipos a través de una respuesta de aclimatación, reduciéndolo hasta en un 35% en comparación con los controles cuando se midieron las plantas de estrés y control a la misma temperatura. Por otra parte, no se observaron respuestas instantáneas a la temperatura. Esta disminución se determinó principalmente por la conductancia del mesófilo y no se observó recuperación 15 días después del final de los tratamientos. Por otra parte, el estrés térmico redujo significativamente la eficiencia de intercepción (e_i), la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y el índice de cosecha (IC), del mismo modo, el estrés térmico redujo en aproximadamente 60% el rendimiento de cápsulas, tanto en pre como en post floración. Sorprendentemente, no se detectaron interacciones entre el tratamiento térmico y la disponibilidad de fuente (manipulada mediante genotipos más cortos o defoliación). La temperatura alta provocó aborto de estructuras reproductivas en las posiciones más jerárquicas, mientras que en la más lejana no hubo efectos significativos. Estos resultados representan un avance significativo hacia el conocimiento del impacto de las altas temperaturas sobre la productividad del cultivo de algodón.

Palabras clave: Algodón, Estrés térmico, Fotosíntesis, Rendimiento

Supraoptimal temperatures and their impact on crop growth, photosynthetic activity and productivity in cotton

ABSTRACT

Cotton is an indeterminate perennial crop originated from tropical environments. Cotton fiber is one of the most important agricultural products of modern civilization. This crop is often exposed to high temperatures during the reproductive stage, which may negatively affect crop productivity. In this thesis, the impact of high temperatures during the critical period of yield determination over the generation of productivity has been analyzed, through the study of radiation capture, biomass conversion (mediated by photosynthesis) and reproductive partition. Two field experiments were carried out under field conditions and two heating treatment periods were imposed: i) a preflowering treatment during 14 days between flower bud and the onset of flowering (H1) and ii) a post -flowering treatment of 15 days from flowering (H2). Control treatments were also imposed without temperature manipulation in both periods (C1 and C2 for H1 and H2, respectively). In Exp. 1, two genotypes with contrasting crop cycle durations were compared. In Exp. 2, 50% defoliated plants (D-) were compared with intact plants (D +) under the same temperature treatments, using only one genotype. Average daily maximum temperature of heated treatments for both experiments was $37.9 \pm 0.79^{\circ}$ C, 5.8°C higher than the controls. A negative impact of thermal stress was observed on photosynthesis rate in both genotypes through an acclimatization response, reducing up to 35% compared with controls when measured at the same temperature. On the other hand, instant responses to temperature were not observed. This decrease was mainly determined by mesophyll conductance, and no recovery was observed 15 days after the end of treatments. On the other hand, heat stress significantly reduced the interception efficiency (e_i), the radiation use efficiency (EUR) and the harvest index (IC). In the same way, thermal stress reduced capsule yield both when occurred at pre- or postflowering. Surprisingly, no interactions between heat treatment and source availability (manipulated by genotype cycle or defoliation treatment) were detected. High temperature caused flower abortion in the most hierarchical positions, while no significant changes were observed for the less priority ones. These results represent a significant advance with the aim to understand the impact of high temperatures on cotton crop productivity.

Keywords: Cotton, Heat Stress, Photosynthesis, Yield

CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. PLANTEO DEL PROBLEMA Y REVISIÓN DE ANTECEDENTES

1.1.1. El impacto del estrés abiótico y de las altas temperaturas sobre la productividad

El estrés es definido como el impacto negativo que genera cualquier factor ambiental a nivel bioquímico, fisiológico y molecular (Wang et al. 2004). Este puede estar originado por dos grandes grupos de factores: organismos vivos (estrés biótico), o causados por factores ambientales no biológicos (estrés abiótico). Dentro de ellos, el estrés abiótico es la principal causa de pérdidas en la agricultura a nivel mundial, que pueden alcanzar hasta un 50% de la producción o incluso mucho más (Wang et al. 2004). De la misma forma, Vinocur et al. (2005) señalan que este tipo de estrés constituye la causa más importante en las pérdidas de los cultivos a nivel mundial.

Por otra parte, las fluctuaciones climáticas registradas en diversas regiones de la tierra son objeto de estudio, debido a que se relacionan con la generación de estrés abiótico en los cultivos, con un impacto negativo en la producción de alimentos (Nelson et al. 2009). En la actualidad, los agricultores se enfrentan con anomalías climáticas más intensas que las experimentadasaños atrás. Como ejemplo, algunos estudios prospectivos sobre el clima han estimado que la producción mundial de maíz para el año 2030 podría disminuir en un 24% (Jägermeyr et al. 2021). Las variaciones de los ciclos del clima que conducen a limitaciones y/o excesos de recursos, se traducen en pérdidas en la productividad del cultivo (Jiménez et al. 2004).

En muchas ocasiones, el estrés abiótico involucra la acción aislada o combinada de una multiplicidad de factores, tales como la falta o exceso de agua, la salinidad y las temperaturas extremas. En este sentido, el estrés por altas temperaturas está fuertemente vinculado con el aumento en la temperatura máxima diaria por encima de un valor umbral, durante un período de tiempo breve pero suficiente como para provocar daños irreversibles en el crecimiento y/o desarrollo de las plantas (Wahid et al. 2007). El estrés por alta temperatura tiene una amplia gama de efectos sobre las plantas en términos de fisiología, bioquímica y las vías de regulación génica. Aunque existen estrategias para mitigar la tolerancia al estrés de calor (Bita et al. 2013), se prevé que las altas temperaturas tengan un alto protagonismo negativo sobre el crecimiento y desarrollo de los cultivos, lo que eventualmente llevaría a la pérdida catastrófica de la productividad de los cultivos y a un aumento en gran escala de las hambrunas (Bita et al. 2013).

1.1.2 Efecto de la temperatura sobre la tasa de desarrollo

Los procesos de desarrollo pueden cuantificarse ya sea a través de cambios en el número de órganos de una planta (desarrollo morfológico, como el número de hojas diferenciadas), o a través del tiempo transcurrido entre dos eventos f que definen una fase fenológica (desarrollo fásico, como el tiempo entre la emergencia y la iniciación floral; Atkinson y Porter, 1996). El efecto de los factores ambientales sobre el desarrollo de las plantas, y en particular sobre el tiempo a floración, se ha estudiado principalmente en especies de ciclo anual; inicialmente a partir de cultivos de importancia económica (Garner y Allard, 1920; Vince-Prue, 1975; Roberts y Summerfield, 1987; Summerfield et al. 1991), y más recientemente en *Arabidopsis thaliana* L., lo que ha permitido abordar numerosas respuestas fisiológicas a escala molecular y genética (Ausín et al. 2005).

Adicionalmente, existen algunos trabajos en especies perennes, realizados principalmente con pasturas templadas (Heide, 1994) y en menor medida con especies leñosas (Wilkie et al. 2008).

La temperatura (ya sea a través de su efecto universal como también de la vernalización) y el fotoperíodo, son los factores ambientales más consistentes en la regulación del tiempo a floración y otras etapas del ciclo ontogénico de los cultivos tradicionales (Evans, 1971; Ellis et al. 1988; Wang y Engel, 1998; Yan y Wallace, 1998). Por otra parte, los factores que normalmente se asocian con los procesos de crecimiento (como el nivel de fertilidad del suelo, la disponibilidad hídrica y la radiación), tienen un peso relativo mucho menor en la tasa de desarrollo de cultivos de grano tradicionales como el trigo (Miralles et al. 2003).

Dentro de ellos, la temperatura es un factor ambiental primario en la regulación del desarrollo fenológico de las plantas (Hodges, 1991; Baker y Reddy, 2001). Los cultivos presentan una respuesta universal a la temperatura, de modo tal que no existe insensibilidad a este factor. Es decir, todas las etapas de desarrollo de todas las especies vegetales responden a ella en mayor o en menor medida (Slafer y Rawson, 1994). Dentro de un amplio rango de temperaturas, la tasa de desarrollo (definida como la inversa de la duración de una fase fenológica dada, por ejemplo, desde emergencia hasta iniciación floral) aumenta en forma lineal con incrementos en la temperatura desde una temperatura base (T_b), por debajo de la cual no hay desarrollo mensurable, hasta una temperatura óptima (T_{6pt}), que minimiza el tiempo a floración. Con temperaturas superiores a la óptima, la floración se retrasa progresivamente hasta alcanzar una temperatura máxima ($T_{máx}$) en la que cesa nuevamente el desarrollo (Figura 1.1). Las temperaturas cardinales (T_b , T_{6pt} y $T_{máx}$) son propias de cada especie, e incluso pueden variar entre cultivares de una misma especie o entre las distintas fases fenológicas de un mismo genotipo (Slafer y Rawson, 1994).

Para cuantificar la respuesta a la temperatura en el rango sub-óptimo, en el que se desarrolla la mayor parte del ciclo de varios cultivos, existe una metodología que

4

pondera la duración de diferentes etapas del ciclo por la temperatura a la cual se está desarrollando. Este modelo se denomina tiempo térmico (TT) y consiste en la acumulación de unidades térmicas (°Cd), entre T_b y $T_{ópt}$, para la concreción de una fase fenológica dada. Para su cálculo se emplea la siguiente ecuación:

Tiempo térmico (°Cd) = (T°media - T_b) x duración (d)



Figura 1.1 Duración (izquierda) y tasa de desarrollo (duración ⁻¹, derecha) de una etapa fenológica de un cultivo ante diferentes temperaturas. En el eje de abscisas se indican las temperaturas base (**T**_b), óptima (**T**_{ópt}) y máxima (**T**_{máx}) y la pendiente de la relación cuya recíproca es el tiempo térmico, único para cualquier temperatura ubicada en el rango entre **T**_b y **T**_{ópt}. Tomado de Miralles et al. (2003).

Este concepto no solo es funcional a la duración entre la emergencia y la iniciación floral de un cultivo, sino también a la de otras fases de desarrollo controladas por el efecto universal de la temperatura, tales como el llenado de frutos o el período crítico de definición del rendimiento de un cultivo determinado. Así, en el caso de una presunta exposición a temperaturas elevadas cuya media diaria se aproxime a la temperatura óptima, eso traería como consecuencia una reducción marcada de la duración de la fase.

Estas reducciones podrían tener efectos negativos sobre la productividad, tal como se describirá más adelante.

1.1.3 Efecto sobre las tasas de fotosíntesis y de crecimiento

La tasa de fotosíntesis aumenta progresivamente con la temperatura, hasta que alcanza un máximo, que representa la temperatura óptima de foto-asimilación, para luego decaer en forma brusca (Ducruet et al. 2007). La fotosíntesis es uno de los procesos fisiológicos de los vegetales más sensible al estrés por altas temperaturas (Sage y Kubien, 2007; Zhang y Sharkey, 2009), aunque los óptimos de respuesta difieren entre las especies de metabolismo C3 y C4, especialmente cuando provienen de (Figura 1.2). ambientes muy contrastantes Estas diferencias se deben, fundamentalmente, a la incidencia de la fotorrespiración en las plantas C3, cuya magnitud aumenta con la temperatura (Taiz y Zeiger, 2013). Además, varios estudios revelan que la tasa neta de fotosíntesis también aumenta con la aclimatación a altas temperaturas, cuando las plantas que estuvieron expuestas a altas temperaturas durante un período prolongado se comparan con las no aclimatadas cultivadas a la misma temperatura (Haldimann y Feller, 2005).



Figura 1.2 Contraste de la respuesta de la tasa de fotosíntesis neta a la temperatura entre una planta C3 proveniente de un hábitat costero fresco y una planta C4 adaptada y crecida en un hábitat desértico cálido. Adaptado de Berry et al. (1980).

Aunque la fotorrespiración y la respiración mitocondrial se ven incrementadas por la temperatura, el aparato fotosintético y la cadena transportadora de electrones son los principales blancos del estrés por temperatura, sea este por frío o calor (Ducruet et al. 2007). Según Allkhverdiev et al. (2008) hay tres procesos que se ven afectados por el estrés causado por las altas temperaturas: el funcionamiento de los fotosistemas (el más importante es el fotosistema II), la generación de ATP y el proceso de asimilación de carbono a través del ciclo de Calvin. Sin embargo, Sharkey et al. (2005) señalan que el estrés por episodios moderados (35 a 40°C) promueve un pequeño o nulo daño en el fotosistema II, aunque la tasa fotosintética se podría reducir hasta cero. Esto se puede explicar porque, según Pshybytko et al. (2008), el proceso oxidativo del agua se vería bloqueado, generando que el transporte electrónico se detenga y la energía no pueda ser

almacenada como enlace químico. Esto tendría su efecto en el centro de reacción y en los complejos pigmento-proteínas cosechadores de luz (LHCs) del fotosistema II.

Por otra parte, también se reveló que la conductancia estomática (g_s) y la conductancia del mesófilo (g_m) juegan un papel clave en la limitación de la tasa de fotosíntesis bajo varios estreses abióticos, como cambios instantáneos de temperatura (Flexas et al. 2008; 2012). No obstante, no existe en la actualidad información sobre el posible papel de tales conductancias durante los procesos de aclimatación a lo largo de un período de estrés por calor.

Una consecuencia inmediata de los efectos negativos anteriormente expuestos es la disminución de la tasa de crecimiento. Una prueba de ello se sustenta con algunas evidencias que señalan que las plantas, creciendo en condiciones de mayor concentración de CO₂, pueden tolerar de mejor forma el estrés por calor, debido a que su mayor disponibilidad podría contrabalancear sus efectos negativos (Taub et al. 2000). Así, el efecto depresor de la tasa de crecimiento, combinado con las posibles reducciones de las duraciones de las fases explicadas en el punto anterior, podría tener un impacto fuertemente negativo sobre la productividad de un cultivo.

1.1.4 Impacto de las altas temperaturas sobre las componentes ecofisiológicas que determinan el rendimiento de un cultivo

Para integrar el impacto de los procesos anteriormente mencionados sobre la productividad, resulta fundamental su abordaje a escala de cultivo. Así, el efecto de la temperatura sobre la productividad de los cultivos de grano u otro órgano de cosecha de origen reproductivo depende de su impacto sobre los determinantes fisiológicos del rendimiento (Sinclair y de Wit, 1975; Gifford et al. 1984; Passioura, 1996) indicados en el siguiente modelo general:

8

Rendimiento = RFA x e_i x EUR x n x IC (Ecuación 1)

donde RFA es la radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (en MJ m⁻² d⁻¹), e_i la eficiencia de intercepción (fracción de la RFA interceptada por el cultivo), EUR la eficiencia en el uso de la radiación (en g MJ⁻¹), n la duración de la etapa de desarrollo (en días), y IC es el índice de cosecha (biomasa cosechada/biomasa total).

La exposición a las altas temperaturas puede afectar a varios de estos determinantes. Los efectos combinados de una disminución de la tasa de expansión foliar junto con un aumento de la tasa de desarrollo para el período en que ocurre la expansión, podría reducir el índice de área foliar (IAF) del cultivo, con la posibilidad de que se reduzca significativamente e_i. Como consecuencia, la posibilidad de que el cultivo no alcance un IAF crítico que asegure un 95% de e_i durante el período crítico de determinación del rendimiento traería aparejada una disminución de la productividad. También, el impacto negativo de las altas temperaturas sobre la duración de las fases traería como consecuencia una reducción en la duración de la etapa crítica arriba mencionada (reflejada en el parámetro n de la ecuación) y, por ende, una menor radiación interceptada acumulada que podría disminuir el rendimiento.

Por otra parte, las pérdidas de productividad debidas a la incidencia de las altas temperaturas están principalmente asociadas con una menor fijación de carbono (Berry y Bjorkman, 1980; Sinsawat et al. 2004) producto de caídas en la actividad fotosintética por unidad de radiación interceptada e incrementos en la respiración descriptas en el punto 3 (Loomis y Connor, 1992; Hay y Porter, 2006). A nivel de cultivo, la consecuencia de esta respuesta podría significar una reducción en la EUR, tal como sido ha reportado para trigo (Reynolds et al. 2007) y maíz (Cicchino et al. 2010). Finalmente, en maíz se ha reportado que el efecto de las altas temperaturas incide sobre el rendimiento en grano a través de caídas en el número y el peso individual del grano

(ver punto 5), que impactan negativamente sobre el índice de cosecha (Rattalino et al. 2014).

1.1.5 Efectos de las altas temperaturas sobre el índice de cosecha

El peso final de los granos o frutos es en general la consecuencia del balance entre la tasa de crecimiento del órgano y la duración del período de llenado. Desde ese punto de vista, Stone (2001) ha clasificado al estrés por las altas temperaturas en dos categorías, de acuerdo con su intensidad. Por un lado, las temperaturas moderadamente altas producen un efecto positivo sobre la tasa de crecimiento, pero prevalece el efecto reductor de la duración de la fase y determina un menor peso final. Por otra parte, si las temperaturas son muy altas, no solo se reduce la duración del llenado sino también la tasa de crecimiento, determinando un impacto aún más negativo sobre el peso de los órganos reproductivos.

Dentro de ese contexto, la incidencia de exposiciones a muy altas temperaturas puede generar los denominados golpes de calor (breves episodios de temperaturas supraóptimas), tanto en pre-floración, como en floración y el llenado de los granos. Se han reportado efectos significativos de los golpes de calor durante la floración sobre el número de granos y el rendimiento del maíz (Rattalino et al. 2012). Por su parte, la incidencia de eventos de golpes de calor durante el llenado activo de los granos afecta al rendimiento y su calidad a través de interrupciones prematuras del llenado y cambios en la dinámica de deposición de los compuestos químicos (almidón, aceite, proteína) (Cheikh y Jones, 1994; Ploschuk y Hall, 1995; Wilhelm et al. 1999; Monjardino et al. 2005; Álvarez Prado y Ploschuk, 2008).

En varios cultivos, existen antecedentes de efectos directos de breves períodos de estrés térmico en el desarrollo, funcionalidad y supervivencia de los órganos

reproductivos. Por ejemplo, estudios en maní determinaron que las etapas más sensibles a las altas temperaturas se encuentran 4 días antes y durante antesis, produciéndose una reducción en el número de frutos de 6% por cada °C por encima de 33°C, debido a pérdidas en la viabilidad del polen y disminuciones en el crecimiento del tubo polínico (Prasad et al. 2001). En colza-canola, siete días de estrés térmico en floración redujeron significativamente el rendimiento a través de disminuciones en el número de vainas; exposiciones a altas temperaturas en esta fase redujeron también el peso de las semillas (Angadi et al. 2000). De manera similar, exposiciones a temperaturas superiores a 35°C durante la etapa de crecimiento del embrión de girasol (*Helianthus annuus* L.) acortaron la duración de esta etapa, reduciendo el peso y el contenido final de aceite del grano (Rondanini et al. 2003), mientras que, en trigo, episodios de alta temperatura de seis días de duración durante pre o post antesis provocaron disminuciones significativas del peso final de los granos (Calderini et al. 1999). La magnitud de los efectos del estrés por alta temperatura en los cultivos depende tanto del rango térmico explorado como de la duración del estrés y del resto de las condiciones ambientales.

1.1.6 El cultivo de algodón y su susceptibilidad a las altas temperaturas

1.1.6.1 Descripción botánica

El algodón (*Gossypium hirsutum* L.) es un cultivo que produce la fibra textil natural más importante del mundo. Aunque es cultivado principalmente para la obtención de fibras, también se destaca como fuente de productos oleaginosos y alimenticios. En aquellos países que producen y consumen la materia prima, su participación es muy importante en los procesos de crecimiento económico, y contribuye al desarrollo sustentable con responsabilidad social (Paytas y Ploschuk, 2013).

El algodón es una planta de ciclo perenne, pero se lo cultiva como anual en sistemas comerciales a través de prácticas de manejo agronómico. Se caracteriza por tener un hábito de crecimiento indeterminado (Hearn y Constable, 1984), con un desarrollo vegetativo y reproductivo que sigue patrones regulares y ordenados.

Morfológicamente, presenta una raíz principal pivotante, y raíces secundarias que siguen una dirección más o menos horizontal (McMichel, 1986). Posee un tallo erecto con dos tipos de ramificaciones: i) la ramificación vegetativa que sigue un patrón de desarrollo monopodial (producto de la actividad de una única yema apical en un mismo vástago) y ii) las reproductivas de carácter simpodial (cada segmento o entrenudo es el producto del desarrollo de una yema distinta). Las hojas son pecioladas, de un color verde intenso, grandes y con los márgenes lobulados. La primera manifestación reproductiva visible se denomina comúnmente pimpollo o botón floral. Las flores son dialipétalas, grandes, solitarias y penduladas. El cáliz de la flor está protegido por tres brácteas y el aparato reproductor masculino está formado por un haz de estambres que rodean el pistilo.

Es una planta autógama y el fruto es una cápsula en forma ovoide; con tres a cinco carpelos, que tiene seis a diez semillas cada uno. La fibra está constituida por las células epidérmicas de las semillas. Su longitud varía entre 20 y 45 cm, y su calibre, entre 15 y 25 micras; constituyendo un peso de 2 a10 g por cápsula.

1.1.6.2. Importancia económica en el mundo y en Argentina

La producción de algodón y la industria textil son de vital importancia en el crecimiento económico, tanto de países desarrollados como en vías de desarrollo. Es uno de los cultivos más importantes debido a que es un "*commodity*" que se encuentra ampliamente distribuido en más de cien países, ocupando el 2% de la tierra cultivable
mundial. La producción de algodón a nivel mundial se ha cuadruplicado en las últimas seis décadas, pasando de 7 millones de toneladas en 1950/51 a 27 millones de toneladas en 2004/05, con una tasa de crecimiento promedio de 2,5% por año (290.000 toneladas por año) (Wakelyn, 2010). Por otra parte, la superficie mundial de algodón ha fluctuado solamente entre 28 y 36 millones de hectáreas, con un promedio de 32,2 millones de hectáreas en los últimos 50 años.

Durante los primeros cinco años del siglo XXI, se observó un proceso acelerado de expansión del cultivo a nivel mundial, lo que coincidió con la rápida adopción de cultivares de algodón genéticamente modificados. Sin embargo, en los últimos años tanto la producción como el consumo han ingresado en un período de crecimiento lento.

En consecuencia, la región algodonera mundial actual es muy extensa. El algodón es principalmente producido entre las latitudes 37° N y 32° S, pero también se llega a cultivar más al norte hasta el 43° N en Asia central y 45° N en China (Wakelyn, 2007). Existen cinco países que mantienen el liderazgo en los últimos 30 años: China, India, Pakistán, Estados Unidos y Uzbekistán, los que representan el 77% del área total de algodón del mundo (ICAC, 2020). El mayor productor es India, con un pico de producción de 8 millones de toneladas en el 2008/09, y 6 millones de toneladas en el 2019/20. Le siguen, China, Estados Unidos, Pakistán y Uzbekistán, Con respecto a los países consumidores de algodón, China, India y Pakistán mantienen el liderazgo; seguidos por Turquía, Bangladesh y Vietnam. Sin embargo, han aparecido nuevos actores que no necesariamente producen la fibra, sino que la importan para la manufactura textil, como el caso de los países del sudeste asiático: Indonesia, Tailandia y Taiwán.

En términos económicos, en las últimas cinco décadas los precios han ido en descenso, debido a los avances tecnológicos y la competencia con las fibras sintéticas,

como el poliéster. El algodón comparte la industria textil con otras fibras naturales y sintéticas (poliéster), ocupando un 70% en la década del 50 y 40% en el 2000/01 (ICAC, 2009). El consumo de fibras de algodón está muy relacionado con los aspectos intrínsecos del país en cuestión (*i.e.*, ingresos per cápita, historia y preferencia de consumo de algodón, publicidad, tendencias de moda, etc.). En el caso de los Estados Unidos, el consumo medio anual de algodón per cápita es de 16,1 kg, mientras que la media mundial es de 3,7 kg (Wakelyn y Chaudhry, 2010).

En la Argentina, la región algodonera se concentra principalmente entre los 25° y los 31° de latitud sur, con nuevas áreas de siembra hacia el norte y el sur de dichas latitudes. Las provincias que generan la mayor producción del país son Santiago del Estero Chaco, Santa Fe, y Formosa y, en menor porcentaje, Salta, Corrientes, Catamarca, Córdoba, Entre Ríos y San Luis. Históricamente, la producción de algodón en la Argentina ha sido un motor dinamizador del sector primario, el sector industrial y los servicios relacionados (Paytas, 2010).

Sin embargo, su tendencia de producción ha variado notablemente durante las diferentes décadas. En la campaña 1997/98 se logró un record histórico de producción, alcanzando una superficie máxima de 1.133.500 ha a nivel nacional, a partir del cual comenzó un período de disminución acelerada de la superficie sembrada, llegando a 160.000 ha en la campaña 2002/03. Sin embargo, en las últimas campañas (2016/17 a 2019/20), se registró un incremento tanto en el área sembrada como en la producción nacional, con un promedio de aumento de la superficie sembrada de 73.500 ha por campaña. Esto se debe a la incidencia de algunos factores, como la expansión de un nuevo sistema de siembra denominado surcos estrechos /altas densidades, que logró estabilizar significativamente la producción, el desarrollo de máquinas cosechadoras de

tipo "*strippe*r" de bajo costo de adquisición y mantenimiento, y mejores precios (Paytas, 2010).

De acuerdo con la información suministrada por el Ministerio de Agroindustria de la Nación (Ministerio de Agricultura, 2020), el área algodonera nacional en el ciclo 2018/19 fue de 441.103 ha y las provincias más importantes en superficie sembrada fueron: Santiago del Estero (182.004 ha), Chaco (157.607 ha) y Santa Fe (74.200 ha) y, en menor porcentaje, Salta (10.492 ha), Formosa (8.000 ha), San Luis (6.500 ha), Entre Ríos (1.100 ha), Córdoba (950 ha) y Corrientes (250 ha). Es importante destacar que, hace 10 años, Santiago del Estero representaba solo el 16% de la superficie nacional y, en las últimas campañas, pasó a ser la principal provincia productora de algodón en Argentina. Por otro lado, la provincia de Chaco, que en la campaña 2009/10 sembraba cerca del 70% de la superficie nacional, pasó a tener en las últimas campañas (2019/20), un porcentaje menor al 35% del área total del país. Además, Santa Fe ocupa el tercer lugar entre las provincias con mayor área sembrada. Formosa mantiene una tendencia decreciente y las provincias de San Luis y Córdoba están ampliando su superficie den forma gradual.

Dentro de las provincias, el departamento con mayor superficie sembrada en el país (2019) fue 9 de Julio en la provincia de Santa Fe, con 55.000 ha, seguido por el departamento Mayor Fontana (Chaco) y Moreno (Santiago del Estero) con 37.500 y 36.305 ha sembradas, respectivamente. Los rendimientos medios de algodón en la Argentina (2019/20) se encuentran en 737 kg ha⁻¹; con valores semejantes al de la media mundial (771 kg ha⁻¹).

1.1.6.3 Generación de órganos reproductivos

En el algodón se pueden diferenciar tres grandes etapas fenológicas: vegetativa (0 a 35 días después de la emergencia, DDE), reproductiva (35 a 90 DDE) y maduración (90 a 140 DDE). La etapa vegetativa comprende desde la emergencia hasta la aparición del primer pimpollo. En esta etapa se diferencian dos fases i) Germinación-emergencia: en condiciones normales dura entre 4 y 10 días, siendo la temperatura base para la germinación y establecimiento de 14°C (Constable y Shaw, 1988); ii) Emergenciaprimer pimpollo: gran parte de los asimilados son destinados a la raíz y la temperatura sigue siendo primordial para la planta, siendo las óptimas de 25 a 30°C. La etapa reproductiva es la que está involucrada con la generación y determinación del número de órganos reproductivos. Comienza con la aparición del primer botón floral (también llamado pimpollo), y continúa con la aparición de flores hasta terminar con el denominado corte fisiológico estacional, (denominado "cutout" o fin de floración efectiva, que ocurre cuando la última flor a ser cosechada es fecundada, (Figura 1.3). Es en esta etapa cuando el cultivo alcanza su IAF máximo. Este corte fisiológico se produce como consecuencia de procesos endógenos de la planta y es el que facilita su manejo y cosecha como cultivo anual, a pesar de tratarse de una especie perenne.



