

Impacto del riego deficitario y el incremento de la temperatura sobre la ecofisiología del olivo durante la primavera

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

Maria Agustina Iglesias

Ingeniera Agrónoma - Universidad de Buenos Aires - 2016

Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja
(CRILAR-CONICET)



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Peter S. Searles

B.S. in Biology (University of Maryland)

Ph.D (Utah State University)

Co-director

M. Cecilia Rousseaux

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Cs. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Edmundo L. Ploschuk

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Cs. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

Carla Valeria Giordano

Licenciada en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Luis Francisco Hernández

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional del Sur)

Ph.D. (University of New South Wales)

JURADO

Jorge Alejandro Prieto

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Cuyo)

Master en Viticultura y Enología (INRA-SupAGRO Montpellier)

Doctor en Biología Integrada de Plantas (INRA-SupAGRO Montpellier)

Fecha de defensa de la tesis: 16 de agosto de 2023

Declaración

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 ésta u otra institución.

A handwritten signature in black ink, consisting of several overlapping horizontal and vertical strokes, positioned to the right of the text.

Maria Agustina Iglesias

Publicaciones derivadas de la tesis

Iglesias, M.A., Rousseaux, M.C., Agüero Alcaras, L.M., Hamze, L., Searles, P.S., **2023**. Influence of deficit irrigation and warming on plant water status during the late winter and spring in young olive trees. *Agricultural Water Management*, 275: 108030. doi.org/10.1016/j.agwat.2022.108030

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	v
ÍNDICE DE CUADROS	viii
ÍNDICE DE FIGURAS	x
ABREVIATURAS	xv
RESUMEN	xvi
ABSTRACT	xvii
CAPÍTULO I	18
Introducción general	18
1.1. Aspectos generales del cambio climático	23
1.2. Producción mundial de olivo	23
1.3. Descripción botánica y fenológica	26
1.4. Producción de olivo y cambio climático en Argentina	28
1.5. Respuestas del intercambio gaseoso y el estado hídrico al riego y a la temperatura del aire	29
1.6. Respuestas del crecimiento y rendimiento al riego y a la temperatura del aire	31
1.7. Objetivo general	33
1.8. Objetivos e hipótesis específicas	33
1.9. Estructura de la tesis	37
CAPÍTULO II	38
Influencia del riego deficitario y el incremento de la temperatura del aire sobre el estado hídrico y el intercambio gaseoso de olivos jóvenes durante la primavera *	38
2.1. Introducción	39
2.2. Materiales y métodos	41
2.2.1. Material vegetal	41
2.2.2. Diseño experimental y tratamientos	43
2.2.3. Contenido volumétrico de agua en el suelo	46
2.2.4. Potencial hídrico xilemático	47
2.2.5. Intercambio gaseoso de la hoja	47
2.2.6. Imágenes térmicas	48
2.2.7. Análisis estadístico	48
2.3. Resultados	49

2.3.1. Temperatura del aire y riego	49
2.3.2. Contenido relativo de agua y potencial hídrico xilemático	54
2.3.3. Conductancia estomática	57
2.3.4. Fotosíntesis neta y transpiración	58
2.3.5. Temperaturas medias del aire y hojas	60
2.3.6. Relaciones entre el potencial hídrico xilemático y la temperatura del aire	61
2.4. Discusión	62
2.5. Conclusiones	66
CAPÍTULO III	67
Efectos del riego deficitario y la temperatura elevada sobre el flujo de savia y características morfo-anatómicas de hojas y ramas	67
3.1. Introducción	68
3.2. Materiales y métodos	70
3.2.1. Material vegetal y condiciones de crecimiento	70
3.2.2. Tratamientos y condiciones ambientales	70
3.2.3. Flujo de savia del árbol entero	71
3.2.4. Características de hojas y estomas	72
3.2.5. Anatomía del xilema	73
3.2.6. Conductividad y conductancia hidráulica.....	74
3.2.7. Análisis estadístico	75
3.3. Resultados.....	76
3.3.1. Condiciones ambientales durante las mediciones	76
3.3.2. Flujo de savia del árbol entero	78
3.3.3. Características de hojas y estomas	82
3.3.4. Anatomía del xilema	85
3.3.5. Conductividad y conductancia hidráulica.....	87
3.4. Discusión	89
3.5. Conclusiones	91
CAPÍTULO IV	93
Efectos del riego deficitario y el incremento de la temperatura sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo durante la primavera	93
4.1. Introducción	94
4.2. Materiales y métodos	96

4.2.1. Material vegetal y condiciones de crecimiento.....	96
4.2.2. Diseño experimental y tratamientos.....	96
4.2.3. Crecimiento de brotes vegetativos y reproductivos	97
4.2.4. Producción de biomasa vegetativa	97
4.2.5. Floración y cuaje.....	98
4.2.6. Biomasa reproductiva y sus componentes.....	99
4.2.7. Análisis estadístico	100
4.3. Resultados.....	101
4.3.1. Crecimiento de brotes vegetativos y reproductivos	101
4.3.2. Producción de biomasa vegetativa	103
4.3.3. Floración y cuaje.....	106
4.3.4. Biomasa reproductiva y sus componentes.....	108
4.4. Discusión	114
4.5. Conclusiones.....	116
CAPÍTULO V	117
Discusión general	117
5.1. Aportes de esta tesis al conocimiento	118
5.2. Validación de hipótesis	121
5.3. Implicancias de los resultados obtenidos para el sector productivo en la región en el contexto de cambio climático.....	125
5.4. Nuevos interrogantes para estudios futuros.....	125
BIBLIOGRAFÍA	127
APÉNDICES	137
Apéndice I	138
Apéndice II	139
Apéndice III	141
Apéndice IV	142

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 2.1.** Temperatura media del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor (DPV) de OTCs control (Tc) y calentadas (T+) durante las mediciones de variables de estado hídrico de las plantas (9:30–13:30 h hora solar). Se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre T+ en comparación con Tc. Se muestran valores medios ± 1 error estándar ($n = 8$ OTCs). 53
- Cuadro 2.2.** Contenido relativo de agua de suelo (CRA; %) e integral de estrés hídrico (S_{Ψ}) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) durante todo el período de tratamiento en 2018 y 2019. Se muestran valores medios ± 1 error estándar ($n = 4$ OTCs). La probabilidad estadística para riego, temperatura e interacción (int) entre ambos se indica como no significativa (*ns*), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. 56
- Cuadro 3.1.** Área foliar individual, masa foliar específica y características estomáticas en hojas de olivos para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. 83
- Cuadro 3.2.** Número de hojas de olivos en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T, para los tres momentos de medición de flujo de savia +) en árboles de tres años de edad, cv. Coratina en 2019. Cada valor representa una media ± 1 error estándar ($n = 3$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. 84
- Cuadro 3.3.** Número de vasos, conductividad hidráulica específica (kh) según Tyree 1991, potencial hídrico en pre alba, potencial hídrico de hoja al mediodía y conductancia hidráulica (K) de olivos en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T, para los tres momentos de medición de flujo de savia +) en árboles de tres años de edad, cv. Coratina en 2019. Cada valor representa una media ± 1 error estándar ($n = 3$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. 88
- Cuadro 4.1.** Incremento de biomasa seca por órgano en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Se presentan la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*;

$p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10.
105

Cuadro 4.2. Fecha de plena floración (DOY), densidad de inflorescencias, densidad de hojas y cuaje (%) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Se presentan la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. SD, sin datos disponibles.....107

Cuadro 4.3. Características del fruto (a) cosecha al fin de los tratamientos en diciembre 2019 y (b) cosecha final (marzo + mayo) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Se muestran medias \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10.
113