Figura 1.3 Esquema descriptivo del ciclo ontogénico del cultivo de algodón: etapa vegetativa, reproductiva, madurez. Escala adaptada por Paytas y Ploschuk (2013).

Por otra parte, la formación de órganos fructíferos sigue un patrón definido. Estos órganos se agrupan en intervalos de floración horizontal y vertical (Kerby, 1981; Figura 1.4). A partir del primer pimpollo y cada 3 días (aproximadamente) ocurre la aparición de una nueva estructura fructífera sobre la posición más cercana al tallo principal de cada rama simpodial (intervalo vertical), siempre desde la base hacia el ápice y a partir del sexto nudo del tallo principal. Estas se denominan "primera posición" sobre el tallo principal. De la misma manera, cada 6 días (aproximadamente) aparecen nuevas estructuras fructíferas sobre una misma rama reproductiva (intervalo horizontal).



Figura 1.4 Esquema de la planta de algodón con el tallo principal, las ramificaciones monopodiales y simpodiales, las estructuras reproductivas (botón floral o pimpollo, flores y cápsulas) y sus intervalos de floración vertical y horizontal, medidos en días calendario. Los números en cada posición representan la secuencia temporal de emisión de estructuras florales, medida en días a partir de la primera flor abierta. El triángulo representa la zona de mayor retención de frutos. La línea entrecortada representa el sector en el que se produce el denominado "*cutout*". Modificado de Paytas y Ploschuk (2013).

Por otra parte, la rama vegetativa monopodial de la base tiene la capacidad potencial de generar las mismas estructuras vegetativas y reproductivas que las producidas por el tallo principal. No obstante, la prioridad jerárquica en la planta es muy baja en esta rama, acentuándose aún más en los sistemas de alta densidad y surcos estrechos. Por lo tanto, la contribución de esta rama al rendimiento del cultivo se considera actualmente despreciable debido a los planteos modernos que contemplan el uso de altas densidades.

Una vez formadas, las cápsulas en crecimiento tienen prioridad jerárquica en el uso de los asimilados sobre el resto de las fructificaciones (Constable, 1980). A medida que la carga de las cápsulas aumenta, la disponibilidad de asimilados para los frutos más jóvenes decrece. En relación con el aborto (comúnmente llamado derrame) de las fructificaciones, se puede señalar que las cápsulas más jóvenes y pequeñas (de no más de 10 días) son las más sensibles al derrame y les siguen en orden decreciente los pimpollos grandes, pimpollos pequeños y, finalmente, las cápsulas grandes (de más de 10 días). Este orden de prioridad está principalmente determinado por la posición de la estructura reproductiva en la planta con respecto al tallo principal.

Como consecuencia principal de esta jerarquía interna, establecida dentro de una misma planta, queda definida una especie de "triángulo de retención de frutos", tal como se señala en la Figura 1.4. Las dimensiones de este triángulo podrían verse reducidas ante la presencia de un evento de estrés abiótico como el de altas temperaturas durante el período crítico de determinación del número de frutos, que abarca una ventana desde 10 días antes de principio de floración hasta 10 días posteriores a la finalización de la floración efectiva (Paytas y Ploschuk, 2013). De hecho, se han observado importantes reducciones producidas por un estrés térmico durante ese período sobre la retención de las flores y los frutos en situaciones de cultivo a campo (Singh et al. 2007). Sin embargo, existe un vacío de conocimientos acerca de la variabilidad espacial del impacto de las altas temperaturas durante el período crítico sobre la retención, número y peso de las cápsulas. Estos aspectos fueron abordados en la tesis. En relación con las características del genotipo, el impacto de la limitación de la disponibilidad de fotoasimilados sobre la retención de frutos durante el período crítico de definición del rendimiento (Singh et al. 2007; Pettigrew, 2012) se ha ido incrementando como consecuencia de que los genotipos actuales tienden a reducir la duración de su ciclo y, posiblemente, posean una menor relación fuente/destino durante el período crítico, asociado a su vez con un menor IC final (Paytas y Ploschuk, 2013). Como se mencionó anteriormente, el algodón es una especie perenne que no presenta una floración terminal y el corte estacional fisiológico se establece presuntamente a través de regulaciones endógenas. En consecuencia, un estrés térmico durante el período crítico podría ser menos compensado en los genotipos de ciclo más cortos con una menor relación fuente/destino durante el período posterior a la finalización del estrés. Este aspecto es muy relevante y original en la línea de trabajo y fue tratado en esta tesis.

1.1.6.4 Antecedentes del impacto de las altas temperaturas en el cultivo de algodón a escala de planta, bioquímica y molecular

Como se mencionó anteriormente, la temperatura es el principal factor ambiental que controla la duración de las diferentes etapas de desarrollo del algodón. El desarrollo temprano es altamente dependiente de la temperatura (Constable, 1977) y la tasa de desarrollo es función directa y lineal de la temperatura, desde una temperatura base hasta una óptima. Una característica del algodón es su elevada temperatura base (alrededor de 15°C; Paytas y Ploschuk, 2013), que limita severamente su cultivo hacia los ambientes subtropicales. Pero estos ambientes, a su vez, están expuestos a episodios de temperaturas suficientemente altas para someter al cultivo a condiciones de estrés.

En relación con los procesos de crecimiento, algunos antecedentes en este cultivo revelan que la temperatura afecta el comportamiento de la fotosíntesis (Krief y Sung, 1986). Estos autores reportaron una tasa óptima de fotosintética bruta a los 32 °C, pero la tasa de fotosíntesis neta se redujo a partir de los 22°C. Con temperaturas elevadas, además de la disminución de la fotosíntesis ocurre también aumentos en las tasas respiratorias y de fotorrespiración, típico de las plantas C₃ (ver punto 3).

En relación con lo anterior, en este cultivo se han realizado diversos trabajos que evaluaron los efectos de las temperaturas sobre el aparato fotosintético en un nivel de organización a escala bioquímica y molecular. Así, Feller et al. (1998) encontraron que la enzima Rubisco sufría una inhibición reversible con temperaturas superiores a 35°C y menores o iguales a 40°C, pero a temperaturas mayores la inhibición resultó irreversible.

En cambio, otros trabajos han demostrado que, con temperaturas altas (40°C), se indujo la resistencia al calor, sin presentar alteraciones en la composición de los ácidos grasos (Rikin et al. 1993). Existen además diversos estudios que abordaron el impacto de las altas temperaturas sobre la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y enzimas antioxidantes. La mayoría de ellos han sido analizados (en condiciones controladas o a campo) durante las etapas vegetativas tempranas (Sethar et al. 2002; Schrader et al. 2004; Wise et al. 2004; Gür et al. 2010; Mathur et al. 2011; Wang et al. 2013; Mathur y Jajoo, 2014), mientras que **son pocos los estudios centrados en la etapa reproductiva** (Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012). **Por otra parte, en cultivos perennes como el algodón, no existe en la actualidad información acerca del rol de la aclimatación de la fotosíntesis al estrés térmico, como tampoco del rol de los componentes difusionales del CO₂ (conductancias estomáticas y del mesófilo). Estos aspectos fueron abordados en la tesis.**

1.1.6.5 Antecedentes del impacto de las altas temperaturas en el cultivo de algodón a escala ecofisiológica de cultivo

Existen estimaciones del rendimiento teórico basadas en la ecofisiología del cultivo de algodón (Constable y Bange, 2015). En cuanto a la temperatura, se ha estudiado recientemente el impacto de la temperatura del canopeo sobre la calidad de la fibra, pero no sobre el rendimiento cuantitativo (Conaty et al. 2015). En relación con esto último, el conocimiento acerca del impacto de los episodios de altas temperaturas sobre los parámetros ecofisiológicos presentados en la Ecuación 1 (ver punto 4) es bastante limitado. En este cultivo, los mayores esfuerzos sobre el efecto de la temperatura han sido abordados en el impacto de este estrés sobre el índice de cosecha, fundamentalmente en lo que respecta a las fallas en el proceso de polinización (Burke et al. 2004; Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012). No obstante, no existe en la actualidad antecedente alguno en este cultivo que describa su impacto sobre la eficiencia de intercepción y la eficiencia en el uso de la radiación, como tampoco su interacción con genotipos que tengan diferente largo del ciclo. Estos aspectos son actualmente originales y relevantes, teniendo en cuenta su condición de especie perenne y su particular dinámica de emisión de estructuras reproductivas, y también fueron abordados en esta tesis.

1.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO

1.2.1 Objetivo general

Analizar el impacto de las altas temperaturas durante el período crítico, sobre la determinación y generación del rendimiento, a través de la captación de la radiación, su conversión en biomasa y su partición reproductiva

1.2.2 Objetivos específicos

- i) Evaluar los efectos instantáneos y de aclimatación de las temperaturas supraóptimas sobre la tasa fotosintética vía sus componentes difusionales, a través de la conductancia estomática y del mesófilo.
- ii) Caracterizar el efecto de las temperaturas supraóptimas sobre la eficiencia de intercepción, la eficiencia del uso de la radiación interceptada y el índice de cosecha.
- iii) Analizar el impacto diferencial de las altas temperaturas durante dos etapas del período crítico de determinación del rendimiento sobre el número y peso de cápsulas, como también su distribución espacial en las ramas reproductivas.
- iv) Analizar posibles interacciones entre cultivos con relaciones fuente/destino contrastantes, en las variables analizadas en los objetivos anteriores.

1.3. Hipótesis

Para el objetivo i)

H_{I-I}) Los impactos del estrés térmico durante la etapa reproductiva sobre la tasa fotosintética tienen un componente relacionado con efectos instantáneos de la temperatura y otra con una aclimatación producida durante el período de exposición.

H_{I-II}) La principal variable involucrada en el impacto del estrés térmico sobre la tasa fotosintética es la conductancia del mesófilo.

Para el objetivo ii)

 H_{II}) El impacto negativo del estrés térmico tiene una componente relacionada con una menor eficiencia de intercepción (e_i) y/o eficiencia de uso de la radiación (EUR) y otra determinada por un menor índice de cosecha (IC).

Para el objetivo iii)

H_{III-I}) Las temperaturas supraóptimas disminuyen el número de cápsulas como consecuencia de un mayor número de abortos en posiciones menos prioritarias de los destinos reproductivos.

H_{III-II}) Las temperaturas supraóptimas disminuyen el peso de las cápsulas ubicadas en posiciones menos prioritarias de los destinos reproductivos.

Para el objetivo iv)

H_{IV}) La disminución en la relación fuente/destino exacerba los efectos negativos de las temperaturas supraóptimas sobre las variables afectadas.

1.4 Estructura de la tesis

Para poner a prueba las hipótesis propuestas se realizaron distintos experimentos cuyos resultados se presentan en los capítulos 3, 4 y 5. Cada capítulo cuenta con su propia introducción, materiales y métodos, resultados y discusión. En el presente capítulo introductorio se presenta una descripción general de los temas a abordar y de los antecedentes con los que se cuenta. En el capítulo 2 se aborda los materiales y métodos generales utilizados en el desarrollo de cada uno de los experimentos, mientras que los materiales y métodos específicos se describen en cada capítulo particular. En el Capítulo 3 (Hipótesis H_{I-I}, H_{I-II} y H_{IV}) se presentan los resultados sobre los efectos instantáneos y de aclimatación de las temperaturas supraóptimas sobre la tasa fotosintética vía sus componentes difusionales, a través de la conductancia estomática y del mesófilo. En el capítulo 4 (Hipótesis H_{II} y H_{IV}) se presentan los resultados sobre efecto de las temperaturas supraóptimas sobre la eficiencia de intercepción y la eficiencia del uso de la radiación interceptada.

En el capítulo 5, (Hipótesis H_{II}, H_{III-I}, H_{III-II} y H_{IV}) se presentan los resultados sobre el impacto diferencial de las altas temperaturas durante dos etapas del período crítico de determinación del rendimiento sobre el número y peso de cápsulas, como también su distribución espacial en las ramas reproductivas y el índice de cosecha. Finalmente, en el capítulo 6 se presenta la interrelación y síntesis de los resultados alcanzados, la discusión general del trabajo que incluye el contraste de hipótesis, la contribución al avance del conocimiento, aplicaciones de los resultados obtenidos, el planteo de nuevos interrogantes y la propuesta de futuras líneas de investigación.

CAPÍTULO 2 METODOLOGÍA GENERAL

Resumen

En este capítulo se describen los experimentos que se realizaron en esta tesis y las metodologías generales aplicadas. En particular, se brinda una descripción detallada de la forma en que se impusieron los tratamientos y cómo se cuantificó el estrés térmico. Los métodos particulares utilizados para abordar los diferentes objetivos de la tesis se encuentran descriptos dentro de su correspondiente capítulo.

2.1 Generalidades y tratamientos

Se realizaron dos experimentos en condiciones de campo en las temporadas 2015/2016 y 2016/2017 (Experimentos 1 y 2, respectivamente) bajo óptimas condiciones hídricas y nutricionales. El Experimento 1 se realizó en la estación de investigación del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), ubicada en Reconquista (29° 15 'S, 59° 44' O, Santa Fe, Argentina) y el Experimento 2 en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, Argentina (34° 35 'S, 58° 29' O). En ambos experimentos la siembra se realizó de forma manual, en surcos distanciados a 0,525 m, con una densidad de siembra de 20 pl m^{-2} .

En ambos experimentos se realizaron tratamientos de alta temperatura desde la etapa de botón floral (pimpollado). Se impusieron dos tratamientos térmicos: i) un tratamiento a partir del momento de pre-floración, 14 días entre el botón floral y el período de floración (H1) y ii) un tratamiento en el momento de post-floración de 15 días a partir de la floración (H2). Los tratamientos de control fueron aquellos sin manipulación de temperatura en ambos períodos (C1 y C2 para H1 y H2, respectivamente) tal como se muestra en la Fig. 2.2

28



Figura 2.1 Esquema de los tratamientos de calentamiento y control realizados en los Experimentos 1 y 2 mediante el uso de estructuras portátiles de control (C1-C2) y de calentamiento (H1-H2) durante los períodos de pre-floración (C1-H1) y post-floración (C2-H2). Las barras grises indican el período en el que se impusieron los tratamientos correspondientes (A). Los momentos de medición y los respectivos tratamientos medidos se indican mediante flechas verticales para las variables de intercambio de gases y fluorescencia. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación del estrés térmico. S= siembra, BF= etapa de botón floral, FL= etapa de floración, MF= madurez fisiológica.

Concretamente, la instalación de los tratamientos H2 y C2 coincidió con el momento de finalización de los tratamientos H1 y C1, y la sumatoria de ambos períodos dio como resultado una ventana de aproximadamente 30 días, que aborda al período crítico de determinación del rendimiento del cultivo (Fig. 2.1).

Se instalaron 3 microparcelas para cada uno de los tratamientos, cada unidad experimental (microparcela) estuvo constituida por una estructura con una base hecha con caños de metal, desplegada con un film de acetato de 150 micrones (Fig. 2.2). Las dimensiones de cada estructura fueron de 2*1*1 m y se instaló una estructura por unidad experimental a través de un sub-muestreo. Las estructuras de los tratamientos H1 y H2 fueron cerradas, pero con una luz de aireación en la base, con el fin de aumentar la temperatura de su interior por efecto en el balance de radiación, pero a su vez disminuir

en su máxima posibilidad el aumento de humedad y una posible caída de la concentración de CO_2 , producto de las tasas de transpiración y fotosíntesis, respectivamente. De hecho, mediciones preliminares realizadas al mediodía durante un día soleado revelaron que las estructuras para generar temperaturas altas no disminuyeron significativamente la concentración de CO_2 medida a la altura de la hoja más joven completamente expandida (380,5±1,64 y 378,9±3,12 ppm, media ± error estándar para los tratamientos C y H, respectivamente, n= 5, Fig. 2.3). En cambio, las estructuras de los tratamientos C1 y C2 fueron abiertas completamente en sus costados, con el film desplegado solamente en el techo, con el fin de descartar posibles artefactos asociados con la estructura del tratamiento y cuantificar la posible extinción de la radiación producida por el film cobertor.



Figura 2.2 Fotografías de estructuras de polietileno cristal sobre las estructuras de hierro destinadas a los tratamientos controles (C) y de temperatura (H).



Figura 2.3 Concentración ambiental de CO_2 en el interior de las miroparcelas medida en tratamientos de control (C) y calor (H), medida con el analizador de gases Li-Cor 6400, durante el período de pre-floración en la parte superior del dosel de la planta. Las mediciones se tomaron a la 1: 30 h PM. En Exp. 1. ns= No significativo (P> 0,05).

2.2. Experimento 1

El experimento se sembró en forma manual el 24 de noviembre de 2015, en parcelas con un suelo Argiudol Acuértico, que se caracteriza por tener buen drenaje y textura franco-limosa. Cada unidad experimental constó de una superficie de 10mx5m y el diseño experimental fue en bloques completos aleatorizados con un n de 3. Se utilizaron semillas de dos genotipos: DP402 BGRR y DP1238 BGRR. Ambos materiales difieren en el número de días a madurez (DP1238 BGRR es de ciclo más largo que DP402 BGRR). El comportamiento productivo y sanitario entre genotipos es similar, la diferencia entre ellos está en el inicio y en la duración del período reproductivo. La etapa primer pimpollo, en el genotipo DP 402 necesita acumular 496 °C d de tiempo térmico ; en cambio el DP 1238 requiere 584 °C d. El período reproductivo (primer pimpollo- primera cápsula abierta) en el genotipo DP 1238 tiene aproximadamente 127 °C d más que el DP 402 (Casuso et al., 2016). Por razones prácticas, en esta tesis los genotipos DP1238 BGRR y DP402 BGRR son denominados como Gl (genotipo de ciclo largo) y Gc (genotipo de ciclo corto), respectivamente.

2.3 Experimento 2

El Experimento 2 se llevó a cabo en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, y tuvo el objetivo de reforzar la H_{IV} propuesta en el capítulo 1) la cual plantea que una disminución en la relación fuente/destino exacerba los efectos negativos de las temperaturas supraóptimas sobre las variables afectadas. La fecha de siembra fue el 24 de diciembre de 2016. El mismo tuvo características muy similares a las descriptas para el Experimento 1, por lo que el set de mediciones fue similar, al igual que los tratamientos de temperatura. En este caso se utilizó un solo genotipo (DP402 BGRR, el de ciclo corto) y se incorporó un nuevo factor que consistió en tratamientos de defoliación. Así, en el comienzo del período crítico, los tratamientos H y C se combinaron a su vez con dos tratamientos que se visualizan en le Figura 2.4: i) testigo sin defoliar (D+) y ii) tratamiento parcialmente defoliado (D-, 50% al inicio de este período en forma intercalada a lo largo de toda la planta). Esto permitió generar condiciones manipuladas de diferentes relaciones fuente/destino, con el fin de descartar presuntos efectos indirectos del genotipo que pudiesen haber existido en el Experimento 1.



Figura 2.4 Fotografías de los tratamientos sin defoliar (D+) (a) y defoliados (D-) (b).

En este experimento se evaluó también el estado hídrico de las plantas mediante mediciones de potencial agua de la hoja, utilizando una cámara de presión (Scholander et al. 1965), estas se realizaron a la 1:30h PM hora local a los 6 días después del inicio del estrés, con el fin de descartar eventuales diferencias en las respuestas asociadas con esta variable. No se detectaron diferencias en el potencial hídrico de las hojas. En el Exp 2, sin embargo, las plantas sin manipulación de área foliar (D +) alcanzaron valores de potencial foliar más bajos que el tratamiento de remoción del 50% del área foliar (D-, P<0,05; Fig. 2.5), independientemente del tratamiento de temperatura.



Figura 2.5. Potencial agua de la hoja para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor: H) y defoliación (D+ intacto y D- eliminado al 50%) durante la post-floración en Exp. 2. Las mediciones se tomaron a la 1: 30H PM a los 6 días después del inicio del estrés. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 4). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P< 0,05).

2.4 Registro de variables meteorológicas

Para el Exp 1 se tomaron registros integrales de temperatura media diaria y radiación diaria de una estación meteorológica automática ubicada a 420 m del sitio experimental.

En Exp. 2, los datos meteorológicos fueron registrados por una estación meteorológica ubicada a 300 metros de las parcelas. Para registrar la temperatura del aire y la humedad relativa (HR) dentro de las microparcelas que se describen a continuación, se utilizaron dataloggers (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) que contenían un sensor de temperatura (termocupla) y otro de humedad relativa (de capacitancia variable), ubicados en la parte superior del dosel. En forma simultánea, se registraron los datos (temperatura y humedad relativa) de una unidad experimental de cada tratamiento de temperatura (C y H), con rotaciones llevadas a cabo en forma semanal.

2.5 Condiciones ambientales durante el período de crecimiento del cultivo y tratamientos

Las condiciones ambientales en las dos localidades donde se llevaron a cabo los experimentos se muestran en la Cuadro 2.1. Tal como se esperaba por su ubicación geográfica, las temperaturas media, mínima y máxima para el Experimento 1 (realizado en la localidad subtropical norte de Reconquista) fueron alrededor de 2°C más altas que las del Experimento 2, realizado en la zona templada de Buenos Aires.

Cuadro 2.1 Temperaturas del aire medias, mínimas y máximas diarias, humedad relativa (HR) y radiación global en los dos experimentos durante los meses comprendidos entre la siembra y los 15 días posteriores a la floración. El Experimento 1 se llevó a cabo en Reconquista (29° 15 'S, 59° 44' O, Santa Fe, Argentina) y el Experimento 2 en Buenos Aires, Argentina (34° 35 'S, 58° 29' O).

		Tem	Temperatura		HR	
		Media	Mín.	Máx.	Prom.	Radiación Global
			°C		%	(MJ m ⁻² día ⁻¹)
Exp. 1 2016	Enero	27.7	22.8	32.7	78.4	25.3
	Febrero	27.5	22.3	32.7	78.8	21.2
	Marzo	22.6	17.1	28.2	79.3	20.1
Exp.2 2017	Enero	25.4	24.2	30.8	74.5	24.7
	Febrero	25.4	20.4	30.3	74.3	19.7
	Marzo	22.5	18.4	26.7	73.5	12.6

En cuanto a los tratamientos, las estructuras H aumentaron claramente las temperaturas en comparación con las C (Fig. 2.6; Cuadro 2.2). En ambos experimentos, la temperatura media diaria promedio de ambos períodos de calentamiento (antes y después de la floración) fue 3,2 y 1,8°C más alta en estructuras H que C (Exp. 1 y 2 respectivamente, P< 0,05). Como era de esperar, las diferencias en las temperaturas máximas medias entre los tratamientos H y C (6,9 y 5,8°C para los Exp. 1 y 2 respectivamente, P< 0,05) fueron más contrastantes, alcanzando una media diaria de 37,9°C en el Experimento 2 (Cuadro 2.2). De hecho, el intervalo de tiempo en el que las temperaturas H y C difirieron osciló entre las 10 AM y las 6 PM durante un día soleado (Fig. 2.6C), alcanzando hasta 40°C en H. La temperatura promedio fue 4,9°C más alta (P< 0,05, promedio de tres días soleados) que los tratamientos C, mientras que se detectaron diferencias no significativas en los días nublados (datos no mostrados).



Figura 2.6. Temperatura máxima diaria (símbolos negros) y promedio diario (símbolos grises) en Exp. 1 (a) y Exp. 2 (b). Registro de la marcha diaria de la temperatura media de un día completamente soleado (20/02) y un día nublado (23/02) en Exp. 2 (c), en tratamientos de control (C, símbolos vacíos) y de calor (H, símbolos llenos). Las líneas punteadas verticales representan el final (H1) o el inicio (H2) de los tratamientos térmicos de cada experimento.

	Exp. 1		Exp. 2		
Tratamiento	Media °C	Máx °C	Media °C	Máx °C	
С	26,8 ± 0,29 a	29,9 ± 0,36 a	24,8 ± 0,35 a	32,1 ± 0,69 a	
Н	$30,0 \pm 0,46 \text{ b}$	$36,8 \pm 0,38$ b	$26,3 \pm 0,51$ b	$37,9 \pm 0,79$ b	

Cuadro 2.2. Temperaturas medias y máximas diarias para las estructuras de control (C) y calentadas (H) registradas por un datalogger a intervalos de media hora. Promedio de 53 días de tratamiento

Letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas entre tratamientos de temperatura (P < 0,05).

El déficit de presión de vapor de las hojas (VPD_L) también se analizó en ambos experimentos (Fig. 2.7). Como se esperaba, VPD_L se asoció positivamente solo con la temperatura instantánea a la que se realizaron las mediciones, independientemente del genotipo y la estructura de calentamiento. Así, cuando las comparaciones entre las estructuras C y H se realizaron bajo la misma temperatura instantánea (es decir, C Tc frente a H Tc a 35°C o C Th frente a H Th a 43°C), las VPD_L fueron las mismas, descartando artefactos asociados con los tratamientos de temperatura.



Figura 2.7 Déficit de presión de vapor de la hoja (VPDL) durante pre-floración, medido con el analizador de gases Li-Cor 6400, para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H). Los datos se presentan para dos genotipos (Gc) y (Gl), y dos temperaturas instantáneas (Tc: 35° -Th: 43° C) en Exp.1 (a) y Exp.2 (b) a los 6 días después del inicio del estrés. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P< 0,05). ns= No significativo (P> 0,05).

La metodología mencionada a lo largo de este capítulo resulta común a todos los objetivos e hipótesis planteados en esta tesis. Los aspectos particulares de las observaciones y mediciones se encuentran descriptos detalladamente en las secciones de Materiales y Métodos correspondientes a cada capítulo.

CAPÍTULO 3 IMPACTO DE LAS TEMPERATURAS SUPRAÓPTIMAS SOBRE LA TASA DE FOTOSÍNTESIS Y VARIABLES ASOCIADAS

Artículo derivado de este capítulo: Mercado Álvarez, K., Bertero, H. D., Paytas, M. J., & Ploschuk, E. L. (2021). Mesophyll conductance modulates photosynthetic rate in cotton crops exposed to heat stress under field conditions. Journal of Agronomy and Crop Science. http://doi.org/10.1111/jac.12536.

3.1 Introducción

La temperatura es el principal factor ambiental que controla la duración de las diferentes etapas del desarrollo del algodón. El estrés por calor está fuertemente relacionado con el aumento de la temperatura máxima diaria por encima de un valor umbral, durante un corto período de tiempo, pero suficiente para causar un daño irreversible al crecimiento y/o desarrollo de las plantas (Wahid et al. 2007). El fenómeno del cambio climático se observa actualmente en una amplia gama de ecosistemas y especies en todas las regiones del mundo, en respuesta al aumento de la concentración de dióxido de carbono asociado a un aumento de la temperatura media y sus fluctuaciones anuales (Seneviratne et al. 2018). Este aumento de temperatura se observó desde la etapa preindustrial hasta la actualidad, causando en muchas casos efectos negativos asociados a la pérdida de rendimiento de los cultivos, así como cambios significativos en la fenología y distribución de especies.

El estrés por altas temperaturas tiene numerosos efectos sobre la fisiología, la bioquímica y regulación génica de las plantas, siendo uno de ellos la reducción de la fotosíntesis. Como regla general, la tasa de fotosíntesis neta aumenta con la temperatura hasta alcanzar un máximo, que representa la temperatura óptima para la fotoasimilación, seguida de un fuerte descenso con temperaturas más altas (Ducruet et al. 2007). Además, varios estudios revelan que la tasa neta de fotosíntesis también aumenta con la aclimatación a altas temperaturas, cuando las plantas que estuvieron expuestas a altas temperaturas durante un período prolongado se comparan con las no aclimatadas cultivadas a la misma temperatura (Haldimann y Feller, 2005).

Según estudios anteriores, los tres procesos fotosintéticos más afectados por el estrés por calor son: el funcionamiento de los fotosistemas, la generación de ATP y la asimilación bioquímica a través del ciclo de Calvin (Allkhverdiev et al. 2008). Sin embargo, también se reveló que la conductancia estomática (g_s) y la conductancia del mesófilo (g_m) juegan un papel clave en la limitación de la tasa de fotosíntesis bajo varios estreses abióticos, como cambios instantáneos de temperatura (Flexas et al. 2008; 2012).