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Mapa de superficie implantada con olivo (ha) en Argentina (INDEC, 2018).. 25
- Figura 1.2.** Secuencia cronológica de las principales etapas fenológicas del olivo en la mayoría de las regiones de cultivo en Argentina. Adaptado de Torres et al. (2017)..... 27
- Figura 1.3.** Diagrama conceptual de las principales variables evaluadas en los Objetivos Específicos 1 y 2, las conexiones en el continuo suelo-planta-atmosfera y las respuestas al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+) esperadas. DPV: déficit de presión de vapor, gs: conductancia estomática, A: tasa de fotosíntesis neta, E: tasa de transpiración foliar, EUA: eficiencia del uso del agua, AF: área foliar, CRA %: contenido de agua relativo del suelo..... 35
- Figura 1.4.** Diagrama conceptual de (a) desarrollo reproductivo y (b) biomasa en respuesta al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+) evaluadas en el Objetivo específico 3. El tamaño del esquema (biomasa aérea o biomasa raíces) refleja la respuesta esperada de dichas variables al RD y la T+. 36
- Figura 2.1.** Instalación de goteros en mangueras de riego, (a) vivero en campo experimental de CRILAR-CONICET (b). 43
- Figura 2.2.** Vistas frontal y superior de una cámara sin techo (OTC) control calentada pasivamente con un sistema de renovación de aire (a, c) y de una OTC calentada activamente con dos métodos de calentamiento complementarios, una funda de plástico con piedras negras + un calentador eléctrico (b, d, e). Las cámaras tenían una altura total de 2,0 m y una longitud y anchura de 1,5 m. El material de la cubierta de la pared era polietileno blanco translúcido con protección UV y baja transmitancia infrarroja, y se colocaron tiras de acetato transparente de 30 cm de ancho en la parte superior del OTC calentado activamente para reducir el tamaño de la abertura superior. Las flechas muestran la posición de los ventiladores utilizados para inyectar aire en el control y los OTC calentados activamente. Adaptado de Miserere et al. (2019) (a, b). 45
- Figura 2.3.** Medición de fotosíntesis en el interior de una OTC (a), medición de potencial agua (b), imagen térmica de hojas de olivo dentro de una OTC (c). 48
- Figura 2.4.** Temperatura media diaria del aire (°C) en las cámaras sin techo (OTC) control (Tc) y calentadas (T+) y la temperatura ambiente exterior durante los períodos de tratamiento en (a) 2018 y (b) 2019. Todas las temperaturas se registraron a una altura media (1,0 m). Se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre T+ en comparación con Tc. Se muestran valores medios ± 1 error estándar ($n = 8$ OTCs). 51
- Figura 2.5.** Riego acumulado en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa valores medios acumulados para las dos combinaciones de riego al 100 % ($n = 2$ OTC por combinación de tratamiento). El riego de los niveles de riego del 50 % se calculó como la mitad de los niveles de riego del 100 %..... 54
- Figura 2.6.** Valores medios diarios de contenido relativo de agua del suelo (CRA%) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+)

en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media diaria ($n = 4$ OTC). Las flechas negras indican las fechas en las que se realizaron las mediciones fisiológicas de las plantas. Los espacios entre símbolos representan datos no registrados. Se evaluaron las diferencias estadísticas entre los tratamientos utilizando un modelo mixto. Se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre el nivel de riego al 100% en comparación con el nivel de riego al 50%..... 55

Figura 2.7. Potencial hídrico xilemático (Ψ_s) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), y $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores..... 57

Figura 2.8. Conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores..... 58

Figura 2.9. Fotosíntesis neta de la hoja (A; a,b), transpiración (E; c,d) y eficiencia de uso de agua (EUA; e,f) en hojas para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a,c,e) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b,d,f) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores..... 59

Figura 2.10. Temperatura de la hoja (a,b) y ΔT (c,d) para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a,c) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b,d) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores..... 60

Figura 2.11. Temperatura de la hoja al mediodía en función de la temperatura del aire al mediodía para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). No se incluyen las mediciones al inicio del período de tratamiento y del período de recuperación después de la restauración del riego. La línea punteada negra es la relación 1:1. Se expresan las ecuaciones lineales para cada uno de los niveles de temperatura (Tc, T+). 61

Figura 2.12. Potencial hídrico xilemático en función de temperatura del aire al mediodía para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC).

No se incluyen las mediciones al inicio del período de tratamiento y del período de recuperación después de la restauración del riego. Se expresan las ecuaciones lineales para todos los datos durante el 2018 y para combinaciones específicas durante 2019. 62

Figura 3.1. Sensor de flujo de savia instalado en árbol de olivo en macetas dentro de una OTC (a) medición potencial hídrico en pre-alba (b)..... 72

Figura 3.2. Corte transversal de tallo joven (a), área del xilema (b), impronta de hoja con estomas y bases de tricomas (c)..... 74

Figura 3.3. Temperatura media diaria del aire ($^{\circ}\text{C}$) (a, b), déficit de presión de vapor diario (c, d) en las cámaras sin techo (OTC) control (T_c) y calentadas (T_+) y la temperatura ambiente exterior durante los períodos de tratamiento ($n = 8$) y contenido relativo de agua del suelo diaria (CRA, %) (e, f) de las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, T_c ; tratamiento de calentamiento, T_+) ($n = 4$). Se evaluaron las diferencias estadísticas entre los tratamientos utilizando un modelo mixto. Para la temperatura media del aire y el DPV, se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre T_+ en comparación con T_c . Para el CRA del suelo se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre riego al 100 en comparación con riego al 50. 77

Figura 3.4. Flujo de savia acumulado diario ($\text{kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) de las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, T_c ; tratamiento de calentamiento, T_+) en árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 (a) y en árboles de tres años de edad, cv. Coratina en 2019 (b). Cada símbolo representa la media diaria para cada combinación de tratamientos ($n = 3$). La probabilidad estadística para nivel de riego, temperatura y su interacción se dan como no significativos (ns), $p \leq 0,05$ (*), y $p \leq 0,01$ (**). 79

Figura 3.5. Flujo diario de savia por árbol en función de la temperatura media diaria para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, T_c ; calentado, T_+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ($n = 3$ OTC). La probabilidad estadística se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), y $p \leq 0,01$ (**). Los parámetros de ajuste lineal para (a) $y_{100T_c, 100T_+, 50T_c} = 0,69x - 0,4$, $r^2 0,29$; $y_{50T_+} = 0,05x - 0,6$, $r^2 0,20$ para (b) $y_{T_c} = 0,03x - 0,1$, $r^2 0,47$; $y_{T_+} = 0,05x - 0,3$, $r^2 0,73$ 81

Figura 3.6. Frecuencia relativa de vasos xilemáticos para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, T_c ; calentado, T_+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Las barras representan medias \pm un error estándar ($n = 4$ OTC). Los asteriscos entre las barras indican diferencias significativas entre medias para una dada clase diametral ($p \leq 0,05$). Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. 86

Figura 4.1. Temperatura media semanal del aire ($^{\circ}\text{C}$) en las cámaras con techo abierto (OTC) control (T_c) y calentadas (T_+) y la temperatura ambiente fuera de las OTC en (a) 2018 y (b) 2019-2020. El período de tratamiento en cada temporada está indicado en gris. Durante 2018 solo se realizó una cosecha al final de diciembre (C_{Dic}). Los símbolos representan el promedio de ocho OTC independientes. Las flechas indican las fechas de cosecha de frutos (flechas negras). 97

- Figura 4.2.** Momento de plena floración (a) y cuaje de frutos (b) en árboles en OTCs experimentales. 99
- Figura 4.3.** Canopeo (parte aérea) de árbol de olivo (el fondo cuadrículado sirvió como registro de la forma del canopeo) (a), estimación del área foliar con sacabocados (b) y clasificación de frutos según índice de madurez (c). 100
- Figura 4.4.** Elongación de brotes vegetativos (cm) de árboles de olivo en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. 102
- Figura 4.5.** Incremento de biomasa seca vegetativa (g árbol^{-1}) de árboles de olivo en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). 104
- Figura 4.6.** Porcentaje de frutos partenocárpicos en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. 109
- Figura 4.7.** Número de frutos por árbol (a) cosecha al fin de los tratamientos en diciembre 2019 y (b) cosecha final (marzo + mayo) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Los frutos partenocárpicos fueron excluidos del número de frutos mostrados en esta figura. 110
- Figura 4.8.** Peso seco de frutos por árbol (a) cosecha al fin de los tratamientos en diciembre 2019 y (b) cosecha final (marzo + mayo) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). 111
- Figura 4.9.** Rendimiento de aceite por árbol en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. 112