No obstante, no existe en la actualidad información sobre el posible papel de tales conductancias durante los procesos de aclimatación a lo largo de un período de estrés por calor.

En este contexto, el algodón es una planta perenne, pero se cultiva como anual en sistemas comerciales a través de prácticas de manejo agronómico y se caracteriza por tener un hábito de crecimiento indeterminado, con un desarrollo vegetativo y reproductivo que sigue patrones regulares y ordenados. Durante el ciclo del cultivo, su productividad es sensible a las variaciones en las condiciones ambientales. Los efectos de la alta temperatura en la germinación, el crecimiento de las plántulas, el crecimiento vegetativo y el desarrollo del cultivo han sido bien documentados (Hodges et al. 1993; Reddy et al. 1996a); en este cultivo se han realizado diversos trabajos que evaluaron los efectos de las temperaturas sobre el aparato fotosintético en un nivel de organización a escala bioquímica y molecular. Feller et al. (1998) encontraron que la enzima Rubisco sufre inhibición reversible a temperaturas alrededor de 35°C, pero esta inhibición es irreversible a temperaturas más altas.

Otros estudios abordaron el impacto de las altas temperaturas en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y enzimas antioxidantes. Sin embargo, la mayoría de ellos han sido evaluados (bajo condiciones controladas o de campo) durante las primeras etapas vegetativas, sin embargo (Sethar et al. 2002; Schrader et al. 2004; Wise et al. 2004; Gür et al. 2010; Mathur et al. 2011; Mathur y Jajoo, 2014).

Por el contrario, solo unos pocos estudios en algodón se centran en la etapa reproductiva y la mayoría de ellos solo estudiaron la inhibición de la fecundación (Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012). En este contexto, el foco de estos estudios fue el efecto de la temperatura en el índice de cosecha, particularmente relacionado con fallas de la polinización. Sin embargo, se sabe poco sobre el efecto del estrés por calor durante la etapa reproductiva sobre la fotosíntesis y los componentes de difusión involucrados (g_s y g_m). Además de esto, se desconoce en gran medida si la fotosíntesis puede ser modulada por la influencia de los destinos reproductivos (Lambers et al. 1998). Los genotipos actuales de algodón generalmente tienen ciclos más cortos con respecto a los genotipos antiguos, lo que reduce la relación fuente (área foliar por planta)/destino (rendimiento potencial por planta) (Casuso et al. 2016). No se dispone de información sobre las interacciones entre la relación fuente/destino y los efectos del estrés por calor en la actividad de la fotosíntesis.

Dado que el período crítico para la determinación del rendimiento del algodón está delimitado por la fase reproductiva (Paytas y Ploschuk, 2013), y que las fallas en la fotosíntesis podrían reducir la productividad cuando el cultivo está sometido a estrés térmico, este capítulo aborda específicamente el objetivo i) propuesto en el Capítulo 1 de la tesis: Evaluar los efectos instantáneos y de aclimatación de las temperaturas supraótimas sobre la tasa fotosintética vía sus componentes difusionales, a través de la conductancia estomática y del mesófilo. Las hipótesis involucradas son las H_{I-I}, H_{I-II} y H_{IV}.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Material vegetal y experimentos

Se realizaron dos experimentos en condiciones de campo en las temporadas 2015/2016 y 2016/2017 (Experimentos 1 y 2, respectivamente) cuya descripción

detallada se encuentra en el Capítulo 2. A modo de resumen, el Experimento 1 se realizó en la estación de investigación del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), ubicada en Reconquista (29° 15' S, 59° 44' O, Santa Fe, Argentina) y el Experimento 2 en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, Argentina (34° 35' S, 58° 29' O). En el Exp. 1 se utilizaron dos genotipos de algodón (DP402 BGRR ciclo corto y DP1238 BGRR, ciclo largo), denominados en este capítulo Gc y Gl respectivamente. Dado que no se encontraron diferencias significativas entre los genotipos en este experimento, solo se usó un genotipo (DP402 BGRR) en Exp. 2.

En ambos experimentos se realizaron tratamientos de alta temperatura desde la etapa de botón Floral (ver Figura 2.1, Capítulo 2). Se impusieron dos tratamientos térmicos: i) un tratamiento en pre-floración de 14 días entre botón floral y el inicio de la floración (H1) y ii) un tratamiento en post-floración de 15 días a partir del inicio de la floración (H2), los tratamientos de control fueron aquellos sin manipulación de temperatura en ambos períodos (C1 y C2 para H1 y H2, respectivamente).

3.2.2. Intercambio gaseoso foliar y parámetros de fluorescencia de clorofila.

En ambos experimentos, se evaluó el intercambio de gases en las hojas, utilizando un sistema portátil Li-6400 con un fluorómetro de cámara foliar 6400-40 (Li-Cor, Lincoln, NE, EE.UU.) con 1500 μ mol m⁻² s⁻¹ PPFD en las hojas más jóvenes completamente expandidas, ubicadas en el estrato superior de la planta. Se efectuaron mediciones de: tasa de fotosíntesis neta a saturación lumínica (A_{máx}), conductancia estomática (g_s,) y concentración de CO₂ intercelular (Ci) (μ mol CO₂ mol⁻¹ de aire). El flujo de aire, la concentración de CO₂ en la cámara de referencia y la temperatura del bloque fueron controlados automáticamente por el equipo a 300 μ mol s⁻¹, 400 μ mol mol⁻¹ (ppm) y

35°C, respectivamente. Con el fin de distinguir los efectos instantáneos de la temperatura predominante del tratamiento de los posibles efectos producidos por la aclimatación (Yamori et al. 2014), las mediciones de cada tratamiento (H y C) se realizaron con las temperaturas de H y C, alcanzando así cuatro combinaciones (HH, HC, CH y CC). Para hacer esto, se utilizó el comando de control de la temperatura del bloque de la cámara de medición utilizada por el medidor Li-6400.

En ambos experimentos, se realizaron mediciones de fluorescencia. Así, la eficiencia fotoquímica máxima del PSII (Fv / Fm) se estimó utilizando otro conjunto de hojas (diferentes de aquellas donde se midió fotosíntesis) aclimatadas a la oscuridad durante 30 min, mientras que los parámetros de fluorescencia (Maxwell y Johnson 2000; Lichtenthaler et al. 2005) se midieron simultáneamente con la fotosíntesis. La tasa de transporte de electrones (ETR) se calculó como:

$$ETR = \Phi PSII \times PPFDabs \times 0.5$$

donde ΦPSII es el rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II, PPFDabs es la fracción de PPFD absorbido (asumida como 0,85), y 0,5 es la constante que explica la partición de electrones entre el PSII y el PSI.

El rendimiento cuántico efectivo de PSII se estimó utilizando:

$$\Phi PSII = (Fm' - Ft) / Fm'$$

donde Fm' es la intensidad de fluorescencia máxima producida por un flash de saturación de 1 s (7000 μ molm-2 s -1 PPFD) y Ft es la intensidad de fluorescencia a estado estacionario de la fotosíntesis bajo un PPFD de 1500 μ molm-2 s - 1.

La eficiencia intrínseca de PSII (Fv' / Fm'), parámetro que describe la eficiencia cuántica si todos los centros de PSII estuvieran abiertos, se calculó como:

Fv' / Fm'= (Fm'- Fo') / Fm'

donde Fo ' es la intensidad de fluorescencia mínima después de un pulso oscuro de 6 s y un pulso de rojo lejano de 10 μ mol m -2 s -1 durante 5 s (que comenzó 1 s antes de que se apague la luz). El rendimiento cuántico máximo de PSII (Fv/Fm) se estimó en la mañana (10:00 – 11:00 h, hora solar). Las hojas se mantuvieron durante 30 minutos en la oscuridad dentro de sobres de papel de aluminio según lo recomendado por Murchie y Lawson (2013).

El cálculo del rendimiento cuántico potencial del PSII (Fv/Fm) se basó en

Fv / Fm = (Fm - Fo) / Fm

donde Fm es la intensidad máxima de fluorescencia producida por un flash de saturación de 1 s (7000 μ mol m- 2 s - 1 PPFD) en la oscuridad y Fo es la fluorescencia mínima antes del pulso de flash.

Las mediciones de intercambio de gases y fluorescencia se realizaron en dos momentos diferentes: tanto en el período pre-floración como en post-floración (ver Figura 2.1, Capítulo 2). Para evaluar una posible recuperación del estrés térmico, los tratamientos C1 y H1 se midieron dos veces: en pre-floración y también durante post-floración, cuando se habían retirado las estructuras.

3.2.3 Conductancia del mesófilo

La conductancia de mesófilo (g_m) se estimó en ambos experimentos aplicando el método de flujo de electrones variable (Bongi y Loreto, 1989; Harley et al. 1992) mediante la siguiente ecuación:

$$g_m = A_{max} / \{ [C_i - (\Gamma * [[ETR + 8 (A_{max} + Rd)]] / [[ETR-4 (A_{max} + Rd)]] \} (Ecuación 1) \}$$

donde $A_{máx}$ es la tasa de fotosintética neta a saturación lumínica, C_i es la concentración interna de CO₂ en la cámara sub-estomática, ETR es la tasa de transporte de electrones , Rd es la respiración que ocurre durante el día que no está relacionada con la fotorrespiración y Γ * es el punto de compensación de CO₂ en ausencia de Rd. Se midieron $A_{máx}$, C_i y ETR con el sistema Li-6400 como se describió anteriormente. El coeficiente Γ * se obtuvo de la literatura para la temperatura de medición (Bernacchi et al. 2002). Rd se estimó indirectamente para cada tratamiento utilizando el método propuesto por Yin et al. (2011), basado en mediciones combinadas de fotosíntesis y fluorescencia en un rango de bajas irradiancias.

3.2.4 Análisis estadístico

Los datos fueron sometidos a Análisis de Varianza (ANOVA) usando un Anova bifactorial (genotipo x estructura) en Exp.1 y un Anova de trifactorial (estructura x momento x defoliación) en Exp. 2. Las relaciones entre $A_{máx}$ y los rasgos difusionales (g_s , g_m , C_i) se ajustaron mediante regresión lineal y semilogarítmica en los Experimentos 1 y 2, respectivamente, utilizando el software estadístico SPSS Statistics (v20, SPSS an IBM company, Chicago, EE.UU.). Los contrastes entre los tratamientos
se determinaron mediante la prueba t de Tukey a P \leq 0,05 y las cifras se crearon utilizando el software Infostat, versión 2011 (InfoStat, <u>http://www.infostat.com.ar</u>).

3.3 Resultados

3.3.1 Intercambio de gases de las hojas

Con la excepción de g_s , no se detectaron interacciones significativas entre los tres factores involucrados (temperatura instantánea, aclimatación al calor y genotipo) en el Experimento 1 para las comparaciones de las mediciones antes y después de la floración (Cuadro 3.1). Así, se observó un fuerte efecto de aclimatación negativo producido por los tratamientos térmicos (H1 y H2) a través de una reducción de alrededor del 40% en A_{máx} en comparación con los 11 µmol m⁻² s⁻¹ medidos en los controles (promedio de C1 y C2, Fig. 3.1). Por el contrario, no se detectaron efectos de cambios instantáneos de temperatura a pesar de haber sido explorados en un rango de temperatura amplio y supra óptimo (entre 38°C y 45°C). Tampoco se detectaron efectos genotípicos. Se observó un patrón similar al de A_{máx} para ambos períodos en g_m, mientras que g_s se redujo solo en el período posterior a la floración. Sorprendentemente, C_i no se vio afectado por la aclimatación y solo aumentó por la temperatura instantánea más alta durante la prefloración (P< 0,05). La aclimatación también aumentó g_m en un 35% y disminuyó gs en un 25% durante el período de pre y post floración, respectivamente. Cuadro 3.1 Análisis estadísticos del Experimento 1 para la tasa fotosintética neta bajo irradiancias saturantes ($A_{máx}$), conductancia estomática (gs), concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (Ci), y conductancia del mesófilo (gm). Los datos se tomaron durante los períodos de pre- y post-floración en genotipos con ciclos cortos (Gc, DP402) y largos (Gl, DP1238). Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n= 4).

	Pre-floración			
	$A_{máx}$	g_{s}	C_i	$g_{\rm m}$
	(µ mol m ⁻² s ⁻¹)	(mol m ⁻² s ⁻¹)	(ppm)	$(mol m^{-2} s^{-1})$
Genotipo	ns	ns	*	ns
Temperatura Instantánea	ns	**	***	ns
Estructura	*	ns	ns	*
Genotipo x Temperatura Instantánea	ns	ns	ns	ns
Genotipo x Estructura	ns	ns	ns	ns
Temperatura Instantánea x Estructura	ns	ns	ns	ns
Genotipo x Temp.InstantáneaxEstructura	ns	ns	ns	ns
	Post-floración			
Genotipo	ns	ns	ns	ns
Temperatura Instantánea	ns	ns	ns	*
Estructura	***	***	ns	**
Genotipo x Temperatura Instantánea	ns	ns	ns	ns
Genotipo x Estructura	ns	ns	ns	ns
Temperatura Instantánea x Estructura	ns	ns	ns	ns
Genotipo x Temp.InstantáneaxEstructura	ns	**	ns	ns

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 3.1. Tasa fotosintética neta bajo irradiancias saturantes ($A_{máx}$, ab), conductancia estomática (gs, cd), concentración interna de CO2 de la cavidad estomática (Ci, ef) y conductancia del mesófilo (gm, gh) durante pre-floración (a,c,e,g) y post-floración (b,d,f,h) para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H). Se presentan datos para dos genotipos (Gc y Gl) y dos temperaturas instantáneas (Tc = 35°C y Th = 43°C) en Exp. 1. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5). Los análisis estadísticos se muestran en la Cuadro 3.1

Como en Exp. 1 no se detectaron impactos significativos de temperaturas instantáneas en $A_{máx}$, en el Exp. 2 el efecto de la aclimatación al régimen térmico superior (H vs C) solo se midió a una misma temperatura de 35°C. En términos generales, los valores de $A_{máx}$ fueron hasta tres veces superiores a los medidos en Exp. 1. En la pre-floración, no se encontraron interacciones y tanto el calentamiento como los

tratamientos de defoliación tuvieron efectos independientes (Cuadro 3.2). Por lo tanto, se redujo fuertemente por los tratamientos de temperatura más alta (H1) en comparación con el tratamiento de control (C1), independientemente del tratamiento de defoliación (Fig. 3.2), de acuerdo con el Exp. 1. Inesperadamente, $A_{máx}$ se incrementó en un 15% en el tratamiento D- (promedio de plantas C1 y H1, P< 0,05), mientras que g_m siguió un patrón similar.

Cuando se realizaron las mediciones durante el período posterior a la floración, se detectaron interacciones significativas i) entre la aclimatación al estrés por calor (factor estructura) y la disponibilidad de la fuente (factor defoliación); y ii) entre la estructura y el período en el que se impuso la tensión térmica (factor momento) (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Análisis estadísticos en el Experimento 2 para la tasa de fotosíntesis neta $(A_{máx})$, la conductancia estomática (g_s) , la concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (C_i) y la conductancia del mesófilo (g_m) . Los datos correspondieron a medidas tomadas en el pre-post floración en el genotipo DP402 (Gc). Los regímenes de temperatura correspondieron al control (C) y los tratamientos térmicos (H). Los análisis se realizaron para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos y tres vías cuando las mediciones se realizaron antes y después de la floración, respectivamente (n= 5).

Pre-floración							
	$A_{máx}$	gs	C_i	$g_{\rm m}$			
	$(\mu \text{ mol } m^{-2} \text{ s}^{-1})$	$(mol m^{-2} s^{-1})$	(ppm)	$(\text{mol } \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1})$			
Defoliación	**	ns	ns	*			
Estructura	*	ns	*	ns			
Defoliación x Estructura ns		ns	ns	ns			
Post-floración							
Defoliación	ns	ns	ns	ns			
Momento	**	****	****	ns			
Estructura	****	ns	***	****			
Defoliación x Momento	***	ns	**	***			
Defoliación x Estructura	****	**	ns	***			
Momento x Estructura	ns	ns	*	ns			
Defoliación x Momento x							
Estructura	ns	ns	ns	ns			

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura12.2. Tasa fotosintética neta bajo irradiancias saturantes ($A_{máx}$), conductancia estomática (gs), concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (Ci) y conductancia del mesófilo (gm) durante los dos momentos, pre-floración (a, c, e, g) y post-floración (b, d, f, h) para tratamientos de temperatura (control: C y calor: H) y defoliación (D +, no defoliado y D-, parcialmente defoliado) a una temperatura de 35°C. Exp. 2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5). Letras diferentes indican diferencias significativas entre combinaciones de tratamientos (P< 0,05) y se agregaron solo cuando se detectaron interacciones significativas. Los análisis estadísticos se muestran en la Cuadro 3.2.

Por lo tanto, el efecto de aclimatación negativo sobre $A_{máx}$ se observó solo en plantas intactas sin defoliación (D +). Sorprendentemente, la reducción en comparación con los tratamientos C se observó no solo en plantas estresadas por calor en el momento de la medición (H2 D +), sino también para el tratamiento que había sido realizado durante el período de pre-floración (H1 D +), revelando una falta de recuperación de la fotosíntesis a lo largo del período posterior a la imposición del tratamiento térmico (Fig. 3.2).

Contrariamente, se observó una recuperación de $A_{máx}$ en plantas H1 D- (alcanzando valores similares a las C1 D-), cuando fueron defoliadas parcialmente al inicio del tratamiento. Sin embargo, se mantuvo un fuerte efecto perjudicial de reducción de la fuente durante un corto plazo después de la imposición de los tratamientos en los tratamientos C2 y H2 D, independientemente del régimen térmico. En términos generales, se observó una tendencia similar a la descrita anteriormente para $A_{máx}$ para la conductancia del mesófilo (g_m), de acuerdo con los resultados del Experimento 1.

Además, la conductancia estomática (g_s) siguió el mismo patrón solo en los tratamientos realizados durante el período la pre-floración en plantas intactas (C1 D +, H1 D +) y no se detectó un patrón claro para la concentración intercelular (C_i) de CO₂.

3.3.2 Asociaciones de parámetros de intercambio de gases y la fotosíntesis de las hojas

Combinando datos de los tratamientos pre y post floración, $A_{máx}$ se asoció significativamente con g_s y g_m , aunque se observó una falta de asociación entre $A_{máx}$ y C_i (Fig. 3.3). Curiosamente, los valores de fotosíntesis más altos medidos en Exp. 2 en comparación con Exp. 1 están fuertemente asociados ($r^2 = 0,75$) con valores de g_s más altos, pero ambos experimentos tienen ajustes diferentes en función de g_m . Sin embargo, g_m podría explicar la variabilidad en $A_{máx}$ producida por los tratamientos térmicos (dentro de los experimentos) mejor que g_s ($r^2=0,62$ y 0,66 para Exps. 1 y 2, respectivamente; P<0,05).



Figura 3.3. Relaciones entre la tasa fotosintética neta bajo irradiancia saturante $(A_{máx})$ y la conductancia estomática al CO₂ (gs, a), la concentración interna de CO₂ de la cavidad estomática (Ci, b) y la conductancia del mesófilo (gm, c) Los datos corresponden a las mediciones de los dos momentos analizados (pre-floración y post-floración) en Exp. 1 y Exp. 2.

A_{máx} también se asoció con parámetros de fluorescencia, mostrando una correlación más estrecha con la tasa de transporte de electrones (ETR) (r^2 = 0,65, P< 0,0001) (Figs. 3.4 y 3.5) que con el rendimiento cuántico máximo de PSII (Fv / Fm) (r^2 = 0,15, P= 0,0020) (Figs. 3.6 y 3.7).



Figura 3.4. Relación entre la tasa neta de fotosíntesis bajo irradiancias saturantes ($A_{máx}$) y la tasa de transporte de electrones (ETR), medida en Exp. 2 en hojas de plantas sometidas a tratamientos térmicos y de control. Los datos incluyeron mediciones tanto previas como posteriores a la floración.



Figura 3.5. Tasa de transporte de electrones (ETR) durante pre-floración (a) y postfloración (b) para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H) y en los tratamientos de defoliación (D + y D-) a una temperatura de 35°C. Exp. 2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P<0,05)



Figura 3.6. Relación entre la tasa neta de fotosíntesis bajo irradiancias saturantes ($A_{máx}$) y la máxima eficiencia fotoquímica del PSII (Fv / Fm), medida en hojas de plantas sometidas a tratamientos térmicos y de control. Los datos corresponden a medidas de los dos momentos analizados (pre-floración y post-floración), en Exp. 2.



Figura 3.7. Máxima eficiencia fotoquímica del PSII (Fv / Fm), durante pre-floración (a) y post-floración (b) para los diferentes tratamientos (control: C y calor: H) y en tratamientos de defoliación (D + y D -) medida a una temperatura de 35°C. Exp. 2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 5), ns: indican diferencias no significativas y letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos (P< 0,05).

3.4 Discusión

Para comprender los procesos fisiológicos involucrados en las respuestas a altas temperaturas, resulta necesario discernir si la fotosíntesis se está reduciendo por aumentos instantáneos de temperatura a corto plazo o si también se encuentra influenciada por los efectos de una aclimatación térmica más prolongada. En términos generales, la aclimatación de las especies C3 a altas temperaturas tiende a mantener una tasa fotosintética estable en un amplio rango de temperaturas de crecimiento entre 5 y 30°C (Dusenge et al. 2019). Además, Yamori et al. (2014) propusieron que la aclimatación a altas temperaturas es posible a través de la expresión de proteínas de choque de térmico, activasa estable de Rubisco y una respiración más baja. De hecho, los efectos positivos de la aclimatación a altas temperaturas han sido corroborados en un estudio reciente realizado en plantas de olivo utilizando medidas recíprocas entre 35 y 39°C (C et al. 2021).

Por el contrario, los resultados revelaron que el estrés por altas temperaturas tuvo un impacto negativo en la fotosíntesis en los genotipos evaluados, que se redujo hasta en un 35% cuando se midió a 35°C (Fig. 3.2). Este hallazgo concuerda con Bibi et al. (2008), quienes informaron que las temperaturas superiores a 35°C restringen en gran medida la tasa de fotosíntesis, el crecimiento y la productividad del algodón.

Sorprendentemente, la fotosíntesis no presentó respuestas a los cambios en la temperatura instantánea a la que se realizaron las mediciones (Fig. 3.1). No obstante, se esperarían caídas drásticas en la tasa fotosintética con aumentos de temperatura instantánea por debajo del rango explorado, ya que temperaturas entre 35°C y 43°C como las experimentadas aquí, se asumen como supraóptimas para una planta C3 típica como el algodón (Taiz y Zeiger, 2002). Sin embargo, las temperaturas exploradas por los tratamientos son consideradas suficientemente altas como para generar estrés por calor en el algodón (Reddy et al. 1992; Loka y Oosterhuis, 2010; Pettigrew, 2016). Estos resultados nos permiten concluir que la tasa fotosintética es altamente tolerante a eventos de exposiciones breves a temperaturas muy altas. Por lo tanto, el efecto negativo de las altas temperaturas sobre la fotosíntesis se relacionó principalmente con la aclimatación del cultivo a los altos regímenes de calor alcanzados durante el período de estrés por calor, descartando los efectos instantáneos de la temperatura. Por lo tanto, se acepta parcialmente la H_{I-I} que plantea que los impactos del estrés térmico durante la etapa reproductiva en la tasa fotosíntética tienen una componente relacionada con efectos instantáneos de la temperatura y otra con una aclimatación producida durante el período de exposición.

La conductancia del mesófilo (g_m) surge como el principal determinante de las restricciones de la fotosíntesis bajo estrés por calor en *Gossypium hirsutum* L., como lo demuestra la fuerte asociación lineal entre A_{máx} y g_m (Fig. 3.3C). Aunque la

conductancia estomática también se vio afectada por el estrés térmico, no pareció ser la causa directa de la reducción de la fotosíntesis, ya que no estaba directamente relacionada con disminuciones en la concentración de CO₂ (C_i, Fig. 3.3B). Por lo tanto, el cierre de estomas sería una respuesta secundaria al estrés por calor (Berry y Bjorkman, 1980). En consecuencia, estos resultados están de acuerdo con la idea de que la reducción de la fotosíntesis durante el estrés estuvo determinada principalmente por factores no estomáticos. **Por lo tanto, se acepta la HI-II que sostiene que la principal variable involucrada en el impacto del estrés térmico sobre la tasa fotosintética es la conductancia del mesófilo.**

De manera similar, se han reportado disminuciones en la fotosíntesis bajo estrés por calor en una variedad de cultivos y se han asociado con limitaciones estomáticas y no estomáticas, respectivamente (Wahid, 2007; Oosterhuis y Snider, 2011; Carmo-Silva et al. 2012; Loka et al. 2014). De acuerdo con otros informes (Neiff et al. 2019), la tasa de transporte de electrones (ETR) es la variable de fluorescencia mejor asociada con las tasas de fotosíntesis. Además, los tratamientos térmicos también redujeron (aunque en menor grado y con mucha variabilidad) Fv / Fm (Figs. 3.6 y 3.7), lo que sugiere que las reducciones de la fotosíntesis dependen parcialmente de los cambios del estado integral del aparato fotoquímico. Las causas de esta variabilidad no son claras y se requiere de futura investigación para abordar este aspecto.

Curiosamente, la apertura de los estomas fue el factor que mejor explicó las grandes diferencias de fotosíntesis entre los Experimentos 1 y 2 (Fig. 3.3A). Aunque la causa de las bajas tasas de fotosíntesis y conductancia estomática encontradas en Exp. 1 no resulta clara, podría estar relacionado con un mayor déficit de presión de vapor de la hoja (VPD_L) durante las mediciones (ver Fig. 2.7, Capítulo 2) que desencadenó un cierre estomático (Taiz y Zeiger, 2002). Aún más interesante es el hecho de que la

conductancia del mesófilo explicó los efectos de los tratamientos dentro de cada experimento, pero no las diferencias entre ellos. Estos resultados confirman claramente la especificidad de la g_m para explicar las variaciones producidas por los tratamientos térmicos, descartando la influencia de otros efectos ambientales secundarios sobre la fotosíntesis, como el déficit de presión de vapor.

Por otro lado, el efecto perjudicial de la aclimatación estuvo claramente condicionado por cambios en la relación fuente / destino, provocados por la reducción del área foliar por planta realizada en el Exp. 2. Primero, durante el período de prefloración, la fotosíntesis y la g_m fueron estimulados por la remoción parcial de hojas (Fig. 3.2A y G; Cuadro 3.2), independientemente del tratamiento térmico, de acuerdo con otros reportes, como en trigo, que revelan un aumento en la fotosíntesis de la hoja siguiente cuando se quitó la hoja bandera (Rawson et al. 1976; Aslam y Hunt, 1978). En segundo lugar, a pesar del efecto residual sobre la fotosíntesis de plantas intactas sometidas a estrés térmico en pre-floración (H1D +, Fig. 3.2B) cuando se midió durante el período posterior a la antesis (ver Fig.2.1, Capítulo 2), se detectó una recuperación en plantas calentadas con defoliación parcial (H1 D-). Sin embargo, en ningún caso se detectaron interacciones que reflejen una exacerbación del efecto negativo producido por la exposición a las altas temperaturas. Por lo tanto, en este capítulo se rechaza la H_{IV} que sostiene que la disminución en la relación fuente/destino exacerba los efectos negativos de las temperaturas supraóptimas sobre las variables afectadas.

En relación con lo anterior, Quisenberry et al. (1994) informaron que la fotosíntesis de hoja aumentó a medida que disminuyó la relación fuente / destino, lo que sugiere que una mayor demanda relativa del destino aumentó la productividad del tejido fuente restante. Joudi et al. (2006) también informaron que la defoliación del trigo de invierno aumentó la tasa fotosintética neta y el contenido de clorofila de las hojas restantes. Estos resultados previos sugieren claramente que una respuesta compensatoria al estrés por calor podría desencadenarse cuando la disponibilidad de fuentes es limitada. Inesperadamente, la fotosíntesis disminuyó alrededor de un 20% en los tratamientos sin defoliar C2 y H2, independientemente del tratamiento térmico (Fig. 3.2B). Aunque la razón para los bajos valores de la fotosíntesis bajo las estructuras C no está clara, una posible explicación podría estar relacionada con una disminución de la demanda de los destinos provocada por la reducción de la fuente, lo que lleva a una retroalimentación negativa sobre la fotosíntesis. Se necesitan más investigaciones para evaluar esta posibilidad.

En resumen, el estrés térmico durante el período crítico para la determinación del rendimiento en el algodón (etapas antes y después de la floración) provocó un impacto negativo en la fotosíntesis a través de la aclimatación, pero no se detectaron respuestas a cambios instantáneos de temperatura en el rango explorado (entre 35 y 43°C). Por tanto, el algodón se comportó como sensible a las altas temperaturas a mediano plazo mediante una aclimatación negativa, pero tolerante a breves episodios de muy altas temperaturas a corto plazo. Esta reducción de la fotosíntesis estuvo determinada principalmente por la conductancia del mesófilo, mientras que la conductancia estomática no pareció ser la causa directa de la reducción de la fotosíntesis 15 días después del final del tratamiento de calentamiento. Sin embargo, el efecto del estrés térmico estuvo claramente condicionado por la relación fuente / destino, mostrando una recuperación completa 15 días después del final del estrés térmico cuando la relación fuente / destino, por la defoliación.

Finalmente, el impacto negativo de las altas temperaturas durante el período crítico puede ser perjudicial para la productividad del algodón considerando el contexto de cambio climático global asociado a un aumento de la temperatura media y sus fluctuaciones entre años (Seneviratne et al. 2018). A pesar de varias evidencias que revelan fuertes efectos del estrés térmico durante este período sobre el rendimiento del algodón a través de la inhibición de la polinización y, por lo tanto, del índice de cosecha (Snider y Oosterhuis, 2012), los efectos sobre la acumulación de biomasa vegetal habían sido poco explorados hasta la actualidad. Bajo una perspectiva de escala de cultivo, la eficiencia del uso de la radiación (EUR) es bastante estable en el algodón en diferentes entornos y sitios (Yeates et at. 2010; Grundy et al. 2020). Sin embargo, las consecuencias de una inhibición de la fotosíntesis por temperatura encontradas en nuestro trabajo podrían implicar una reducción del EUR (Zafar et al. 2018) como se reporta para el trigo (Reynolds et al. 2007) y el maíz (Cicchino et al. 2010), como también cambios en la eficiencia de intercepción de radiación del cultivo. Estos aspectos están abordados en el Capítulo 4.

CAPÍTULO 4 IMPACTO DE LAS TEMPERATURAS SUPRAÓPTIMAS SOBRE LA EFICIENCIA DE INTERCEPCIÓN Y SOBRE LA EFICIENCIA EN EL USO DE LA RADIACIÓN

4.1 Introducción

La biomasa total producida durante el ciclo de un cultivo es el resultado de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) acumulada y de la eficiencia con que ésta es convertida en biomasa (EUR) (Andrade et al. 2005). El ambiente ejerce una fuerte regulación del primer componente, no sólo a través de la cantidad de radiación incidente, sino también a través de los factores ambientales que regulan el desarrollo del cultivo y de aquellos que modifican la aparición, expansión y decaimiento del índice de área foliar (temperatura, nivel de recursos, cantidad y disposición de las plantas) (Loomis y Connor ,1996). Los cultivares de algodón de ciclo corto tienden a generar menor biomasa vegetativa que los ciclos largos. A su vez, la menor acumulación de materia seca vegetativa podría estar contrabalanceada con la asignación de una mayor cantidad de fotoasimilados para el desarrollo de las estructuras fructíferas (Bange y Milroy, 2000). Así, la radiación interceptada es uno de los factores que controlan la acumulación de materia seca en algodón y se puede predecir el rendimiento del cultivo a partir de la cantidad de radiación solar interceptada por las plantas durante un período determinado (Hay y Porter, 2006).

Por otra parte, el área foliar es la principal determinante (fuente) de la generación de biomasa vegetativa y reproductiva; ya que intercepta la radiación solar y permite la conversión fotosintética de la energía radiante en energía química; para fijar el dióxido de carbono en asimilaciones fotosintéticas esenciales para el desarrollo y crecimiento de los destinos (Andrade y Sadras, 2009). Del mismo modo, Reddy et al. (1992) concluyeron que el algodón cultivado bajo condiciones de alta temperatura mostró una reducción del área foliar, reportando un tamaño del canopeo más reducido y hojas individuales más pequeñas. Por otra parte, el índice de área foliar (IAF), medido como

la relación entre superficie de hoja por superficie de suelo, es un estimador muy apropiado para medir el grado de desarrollo ontogénico del cultivo (Gardner et al. 1985). El IAF que posibilita alcanzar las tasas de crecimiento máximas se denomina IAF crítico, y varía para los diferentes cultivos (Andrade et al. 1996). El IAF crítico para algodón en condiciones de secano normalmente presenta valores de 3, mientras que, para un cultivo completamente irrigado, estos son cercanos a 5 (Ashley et al. 1965; Heilholt, 1994). Sin embargo, Paytas (2005), reportó valores de IAF máximos de 1,9 bajo el sistema de siembra directa, y valores similares fueron alcanzado en otras zonas productoras de algodón en Argentina (Mondino, 2000). Sorprendentemente, el rendimiento de algodón en variedades con hoja normal (hojas con lóbulo anchos) o tipo okra (hojas con lóbulos largos y angostos) se redujo cuando presentaron valores de IAF se incrementó de 2 a 3 (Heitholt y Meredith, 2002). Por otra parte, los genotipos de ciclo largo, en etapas vegetativas tempranas, generan mayor IAF que los genotipos precoces debido a su mayor tasa de expansión foliar (Orozco-Vidal et al. 2011).

Las plantas sembradas en surcos estrechos modifican el canopeo a través de una mayor disponibilidad de radiación en la parte media y superior del canopeo (Reta-Sanchez, 1992). Según estudios anteriores en algodón, se encontró una relación negativa significativa entre la tasa de crecimiento del algodón y el IAF en cultivos sembrados en surcos estrechos (Constable, 1975). Sin embargo, también hay estudios que encontraron que los surcos estrechos tienen una mayor y más temprana intercepción de luz total durante la estación de crecimiento, en comparación con hileras espaciadas convencional y pueden potencialmente incrementar el rendimiento de algodón (Heitholt et al. 1992; Steglich et al. 2000; Maddonni et al. 2001).

La estructura planófila de la hoja del algodón puede generar, a su vez, un fuerte gradiente de radiación dentro del perfil del canopeo, especialmente bajo altas poblaciones de plantas; en ese caso poca radiación alcanza a las hojas del estrato inferior de las mismas (Hearn, 1976; Dauzat et al. 2008; Lv et al. 2013). Distintas evidencias de la literatura demostraron que, trabajando en cultivos sombreados, una reducción del 32% de la radiación incidente a partir del período de floración provoca un descenso del 47% en el rendimiento del algodón en bruto, así como también se reportó que una merma del 50% en la captación de la luz durante las tres semanas posteriores a la primera flor, provoca una disminución en el mismo (Eaton y Ergle, 1954; Sorour y Rassoul, 1974). Sin embargo, no existen, en la actualidad, antecedentes en este cultivo que describan el impacto de las altas temperaturas sobre la eficiencia de intercepción y la radiación interceptada acumulada durante su período crítico. Además, estudios hechos en otros cultivos sugieren que el impacto del estrés térmico también radicaría en el decrecimiento de la eficiencia del uso de la radiación (EUR) (Reynolds et al. 2007; Cicchino et al. 2010b; Rattalino et al. 2012).

Por lo tanto, este capítulo aborda parcialmente el objetivo ii) mencionado en el Capítulo 1 de la tesis, que propone **caracterizar el efecto de las temperaturas supraóptimas sobre la eficiencia de intercepción, la eficiencia del uso de la radiación interceptada y el índice de cosecha**. Las hipótesis involucradas son: H_{II}) El impacto negativo del estrés térmico tiene una componente relacionada con una menor eficiencia de intercepción (e_i) y/o eficiencia de uso de la radiación (EUR) y otra determinada por un menor índice de cosecha (IC), y H_{IV}) La disminución en la relación fuente/destino exacerba los efectos negativos de las temperaturas supraóptimas sobre las variables afectadas.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Material vegetal y experimentos

Se realizaron dos experimentos en condiciones de campo en las temporadas 2015/2016 y 2016/2017 (Experimento 1 y 2, respectivamente), los mismos descriptos para el capítulo anterior. Las condiciones de cultivo y el diseño experimental están detallados en el Capítulo 2. A modo de resumen, el Experimento 1 se realizó en la estación de investigación del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) de Reconquista, provincia de Santa Fe, y el Experimento 2 en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, Argentina. Se utilizaron dos genotipos de algodón (DP402 BGRR ciclo corto y DP1238 BGRR, ciclo largo), denominados Gc y Gl respectivamente. En el Experimento 2 solo se usó un genotipo (DP402), en este experimento se realizaron manipulaciones de la relación fuente/destino con tratamientos manipulativos de defoliación parcial. A continuación, se incluyen los detalles de las mediciones y cálculos específicos para los atributos concernientes a este capítulo.

4.2.2 Variables medidas

El área foliar se cuantificó escaneando las hojas verdes de las mismas muestras cosechadas para medir peso seco, usando el Medidor Portable de Área Foliar LI-COR LI-3000C. El índice de área foliar (IAF) se estimó como el cociente entre el área foliar y la superficie cosechada. Esta variable se midió en pimpollado (PP), floración (FL), floración efectiva (FE) y fin de floración efectiva (FF, tanto para tratamientos controles (C) como para tratamientos calentados (H). En cada unidad experimental también se midió la radiación fotosintéticamente activa (RFA= 400-700 nm) incidente e

interceptada en el estrato medio e inferior, tal como se detalla en el Capítulo 2. Estas variables se midieron durante todo el período crítico de la definición del rendimiento. (ver Fig. 2.1).

Para medir la producción de biomasa aérea y su partición, se tomaron muestras de plantas en los momentos fenológicos pimpollado (PP), floración (FL), floración efectiva (FE) y fin de floración efectiva (FF). Para la toma de las muestras, en cada uno de los tratamientos se respetó el efecto bordura, y cada muestra estuvo compuesta por 5 plantas ubicadas dentro de cada tratamiento. Las muestras se dividieron en hojas verdes (láminas), tallo (incluyendo pecíolos), flor y/o cápsulas. Estas muestras se llevaron a estufa con circulación forzada de aire a 60°C hasta su secado total y posterior registro del peso seco. A partir de esta información, se calculó la producción de biomasa total acumulada y particionada (materia seca, MS en g m⁻²) en órganos vegetativos (tallo, ramas y hojas) y órganos reproductivos (pimpollos, flores y cápsulas).

La EUR se calculó inicialmente para el período completo (pre + post-floración) a través de la pendiente de la variación de la biomasa entre PP y FF en función de la radiación interceptada acumulada durante ese período para todos los tratamientos. Para evaluar eventuales respuestas diferenciales entre los sub-períodos de pre (tratamientos de 14 días entre el botón floral y el período de floración; C1 y H1) y post floración (tratamientos de 15 días a partir de la floración; C2 y H2) (Fig. 2.1), también se estimaron las EUR en forma separada para la etapa de pre-floración (entre PP y FL) y post-floración (entre FL y FF), mediante el cociente entre la variación de biomasa y la radiación interceptada acumulada durante la respectiva etapa. La tasa de crecimiento del cultivo se estimó para cada tratamiento de la misma manera, como el cociente entre la variación de biomasa y la duración de la etapa.

4.2.3 Análisis estadístico

Los datos fueron sometidos a Análisis de Varianza (ANOVA) usando un anova bifactorial (Genotipo x Estructura) en el Exp.1 y un anova Trifactorial (Estructura x momento x defoliación) en el Exp. 2. Los análisis estadísticos se hicieron con el software Infostat (Di Rienzo et al. 2011) y los gráficos se obtuvieron usando el software GraphPad Prisma 5 para Windows (GraphPad Software, San Diego California USA, www.graphpad.com).

4.3 Resultados

4.3.1 Índice de área foliar (IAF)

En ambos experimentos y en todos los tratamientos los valores del IAF fueron muy bajos en la etapa de pimpollado, cuando se implantaron los tratamientos C1 y H1, inferiores a 1 (Fig. 4.1). En todos los tratamientos IAF se incrementó durante todo el período analizado, hasta fin de floración (FF), con diferencias significativas entre tratamientos de temperatura (H) con respecto a sus controles (Figs. 4.1A y D), con valores que oscilaron entre 2 y 3 para los tratamientos no defoliados. Así, en ambos experimentos los tratamientos térmicos tuvieron en FF hasta un 15% menos de IAF que los controles cuando estos se aplicaron en post floración (Fig. 4.1B, D). En el Exp. 1, en esa misma etapa el IAF fue aproximadamente 20% y 30% menor en Gc que en Gl para los tratamientos térmicos de pre y post floración respectivamente (P> 0,05), sin que se detectaran interacciones con el tratamiento térmico. Del mismo modo, en el Exp. 2 el IAF fue aproximadamente 30% y 70% menor en el tratamiento defoliado (D-) que en el intacto (D+) durante FF para los tratamientos térmicos de pre- y post-floración, respectivamente (P> 0,05), sin que tampoco se detectaran interacciones con el tratamiento térmico. El impacto del tratamiento D- fue significativo en todos los estados fenológicos observados (Fig. 4.1C-D). Curiosamente, en el Experimento 1 el impacto negativo de las altas temperaturas se detectó más tempranamente (en FL), pocos días después de haber sido implantados los tratamientos en post-floración (Fig. 4.1B).



Figura 4.1. Índice de área foliar (IAF) para los tratamientos de estructura C1-H1 de prefloración (A, C) y C2-H2 de post-floración (B, D), para los genotipos corto (Gc) y largo (Gl) en el Experimento 1 y en los tratamientos defoliados (D-) y sin defoliar (D+) en el Experimento 2. Las barras horizontales indican el período que abarcaron los tratamientos. Los asteriscos indican diferencias significativas (P< 0,05) para los factores estructura térmica (H), defoliación (D) y genotipo (G) para cada momento fenológico pimpollado (PP), floración (FL), floración efectiva (FE) y fin de floración efectiva (FF). ns= No significativo.

4.3.2 Eficiencia de intercepción (ei)

En términos generales, la eficiencia de intercepción (e_i) mostró un patrón levemente creciente en el Experimento 1, con valores aproximados de 0,6 en PP que se

incrementaron hasta 0,75 en FF (Fig. 4.2). En este experimento, la e_i fue leve pero significativamente más baja en Gc que en Gl en todas las etapas. No se detectaron impactos negativos de las altas temperaturas cuando los tratamientos fueron hechos en pre-floración (Fig. 4.2A), mientras que con estrés térmico en post-floración e_i llegó a ser significativamente menor en FF (Fig. 4.2B).

Por otra parte, en el Exp.2, el patrón de variación de e_i a lo largo de la fenología se mantuvo estable en pre-floración, y solo se presentaron diferencias significativas de e_i en el momento fenológico floración efectiva (FE) tanto de la temperatura (factor estructura) como de defoliación (Fig. 4.2C). Por otra parte, en post floración se presentaron diferencias significativas de esta variable tanto en floración efectiva (FE) así como en fin de floración efectiva (FF) para ambos factores (Fig. 4.2D). En ambos momentos el valor máximo de la variable se exhibió en el estadio de FF, alcanzando valores en post-floración cercanos al 95% en los tratamientos testigos. En ambos experimentos, en ningún caso se detectaron interacciones significativas entre factores.



Figura 4.2. Eficiencia de intercepción (e_i) durante pre-floración (A, C) y post-floración (B, D) para los tratamientos de estructura C1-H1 de pre-floración (A, C) y C2-H2 de post-floración (B,D), para los genotipos corto (Gc) y largo (Gl) en el Experimento 1 y en los tratamientos defoliados (D-) y sin defoliar (D+) en el Experimento 2. Las barras horizontales indican el período que abarcaron los tratamientos. Los asteriscos indican diferencias significativas (P< 0,05) para los factores estructura térmica (H), defoliación (D) y genotipo para cada momento fenológico pimpollado (PP), floración (FL), floración efectiva (FE) y fin de floración efectiva (FF). ns= No significativo.

4.3.3 EUR a través de las pendientes para el período entre PP y FF

A pesar de las disminuciones generadas por el calentamiento en las eficiencias de intercepción arriba descriptas, en ninguno de los experimentos se detectaron mermas en la radiación interceptada acumulada al final del período de floración (FF; Cuadros 4.1 y 4.2). Sin embargo, en el Experimento 1 las reducciones en biomasa fueron en promedio del 50% para ambos genotipos, tanto en pre como en post floración. Esto indica que la EUR se vio afectada negativamente por los tratamientos térmicos, independientemente

del genotipo, en pre-floración (Fig. 4.3A, B, E y F; Cuadro 4.1), mientras que en post floración también disminuyó, pero solo resultó significativa en Gl (Fig. 4.3C, D, G y H; Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Valores de eficiencia en el uso de la radiación (EUR), Radiación interceptada acumulada (Rint acum) y Materia seca total (MSTot), para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) durante pre-floración (C1-H1) y post-floración (C2-H2). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) y para el genotipo DP1238 de ciclo largo (Gl) en Exp.1. Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n= 3). Los valores fueron obtenidos a través de las pendientes ajustadas de las funciones de la Figura 4.3. Los asteriscos indican diferencias significativas con respecto a su tratamiento control. ns= No significativo.

Exp.1						
		Gc			Gl	
Tratamiento	EUR	$\mathbf{R}_{intacum}$	MS_{Tot}	EUR	R_{intacum}	MS_{Tot}
	(g MJ ⁻¹)	(MJ m ⁻²)	(g m ⁻²)	(g MJ ⁻¹)	(MJ m ⁻²)	(g m ⁻²)
C1	$4,\!83\pm0,\!62$	221,64	834,84	$3,\!81\pm0,\!46$	241,11	733,03
H1	0,72 ± 0,11 ***	202,51 ns	250,6 ***	2,05 ± 0,14 **	237,98 ns	421,06 ***
C2	$2{,}64 \pm 0{,}13$	222,39	527,2	$3,\!39\pm0,\!48$	250,35	704,29
H2	$1,79 \pm 0,15 \text{ ns}$	205,30 ns	380,42 ***	1,60 ± 0,15 **	244,83 ns	341,52 ***

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 4.3. Ajustes de la variación de biomasa (g m⁻²) en función de la Radiación interceptada acumulada (MJ m⁻²), para tratamientos aplicados en pre-floración (A, B; E, F) y post-floración (C, D; G, H) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) para cada momento fenológico pimpollado (PP), floración (FL), y fin de floración efectiva (FF). Los datos se presentan para el genotipo DP402 genotipo corto (Gc) y para el genotipo DP1238 genotipo largo (Gl) Exp.1.

En el Experimento 2, la biomasa total en FF fue la misma para todos los tratamientos, mientras que la tasa de variación de la biomasa en pre-floración mostró una tendencia hacia la diferencia entre los tratamientos, aunque esta no llego a ser significativa (Fig. 4.4B, D; Cuadro 4.2). Este patrón fue similar tanto en los tratamientos térmicos como en los defoliados en pre-floración (Fig. 4.4A-D). La tasa de variación fue en promedio mayor en los tratamientos control y sin manipulación de la relación fuente/ destino, aunque no fue significativamente diferente (Fig. 4.4A; Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Valores de eficiencia en el uso de la radiación (EUR), Radiación interceptada acumulada (Rint acum) y Materia seca total (MSTot), para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) y en los tratamientos de defoliación parcial (D-) y sin defoliar (D+) aplicados durante pre-floración (C1-H1) y post-floración (C2-H2). Los datos se presentan para el genotipo DP402 genotipo corto (Gc) en Exp.2. Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n= 3). Los valores fueron obtenidos a través de las pendientes ajustadas de las funciones de la Figura 4.4. ns= No significativo.

Exp.2						
		D+			D-	
Tratamiento	EUR	$R_{intacum}$	MS_{Tot}	EUR	$R_{intacum}$	MS_{Tot}
	(g MJ)	(MJ III)	(gm)	(g MJ)	(MJ III)	(gm)
C1	$2,\!76 \pm 1,\!28$	221,47	868,86	$4,\!67\pm0,\!75$	182,83	982,22
H1	$3,\!88\pm0,\!86~ns$	222,38 ns	1153,33 ns	$3,\!66\pm1,\!21~\mathrm{ns}$	182,95 ns	922,22 ns
C2	$2,\!47\pm0,\!60$	262,82	1067,78	$1,\!08 \pm 0,\!40$	251,99	648,44
H2	$1,60 \pm 0,45$ ns	268,8 ns	760,0 ns	$1,07 \pm 0,51$ ns	257,14 ns	646,66 ns

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 4.4. Ajustes de la variación de biomasa en función de la Radiación interceptada acumulada (MJ m⁻²), para tratamientos aplicados en pre-floración para los diferentes tratamientos térmicos control (C) y calor (H) y en los tratamientos de defoliación (D+; A, B y D- ; C, D). para cada momento fenológico pimpollado (PP), floración (FL), floración efectiva (FE) y fin de floración efectiva (FF) Los datos se presentan para el genotipo DP402 (Gc) en el Exp. 2.

En post floración la tasa de acumulación de biomasa fue menor en los tratamientos térmicos (H2) que en los controles (C2) independientemente del tratamiento de defoliación, aunque estas diferencias no llegaron a ser significativas (Fig. 4.5B, D; Cuadro 4.2).



Figura 4.5. Tasas de variación de acumulación de Biomasa (g m⁻²) en función de la Radiación interceptada acumulada (MJ m⁻²), para tratamientos aplicados en post floración para los diferentes tratamientos térmicos control (C) y calor (H) y en los tratamientos de defoliación (D+; A, B y D- ; C, D). para cada momento fenológico pimpollado (PP), floración (FL), floración efectiva (FE) y fin de floración efectiva (FF) Los datos se presentan para el genotipo DP402 (Gc) en el Exp. 2

4.3.4 Eficiencia en el uso de la radiación (EUR) estimada en forma separada para las etapas de pre (entre PP y FL) y post-floración (entre FL y FF)

Para aumentar la sensibilidad del análisis de EUR ante la exposición al estrés térmico en las diferentes subetapas de pre (C1, H1) y post-floración (C2, H2), se estimaron las EUR en forma separada para cada uno de estos subperíodos. En el Experimento 1 se detectaron interacciones significativas entre factores y los tratamientos térmicos mostraron valores de EUR 79% y 20% menores a sus respectivos controles en los genotipos Gc y Gl, respectivamente, durante pre-floración (Fig. 4.6A), mientras que en post floración se observaron mayores valores de EUR en los tratamientos testigos (C1) tanto para Gc como para Gl. Por otra parte, también se observó una recuperación de EUR en post-floración de las estructuras que habían sido calentadas en pre-floración (H1) en ambos genotipos (Fig. 4.6B). En post floración los tratamientos calentados en ese período (H2) mostraron diferencias significativas con respecto a sus controles (C2) en los valores de EUR; se detectaron disminuciones del 32% y 72% en Gc y Gl respectivamente (Fig. 4.6B). Las plantas que fueron sometidas a tratamientos de estrés térmico siempre mostraron bajos valores de EUR, independientemente del genotipo (Figs. 4.6A y B).



Figura 4.6. Eficiencias en el uso de la radiación (EUR, g MJ^{-1}), estimadas durante prefloración (a,) y post-floración (b) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) y para el genotipo DP1238 de ciclo largo (Gl) Exp.1. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación post estrés térmico (ver Fig. 2.1). Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 9) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P< 0,05).

A diferencia de lo ocurrido cuando la EUR se estimó para todo el período PP y FF (Cuadro 4.2), en el Exp. 2 se detectaron interacciones significativas entre los factores analizados. Cuando las plantas fueron expuestas a altas temperaturas durante la primera etapa del período crítico (H1) se observó una reducción en los valores de EUR de un 63,7% con respecto a los valores ligeramente superiores a 4 g MJ⁻¹ de su respectivo

control (C1) en los tratamientos sin defoliar (D+) (Fig. 4.7A), mientras que el tratamiento de defoliación (D-) la redujo drásticamente a valores cercanos a 1 g MJ^{-1} , independientemente del tratamiento térmico. Por otra parte, en post-floración se observó una recuperación de la EUR en los tratamientos que habían sido calentados solamente durante pre-floración (H1), con valores que, con esta metodología, resultaron extremadamente altos (cercanos a 6 g MJ^{-1}) cuando las plantas se mantuvieron con su fuente inalterada (D+) (Fig. 4.7B).

En concordancia con lo esperado, la EUR disminuyó significativamente cuando el estrés térmico fue aplicado en el mismo momento de post-floración en el que se hizo la estimación (H2 D+). Los tratamientos que habían sido defoliados en pre-floración mostraron una notable recuperación cuando la EUR se midió abarcando solamente el período de post-floración (C1 D- y H1 D-; Fig. 4.7B), mientras que cuando el raleo fue hecho en el mismo momento en que se estimó EUR (C2 D--H2 D-) la EUR fue muy baja, independientemente de la temperatura.



Figura 4.7. Eficiencias en el uso de la radiación (EUR, g MJ⁻¹), estimadas durante prefloración (a,) y post-floración (b) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) y los tratamientos de defoliación (D+ y D-). Los datos se presentan para el genotipo DP402 genotipo corto (Gc) Exp.2. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación del estrés térmico (ver Fig. 2.1). Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 9) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P<0,05)

4.3.5 Tasa de crecimiento del cultivo (TCC)

En el Experimento 1, la TCC disminuyó significativamente para ambos subperíodos del período crítico, tanto en pre-floración como en post-floración (Figs. 4.8A y B), mostrando el mismo patrón que el observado para la EUR (Figs. 4.6A y B). Cuando las plantas fueron expuestas a altas temperaturas durante la primera etapa del período crítico (H1), la disminución en la TCC fue de un 76% y de 22,9% en el Gc y Gl respectivamente, con respecto a su respectivo control (C1) (Fig. 4.8A). A diferencia de lo ocurrido con la EUR, el tratamiento H1 no experimentó recuperación durante la post antesis y la TCC permaneció baja, con valores de solo de 2,8 g m⁻¹ d⁻¹ (Fig. 4.8B). La disminución fue del orden de 91%, en el genotipo Gc y de 60% en el Gl. En (H2) también se presentaron disminuciones significativas en ambos genotipos 35,6% y 72,7%, respectivamente (Fig. 4.8B).



Figura 4.8. Tasas de crecimiento estimadas durante pre-floración (a) y post-floración (b) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H). Los datos se presentan para el genotipo DP402 (Gc) y para el genotipo DP1238 (Gl) Exp.1. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación del estrés térmico (ver Fig. 2.1). Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 9) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P<0,05)

Al igual que en el Experimento 1, en el Experimento 2 el patrón de respuesta de TCC a los tratamientos fue similar al observado para EUR y estas fueron superiores durante la post-floración (Fig. 4.9B). En pre-floración, el patrón fue similar al observado para la EUR, con una reducción de los tratamientos térmicos (H1) en comparación con el tratamiento de control (C1), del orden de 61 % cuando las plantas se mantuvieron con su fuente inalterada (D+) (Fig. 4.9A) y una baja producida por la defoliación (D-), independientemente del tratamiento térmico. En post floración, las plantas intactas que habían sido calentadas en pre-floración (H1 D+) tuvieron una recuperación de TCC con valores estadísticamente similares al control C1 D+ (Fig. 4.9B). Cuando la fuente fue disminuida (D-) los tratamientos H1 D- tratados solamente en pre-floración se recuperaron, mientras que, cuando el raleo fue hecho en el mismo momento en que se estimó TCC (C2 D- -H2 D-) los valores de esta variable fueron muy bajos, independientemente de la temperatura.



Figura 4.9. Tasas de crecimiento estimadas para el período pre-floración (a) y postfloración (b) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor: H) y los tratamientos de defoliación (D + y D-). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) en el Exp.2. Los tratamientos C1 y H1 también se midieron durante el período post-floración con el fin de evaluar una posible recuperación del estrés térmico (ver Fig. 2.1). Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 9) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P< 0,05).

4.4 Discusión

El IAF es un parámetro que determina/se correlaciona estrechamente con la tasa de crecimiento del cultivo y muestra una fuerte relación con el rendimiento (Brandão y Zonta, 2016). Los resultados de este capítulo mostraron que los tratamientos térmicos generaron reducciones importantes en el IAF en el cultivo de algodón tanto en pre-floración como en post-floración (24% y 25% para los Experimentos 1 y 2, respectivamente). Los valores de IAF en pre-floración fueron incluso menores que los de post-floración, donde se alcanzaron valores cercarnos a 3.3. Los resultados de este estudio son coincidentes con Reddy et al. (1992), quienes reportaron que, a medida que se incrementa la temperatura, se reduce el IAF en el cultivo de algodón. Los resultados también coinciden con Tcach (2020) quien muestra que los episodios de alta temperatura redujeron un 20% el IAF en relación con el control sin estrés térmico.

Los bajos valores de IAF máximo observados en floración en los tratamientos control de esta tesis, cercanos a 1,6 (Fig. 4.1) son similares a los valores promedio de IAF reportados en la Argentina por Colombo (2019), que fueron de 1,9. Del mismo modo Paytas (2005), reportó valores equivalentes en cultivos de algodón sembrados en altas densidad bajo el sistema de siembra directa. Valores similares fueron alcanzados en otras zonas productoras de algodón en Argentina (Mondino, 2000). De hecho, los resultados de este capítulo revelan que la radiación interceptada acumulada fue similar en todos los tratamientos (Cuadros 4.1 y 4.2), en concordancia con la idea de que ambos experimentos habrían llegado al IAF crítico al final de floración (FF).

Sin embargo, hay trabajos que sostienen que el IAF crítico debe tener un valor mínimo de 3 para interceptar toda la radiación solar en un ambiente óptimo (Basinskii, 1975; Kerby et al. 1990). En relación con el IAF crítico (entendido como el que se requiere para capturar el 95% de intercepción efectiva de la radiación (Andrade et al.
1996), solamente los tratamientos testigo lo alcanzaron en el estadio de fin de floración efectiva, coincidiendo también con algunos antecedentes (Gardner et al. 1985; Kerby et al. 1990; Paytas, 2004) que reportan los mayores valores de IAF en plena floración e inicio de fructificación. De este modo, la e_i alcanzó valores cercanos al 85% en los tratamientos control, cerca de la fase fenológica fin de floración (FF) (Fig. 4.2). Estos resultados contrastan con los obtenidos por Mondino y Lozano (2015) que, con distanciamientos similares, obtuvieron el 95% de la intercepción de la radiación en estadios previos a la FF.

Del mismo modo, la EUR se vio afectada negativamente por las altas temperaturas durante el período crítico, mostrando reducciones de hasta un 80% respecto a sus respectivos controles, independientemente del tratamiento de defoliación. Las disminuciones de EUR fueron acordes a las obtenidas en estudios previos (Evangelos et al. 2012; Bange, 2013; Mayer, 2017), que mostraron que bajo condiciones de estrés térmico se produjeron/producen disminución de los valores de EUR. **Por todo lo expuesto, en este capítulo se corrobora parte de la hipótesis H**^{II} **propuesta en el Capítulo 1, que plantea que el impacto negativo del estrés térmico tiene una componente relacionada con una menor eficiencia de intercepción (e_i) y/o eficiencia de uso de la radiación (EUR) y otra determinada por un menor índice de cosecha (IC).**

Por el contrario, no se encontraron evidencias para corroborar la H_{IV} propuesta en la tesis que sostiene que la disminución en la relación fuente/destino exacerba los efectos negativos de las temperaturas supraóptimas sobre las variables afectadas por: i) no se encontraron interacciones significativas entre tratamientos para el IAF y e_i en ninguno de los experimentos, por lo que el efecto de las altas temperaturas no estuvo condicionado por el largo del ciclo ni por el tratamiento de defoliación; ii) aunque hubo

interacción entre factores para EUR y TCC, en ningún momento estuvieron relacionadas con una magnificación del efecto negativo del estrés térmico sino con un efecto depresor de la defoliación, que resultó independiente del tratamiento térmico. **Por lo tanto, se rechaza la H**IV.

Coincidentemente, algunos estudios previos revelaron valores de EUR bajos cuando simularon una defoliación en plantas de algodón defoliadas por ácaros (Sadras et al. 1997). Por otra parte, en lo que respecta a los valores de TCC, el estrés térmico disminuyó en un 16 y 32%, respectivamente, con respecto a sus testigos. Estos resultados son similares a lo reportado por (Ergle, 1936; 1938; Eaton y Ergle, 1948; Jordania, 1970; Marin y Da Silva, 1972), quienes encontraron disminuciones en el crecimiento en plantas sometidas a condiciones de estrés en períodos reproductivos.

Los resultados de este capítulo revelan, además, la fuerte recuperación experimentada por el cultivo frente al estrés térmico al estimarla/observarla 15 días luego de la finalización de los tratamientos aplicados en pre-floración (Figs. 4.7B y 4.9B, tratamientos C1 y H1). Así, las plantas de los tratamientos defoliados y con altas temperaturas en la segunda parte del período crítico mostraron mayores valores de EUR y TCC que en la primera parte del mismo, observándose una recuperación en post floración, alcanzando, con la metodología utilizada, valores de 5 g MJ⁻¹. No obstante, estos resultados difirieren con algunos antecedentes en los que la EUR no se recuperó de un solo gran evento de anegamiento al principio del desarrollo del cultivo y permaneció bajo durante el resto de la temporada (Milroy y Bange, 2013).

En síntesis, la exposición a altas temperaturas afectó significativamente varios de los parámetros fisiológicos involucrados en la generación de carbono, desde la perspectiva de la captura y uso de la radiación (Ecuación 1, Capítulo 1). Por un lado, se afectó la generación de biomasa total del cultivo durante el período crítico, como consecuencia de las disminuciones de EUR y, finalmente, TCC. A pesar de las disminuciones de ei detectadas, no hubo disminuciones significativas en la radiación interceptada acumulada entre botón floral y fines de floración. Por lo tanto, es esperable que se desencadenen efectos negativos sobre el rendimiento, tal como lo señalan estudios previos basados en que el efecto de la temperatura sobre la productividad de los cultivos de grano u otro órgano de cosecha de origen reproductivo depende de su impacto sobre sus determinantes fisiológicos (Sinclair y de Wit, 1975; Gifford et al. 1984; Passioura, 1996). Los posibles efectos de estos parámetros sobre el rendimiento del cultivo serán analizados en el Capítulo 5 de esta tesis.

CAPÍTULO 5 IMPACTO DE LAS TEMPERATURAS SUPRAÓPTIMAS SOBRE EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES Y SOBRE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS CÁPSULAS EN LA PLANTA

5.1 Introducción

El algodón (*Gossypium hirsutum* L.) es una especie perenne que se cultiva como anual en sistemas comerciales de producción mediante prácticas de manejo agronómico. Este cultivo se caracteriza por poseer un hábito de crecimiento indeterminado (Hearn y Constable, 1984), en el cual el crecimiento vegetativo y reproductivo se producen de forma simultánea. Debido a ello, el rendimiento y la calidad de la fibra están influenciados por el balance entre crecimiento y desarrollo (Kerby et al. 2010).

El crecimiento se define como un aumento irreversible de volumen de una célula, tejido, órgano o individuo, generalmente acompañado de un aumento de masa (Sivori et al. 1980; Vázquez Becalli y Torres García, 1995). Por otra parte, el desarrollo es la sucesión progresiva de estados diferenciados fisiológica y/o morfológicamente, relacionada con la duración de las etapas fenológicas del cultivo, definiendo estados como vegetativo, floración y fructificación, esta duración se encuentra afectada principalmente por la temperatura (Sadras et al. 2000). Así, el cultivo de algodón requiere acumular una suma térmica determinada para pasar de una etapa fenológica a otra y su estimación se realiza en grados día (°Cd, ver Capítulo 1), si las temperaturas son más altas se acumula la suma térmica en menor tiempo y el ciclo del cultivo se acorta (Constable y Shaw, 1988) (Cuadro 5.1).

Etapa del cultivo	TT (°Cd)
Emergencia	80
Cinco hojas verdaderas	330
Primer pimpollo	505
Primera flor	777
Pico de floración	1302
Primera cápsula abierta	1527
60% de cápsulas abiertas	2050

Cuadro 5.1: Tiempo térmico (TT) promedio acumulado desde la siembra requerido para lograr cada una de las etapas fenológicas del cultivo del algodón en un experimento realizado en Australia. Tº base: 12°C (Constable y Shaw, 1988).

En términos generales, un balance óptimo entre el crecimiento y desarrollo del cultivo contribuye al incremento del rendimiento potencial del cultivo. A su vez, el rendimiento del cultivo de algodón se genera a través del producto del número de cápsulas producidas por unidad de superficie y su peso. Su determinación final es consecuencia de las relaciones metabólicas entre la fuente (canopeo) y los destinos reproductivos (Constable, 2010).

Por otra parte, la retención y distribución de cápsulas en la planta es importante en la determinación del rendimiento final, y está asociada con la distribución de los asimilados producidos durante el crecimiento vegetativo de la planta (ver Fig. 1.4, Capítulo 1). Si la disponibilidad de asimilados es suficiente para sostener a las cápsulas en crecimiento, estas serán fijadas en la planta (Jenkins, 1990; Constable, 1991). Sin embargo, cuando la demanda de los destinos en activo crecimiento (cápsulas) excede la oferta de asimilados, su fijación puede reducirse (Mason, 1922; Guinn, 1998). Así, aquellos cultivos que se realizan en ambientes con mayor radiación solar disponible tienen mayor capacidad fotosintética y carbono asimilable, comparado con aquellos que crecen con menores radiaciones incidentes (Patterson, 1977). En consecuencia, ambientes con baja radiación solar (días nublados sucesivos) pueden afectar

directamente la producción de asimilados, con reducciones tanto en rendimiento como en calidad de fibra (Pettigrew, 1994).

En relación con lo anterior, los genotipos modernos de algodón se caracterizan por tener una mayor retención de cápsulas (mayor número) por unidad de superficie que variedades tradicionales, obteniendo así mayores rendimientos (Ahuja, 2006; Hoffs, 2006; Yeates, 2006; Mills, 2008; Paytas, 2009). Estos genotipos tienen un cambio en la arquitectura de planta, distribución de frutos y una mayor demanda de asimilados por parte de un mayor número de órganos reproductivos (Bange, 2000).

El régimen térmico es otra variable que podría influenciar el balance entre fuente y destino mencionado anteriormente. La respuesta del algodón a la temperatura varía según la etapa de desarrollo, el órgano de la planta y el ambiente. En la mayor parte de las regiones productoras de algodón, las temperaturas actuales son cercanas o superiores a la temperatura óptima para su crecimiento y desarrollo, especialmente durante el período reproductivo; reducciones en los rendimientos asociadas con la incidencia de temperaturas supra-óptimas han sido reportados para valores superiores a 32°C, ocasionando una disminución del número de estructuras fructíferas (Reddy et al. 1991; Reddy et al. 2004), del número de semillas por cápsulas y del tamaño de las mismas (Brown, 2008; Pettigrew, 2008). Más aún, las altas temperaturas diarias ocasionan también reducciones de la viabilidad del polen (Burke et al. 1988) y comprometen los parámetros de calidad de la fibra (Reddy et al. 2004). De hecho, se ha reportado que reducciones en el rendimiento de fibra debido al aumento de las temperaturas se atribuyen principalmente a un menor peso de las cápsulas (Echer et al. 2014). En consecuencia, las altas temperaturas podrían reducir el índice de cosecha del cultivo.

Tomando como base los antecedentes arriba mencionados, existe un vacío de conocimientos acerca de la variabilidad espacial del impacto de las temperaturas supra-

óptimas durante el período crítico sobre la retención, número y peso de las cápsulas, como tampoco su variación con distintas disponibilidades de fuente fotosintética. Sobre la base de lo anteriormente expuesto, este capítulo aborda específicamente el objetivo iii) estipulado en el Capítulo 1 de la tesis: **analizar el impacto diferencial de las altas temperaturas durante dos sub-etapas del período crítico de determinación del rendimiento sobre el número y peso de cápsulas, como también su distribución espacial en las ramas reproductivas. Concretamente, se pondrán a prueba las H**III-**I, HIII-II y HIV.**

5.2 Materiales y métodos

5.2.1 Sitio experimental y tratamientos

Los resultados mostrados en este capítulo corresponden a datos obtenidos en el Experimento 2 (la campaña 2016/2017), con la excepción del rendimiento bruto (fibra + semillas + estructuras anexas de la cápsula) que se muestran también para el Experimento 1 (campaña 2015/2016). Las condiciones de cultivo, diseño experimental y tratamientos se encuentran descriptos en forma detallada en el Capítulo 2. Brevemente, se impusieron dos tratamientos térmicos: i) un tratamiento en pre-floración de 14 días entre el botón floral y el período de floración (H1) y ii) un tratamiento en post-floración de 15 días a partir de la floración (H2), los tratamientos de control fueron aquellos sin manipulación de temperatura en ambos períodos (C1 y C2 para H1 y H2, respectivamente). A su vez, en el Exp. 2 se manipuló la relación fuente/destino con tratamientos de defoliación parcial. Un tratamiento consistió en parcelas parcialmente defoliadas (50%), al comienzo del tratamiento de temperatura (D-) para ambos

tratamientos térmicos C y H. El otro tratamiento permaneció sin alterar el área foliar, constituyendo sus respectivos tratamientos testigos sin defoliación (D +).

5.2.2 Material Vegetal

Tal como se describió en el Capítulo 2 (Materiales y Métodos) el genotipo de algodón (*Gossypium hirsutum* L.) que se utilizó en el Experimento 2 fue la variedad comercial DP 402.

5.2.3 Mediciones realizadas a campo

Durante ambos períodos de tratamiento (pre- y post-floración) y posterior a su finalización se realizaron mapeos de cápsulas a cosecha (130 DDS) con el objetivo de analizar la distribución espacial de las cápsulas y retención de estructuras reproductivas en cosecha. Se registró el número de cápsulas, el aborto de estructuras reproductivas (observando presencia o ausencia de frutos) y el número de cápsulas abiertas por posición de todas las plantas, así como también la evolución del peso seco de sus componentes. Con dichos datos se calculó el porcentaje de retención fructífera a través de:

%ROF = órganos fructíferos retenidos / (nº órganos fructíferos retenidos + nº órganos fructíferos caídos).

Además del mapeo, en simultáneo se realizó la cosecha final para obtener el rendimiento de cápsula en cada una de las posiciones, y evaluar sus componentes de rendimiento (número de cápsulas y peso unitario por cápsula) en cada una de las posiciones de las ramas y en tres estratos del tallo principal (superior(nudo 14-19), medio (nudo 10 al 13) e inferior (nudo 6 al 9), tal como se detalla en la Fig.5.1



Figura 5.1 Esquema de la planta de algodón con sectores para el análisis de la distribución de las cápsulas y los estratos. El sector 1 (línea entrecortada verde) representa el estrato inferior de la planta, el Sector 2 (línea entrecortada azul) el estrato medio y el Sector 3 (línea entrecortada roja) el estrato superior. P indica la posición que ocupa la cápsula dentro de la rama, ej. P1: posición 1; P2: posición 2; P3: posición 3).

5.2.4 Rendimiento y Componentes

Cuando el cultivo alcanzó el 60% de las cápsulas abiertas, se realizó una aplicación de defoliante DROPP a una dosis de 0,71 l ha⁻¹ y, posteriormente, cuando las plantas presentaban 100% de apertura de cápsulas se cosechó, esta cosecha se realizó de forma manual. Seguidamente se pesó el algodón en bruto (fibra + semilla) y luego se realizó el desmote (separación de la semilla de la fibra) mediante el empleo de una micro desmotadora de ensayos, eléctrica a sierras, obteniendo de esta manera el rendimiento de fibra (kg ha⁻¹).

5.2.5 Parámetros de calidad de fibra

Las muestras de fibra fueron analizadas en el laboratorio de calidad de fibra de la Asociación para la Promoción de la Producción Algodonera (APPA) en Reconquista, provincia de Santa Fe, para estimar de esta forma los principales parámetros técnicos de calidad de fibra: longitud de fibra medida (mm), uniformidad de la longitud (relación entre la longitud media y la longitud media de la mitad superior de las fibras), resistencia (expresada en unidades de fuerza gramos por textil. Una unidad tex es igual al peso en gramos de 1.000 m de fibra (g/tex)), y el índice de micronaire, (índice de la fibra). Este análisis se realizó mediante un instrumento de alto volumen denominado HVI ("High Volumen Instrument").

5.3 Análisis de datos

Los datos fueron analizados mediante análisis de variancia unifactorial y se compararon las medias de cada combinación de tratamientos mediante test de Tukey, utilizando el software estadístico InfoStat (Di Rienzo et al. 2011). También se realizó un análisis bifactorial en cada posición para analizar los efectos de estructura, defoliación e interacción entre ambos.

5.4 Resultados

5.4.1. Aporte de los estratos y las posiciones al número de cápsulas por estrato

En términos generales, la principal contribución del número de cápsulas por planta se produjo a través de un mayor aporte relativo de las estructuras fructíferas de los estratos inferiores y medios, independientemente de su posición relativa en la rama respecto al tallo principal (Figs. 5.2, 5.3 y 5.4). Para la posición 1, la contribución relativa del estrato superior (sector 3) al número de cápsulas por planta fue de solo un 15%, mientras que resultó prácticamente nula para las posiciones 2 y 3. En coincidencia con esto, el aporte de cada posición (respecto a la distancia al tallo principal monopodial) al número de cápsulas por planta también fue distinto, siendo mayor en las posiciones más cercanas al mismo (posición 1). Así, la posición que potencialmente fue capaz de aportar un mayor número de estructuras reproductivas fue la 1, seguida de la 2 y la 3, independientemente de las condiciones de temperatura y de relación fuente /destino. La combinación de ambas categorías de jerarquía (estrato y posición) determinó que los mayores aportes se produzcan en los estratos medios e inferiores y en las posiciones más cercanas al tallo, tal como se deduce del esquema de la Fig. 1.4 del Capítulo 1.

Un patrón similar al anterior tuvo el efecto de la estructura térmica en esta variable. Así, los tratamientos térmicos H1 y H2 tuvieron una menor cantidad de estructuras reproductivas solo en los estratos medio e inferior y solo en las posiciones 1 y 2 de cada estrato (Cuadros 5.2, 5.3 y 5.4). Por otra parte, la defoliación redujo en forma significativa el número de cápsulas solamente en la posición 2 del estrato inferior (Fig. 5.3C), mientras que en ningún caso se detectaron interacciones significativas entre factores.

Debido a que el aporte relativo de cada posición al total de cápsulas por estrato fue similar, el resto de las comparaciones se hizo solamente entre posiciones, a través de la fusión del pool de datos de los 3 estratos.

Cuadro 5.2. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta de la posición uno (P1) en cada estrato (Superior, Medio e Inferior). Los datos se tomaron al momento de cosecha. Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos

térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n=4).

Número de cápsulas P1

	Superior	Medio	Inferior
Defoliación	ns	ns	ns
Estructura	ns	**	**
Defoliación x Estructura	ns	ns	ns

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 5.2. Número de cápsulas por planta de la posición uno (P1) en cada estrato (a: superior, b: medio y c: inferior) y tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (n= 24). Análisis estadístico en Cuadro 5.2

Cuadro 5.3. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta de la posición dos (P2) en cada estrato (Superior, Medio e Inferior). Los datos se tomaron al momento

de cosecha. Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n=4).

Número de cápsulas P2

	Superior	Medio	Inferior
Defoliación	ns	ns	*
Estructura	ns	*	**
Defoliación x Estructura	ns	ns	ns

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 5.3. Número de cápsulas por planta de la posición dos (P2) en cada estrato (a: superior, b: medio y c: inferior) y tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (n= 24). Análisis estadístico en Cuadro 5.3

Cuadro 5.4. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta de la posición tres (P3) en cada estrato (Superior, Medio e Inferior). Los datos se tomaron al momento de cosecha. Los regímenes de temperatura se denominan control (C) y tratamientos térmicos (H). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (n= 24).

Número de cápsulas P3

	Superior	Medio	Inferior
Defoliación	ns	ns	ns
Estructura	ns	ns	ns
Defoliación x Estructura	ns	ns	ns

ns= no significativo (P>0,05)



Figura 5.4. Número de cápsulas por planta de la posición tres (P3) en cada estrato (a: superior, b: medio y c: inferior) y tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (n= 24). Análisis estadístico en Cuadro 5.4.

5.4.2 Retención de estructuras reproductivas

La retención de estructuras reproductivas por posición varió significativamente, independientemente de las condiciones a las que estaban expuestas las plantas, siendo mayor en la primera (P1) y la más baja en la tercera (P3) (Fig. 5.5; Cuadro 5.5). Cuando las plantas fueron expuestas a altas temperaturas durante la primera etapa de su período crítico (H1), la disminución en la retención se dio en todas las posiciones e

independientemente del tratamiento de raleo, aunque no fueron de igual magnitud entre posiciones (Fig. 5.5). Se detectó una disminución significativa de la retención de estructuras reproductivas en la primera y segunda posición del orden del 35% y 30% respectivamente, tanto en H1 como en H2, respecto a sus respectivos controles e independientemente del tratamiento de raleo (Fig. 5.5A; Cuadro 5.5). En la segunda posición esta diferencia fue mayor del 54% sólo cuando el estrés térmico ocurrió en el segundo período de tratamiento (H2) y en plantas no defoliadas (D+) (Fig. 5.5B; Cuadro 5.5). Por otra parte, la diminución de la relación fuente/ destino consecuencia de la defoliación determinó un impacto negativo mucho más pronunciado cuando se produjo en post-floración (H2D- vs C2D-) que en pre-floración (H1D- vs C1D-), que llegó a ser significativa en P1 (Cuadro 5.5).

Cuadro 5.5 Análisis estadísticos para la retención de estructuras reproductivas por posición (posición 1; posición 2; posición 3) en cada tratamiento medida al final de cada tratamiento.). Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (posición 1: n= 24, posición 2: n= 24, posición 3: n= 24).

Retención de estructuras

	P1	P2	P3
Defoliación	ns	*	ns
Estructura	***	***	ns
Defoliación x Estructura	*	ns	ns

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 **** P<0,0001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 5.5. Porcentaje de retención de estructuras reproductivas por posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento medida al final de cada tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media. Análisis estadístico en Cuadro 5.5.

5.4.3 La posición de la cápsula y el rendimiento

Como consecuencia de lo anteriormente descripto para cada uno de los estratos (Figs. 5.2 a 5.4), el número de cápsulas fijadas por cada planta fue distinto en cada posición, independientemente de las condiciones a las que estaban expuestas las plantas, siendo mayor en la primera (P1) y la más baja en la tercera (P3) (Fig. 5.6). Cuando las plantas fueron expuestas a ambientes con altas temperaturas (tratamientos H1 y H2), solo en las posiciones 1 y 2 hubo efectos negativos de estructura (P< 0,05) pero no de defoliación (Cuadro 5.6). En estas posiciones (que aportaron un mayor número de cápsulas al total

de la planta) las altas temperaturas provocaron una diminución en el número de cápsulas por planta de hasta un 40%. En cambio, la defoliación no produjo efectos en esta variable (Fig. 5.6A). Concretamente, se observaron diferencias significativas en el número de cápsulas por planta (P < 0,05) en la primera posición (2 cápsulas en el primer período y 1 en el segundo) y en la segunda (2 cápsulas en el primer período y 1 en el segundo), mientras que, en la tercera posición, la diferencia no fue significativa. (Fig. 5.6; Cuadro 5.6).

Por otro lado, el peso por cápsula por posición varió en las tres posiciones ante cambios en las condiciones de temperatura y relación fuente/ destino. El calentamiento provocó una disminución significativa en el peso de cápsulas en las posiciones 1 y 2; en la posición 3 este no fue significativo. Así, las plantas que se encontraron con condiciones de altas temperaturas durante alguno de los dos períodos críticos tuvieron un peso de cápsulas menor. Cuando hubo una diminución en la relación fuente/ destino, hubo una tendencia no significativa hacia la diferencia en los tratamientos calentados y testigo, aunque no llegó a ser significativa (Fig. 5.7; Cuadro 5.7).

Cuadro 5.6. Análisis estadísticos para el número de cápsulas por planta por posición (posición 1; posición 2; posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos, utilizando pruebas ANOVA de dos vías (posición 1: n= 24, posición 2: n= 24, posición 3: n= 24).

Número de cápsulas/planta

	P1	P2	P3
Defoliación	ns	ns	ns
Estructura	****	**	ns
Defoliación x Estructura	ns	ns	ns

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 5.6. Número de cápsulas por planta y posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media. Análisis estadístico en Cuadro 5.6.

Cuadro 5.7. Análisis estadísticos para el peso unitario de cápsulas (g cápsula-1) por posición (P1 posición 1; P2 posición 2; P3 posición 3) en cada tratamiento. Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (posición 1: n = 24, posición 2: n = 24, posición 3: n = 24).

Peso de cápsulas/planta					
	P1	P2	P3		
Defoliación	ns	ns	ns		
Estructura	**	**	ns		
Defoliación x Estructura	ns	ns	ns		
* D .0.05 ** D .0.01 *** D	(0.001		$(\mathbf{D}, 0.05)$		

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 5.7. Peso unitario de cápsulas por posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (posición 1: n= 24, posición 2: n= 24, posición 3: n= 24). Análisis estadístico en Cuadro 5.7.

Como consecuencia, el rendimiento en bruto de cápsulas en cada posición de la planta también fue distinto, disminuyendo a medida que las estructuras reproductivas se encontraron más alejadas del tallo principal (Fig. 5.8). Por lo tanto, el número de cápsulas (Fig. 5.6) se correlacionó positivamente con el rendimiento, y se encontraron efectos significativos de estructura en la primera y segunda posición, mientras que en la tercera posición no fue así (Cuadro 5.8). Por otro lado, no se detectaron efectos significativos en ninguna posición ante cambios en la relación fuente/ destino, como

tampoco interacción entre factores (Cuadro 5.8). El rendimiento al desmote tuvo un patrón similar al rendimiento en bruto, y también se detectaron efectos negativos de estructura solamente en las estructuras de la posición 1 y 2 mientras que en la tercera no (Fig. 5.9; Cuadro 5.9).

Por otro lado, no se detectaron efectos significativos en ninguna posición ante cambios en la relación fuente/ destino, como tampoco de interacción entre factores (Cuadro 5.9).

Cuadro 5.8. Análisis estadísticos para el rendimiento en bruto por planta por posición (posición 1; posición 2; posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (posición 1: n = 24, posición 2: n = 24, posición 3: n = 24).

Rendimiento en bruto/planta

	P1	P2	P3
Defoliación	ns	ns	ns
Estructura	***	****	ns
Defoliación x Estructura	ns	ns	ns

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 5.8. Rendimiento en bruto por planta y posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media (posición 1: n= 24, posición 2: n= 24, posición 3: n= 24). Análisis estadístico en Cuadro 5.8.

Cuadro 15.9 Análisis estadísticos para el rendimiento en fibra por planta por posición (posición 1; posición 2; posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Se realizaron análisis estadísticos para cada rasgo utilizando pruebas ANOVA de dos vías (posición 1: n = 24, posición 2: n = 24, posición 3: n = 24).

Rendimiento al desmote /planta				
	P1	P2	P3	
Defoliación	ns	ns	ns	
Estructura	****	****	ns	
Defoliación x Estructura	ns	ns	ns	
	0.01 37 1	101 1 (5.0		

* P<0,05. ** P<0,01. *** P<0,001 ns= No significativo (P>0,05)



Figura 5.9. Rendimiento en fibra por planta y posición (a: posición 1; b: posición 2; c: posición 3) en cada tratamiento. Sumatoria de los 3 estratos. Los segmentos verticales indican el error estándar para cada media. Análisis estadístico en Cuadro 5.9.

Para estimar el rendimiento en bruto y en fibra por planta, se analizó la sumatoria de las tres posiciones. Lo mismo se realizó con el número de cápsulas por planta.

Así, el rendimiento en bruto por unidad de superficie disminuyó significativamente con la exposición a las altas temperaturas en ambas ventanas de exposición (H1 y H2) en 66% y 42% en el Exp.1 y en 54% y 63% en el Exp.2, respecto a C1 y C2 respectivamente (Fig. 5.10A, B), en concordancia con el patrón observado para la posición 1 (Fig. 5.8). Merece destacarse que los rendimientos de los controles en el Experimento 1 fueron en promedio 38% inferiores a los obtenidos en el Experimento 2.

Complementariamente, el impacto de la defoliación también resultó negativo, con mermas promedio de 15%. El rendimiento en fibra tuvo un patrón similar al rendimiento en bruto mostrando así efectos negativos significativos de ambas variables (defoliación y estructura), pero no se detectaron interacciones. Así, los tratamientos defoliados y calentados de ambos períodos tuvieron un menor rendimiento de cápsulas por planta que el resto de los tratamientos (Fig. 5.10B y Fig 5.10C).



Figura 5.10. Rendimiento en bruto Exp.1 (a, solo genotipo de ciclo corto), rendimiento en bruto Exp.2 (b) y rendimiento en fibra Exp.2 (c) de cápsulas por planta en cada tratamiento. Un valor P< 0,05 indica efectos significativos de las variables y los segmentos verticales indican el error estándar para cada media. n= 24; ns= No significativo (P> 0,05).

El número y el peso de cápsulas fueron mayores en aquellos tratamientos sin calentamiento (C1 y C2). Así, los tratamientos calentados de ambos períodos tuvieron un menor número y peso de cápsulas por planta (Figs. 5.11A y 5.11B). En cambio, la defoliación no produjo efectos sobre estas variables.



Figura 5.11. Número (a) y Peso unitario de cápsulas (b) en cada tratamiento. Un valor P<0,05 indica efectos significativos de las variables y los segmentos verticales indican el error estándar para cada media n= 24. ns= No significativo (P>0,05).

Combinando datos de los tratamientos pre y post floración, el rendimiento se asoció significativamente con el número de las cápsulas (Fig. 5.12A) y con su peso (Fig. 5.12B), aunque esta última asociación resultó algo menor. Así, tanto el número de las cápsulas como el peso explicaron la variabilidad en el rendimiento producida por los tratamientos térmicos ($r^2 = 0.87$ y 0.78 respectivamente, P <0.05).



Figura 5.12. Relaciones entre el rendimiento y el Número de cápsulas m-2 (a), y el Peso unitario de cápsulas (b) en cada tratamiento. Los datos corresponden a las mediciones de los dos momentos analizados pre-floración (C1 y H1) y post-floración (C2 y H2).

5.4.4 Índice de cosecha (IC) y biomasa total al momento de cosecha

En términos generales, en el Experimento 2 el IC disminuyó significativamente con la exposición a las altas temperaturas en ambas ventanas de tratamiento (H1 y H2) independientemente del tratamiento de defoliación, con disminuciones promedio de 40% y 65% para los tratamientos térmicos de pre (C1 y H1) y post-floración (C2 y H2) respectivamente (Fig. 5.13). La biomasa total del cultivo al momento de cosecha también se redujo significativamente con las altas temperaturas, independientemente del momento de la imposición del tratamiento térmico ni de la disponibilidad de fuente

(Fig. 5.14). Además, esta variable fue menor en el tratamiento de defoliación (D-) respecto al testigo sin defoliar (D+).



Figura 5.13. Índice de Cosecha (IC) para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) y los tratamientos de defoliación (D + y D-). Los datos se presentan para el genotipo DP402 de ciclo corto (Gc) en el Exp.2. Las barras verticales son errores estándar para las medias (n= 3) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P<0,05).



Figura 5.14. Biomasa total al momento de cosecha para los diferentes tratamientos térmicos (control: C y calor H) y los tratamientos de defoliación (D + y D-). Los datos se presentan para el genotipo DP402 ciclo corto (Gc) en el Exp.2. Las barras verticales

son errores estándar para las medias (n= 3) y letras diferentes indican diferencias significativas entre los tratamientos (P < 0.05).

5.4.5 Parámetros de calidad de fibra

De los cuatro parámetros tecnológicos que mayor importancia tienen en la determinación de la calidad de fibra el Micronaire y la resistencia (gr/Tex) fueron los únicos que presentaron diferencias significativas (Figs. 5.15C y 5.15D). El Micronaire (Ug/Pulgadas) presentó efectos negativos de estructura (P< 0,05) mostrando una disminución de un 5% con respecto al testigo, tanto para C1 como para C2, pero no presentó efectos negativos de defoliación ni de interacción. Por el contrario, la Resistencia (gr/Tex) mostró disminuciones significativas producidas únicamente por la defoliación (P<0,05) (Fig. 5.15D). Para ambos parámetros se observa entonces que la temperatura y la defoliación los afectaron negativamente.



Figura 5.15. Parámetros de calidad de fibra (a: Longitud (mm); b: Uniformidad (%); c: Micronaire; d: Resistencia (gr/tex) en cada tratamiento. Un valor P< 0,05 indica efectos significativos de las variables. ns = No significativo (P> 0,05). Los errores estándar no se muestran porque son imperceptibles en el rango de la escala presentada.

5.5 Discusión

La formación de órganos fructíferos sigue un orden horizontal y otro vertical que determinan las prioridades de destino en la planta, y, consecuentemente, el período crítico se produce cuándo se definen la mayor cantidad de estructuras reproductivas y aquellas de mayor aporte al rendimiento (Kerby y Buxton, 1981). En este trabajo no se realizó una comparación detallada entre estratos para una misma posición, ya que no se observaron diferencias en el número de cápsulas (Figs. 5.2, 5.3 y 5.4). Por esta razón las variables de estudio fueron analizadas entre posiciones, sin clasificar por estratos. Durante ambos períodos de tratamiento, la temperatura (a través de las estructuras utilizadas) provocó el aborto de estructuras reproductivas en las posiciones 1 y 2, mientras que en la 3 no hubo efectos significativos. Por lo tanto, **se rechaza la Hin-**

que afirma que las temperaturas supra-óptimas disminuyen el número de cápsulas como consecuencia de un mayor número de abortos en posiciones menos prioritarias de los destinos reproductivos.

No obstante, esta posición está relegada a contribuir muy poco al rendimiento total porque el número de cápsulas fijadas en el tratamiento control también fue muy bajo.

Relacionado con lo anterior, el número de cápsulas fue mayor en la primera posición, seguida de la dos, independientemente del tratamiento. El estrés térmico tuvo un mayor efecto en la primera y segunda posición, donde se encontraron diferencias significativas, mientras que en tercera posición no fue así, coincidiendo con Colombo (2019), quien encontró que las altas temperaturas disminuyeron en un 11% las capsulas en primera posición. Del mismo modo, Ekinci et al. (2017) encontraron resultados similares, donde la retención de la cápsula en la primera posición disminuyó debido al estrés de alta temperatura. Las cápsulas de la primera posición son más pesadas y se producen en mayor cantidad que las cápsulas de cualquier otra posición. Oosterhuis (2001), determinó que una gran fracción del rendimiento total se deriva de la porción central de la planta; las ramas reproductivas en la parte superior de la planta producen menos cápsulas, tardan más en madurar y son de menor tamaño. Las cápsulas de la primera y segunda posición contribuyen con el 80 a 90% del rendimiento total de la planta (Scarpin et al. 2017a).

Del mismo modo Zeiher et al. (1995) demostraron que el número de cápsulas era bajo asociado con una temperatura mayor a 40°C, y que esta temperatura parece afectar específicamente su desarrollo, ya sea por la destrucción del meristema reproductivo o por aborto del fruto (Hesketh y Low, 1968). Algo similar a lo reportado por Ergo et al. (2013) en soja, que mostro que bajo condiciones de estrés térmico se produjo disminución del número de granos. **Por lo tanto, también se rechaza la H**_{III-II} **que**

La reducción en la relación fuente/destino causó un impacto diferente a los efectos de las altas temperaturas, en cuanto al número de cápsulas esta se manifestó en una forma diferente en las tres posiciones, al reducir en forma significativa el número de cápsulas solamente en la posición 2 en el estrato inferior. La disminución en el número de cápsulas se dio, probablemente, por un aumento en el aborto de estructuras reproductivas, el que fue mayor que cuando las plantas se mantuvieron con su fuente inalterada. Esto dio como resultado un menor número de cápsulas totales y un menor rendimiento de cápsulas total en la planta, evidenciando la fuerte relación que existe entre la temperatura y el rendimiento, coincidiendo con Ready et al. (1992) donde expresan que las altas temperaturas presentan una correlación negativa con rendimientos de fibra. Del mismo modo Cottee et al. (2010) observaron que episodios breves de temperaturas altas durante el inicio de pimpollado, disminuyen el rendimiento del algodón debido a una menor retención de cápsulas. En maíz, los primeros frutos fijados ejercen dominancia por sobre los más jóvenes (Cárcova y Otegui, 2001). Por otro lado, Egli y Bruening (2006a) observaron que ante un evento de alta temperatura las vainas de soja directamente afectadas fueron también las menos jerárquicas por ser las más tardías en la planta. Molino (2011) reportó que, en soja, episodios de alta temperatura, causantes de estrés térmico durante plena fructificación (R4) provocaron un incremento del porcentaje de aborto de vainas con respecto a las situaciones control. Del mismo modo, García (2012) mostró que en trigo episodios de altas temperaturas nocturnas, afectan la fijación de granos en las espiguillas más jóvenes. En relación con el peso de las cápsulas, una diminución en la relación fuente/destino mostró una tendencia hacia la diferencia entre tratamientos calentados y testigo, aunque no llegó a ser significativa.

En concordancia, los resultados obtenidos indican claramente que, bajo condiciones de altas temperaturas, el IC también se ve afectado negativamente, llegando a alcanzar valores cercanos a 0,08 en H2 independientemente de las condiciones de relación fuente/ destino (tratamiento de defoliación; Fig. 5.13). Estos resultados coinciden con antecedentes que indican que episodios de temperaturas muy altas afectan la fertilización y el crecimiento del tubo polínico de las flores de algodón (Burke et al. 2004; Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012). No obstante, eso no descarta el impacto negativo que habría tenido la menor EUR en el peso de granos final, como tampoco la posibilidad de que la menor retención de cápsulas se haya producido también por la menor TCC generada por la disminución de la EUR. Además, los datos revelan que, al momento de cosecha, la biomasa total del cultivo se mantuvo más baja en los tratamientos sometidos al estrés térmico, independientemente de la incidencia de otro factor (Fig. 5.14). Por todo lo anteriormente expuesto, y en complemento con los resultados presentados en el Capítulo 4, se corrobora la hipótesis la H_{II} propuesta en el Capítulo 1, que plantea que el impacto negativo del estrés térmico tiene una componente relacionada con una menor eficiencia de intercepción (ei) y/o eficiencia de uso de la radiación (EUR) y otra determinada por un menor índice de cosecha (IC).

5.6 Conclusión

Los resultados obtenidos en este trabajo demostraron que un régimen térmico elevado durante el período crítico del cultivo tiene un efecto negativo en el rendimiento de cápsulas. Se modificó el número y peso de cápsulas en las posiciones más prioritarias, rechazando las H_{III-1} y H_{III-11}. Por último, la disminución en la fuente no exacerbó los efectos de las altas temperaturas. Los resultados implican un avance significativo en el conocimiento general de las respuestas a la temperatura del

rendimiento del algodón y sus componentes ante posibles cambios climáticos que produzcan una elevación de la temperatura. Rechazando la H_{IV}. Finalmente, este trabajo representa un aporte relevante hacia la obtención de herramientas que puedan ser utilizadas en el desarrollo de nuevas tecnologías aplicables en algodón.
CAPÍTULO 6 DISCUSIÓN GENERAL

6.1 Síntesis y aportes en relación a lo anteriormente conocido

6.1.1. Introducción

El incremento de las temperaturas a nivel mundial se ha intensificado en los últimos años, lo que ha demostrado ser un fenómeno cada vez más preocupante. Diversos estudios señalan que la frecuencia de temperaturas supra-óptimas aumentará, siendo la intensidad y la duración del estrés los que determinen las disminuciones en el rendimiento de los cultivos. En consecuencia, este fenómeno podría comprometer la producción, incorporación y expansión de cultivos con la incidencia de regímenes térmicos elevados, afectando negativamente la calidad y el rendimiento (Oosterhuis, 1997; Gaido, 2008; Schlenkera y Roberts, 2009; Hatfield y Prueger, 2015).

Por otra parte, el cultivo de algodón es considerado uno de los más importantes de la civilización moderna. En Argentina, su producción es de gran importancia regional, no sólo por su valor agregado y por la mano de obra que ocupa, sino también por su participación en el comercio exterior y su relación con el sector industrial (Mondino et al. 2006). Las provincias que generan la mayor producción del país son Santiago del Estero, Chaco, Santa Fe y, en menor porcentaje Salta, Formosa, San Luis, Entre Ríos, Córdoba, y Corrientes. Algunas regiones agrícolas de la Argentina, como las anteriormente mencionadas, se caracterizan por estar sujetas a episodios de estrés por altas temperaturas que resultan supraóptimas (o sea mayores a las temperaturas óptimas que maximizan las tasas) tanto para los procesos de crecimiento como de desarrollo. Pese a los avances importantes logrados en este cultivo, en los últimos años (Stone, 2001; Bita y Gerats, 2013), es escaso el conocimiento acerca de los procesos fisiológicos (a escala de planta o inferior) y ecofisiológicos (a escala de cultivo) que

limitan los rendimientos frente al estrés producido por regímenes de temperaturas supraóptimas como en los sitios arriba mencionados.

Los aumentos en la temperatura modifican la duración de las fases fenológicas de la planta y episodios breves de altas o bajas temperaturas pueden afectar la generación y/o supervivencia de yemas florales, como así también la determinación del número de semillas, peso de granos y, con ello, los rendimientos (Chmielewski y Rötzer, 2001).

Las altas temperaturas producen también efectos negativos sobre la fecundación, producción y retención de frutos (Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012). Sin embargo, no existían conocimientos integrados que permitan vislumbrar si la reducción del rendimiento es consecuencia exclusiva de una menor radiación interceptada acumulada producida por la temperatura vía sus posibles efectos negativos sobre la eficiencia de intercepción (e_i) al reducir el área foliar y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR), como (a otra escala) tampoco de daños en la funcionalidad del aparato fotosintético. Tampoco se había estudiado en profundidad de qué manera influían estas variables sobre el rendimiento y la distribución espacial de las cápsulas en la planta.

Basado en lo anteriormente expuesto, la significancia de lo logrado en este trabajo radica, en términos generales, en tres contribuciones relevantes. En un sentido creciente de integración, **la primera contribución de originalidad y relevancia es a través del avance en las fronteras del conocimiento de las líneas expuestas en los capítulos 3** (H_I), 4 (H_{II}) y 5 (H_{III}) de la tesis, en el marco general relacionado con el impacto del estrés térmico en cultivos herbáceos perennes como el algodón. Un segundo aporte original está relacionado con la escasa información existente acerca de la interacción entre factores abióticos en cultivos herbáceos en condiciones de campo. Aunque existen algunos trabajos recientes en los que se analizan interacciones entre estrés térmico y estrés hídrico (Chastain et al. 2016; Ergo et al. 2017; Ergo et al. 2021), no existía hasta

la fecha información que relacionara de qué manera incide la disponibilidad de fuente sobre la respuesta al estrés por altas temperaturas. En esta tesis se abordaron estas interacciones mediante manipulación directa de la fuente o a través del contraste de genotipos con diferente largo de ciclo (H_{IV}). Como consecuencia de lo anterior, **la** tercera contribución original radica en el abordaje desde un marco teórico integrado que abarca distintas escalas de observación. Así, los resultados obtenidos en el Capítulo 3 acerca de la fotosíntesis y su difusión constituyen un eslabón importante para integrar los mecanismos involucrados en escala de hoja con las variables ecofisiológicas (Capítulo 4) y de productividad (Capítulo 5) obtenidas a escala de cultivo. Estas tres contribuciones son discutidas detalladamente a continuación.

6.1.2. Avance en las fronteras del conocimiento de las líneas propuestas

En relación con la primera contribución arriba mencionada, es muy escasa la información en condiciones de campo que considere, en forma separada, los efectos instantáneos y de aclimatación a las altas temperaturas sobre la fotosíntesis (Miserere et al. 2021). En consecuencia, en esta tesis se evaluaron, en forma separada, los efectos instantáneos y de aclimatación de las temperaturas supraóptimas sobre la tasa fotosintética en sus componentes difusionales, a través de la conductancia estomática y del mesófilo (Capítulo 3). Como primer hallazgo en esta tesis se observó que, tanto en pre como en post-floración, el estrés térmico tuvo un impacto negativo en la fotosíntesis en los dos genotipos evaluados, a través de una respuesta de aclimatación, reduciéndolo hasta en un 35% en comparación con los controles cuando se midieron las plantas de estrés y control a la misma temperatura (Fig. 3.2). Este hallazgo concuerda con Reddy y Hodges (1995), Crafts-Brandner y Salvucci (2000), Wise et al. (2004), Bibi et al. (2008)

y Snider et al. (2009) quienes reportan que la fotosíntesis neta máxima en algodón se observa a una temperatura óptima de 28°C, y tiende a disminuir cuando la temperatura alcanza los 35°C, debido a una reducción significativa de los pigmentos fotosintéticos a temperaturas más altas (Mohamed y Abdel-Hamid, 2013). Por otra parte, no se observaron respuestas instantáneas a la temperatura (Fig. 3.1), Por lo tanto, el efecto negativo de las altas temperaturas sobre la fotosíntesis se relacionó principalmente con la aclimatación del cultivo a los altos regímenes de calor alcanzados durante el período de estrés por calor, descartando los efectos instantáneos de la temperatura, **corroborando en forma parcial la HI-I que sostiene que los impactos del estrés térmico durante la etapa reproductiva en la tasa fotosintética tienen una componente relacionada con efectos instantáneos de la temperatura y otra con una aclimatación producida durante el período de exposición.**

Del mismo modo, el estudio de la conductancia del mesófilo ha cobrado importancia en los últimos años debido a antecedentes que revelaron su rol en la regulación de la difusión de dióxido de carbono en cultivos sometidos a estrés abiótico (Flexas et al. 2008; Flexas et al. 2012; Gago et al. 2020) y demostró estar fuertemente asociada con las variaciones en la fotosíntesis de la hoja, como lo demuestra la fuerte asociación lineal entre A_{máx} y g_m (Fig. 3.3C), no observándose recuperación 15 días después del final de los tratamientos. **Por lo tanto, se acepta la н**-п **que sostiene que la principal variable involucrada en el impacto del estrés térmico sobre la tasa fotosintética es la conductancia del mesófilo**.

A diferencia de lo arriba descripto, los parámetros estimados en el Capítulo 4 corresponden a la escala ecofisiológica observada a nivel de cultivo. Efectivamente, en esta tesis **se corroboró la Hn que sostiene que el impacto negativo del estrés térmico sobre el rendimiento tiene una componente relacionada con una menor eficiencia**

de intercepción (e_i) y/o eficiencia de uso de la radiación (EUR) y otra determinada por un menor índice de cosecha (IC). Así, el estrés térmico generado tanto en pre como en post- floración redujo significativamente la eficiencia de intercepción (e_i) hasta en un 10% con respecto al tratamiento C2D+ (Fig. 4.2) y la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) hasta en un 20% en el tratamiento H2D+ (Fig. 4.7). La importancia de lo obtenido en el Capítulo 4 radica en que, hasta la fecha, no existían estudios similares realizados en algodón sobre la caracterización de estos parámetros en cultivos a campo sometidos a un estrés térmico durante el período crítico de determinación del rendimiento. Además, el índice de cosecha (IC) también disminuyó significativamente con la exposición a las altas temperaturas en ambas ventanas de tratamiento (Fig. 5.13), por lo que podría constituir una fuente adicional de detrimento del rendimiento en el cultivo, a través de los efectos directos reportados sobre viabilidad del polen y los pistilos de las flores (Snider y Oosterhuis, 2012).

Tal como se deduce de la Figura 1.4 presentada en el Capítulo 1 (introductorio), la formación de órganos fructíferos sigue un patrón definido en las ramas simpodiales cuya jerarquía como destino aumenta cuánto más cercana es la posición al vástago monopodial principal. Los resultados del Capítulo 5 revelan que el estrés térmico redujo en aproximadamente 60% el rendimiento de cápsulas, tanto en pre como en post floración (Fig. 5.10). Sorprendentemente, **los efectos negativos de la exposición a las altas temperaturas sobre la retención y el peso las de cápsulas se produjeron en las posiciones más prioritarias (P1), por lo que se rechazan las hipótesis presentadas en el Capítulo 1 que afirman que las temperaturas supraóptimas disminuyen el número (H_{III-I}, como consecuencia de un mayor número de abortos) y peso (H_{III-II}) de las cápsulas en posiciones menos prioritarias de los destinos reproductivos. Así, durante ambos períodos de tratamiento, la temperatura provocó aborto de estructuras**

reproductivas en las posiciones 1 y 2, mientras que en la 3 (la más lejana al tallo monopodial) no hubo efectos significativos (Fig. 5.5; Cuadro 5.5). De todos modos, la posición 3 de la rama simpodial contribuyó muy poco al rendimiento total porque el número de cápsulas fijadas en el tratamiento control también fue muy bajo. Por lo tanto, el fuerte impacto del estrés térmico observado sobre las posiciones más prioritarias y productivas posiciona al estrés térmico como un factor muy sensible para la limitación de la productividad en algodón.

El rendimiento se asoció significativamente con el número de las cápsulas ($r^2=0,78$; Fig. 5.12A), tal como sucede en la mayoría de los cultivos de grano. Más sorprendente resulta la alta asociación encontrada entre el rendimiento bruto y el peso por cápsula, que explicó con un $r^2=0,78$ el impacto producido por el estrés térmico (Fig. 5.12B). Estos resultados contrastan marcadamente con las bajas o nulas asociaciones entre ambas variables reportadas para algunos cultivos de grano de ciclo anual (Cárcova et al. 2004) y sugieren que una mayor TCC durante el período crítico se asocia tanto a un mayor número como un mayor peso de cápsulas. No obstante, algunos estudios previos en algodón encontraron que las altas temperaturas provocan una producción de carbohidratos insuficiente para satisfacer los requerimientos de las plantas reflejándose en un mayor aborto de cápsulas, malformadas, de menor tamaño y en un menor rendimiento (Oosterhuis, 1999; 2002).

6.1.3. La disponibilidad de fuente y su interacción con el impacto del estrés por altas temperaturas

La H_{IV}, formulada en el Capítulo 1, que sostiene que la disminución en la relación fuente/destino exacerba los efectos negativos de las temperaturas supraóptimas sobre las

variables afectadas, ha sido testeada en todos los capítulos que constituyen el cuerpo de la tesis (Capítulos 3, 4 y 5). En todos los casos la hipótesis fue rechazada, en concordancia con la idea de que la magnitud del impacto de las exposiciones a las altas temperaturas no estuvo condicionada por la disponibilidad de fuente y la relación fuente/destino. Así, no se detectó ninguna interacción significativa entre los tratamientos térmicos y los de defoliación (D+, D-) o para genotipos de diferente ciclo (Gl, Gc) para las variables ecofisiológicas estimadas en el Capítulo 4, como tampoco las de rendimiento presentadas en el Capítulo 5. En el abordaje de la fotosíntesis presentado en el Capítulo 3, se detectaron interacciones con el factor defoliación, aunque no se relacionaron con exacerbaciones del efecto del estrés térmico sino con recuperaciones de los tratamientos con altas temperaturas que habían sido raleados (Fig. 3.2B). Estas recuperaciones concuerdan con lo esperado según la literatura previa en trigo, que revela un aumento en la fotosíntesis de la hoja siguiente cuando se quitó la hoja bandera (Rawson et at. 1976; Aslam y Hunt, 1978).

Que el efecto de las altas temperaturas no haya estado condicionado por la relación fuente/destino resulta sorprendente, considerando que una limitación de la producción de fotoasimilados podría condicionar la satisfacción de los requerimientos de las plantas para sostener a sus estructuras reproductivas. De hecho, esto fue lo observado en algodón sometido a un rango de variación de temperatura que llegó hasta los 32°C (Oosterhuis, 1999; 2002). Una posible explicación podría ser la existencia de conexiones particulares entre cada cápsula con la hoja más cercana en la rama simpodial (ver Fig. 1.4), de una forma similar a la que sucede entre una espiga de trigo y la hoja bandera (Rawson et al. 1976; Aslam y Hunt, 1978). De esta manera, el sostenimiento de cada cápsula no dependería tanto del pool general de fotosintatos/fotoasimilados sino de la actividad de la hoja a la que está conectada. Por otra parte, algunas reducciones

podrían deberse también a efectos directos menos dependientes de la disponibilidad de carbohidratos, tales como la viabilidad del polen y alargamiento del tubo polínico (Burke et al. 2004; Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012). Se necesitan nuevos experimentos para poner a prueba estas hipótesis.

6.1.4. Integración del conocimiento adquirido

La eficiencia en el uso de la radiación (EUR) es un parámetro que refleja la biomasa producida por un cultivo por unidad de radiación interceptada. Es ampliamente conocido que la EUR puede verse modificada por la arquitectura del canopeo y su efecto sobre el perfil de extinción de la radiación incidente (Loomis y Williams, 1969). Por otra parte, cambios importantes en la actividad fotosintética a nivel de planta podrían contribuir significativamente a esta variable. En el cultivo de algodón, existen trabajos que abordaron el impacto de las altas temperaturas sobre el aparato fotosintético, la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y de enzimas antioxidantes. La mayoría de ellos han sido realizados en condiciones controladas o a campo durante las etapas vegetativas tempranas (Sethar et al. 2002; Wise et al. 2004; Schrader et al. 2004; Gür et al. 2010; Mathur et al. 2011; Liu et al. 2013; Mathur y Jajoo, 2014), mientras que son pocos los estudios centrados en la etapa reproductiva que aborda el período crítico de determinación de rendimiento (Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012).

Estudios más recientes reportaron un impacto negativo a escala de campo de las altas temperaturas combinadas con episodios de estrés hídrico (Chastain et al. 2016), pero eso no asegura que se trate de efectos puros de las altas temperaturas al no diferenciarse entre ambos factores.

En consecuencia, el conocimiento previo en este cultivo era demasiado fragmentario como para sacar conclusiones acerca de cuál era el impacto de la tasa fotosintética la EUR producidos por una exposición a altas temperaturas durante la etapa reproductiva. Considerando ese vacío en el conocimiento, se recurrió a identificar los procesos involucrados en la menor productividad del algodón bajo condiciones de temperaturas supraóptimas. Uno de ellos está directamente relacionado con menores EUR (Figs. 4.6 y 4.7). A su vez, los resultados revelan que esas eficiencias estuvieron fuertemente asociadas con la tasa de fotosíntesis que, a su vez, estaban limitadas por un proceso de difusión poco estudiado como la conductancia del mesófilo (Figs. 3.1 y 3.2), constituyendo un eslabón importante para integrar los mecanismos involucrados. Este aporte es muy relevante, porque son pocos los trabajos que relacionan procesos que se producen en diferentes escalas de observación, y este es uno de ellos.

Por otra parte, es bien conocido que, para garantizar la mayor productividad posible de un cultivo, resulta crucial que el mismo sea expuesto a condiciones ambientales y de manejo que maximicen la generación de biomasa a través de la utilización de la radiación (Ecuación 1; Capítulo 1). En ese sentido, en este trabajo se confirmó que el estrés por temperaturas supraóptimas ocurrido durante todo el período crítico del algodón disminuye todos los parámetros ecofisiológicos que determinan el rendimiento: la eficiencia de intercepción (Fig. 4.2), la EUR (Figs. 4.6 y 4.7), la biomasa total a cosecha (Fig. 5.14) y el índice de cosecha (Fig. 5.13).

Así, las reducciones en los rendimientos producidas por las exposiciones a altas temperaturas (55% y 65% para los tratamientos en pre y post-floración respectivamente, Fig. 5.10A) fueron ligeramente superiores a aquellas en el índice de cosecha, del 40 y 60% (Fig. 5.13). Aunque esto podría deberse a la menor biomasa total del cultivo de los

tratamientos bajo estrés térmico (Fig. 5.14) producto de una menor tasa de crecimiento (Fig. 4.8), en términos generales la reducción del crecimiento se produjo en casi su totalidad a través de un menor índice de cosecha (Fig. 5.13). A pesar de que una parte de su reducción podría deberse a efectos directos de la temperatura supraóptima sobre la viabilidad del polen, fertilización y desarrollo del tubo polínico de las flores (Burke et al. 2004; Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012), también podría serlo por la menor tasa de crecimiento del cultivo (a su vez determinada por las menores eficiencias de intercepción y de radiación) producida por los tratamientos térmicos, que a su vez determinaron menores retenciones de cápsulas (Fig. 5.5; Cuadro 5.5), tal como se ha encontrado en algunos cultivos de grano (Prasad et al. 2001; Da Matta y Ramalho, 2006; Cicchino et al. 2010b; Rattalino et al. 2012; Rattalino et al. 2013). Se requiere de nuevos estudios para poder separar estos efectos presuntamente mediados o no por la tasa de crecimiento del cultivo.

6.2 Modelo conceptual

Sobre la base de la integración presentada en el punto anterior, surge la proposición de un modelo conceptual para explicar los procesos que se vieron afectados ante el estrés térmico y su influencia en la determinación del rendimiento y calidad (Fig. 6.1).

De acuerdo con este modelo, las temperaturas supraóptimas impactan negativamente sobre el rendimiento de cápsulas a través de tres posibles vías. Una de ellas es a través de **la conductancia del mesófilo** (g_m), cuyos resultados analizados en el Capítulo 3 corroboran que es la variable determinante de las reducciones de la tasa fotosintética (Figs. 3.1, 3.2 y 3.3; Cuadros 3.1 y 3.2). A su vez, **la fotosíntesis sería el factor causal de las menores eficiencias en el uso de la radiación** descripto en el Capítulo 4 (EUR). De acuerdo con el modelo de generación de biomasa a través de la radiación (Ecuación 1 del Capítulo 1; Sinclair y de Wit, 1975; Gifford et al. 1984; Passioura, 1996), **las menores EUR serían determinantes de los menores números de cápsulas y pesos unitarios** mostrados en el Capítulo 5 (Figs. 5.10, 5.11 y 5.12). Estos efectos negativos, mediados a través de esta vía, se deben exclusivamente a procesos de aclimatación y no a efectos instantáneos del incremento de la temperatura.



Figura 6.1. Modelo conceptual eco fisiológico de las relaciones evaluadas a nivel de cultivo entre los atributos de determinación de rendimiento y calidad del cultivo de algodón y su vinculación con los efectos de las temperaturas supraóptimas.

Aunque se presume que la menor EUR sería un factor causal de las menores tasas de crecimiento del cultivo (TCC; Fig. 4.8) durante el período en el que fueron impuestos los tratamientos de temperatura (Cárcova et. al 2004; Cicchino et al. 2010b; Rattalino et al. 2013), la tasa de expansión también es afectada por un efecto directo de la temperatura, tal como sucede con otros tipos de estrés abiótico (Andriani et al. 1991; Rattalino et al. 2013; Neiff et al. 2016). Así, podría constituirse en una segunda vía directa mediada, que sería determinante de las reducciones en el índice de área foliar (IAF), la eficiencia de intercepción de la radiación (e_i) y, en consecuencia, la TCC. Aunque en esta tesis este efecto no fue suficiente como para reducir significativamente la radiación interceptada acumulada durante el período crítico (Cuadros 4.1 y 4.2), podría constituirse en un factor importante de reducción de rendimiento (a través del

número y peso unitario de cápsulas) en cultivos sembrados con densidades menores y/o arreglos espaciales más rectangulares (Kruk et al. 2004).

Finalmente, existen conocimientos previos que indican que los episodios de temperaturas muy altas afectan la fertilización y el crecimiento del tubo polínico de las flores de algodón (Burke et al. 2004; Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012). En ese caso, estos procesos contribuirían adicionalmente a reducir el número de cápsulas, a través de un efecto directo de las altas temperaturas que impactarían directamente sobre el índice de cosecha.

La relevancia de lo sintetizado en la Figura 6.1 se acentúa si se considera que la mayoría de los estudios del efecto de las altas temperaturas no habían sido enfocados sobre el rendimiento del cultivo sino sobre la calidad de fibra (Conaty et al. 2015). De hecho, en esta tesis el Micronaire fue afectado negativamente por la exposición a las altas temperaturas (Fig. 5.15C), en concordancia con otros trabajos que reportan efectos negativos de la temperatura sobre la calidad de fibra (Hu et al. 2018; Chen et al. 2019; Echer et al. 2020); mientras que la resistencia fue afectada solamente por la defoliación (Fig. 5.15D).

6.3 Impacto de la tesis sobre potenciales aplicaciones y futuras líneas de investigación

El impacto negativo de las altas temperaturas durante el período crítico puede ser perjudicial para la productividad del algodón considerando el contexto de cambio climático. Esto está asociado con un aumento de la temperatura media y sus fluctuaciones entre años que podrían aumentar los episodios de exposición a temperaturas supraóptimas (Seneviratne et al. 2018). La información obtenida en esta tesis constituye un paso trascendente para generar un modelo que permita predecir las mermas en el rendimiento de algodón producidas por la exposición a temperaturas supraóptimas durante el período crítico de determinación del rendimiento. En esta tesis se corroboró en forma independiente que el cultivo es sensible tanto en pre como en post-floración, abarcando un período aproximado de un mes. La ausencia de interacciones con la relación fuente/destino simplificaría la posibilidad de generar, en futuras investigaciones, estimadores de pérdida de rendimiento en función de la acumulación de temperaturas supratérmicas (por arriba de una temperatura umbral) tal como se ha llevado a cabo en algunos cultivos de grano (Wardlaw et al. 2002; Rondanini et al. 2006; Ergo et al. 2021).

Por otra parte, la conductancia del mesófilo (g_m) demostró estar fuertemente asociada con las variaciones en la fotosíntesis de la hoja, producidas por el estrés térmico (Fig. 3.3C). En términos de bases genéticas, se han identificado genes de acuaporinas involucrados con la conductancia del mesófilo en otras especies sujetas a estrés abiótico (Flexas et al. 2006; Pérez-Martin et al. 2014; Han et al. 2016; Gómez Ocampo et al. 2021). Además, recientemente se ha comprobado que g_m puede variar rápidamente bajo estrés hídrico, con cambios en las características físicas y químicas de la pared celular (Roig-Olivier et al. 2020; Flexas et al. 2021; Roig-Olivier et al. 2021). Por lo tanto, **se requiere de futuras investigaciones para identificar nuevos genes candidatos que controlen gm, con el objetivo de detectar si los mismos se expresan en forma diferencial bajo regímenes térmicos supraóptimos. Estas investigaciones podrían conducir a desarrollar herramientas de mejoramiento a través de la supresión o sobreexpresión de genes para mejorar la resistencia a las altas temperaturas**.

La relación fuente/destino no modificó el efecto de las altas temperaturas, a pesar de antecedentes que revelan que la disponibilidad de carbohidratos es un factor limitante de la productividad del algodón cuando se encuentra sujeto a altas temperaturas (Oosterhuis, 1999; 2002). Tal como se mencionó en el apartado 6.1.3, la existencia de conexiones particulares entre cada cápsula con la hoja más cercana en la rama simpodial podría ser una explicación de la falta de respuesta del estrés térmico a la defoliación de los experimentos de la tesis, que en este caso fueron hechos a escala de cultivo en condiciones de campo. Para abordarlo, **se requiere realizar nuevos experimentos con raleos selectivos, para establecer el impacto de la remoción de una hoja particular sobre la cápsula más cercana bajo diferentes condiciones térmicas**. Además, **se necesitan nuevos experimentos para poner a prueba la posibilidad de que reducciones relacionadas con la viabilidad del polen y alargamiento del tubo polínico (Burke et al. 2004; Snider et al. 2009; Snider y Oosterhuis, 2012) podrían deberse a efectos directos de la temperatura no dependientes de la disponibilidad de carbohidratos**.

Finalmente, el estudio de los procesos de aclimatación a los cambios ambientales es trascendente para afrontar los futuros escenarios que se proyectan como consecuencia del cambio global. Sin embargo, estos procesos han sido muy poco estudiados en el ámbito de la producción vegetal, especialmente en lo que respecta a los efectos de la temperatura sobre la fotosíntesis y sus variables asociadas. La realización de esta tesis constituye un primer paso para diferenciar entre los efectos instantáneos y los de aclimatación. Aunque en este trabajo se han identificado solamente efectos negativos de la aclimatación (Capítulo 3), **para consolidar esta línea se requieren futuros estudios que aborden, además de los rangos supraóptimos, rangos subóptimos en los que se espera que el efecto de la temperatura sea más pronunciado, de acuerdo con lo esperado con una planta de metabolismo C3 como el algodón (Berry et al. 1980)** (ver Fig. 1.2).

BIBLIOGRAFÍA

Ahuja, S. L. (2006). Evaluation for the retention of reproductive structures by Bt and non-Bt intra hirsutum cotton hybrids in different sowing dates and spacings. *African Journal of Biotechnology*, 5(10).

Allakhverdiev, S. I., Kreslavski, V. D., Klimov, V. V., Los, D. A., Carpentier, R., & Mohanty, P. (2008). Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 98(1–3), 541–550. https://doi.org/10.1007/s11120-008-9331-0

Alvarez Prado, A.F. y Ploschuk, E.L. (2008). Development and growth of two Lesquerella species grown under different temperatures during the reproductive period. *Industrial Crops and Products* 27: 400-403. <u>https://doi:10.1016/j.indcrop.2007.12.001</u>

Andrade F.H., Cirilo A.G., Uhart S.A., Otegui M.E. (1996). Ecofisiología del cultivo de maíz. Balcarce: La Barrosa. pp 282.

Andrade, F.H. y V.O. Sadras. (2009). Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. 3ª Edición. Capítulo 3. p: 41-68.

Andrade F.H., Sadras V.O., Vega C.R.C, Echarte L. (2005). Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. Their application to crop management, modeling and breeding. *Journal of Crop Improvement* 14, 51-101.

Andriani JM, Andrade FH, Suero EE, Dardanelli JL (1991) Water deficits during reproductive growth of soybeans. I. Their effects on dry matter accumulation, seed yield and its components. *Agronomie* 11, 737-746.

Angadi SV, Cutforth HW, Miller PR, McConkey BG, Entz MH, Brandt SA, Volkmar K.M. (2000). Response of three brassica species to high temperature stress during reproductive growth. *Canadian Journal of Plant Science* 80, 693-701.

Aslam, M., & Hunt, L. A. (1978). Photosynthesis and transpiration of the flag leaf in four spring-wheat cultivars. *Planta*, 141(1), 23–28. <u>https://doi.org/10.1007/BF00387739</u>

Ashley, D. A., Doss, B. D., & Bennett, O. L. (1965). Relation of Cotton Leaf Area Index to Plant Growth and Fruiting 1. *Agronomy journal*, 57(1), 61-64. https://doi.org/10.2134/agronj1965.00021962005700010020x

Atkinson D, Porter J.R. (1996). Temperature, crop development and crop yields. *Trends in Plant Science* 1, 119-124.

Ausín I, Alonso-Blanco C, Martínez-Zapater J.M. (2005). Environmental regulation of flowering. *International Journal of Developmental Biology* 49, 689-705.

Baker JT, Reddy V.R. (2001). Temperature effects on phonological development and yield of muskmelon. *Annals of botany* 87, 605-613. <u>https://10.1006/anbo.2001.1381</u>

Bange, M. P., & Milroy, S. P. (2000). Timing of crop maturity in cotton: Impact of dry matter production and partitioning. *Field Crops Research*, 68(2), 143-155.

Basinskii J.J. (1975). Nitrogen supply, N uptake and cotton yield. Cotton Grow. Rev. 52:1-10.

Bernacchi, C. J., Portis, A. R., Nakano, H., von Caemmerer, S., & Long, S. P. (2002). Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis in vivo. *Plant Physiology*, 130(4), 1992–1998. <u>https://doi.org/10.1104/pp.008250</u>

Berry, J., & Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Annual Review of *Plant Physiology*, 31(1), 491–543. <u>https://doi.org/10.1146/annur ev.pp.31.060180.002423</u>

Bibi, A. C., Oosterhuis, D. M., & Gonias, E. D. (2008). Photosynthesis, quantum yield of photosystem II and membrane leakage as affected by high temperatures in cotton genotypes. *The Journal of Cotton Science*, 12, 150–159

Bita, C., & Gerats, T. (2013). Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops. *Frontiers in plant science*, *4*, 273.

Bongi, G., & Loreto, F. (1989). Gas-exchange properties of salt-stressed olive (Olea europea L.) Leaves. *Plant Physiology*, 90(4), 1408–1416. <u>https://doi.org/10.1104/pp.90.4.1408</u>

Burke, J. J., Mahan, J. R., & Hatfield, J. L. (1988). Crop-specific thermal kinetic windows in relation to wheat and cotton biomass production. *Agronomy Journal*, 80(4), 553-556.

Burke, J.J., J. Velten, and M.J. Oliver. (2004). In vitro analysis of cotton pollen germination. *Agron. J.* 96:359-368

Calderini D.F, Abeledo L.G, Savin R, Slafer G.A. (1999). Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre- and post-anthesis under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 26, 453-458.

Cárcova, J., & Otegui, M. E. (2001). Ear temperature and pollination timing effects on maize kernel set. *Crop Science*, *41*(6), 1809-1815.

Carmo-Silva, A. E., Gore, M. A., Andrade-Sanchez, P., French, A. N., Hunsaker, D. J., & Salvucci, M. E. (2012). Decreased CO2 availability and inactivation of Rubisco limit photosynthesis in cotton plants under heat and drought stress in the field. *Environmental and Experimental Botany*, 83, 1–11. <u>https://doi.org/10.1016/j.envex pbot.2012.04.001</u>

Cárcova, J; L.G Abeledo y M. López Pereira. (2003). Análisis de la generación del rendimiento: crecimiento, partición y componentes. *En*: SATORRE, E. H; R.L BENECH A; G.A. SLAFER; E.B de la FUENTE; D.J. MIRALLES; M.E. OTEGUI y R.SAVIN(*eds.*). Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. Editorial Facultad de Agronomía. Buenos Aires, pp: 75-95

Casuso, M., Tarragó, J., & Galdeano, M. J. (2016). Producción de algodón: Recomendaciones para el manejo de plagas y de cultivo. Retrieved from, <u>http://inta.gob.ar/sites/default/files/produccion_de_algodonrecomendaciones_para_el_manejo_d</u> <u>e_plagas_y_de_cultivo.pdf</u>

Chastain, D. R., Snider, J. L., Choinski, J. S., Collins, G. D., Perry, C. D., Whitaker, J., ... & Porter, W. (2016). Leaf ontogeny strongly influences photosynthetic tolerance to drought and high temperature in Gossypium hirsutum. *Journal of plant physiology*, *199*, 18-28.<u>https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.05.003</u>

Cheikh, N., Jones, R.J. (1994). Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. *Plant Physiology* 106, 45-51.

Chen, Y., Chen, B., Wang, H., Hu, W., Wang, S., & Zhou, Z. (2019). Combined elevated temperature and soil waterlogging stresses limit fibre biomass accumulation and fibre quality formation by disrupting protein activity during cotton fibre development. *Functional Plant Biology*, *46*(8), 715-724. https://doi.org/10.1071/FP18192

Chmielewski, F. M., & Rötzer, T. (2001). Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, *108*(2), 101-112.https://doi.org/10.1016/S0168-1923(01)00233-7

Cicchino, M., Edreira, J. I. R., & Otegui, M. E. (2010a).Heat stress during late vegetative growth of maize: Effects on phenology and assessment of optimum temperature. Crop Science, 50(4), 1431–1437. <u>https://doi.org/10.2135/cropsci2009.07.0400</u>

Cicchino, M., Rattalino Edreira, J.I., Uribelarrea, M., Otegui, M.E. (2010b).Heat stress in field grown maize: Response of physiological determinants of grain yield. Crop Sci. 50, 1438-1448.

Colombo, F. (2019). Rendimiento y calidad de fibra de genotipos de algodón (Gossypium hirsutum L.) en respuesta a la nutrición nitrogenada y altas temperaturas (Doctoral dissertation, Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad Nacional de Río Cuarto).

Conaty, W.C., Mahan, J.R., Neilsen, J.E., Tan, D.K.Y., Yeates, S.J., Sutton, B.G. (2015). The relationship between cotton canopy temperature and yield, fibre quality and water-use efficiency. F. *Crop. Res.* 183, 329–341. http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2015.08.010

Constable, G. A. (1975). *Growth, development and yield of cotton as influenced by cultivar and row spacing* (Doctoral dissertation, University of Sydney).

Constable,G. A. (1977). Growth and distribution of dry matter in cotton (Gossipium hirsutum L). *Australian Journal of Agricultural Research* 28: 249-56.

Constable, G. A. y H.M. Rawson. (1980). Effect of leaf position, expansión and age on photosynthesis, transpiration and water-use efficiency of cotton. *Australian Journal of Plant Physlogy* 7: 89-100.

Constable, G.A. and A.J. Shaw. (1988). Temperature requirements for cotton, Division of Plant Industries, New South Wales Department of Agriculture and Fisheries.

Constable, G.A. (1991). Mapping the Production and Survival of Fruit on Field-Grown Cotton. *Agronomy Journal* 83: 374-378.

Constable, G.A., Bange, M.P. (2015). The yield potential of cotton (Gossypium hirsutum L.). *F. Crop. Res.* 182, 98–106.<u>http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2015.07.017</u>

Cottee, N. S., Tan, D. K. Y., Bange, M. P., Cothren, J. T., & Campbell, L. C. (2010). Multilevel determination of heat tolerance in cotton (Gossypium hirsutum L.) under field conditions. *Crop Science*, 50(6), 2553-2564.

Crafts-Brandner, S. J., & Law, R. D. (2000). Effect of heat stress on the inhibition and recovery of the ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation state. *Planta*, 212(1), 67-74.

Dauzat, J., Clouvel, P., Luquet, D., & Martin, P. (2008). Using virtual plants to analyse the light-foraging efficiency of a low-density cotton crop. *Annals of botany*, 101(8), 1153-1166. https://doi.org/10.1093/aob/mcm316

Di Rienzo, J., Casanoves, F., Balzarini, M., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, Y.C. (2011). InfoStat Versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina http://www.infostat.com.ar

Ducruet, J. M., Peeva, V., & Havaux, M. (2007). Chlorophyll thermofluorescence and thermoluminescence as complementary tools for the study of temperature stress in plants. *Photosynthesis Research*, 93(1–3), 159–171. <u>https://doi.org/10.1007/s11120-007-9132-x</u>

Dusenge, M. E., Duarte, A. G., & Way, D. A. (2019). Plant carbon metabolism and climate change: Elevated CO2 and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist*, 221(1), 32–49. <u>https://doi.org/10.1111/nph.15283</u>

Eaton, F. M., & Ergle, D. R. (1948). Carbohydrate accumulation in the cotton plant at low moisture levels. *Plant Physiology*, 23(2), 169. https://10.1104 / pp.23.2.169

Eaton, F. M., & Ergle, D. R. (1954). Effects of Shade and Partial Defoliation on Carbohydrate Levels and the Growth, Fruiting and Fiber Properties of Cotton Plants. *Plant Physiology*, 29(1), 39. https://10.1104 / pp.29.1.39

Echer, F. R., Oosterhuis, D. M., Loka, D. A., & Rosolem, C. A. (2014). High night temperatures during the floral bud stage increase the abscission of reproductive structures in cotton. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 200(3), 191–198. https://doi.org/10.1111/jac.12056

Echer, F. R., Cordeiro, C. F. D. S., & de la Torre, E. D. J. R. (2020). The effects of nitrogen, phosphorus, and potassium levels on the yield and fiber quality of cotton cultivars. *Journal of Plant Nutrition*, 43(7), 921-932. https://10.1080/01904167.2019.1702204

Echeverría, H.E. y F.O. García. (2014). Fertilidad de suelos y fertilización de cultivos. INTA. Buenos Aires, Argentina. 2ª edición. p: 658-659.

Egli DB, Bruening W.P. (2006a) Fruit development and reproductive survival in soybean: Position and age effects. *Field Crops Research* 98, 195-202.

Ellis R.H, Roberts E.H, Summerfield R.J, Cooper J.P. (1988). Environmental control of flowering in barley (Hordeum vulgare L.).II. Rate of development as a 102 function of temperature and photoperiod and its modification by lowtemperature vernalization. *Annals of Botany*, 62, 145-158.

Ergo, V. V. (2013). *Estrés térmico y/o hídrico durante el llenado de grano en soja: impacto sobre el funcionamiento de la fuente y su efecto sobre el rendimiento (Doctoral dissertation).*

Ergo, V. V., Lascano, R., Vega, C. R., Parola, R., & Carrera, C. S. (2018). Heat and water stressed field-grown soybean: A multivariate study on the relationship between physiological-biochemical traits and yield. *Environmental and Experimental botany*, 148, 1-11. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.12.023

Ergo, V. V., Veas, R. E., Vega, C. R., Lascano, R., & Carrera, C. S. (2021).Leaf photosynthesis and senescence in heated and droughted field-grown soybean with contrasting seed protein concentration.*Plant Physiology and Biochemistry*.https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.06.008

Evangelos D, G., Derrick M, O., Androniki C, B., & Bruce A, R. (2012). Radiation use efficiency of cotton in contrasting environments. *American Journal of Plant Sciences*, 2012.<u>http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2012.35079</u>

Ekinci, R., S. Başbağ Karademir, E. y Karademir, Ç. (2017). The effects of high temperature stress on some agronomic characters in cotton. *Pakistan Journal of Botany*, 49: 503-508.

Evans L.T. (1971). Flower induction and the florigen concept. Annual Review of Plant Physiology 22, 365-394.

Feller, U., Crafts-Brandner, S.J., & Salvucci, M.E. (1998). Moderately high temperatures inhibit Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase (rubisco) activase-mediated activation of rubisco. *Plant Physiology*, 116, 539–546. <u>https://doi.org/10.1104/pp.116.2.539</u>

Flexas, J., Bota, J., Galmes, J., Medrano, H., & Ribas-Carbó, M. (2006). Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, *127*(3), 343-352.

Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Diaz-Espejo, A., Galmés, J., & Medrano, H. (2008). Mesophyll conductance to CO2: Current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*, <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01757.x</u>

Flexas, J., Barbour, M. M., Brendel, O., Cabrera, H. M., Carriquí, M., DíazEspejo, A., Douthe, C., Dreyer, E., Ferrio, J. P., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Kodama, N., Medrano, H., Niinemets, Ü., Peguero-Pina, J. J., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Tomás, M., Tosens, T., & Warren, C. R. (2012). Mesophyll diffusion conductance to CO2: An unappreciated central player in photosynthesis. Plant Science: *An International Journal of Experimental Plant Biology*, 193–194, 70–84. <u>https://10.1016/j.plantsci.2012.05.009</u>

Flexas, J., Clemente-Moreno, M. J., Bota, J., Brodribb, T. J., Gago, J., Mizokami, Y., ... & Carriquí, M. (2021).Cell wall thickness and composition are involved in photosynthetic limitation. *Journal of Experimental Botany*, 72(11), 3971-3986.

Gaido, Z. A., & Dubois, M. E. (2008). Influencia del estrés térmico en la calidad panadera del trigo: progenies con diferentes niveles de sensibilidad. *Agriscientia*, 25(2), 89-96.

Gago, J., Daloso, D. M., Carriquí, M., Nadal, M., Morales, M., Araújo, W. L., ... & Flexas, J. (2020). Mesophyll conductance: the leaf corridors for photosynthesis. *Biochemical Society Transactions*, 48(2), 429-439.

García, G. A. (2012). *Respuesta de trigo y cebada a mayores temperaturas nocturnas* (Doctoral dissertation, Universidad de Buenos Aires).

Gardner, F. P., Pearce, R. B., & Mitchell, R. L. (1985). Physiology of crop plants. Iowa State University press. *Ames, lowa*, 187-209.

Garner W.W, Allard H.A. (1920). Effect of the relative lenght of day and night and other factors on growth and reproduction in plants. *Journal of Agricultural Research* 18, 553-606.

Gifford, R.M., Thorne, J.H., Hitz, W.D., Giaquinta, R.T., (1984). Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science* 225, 801-808.

Gómez Ocampo, G., Ploschuk, E. L., Mantese, A., Crocco, C. D., & Botto, J. F.(2021). BBX21 reduces ABA sensitivity, mesophyll conductance and chloroplast electron transport capacity to increase photosynthesis and water use efficient in potato plants cultivated under moderated drought. *The Plant Journal*.

Grundy, P. R., Yeates, S. J., & Bell, K. L. (2020). Cotton production during the tropical monsoon season. II – Biomass accumulation, partitioning and RUE in response to boll loss and compensation. *Field Crops Research*, 255. <u>https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107868.107868</u>

Guinn, G. (1998). Causes of square and boll shedding. En: Beltwide Cotton Conferences. pp. 1355-1364.

Gür, A., Demirel, U., Özden, M., Kahraman, A., & Opur, O. (2010). Diurnal gradual heat stress affects antioxidant enzymes, proline accumulation and some physiological components in cotton (Gossypium hirsutum L.). *African Journal of Biotechnology*, 9, 1008–1015 https://doi. org/10.5897/AJB09.1590.

Haldimann, P., & Feller, U. (2005). Growth at moderately elevated temperature alters the physiological response of the photosynthetic apparatus to heat stress in pea (Pisum sativum L.) leaves. *Plant, Cell and Environment*, 28(3), 302–317. https://10.1111/j.1365-3040.2005.01289.x

Harley, P. C., Loreto, F., Di Marco, G., & Sharkey, T. D. (1992). Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO2 flux by analysis of the response of photosynthesis to CO2. *Plant Physiology*, 98(4), 1429–1436. https://doi.org/10.1104/pp.98.4.1429

Hatfield, J. L., & Prueger, J. H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth 54 and development. *Weather and Climate Extremes*, 10, 4–10. https://doi.org/10.1016/j.wace.2015.08.001

Hay, R.K.M., Porter, J.R., (2006). The physiology of crop yield. Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK.

Hearn, A. B. (1976). Response of cotton to nitrogen and water in a tropical environment. III. Fibre quality. *The Journal of Agricultural Science*, 86(2), 257-269. https://doi.org/10.1017/S002185960005471X.

Hearn, A.B.,G.A., Constable. (1984). Irrigation for crops in a sub-humid environment :Evaluation of irrigation strategies for cotton. *Irrigation science* 5:75-94.

Heide O.M. (1994) Control of flowering and reproduction in temperate grasses. *New Phytologist* 128, 347-362.

Heitholt, J. J., Pettigrew, W. T., & Meredith Jr, W. R. (1992). Light interception and lintyieldofnarrow-rowcotton. CropScience, 32(3),728-733.https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200030030x

Heitholt, J. J. (1994). Canopy characteristics associated with deficient and excessive cotton plant population densities. *Crop science*, *34*(5), 1291-1297.

Heitholt JJ, WR Meredith, Jr. (2002) Cotton physiology conference. Proc. Belt-wide Cotton Conf., Atlanta GA, 8-12 Jan. 2002. Natl. Cotton Counc., Memphis TN

Hesketh, J. D., & Low, A. (1968). Effect of temperature on components of yield and fibre quality of cotton varieties of diverse origin. *Empire Cotton Growing Rev*.

Hodges, H. F., Reddy, V. R., & Reddy, K. R. (1991). Mepiquat chloride and temperature effects on photosynthesis and respiration of fruiting cotton. *Crop Science*, *31*(5), 1302–1308. https://doi.org/10.2135/ cropsci1991.0011183X003100050044x

Hodges, H. F., Reddy, K. R., McKinion, J. M., & Reddy, V. R. (1993). Temperature effects on cotton. *Bulletin (USA)*.

Hofs, J. L., Hau, B., Marais, D., & Fok, M. (2006). Boll distribution patterns in Bt and non-Bt cotton cultivars: II. Study on small-scale farming systems in South Africa. *Field Crops Research*, 98(2-3), 210-215.https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.01.007.

Hu, W., Snider, J. L., Wang, H., Zhou, Z., Chastain, D. R., Whitaker, J., ... & Bourland, F. M. (2018). Water-induced variation in yield and quality can be explained by altered yield component contributions in field-grown cotton. *Field Crops Research*, *224*, 139-147.

ICAC. (2009). Technical report: world situation cotton. International Cotton Advisory Camitee. Washington DC, Estados Unidos de América

ICAC. (2020). International cotton advisory committee. Washington DC, Estados Unidos de América

Jägermeyr, J., Müller, C., Ruane, A. C., Elliott, J., Balkovic, J., Castillo, O., ... & Rosenzweig, C. (2021). Climate impacts on global agriculture emerge earlier in new generation of climate and crop models. *Nature Food*, 1-13.

Jenkins, JN, McCarty Jr, JC y Parrott, WL (1990). Efectividad de los sitios de fructificación en algodón: Rendimiento. *Crop Science*, *30* (2), 365-369.https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000020024x

Jiménez L., T., Morales A., T., Reyna T., V., Hernández M., S., Orozco, F., Ledesma G., J. (2004). Dinámica de la sequía intra-estival en el estado de tlaxcala, méxico". Iii seminario latinoamericano de geografía física, 28 abril- 2 mayo. (cdrom). *Puerto vallaría, jalisco, méxico, memorias del evento*. P.52-64

Joudi, M., Ahmadi, A., Poustini, K., & Sharifzadeh, F. (2006). Effects of leaf removal on photosynthetic activity of flag leaf and grain growth in bread wheat. *Iranial Journal of Agricultural Sciences* (Journal of Agriculture), 37–1, 203–211.

Kerby, T. A., & Buxton, D. R. (1981). Competition Between Adjacent Fruiting Forms in Cotton 1. *Agronomy Journal*, 73(5), 867-871.

Kerby, T. A., Cassman, K. G., & Keeley, M. (1990). Genotypes and plant densities for narrow-row cotton systems. II. Leaf area and dry-matter partitioning. *Crop science*, *30*(3), 649-653.https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000030035x

Krief & Sung, (1986). Algodao tecnologia de producao. Dourados, MS, pp.54-75. En: Embrapa Algodao 2001.

Kruk B. and E. H. Satorre. (2004). Densidad y arreglo especial del cultivo. *En*: SATORRE, E. H; R.L BENECH A; G.A. SLAFER; E.B de la FUENTE; D.J. MIRALLES; M.E. OTEGUI y R.SAVIN (*eds.*). Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. Editorial Facultad de Agronomía. Buenos Aires, pp.276 – 316.

Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (1998). Photosynthesis, respiration, and longdistance transport. *Plant Physiological Ecology*. (10–153). Springer. <u>http://doi.org/10.1007/978-</u> 1-4757-2855-2_2

Lichtenthaler, H., Buschmann, C., & Knapp, M. (2005). How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio RFd of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica*, 43(3), 379–393. https://doi.org/10.1007/s11099-005-0062-6

Loka, D. A., & Oosterhuis, D. M. (2010). Effect of high night temperatures on cotton respiration, ATP levels and carbohydrate content. *Environmental and Experimental Botany*, 68(3), 258–263. <u>https://10.1016/j.envexpbot.2010.01.006</u>

Loka, D. A., & Oosterhuis, D. M. (2014). Water-deficit stress effects on pistil biochemistry and leaf physiology in cotton (Gossypium hirsutum, L.). *South African Journal of Botany*, 93, 131–136. <u>https://doi.org/10.1016/j.sajb.2014.03.019</u>

Loomis, RS y Williams, W.A. (1969). Productividad y morfología de los rodales de cultivos: patrones con hojas. *Agronomía - Publicaciones de la facultad*, 187.

Loomis, R.S., Connor, D.J. (1992). Crop Ecology. Productivity and management in agricultural systems. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Lv, F., Liu, J., Ma, Y., Chen, J., Keyoumu Abudurezikekey, A., Wang, Y., & Zhou, Z. (2013). Effect of shading on cotton yield and quality on different fruiting branches. *Crop science*, 53(6), 2670-2678. https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0170

Maddonni G.A., Otegui M.E., Cirilo A.G. (2001). Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Res* 71: 183-19

Marin, B. y Vieira Da Silva, J.B. (1972). Effect of water stress on distribution of RNA in cell of cotton leaves. *Physiologia Plantarum* 27. pág. 150-155.

Mason, T.G. (1922). Growth and abscission in Sea Island cotton. Annals of Botany 36: 457-484.

Mathur, S., Jajoo, A., Mehta, P., & Bharti, S. (2011). Analysis of elevated temperatureinduced inhibition of photosystem II using chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves (Triticum aestivum). *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 13(1), 1–6. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00319.x

Mathur, S., Agrawal, D., & Jajoo, A. (2014). Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137, 116–126. <u>https://doi.org/10.1016/j.jphot obiol.2014.01.010</u>

Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence–a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668 <u>https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659</u>

McMichel. B.L., (1986). Growth of roots. In: Mauney JR, Stewart JMcD (*eds*) Cotton physiology. I. The cotton Foundation, Memphis, Tennessee, pp 29-38.

Milroy, S. P., and Bange, M. P. (2013). Reduction in radiation use efficiency of cotton (*Gossypium hirsutum L.*) under repeated transient waterlogging in the field. *Field Crops Research*, 140, 51-58. doi: 10.1016/j.fcr.2012.10.016

Mohamed HI, Abdel-Hamid AME (2013) Molecular and biochemical studies for heat tolerance on four cotton genotypes. *Rom Biotechnol* Lett 18:8823–8831

Miralles DJ, Windauer, LB, Gómez, N.V. (2003).Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de granos. En: Producción de granos. Bases funcionales para su manejo. (Ed. AJ Pascale) pp 61-71 (FAUBA).

Miserere, A., Rousseaux, M. C., Ploschuk, E. L., Brizuela, M. M., Curcio, M. H., Zabaleta, R., & Searles, P. S. (2021). Effects of prolonged elevated temperature on leaf gas exchange and

other leaf traits in young olive trees. *Tree Physiology*, *41*(2), 254-268. <u>https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa118</u>

Mills, C.I.; C.W. Bednarz; G.L. Ritchie and J.R. Whitaker. (2008). Yield, quality, and fruit distribution in Bollgard/Roundup Ready and Bollgard II/Roundup Ready Flex Cottons. *Agronomy Journal* 100: 35-41.

Molino, J., & Vega, C. R. C. Corporativo: Tesis. UBA. FA, Universidad de Buenos Aires. Facultad de Agronomía. Escuela para Graduados, Magister de la Universidad de Buenos Aires área Producción Vegetal, Maestría en Producción Vegetal; Producción Vegetal, (2011). Título: Estrés térmico por alta temperatura en soja [Glycine max [L.] Merr.]. análisis de la dinámica de producción y fijación de vainas y su efecto sobre la determinación del rendimiento. P. imprenta: 2011. 79 p., grafs., tbls.

Mondino, M.H. (2000). Efecto del distanciamiento entre surcos y la densidad de plantas sobre el desarrollo, crecimiento y rendimiento de dos variedades de algodón. Tesis Magister Scientiae. Convenio Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Mar del Plata- Estación Experimental Agronómica, INTA Balcarce. pág.95.

Mondino M. y Peterlin O. (2006). Algodón. Cultivos industriales. (*Ed.*) Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Cap. 3-3: 359-365.

Mondino, M. y Lozano Coronel, A. (2015). Ordenamiento espacial de las plantas de algodón y su influencia sobre la evolución de la eficiencia de intercepción de la radiación y el índice de área foliar. En: *Ciencia y tecnología de los cultivos industriales*. Año 5 N°8. ISSN: 1853 – 7677. Pág.72

Monjardino, P., Smith, A. G., & Jones, R. J. (2005). Heat stress effects on protein accumulation of maize endosperm. *Crop Science*, 45(4), 1203-1210.

Neiff, N., Trachsel, S., Valentinuz, O. R., Balbi, C. N., & Andrade, F. H. (2016). High temperatures around flowering in maize: Effects on photosynthesis and grain yield in three genotypes. *Crop Science*, *56*(5), 2702-2712.

Neiff, N., Ploschuk, E. L., Valentinuz, O. R., & Andrade, F. H. (2019). Physiological responses and post-stress recovery in field-grown maize exposed to high temperatures at flowering. *Australian Journal of Crop Science*, *13*(12), 2053-2061. https://10.21475/ajcs.19.13.12.p2070

Nelson, C., Rosegrant, M., Koo, J., Robertson, R., Sulser, T., Zhu, T., ringler, c., Msangi, S., Palazo, A., Batka, M., Magalhaes, M., Valmonte-Santos, R., Ewing, M., Lee, D. (2009). Cambio climático: el impacto en la agricultura y los costos de adaptación. Instituto internacional de investigación sobre políticas alimentarias IPFRI. 30 p. Disponible desde Internet en: www.fao.org.

Oosterhuis, D. M. (1997). Effect of temperature extremes on cotton yields in Arkansas. *SPECIAL REPORTS-UNIVERSITY OF ARKANSAS AGRICULTURAL EXPERIMENT STATION, 183*, 94-100.

Oosterhuis, D. M., & Jernstedt, J. (1999). Morphology and anatomy of the cotton plant. *Cotton: origin, history, technology, and production*, 175-206.

Oosterhuis, **D.** (2001). Physiology and nutrition of high yielding cotton in the USA. *Informações Agronômicas*, 95, 18-24.

Oosterhuis, D. M. (2002). Day or night high temperatures: A major cause of yield variability. *Cotton Grower*, 46(9), 8-9.

Oosterhuis, D. M., Snider, J. L. (2011). High temperature stress on floral development and yield of cotton. Stress Physiology in Cotton, pp. 1–24. The Cotton Foundation, Cordova,TN, USA. Reference Book Series, number 7.

Orozco-Vidal, J. A., Yescas-Coronado, P., Segura-Castruita, M. A., Valdez-Cepeda, R., Martínez-Rubín de Celis, E., Montemayor-Trejo, J. A., ... & Preciado-Rangel, P. (2011). Análisis de crecimiento de tres variedades de algodón (Gossypium hirsutum L.) en una región árida de México. *Phyton (Buenos Aires)*, 80(1), 47-52.

Passioura, J.B., (1996). Drought and drought tolerance. Plant Growth Regul. 20, 79-83.

Patterson, D.T.; J.A. Bunce; R.S. Alberte and E. Vanvolkenburgh. (1977). Photosynthesis in relation to leaf characteristics of cotton from controlled and field environments. *Plant Physiology* 59: 384-387.

Paytas, M. (2004). Eficiencia de conversión y partición de materia seca hacia destinos reproductivos en algodones con diferente distribución espacial. En: Sosa, M.A. y O. Peterlin (*Eds*) 2^a Reunión Anual del Proyecto Nacional de Algodón, Informe de Avance N^a1, pág. 72-75

Paytas, M. (2005). Evolución del índice de área foliar en distintas densidades y distancias de siembra en el cultivo de algodón. *Reunión Anual del Proyecto Nacional Algodón. 2. 2005 08 18-19, 18 y 19 de agosto de 2005. Sáenz Peña, Chaco. AR.*

Paytas, M. (2009). Early water stress on growth, development and yield of high retention cotton. PhD thesis. The University of Queensland, Australia.

Paytas. M. (2010). Improving cotton yield under water limiting conditions in Argentina. En: ICAC Recorder Intenational Cotton Advisory Committee. Vol XXVIII No.2. Washington DC, Estados Unidos.

Paytas, M. J., & Ploschuk, E. L. (2013). Algodón. Capítulo 3.3. In E. B. de la Fuente, A. Gil, A. G. Kantolic, M. López Pereira, E. L. Ploschuk, P. Giménez, L. B. Windauer (Eds.), Cultivos Industriales (2nd ed., pp. 413–445). : Editorial Facultad de Agronomía.

Perez-Martin, A., Michelazzo, C., Torres-Ruiz, J. M., Flexas, J., Fernández, J. E., Sebastiani, L., & Diaz-Espejo, A. (2014).Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. *Journal of experimental botany*, 65(12), 3143-3156.

Pettigrew, W. T. (1994). Source-to-sink manipulation effects on cotton lint yield and yieldcomponents. Agronomyjournal, 86(4),731-

735.<u>https://doi.org/10.2134/agronj1994.00021962008600040027x</u>

Pettigrew, W. T. (2008). The effect of higher temperatures on cotton lint yield production and fiber quality. *Crop science*, 48(1), 278-285.https://doi.org/10.2135/cropsci2007.05.0261

Pettigrew, W.T. (2012). Photosynthesis and carbon partitioning / source-sink relationships, in: Oosterhuis, D.M., Cothren, J.T. (*Eds.*), FLOWERING AND FRUITING IN COTTON. The Cotton Foundation, Cordova, Tennessee, pp. 25–34.

Pettigrew, W. T. (2016). Cultivar variation in cotton photosynthetic performance under different temperature regimes. *Photosynthetica*, 54(4), 502–507. <u>https://doi.org/10.1007/s11099-016-0208-8</u>

Ploschuk, E. L., Hall. A.J, (1995). <u>Capitulum position in sunflower affects grain temperature</u> and duration of grain filling . *Field Crops Research*44 (2), 111-117

Prasad PVV, Craufurd PQ, Kakani VG, Wheeler TR, Boote KJ. (2001). Influence of high temperature during pre- and post-anthesis stages of floral development on fruit-set and pollen germination in peanut Functional *Plant Biology* 28, 233-240.

Pshybytko, N., Kruk, J., Kabashnikova, L. y Strzalka, K. (2008). Function of plastoquinone inheat stress reactions of plants. *Biochimica et Biophysica* Acta 1777: 1393-1399.

Quisenberry, J. E., McDonald, L. D., & McMichael, B. L. (1994). Responses of photosynthetic rates to genotypic differences in sink-to-source ratios in upland cotton

(Gossypium hirsutum L.). *Environmental and Experimental Botany*, 34(3), 245–252. https://doi.org/10.1016/0098-8472(94)90045-0

Rattalino Edreira, J.I., Otegui, M.E., (2012). Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research* 130, 87-98.

Rattalino Edreira, J.I., Mayer, L.I., Otegui, M.E. (2014). Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Kernel growth, water relations and assimilate availability for grain filling. *Field Crops Research* 166, 162-172.

Rawson, H. M., Gifford, R. M., & Bremner, P. M. (1976). Carbon dioxide exchange in relation to sink demand in wheat. *Planta*, 132(1), 19–23. <u>https://doi.org/10.1007/BF00390326</u>

Reddy, V. R., Baker, D. N., & Hodges, H. F. (1991). Temperature effects on cotton canopy growth, photosynthesis, and respiration. *Agronomy Journal*, 83(4), 699-704.https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300040010x

Reddy, K. R., Hodges, H. F., & Reddy, V. R. (1992). Temperature effects on cotton fruitretention.AgronomyJournal,84(1),26–30.https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400010006x

Reddy, V. R., Reddy, K. R., & Hodges, H. F. (1995). Carbon dioxide enrichment and temperature effects on cotton canopy photosynthesis, transpiration, and water-use efficiency. *Field Crops Research*, *41*(1), 13-23.

Reddy, K. R., Hodges, H. F., McCarty, W. H., & McKinion, J. M. (1996a). Weather andcottongrowth:Presentandfuture.Retrievedhttp://www.mafes.msstate.edu/publications/bulletins/b1061.pdf

Reddy, K. R., Kakanl, V. G., Zhao, D., Kotl, S., & Gao, W. (2004). Interactive Effects of Ultraviolet-B Radiation and Temperature on Cotton Physiology, Growth, Development and Hyperspectral Reflectance¶. *Photochemistry and Photobiology*, *79*(5), 416-427.https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2004.tb00029.x

Reta-Sánchez, D. G., & Fowler, J. L. (2002).Canopy light environment and yield of narrow-row cotton as affected by canopy architecture. *Agronomy Journal*, 94(6), 1317-1323. https://doi.org/10.2134/agronj2002.1317

Reynolds, M. P., Pierre, C. S., Saad, A. S. I., Vargas, M., & Condon, A. G. (2007). Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in elite genetic resources under drought and heat stress. *Crop Science*, 47(S3), S-172-S-189. <u>https://doi.org/10.2135/cropsci2007.10.0022IPBS</u>

Rikin, A., Dillwith, J.W., Bergman, D.K. (1993). Correlation between the circadian rhythm of resistance to extreme temperatures and changes in fatty acid composition in cotton seedlings. *Plant Physiol.* 101(1):31-36

Roberts EH, Summerfield R.J. (1987). Chapter 2: Measurement and prediction of flowering in annual crops. In `Manipulation of flowering'. (*Ed.* JG Atherton) pp. 17-50. (Butterworths, London).

Roig-Oliver, M., Bresta, P., Nadal, M., Liakopoulos, G., Nikolopoulos, D., Karabourniotis, G., ... & Flexas, J. (2020). Cell wall composition and thickness affect mesophyll conductance to CO2 diffusion in Helianthus annuus under water deprivation. *Journal of Experimental Botany*, *71*(22), 7198-7209.

Roig-Oliver, M., Bresta, P., Nikolopoulos, D., Bota, J., & Flexas, J. (2021). Dynamic changes in cell wall composition of mature sunflower leaves under distinct water regimes affect photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*.

Rondanini D, Hall A.J, Savin R., (2003). Dynamics of fruit growth and oil quality of sunflower (Helianthus annuus L.) exposed to brief intervals of high temperature during grain filling. *Field Crops Research* 83, 79-90.

Rondanini D, Hall AJ, Mantese A, Savin R. (2006) Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: Effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Research* 96, 48-62.

Sadras, V. O., Bange, M. P., & Milroy, S. P. (1997). Reproductive allocation of cotton in response to plant and environmental factors. *Annals of Botany*, 80(1), 75-81.

Sadras, V. O., Ferreiro, M., Gutheim, F., & Kantolic, A. G. (2000). Desarrollo fenológico y su respuesta a temperatura y fotoperíodo. *Bases para el manejo del Maíz, el Girasol y la Soja. Eds: F. Andrade y V. Sadras, Buenos Aires*, 19-39.

Sage, R. F., & Kubien, D. S. (2007). The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, cell & environment, 30*(9), 1086-1106.

Scarpin, G. J., & Paytas, M. J. (2017a). Respuesta de rendimiento y calidad de fibra del algodón al estrés por anegamiento. EEA Reconquista.

Schlenker, W., & Roberts, M. J. (2009). Nonlinear temperature effects indicate severe damages to US crop yields under climate change. *Proceedings of the National Academy of sciences*, *106*(37), 15594-15598.<u>https://doi.org/10.1073/pnas.0906865106</u>

Scholander, P. F., Hammel, H. T., Bradstreet, E. D., & Hemmingsen, E. A. (1965). Sap pressure in vascular plants. Science, 148, 339–346

Schrader, S. M., Wise, R. R., Wacholtz, W. F., Ort, D. R., & Sharkey, T. D. (2004). Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. *Plant, Cell & Environment*, 27(6), 725–735. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01172.x</u>

Seneviratne, S. I., Rogelj, J., Séférian, R., Wartenburger, R., Allen, M. R., Cain, M., Millar, R. J., Ebi, K. L., Ellis, N., Hoegh-Guldberg, O., Payne, A. J., Schleussner, C. F., Tschakert, P., & Warren, R. F. (2018). The many possible climates from the Paris Agreement's aim of 1.5 °C warming. *Nature*, 558(7708), 41–49. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0181-4

Sethar, M. A., Pahoja, V. M., & Chachar, Q. (2002). Heat acclimation potential of chlorophyll fluorescence of cotton cultivars. *Pakistan Journal of Botany*, 34(3), 275–282

Sharkey, T. (2005). Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylacoid reactions, Rubisco deactivation, reactive oxigen species, and thermotoleranceprovided by isoprene. *Plant, Cell and Environment* 28: 269-277.

Sinclair, T.R., de Wit, C.T., (1975). Comparative analysis of photosynthate and nitrogen requirements in the production of seeds by various *crops. Science* 18, 565-567.

Singh, R. P., Prasad, P. V., Sunita, K., Giri, S. N., & Reddy, K. R. (2007). Influence of high temperature and breeding for heat tolerance in cotton: a review. *Advances in Agronomy*, 93, 313-385.

Sinsawat, V., Leipner, J., Stamp, P., Fracheboud, Y., (2004). Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (Zea mays L.) grown at control or high temperature. *Environ. Exp. Bot.* 52, 123-129.

Sivori, E.; Montaldi, E.; Caso, O. (1980). Fisiología Vegetal. Editorial Hemisferio Sur. 391-393

Slafer G.A, Rawson H.M. (1994). Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologist and modelers. *Australian Journal of Plant Physiology* 21, 393-426.

Snider, J.L., Oosterhuis, D.M., Skulman, B.W., Kawakami, E.M. (2009). Heat stressinduced limitations to reproductive success in Gossypium hirsutum. *Physiol. Plant.* 137, 125– 138.

Snider, J. L., & Oosterhuis, D. M. (2012). Heat stress and pollen-pistil interactions. In D. M. Oosterhuis, & J. T. Cothren (Eds.), Flowering and fruiting in cotton (p. 245). The Cotton Foundation, Cordova, TN, 59-78.

Sorour, F. A., & Rassoul, S. A. (1974). Effect of shading at different stages of growth of the cotton plant on flowering and fruiting, yield of seed cotton, and earliness. *Libyan J Agric*, *3*, 39-43.

Steglich, E. M., Gerik, T. J., Kiniry, J., Cothren, J. T., & Lemon, R. G. (2000). Change in the light extinction coefficient with row spacing in upland cotton. In 2000 Proceedings Beltwide Cotton Conferences, San Antonio, USA, 4-8 January, 2000: Volume 1. (pp. 606-608). National Cotton Council.

Stone, P. (2001). The effects of heat stress on cereal yield and quality. *Crop responses and adaptations to temperature stress*, 243-291.

Summerfield RJ, Roberts, EH, Ellis RH, Lawn R.J. (1991). Towards the reliable prediction of time to flowering in six annual crops: I. The development of simple models for fluctuating field environments. *Experimental Agriculture* 27,11–31.

Taiz, L., & Zeiger, E. (2002). Stress Physiology. In L. Taiz & E. Zeiger (*Eds.*), *Plant Physiology* (3rd ed., 591–623): Sinauer Associates. Inc. Publishers

Taiz L, Zeiger E. (2013). Fisiologia vegetal. 5th ed. Porto Alegre : Artmed. 954p.

TCACH, N., & PAYTAS, M. (2020). Incidencia de altas temperaturas durante el reproductivo sobre el rendimiento de algodón (Gossypium hirsutum) cultivado en diferentes distanciamientos entre surcos. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 46(1), 56-65.

Taub, D., Seemann, J. y Coleman, J. (2000).Growth in elevated CO2 protectsphotosynthesis against hight temperature damage. *Plant, Cell and Environment* 23: 649-656.

Vázquez Becalli, E.; Torres García, S. (1995). Fisiología Vegetal. Editorial Pueblo y Educación. La Habana. Cuba. 269, 408.

Vince-Prue D. (1975). Vernalization. In `Photoperiodism in plants' pp. 263-291 (Mc Graw Hill, London).

Vinocur, B. y Altman, A. (2005).Recent advances in engineering plant tolerance to abioticstress: achievements and limitations. Curr Opin Biotechnol 16: 123-132.

Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199–223. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011

Wakelyn, P. (2007). Cotton fiber chemistry and technology.162 p. CRC press. US.

Wakelyn, P., R. Ghaudhry. (2010). Cotton: Technology for the 21st Century. International Cotton Advisory Committee. Washington, OC.

Wang E, Engel T. (1998). Simulation of Phenological Development of Wheat Crops. Agricultural Systems 58(1), 1-24.

Wang, W., Vincour, B., Shoseyov, O. y Altman, A. (2004). Role of plant heat shock-proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trend Plant Sci* 9: 244-252.

Wang, S., Chen, X., Wang, Q., Bao, A., Cao, X., Li, P., (2013) Ecological adaptability of photosynthesis and water use for *Tamarix ramosissima* in the southern periphery of Gurbantunggut Desert, Xinjiang. Shengtai Xuebao/ Acta Ecol. Sin. 31, 3082–3089.

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.

Wilhelm, E.P., Mullen, R.E., Keeling, P.L., Singletary, G.W. (1999). Heat stress during grain filling in maize: effects on kernel growth and metabolism. *Crop Science* 39, 1733-1741.

Wilkie JD, Sedgley M, Olesen T. (2008). Regulation of floral initiation in horticultural trees. *Journal of Experimental Botany* 59(12), 3215-3228.

Wise, R. R., Olson, A. J., Schrader, S. M., & Sharkey, T. D. (2004). Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant, Cell & Environment*, 27(6), 717–724. <u>https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01171.x</u>

Yamori, W., Hikosaka, K., & Way, D. A. (2014). Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: Temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 119(1–2), 101–117. <u>https://doi.org/10.1007/s11120-013-9874-6</u>

Yan W, Wallace D.H. (1998). Simulation and prediction of plant phenology for five crops based on photoperiod x temperature interaction. *Annals of Botany* 81, 705-716.

Yeates, S.; D. Richards; J. Roberts and R. Gregory. (2006). Progress in evaluating the moisture stress response of Bollgard II compared with conventional cotton. Australian Cotton Conference.Gold Coast.

Yeates, S. J., Constable, G. A., & McCumstie, T. (2010). Irrigated cotton in the tropical dry season. II: Biomass accumulation, partitioning and RUE. *Field Crops Research*, 116(3), 290–299. <u>https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.01.007</u>

Yin, X., Sun, Z., Struik, P. C., & Gu, J. (2011). Evaluating a new method to estimate the rate of leaf respiration in the light by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements. *Journal of Experimental Botany*, 62(10), 3489–3499 <u>https://10.1093/jxb/err038</u>

Zafar, S. A., Noor, M. A., Waqas, M. A., Wang, X., Shaheen, T., Raza, M., & Ur-Rahman, M. (2018). Temperature extremes in cotton production and mitigation strategies. In Mehboob-Ur-Rahman & Y. Zafar, (*Eds.*), Past, Present and Future Trends in Cotton Breeding. IntechOpen. <u>https://doi.org/10.5772/intechopen.74648</u>

Zeiher, C., Matumba, N., Brown, P. y Silvertooth, J. (1995). Respuesta del algodón americano (upland) a las temperaturas nocturnas elevadas. II. Resultados de estudios ambientales controlados. En *Proceeding of the Beltwide Cotton Conferences " (CP Dugger y DA Richter, Eds.)* (Vol. 1129).

Zhang, R. y Sharkey, T. (2009). Photosynthetic electron transport and proton flux undermoderate heat stress. *Photosynth Res* 100: 29-43

Zonta, J. H., Brandão, Z. N., Sofiatti, V., Bezerra, J. R. C., & da Cunha Medeiros, J. (2016).Irrigation and nitrogen effects on seed cotton yield, water productivity and yield response factor in semi-arid environment. *Australian Journal of Crop Science*, *10*(1), 118-126.