Figura 5.1. Diagrama conceptual de las principales respuestas observadas para variables de los Objetivos Específicos 1 y 2, las conexiones en el continuo suelo-planta-atmosfera y la respuesta al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+). DPV: déficit de presión de vapor, gs: conductancia estomática, A: tasa de fotosíntesis neta a saturación lumínica, E: tasa de transpiración foliar, EUA: eficiencia del uso del agua, AF: área foliar, CRA: contenido relativo de agua del suelo.123

Figura 5.2. Diagrama conceptual de las principales respuestas en variables evaluadas en el Objetivo específico 3 y la respuesta al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+). El tamaño del esquema (biomasa aérea o biomasa raíces) refleja la respuesta observada de dichas variables al RD y la T+.124

ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado
AF	Área foliar
A	Tasa de fotosíntesis neta
CRA	Contenido relativo de agua del suelo
cv	Cultivar
DPV	Déficit de Presión de Vapor
E	Tasa de transpiración foliar
Eto	Evapotranspiración de referencia
Etc	Evapotranspiración del cultivo
EUA	Eficiencia del Uso del Agua
g_s	Conductancia estomática
HR	Humedad relativa del aire
IM	Índice de Madurez
K	Conductancia hidráulica
kh	Conductividad hidráulica
OTC	Cámara sin techo
PPFE	Flujo de fotones fotosintéticos
RD	Riego deficitario
Tc	Temperatura control
T+	Temperatura calentada, a 3-4 °C por encima de Tc
100	Regado al 100 % del consumo
50	Regado al 50 % del consumo (riego deficitario)
100 Tc	Tratamiento regado al 100 % consumo y temperatura control
100 T+	Tratamiento regado al 100 % consumo y temperatura calentada
50 Tc	Tratamiento regado al 50 % consumo y temperatura control
50 T+	Tratamiento regado al 50 % consumo y temperatura calentada
SΨ	Integral de estrés hídrico
Ψs	Potencial hídrico xilemático al mediodía
T _{hoja}	Temperatura de hoja
T _{aire}	Temperatura del aire

RESUMEN

Impacto del riego deficitario y el incremento de la temperatura sobre la ecofisiología del olivo durante la primavera

El aumento de la temperatura del aire y los cambios en las precipitaciones debido al cambio climático impactan directamente en la producción de cultivos como el olivo. Esta tesis se enfocó comprender las respuestas ecofisiológicas al riego deficitario, el incremento de la temperatura del aire y a su combinación en plantas jóvenes de olivo (*Olea europaea* L.) durante la primavera. Se llevó a cabo un experimento factorial con dos factores (riego y temperatura), cada uno con dos niveles. Los olivos del cv. Arbequina en 2018 y del cv. Coratina en 2019 se cultivaron en macetas de 30 litros dentro de cámaras sin techo (OTCs). Los niveles de riego se establecieron en un 100% y un 50% (riego deficitario) del consumo de agua, mientras que los niveles de temperatura del aire incluyeron un control con temperatura similar al ambiente y un tratamiento calentado con un incremento de 4 °C en la temperatura del aire en comparación con el control. Los tratamientos tuvieron un impacto en la mayoría de las variables relacionadas con el intercambio gaseoso (conductancia estomática, fotosíntesis neta, transpiración) y el estado hídrico (potencial hídrico xilemático al mediodía) en ambos años. En muchos casos, se observaron efectos de un solo factor y no de ambos al mismo tiempo. Las reducciones en la fotosíntesis neta fueron más frecuentes debido al riego deficitario que al incremento de la temperatura del aire. Sin embargo, tanto el riego deficitario como el incremento de la temperatura del aire disminuyeron de manera consistente el potencial hídrico xilemático. Además, se encontró una disminución lineal del potencial hídrico xilemático a medida que aumentaba la temperatura del aire al mediodía (Capítulo II). Se observó un aumento en el flujo de savia diario en respuesta al incremento de la temperatura del aire, sin efectos negativos del riego deficitario, durante dos períodos de medición en primavera en el cv. Coratina. Además, se observó una interacción entre el riego deficitario y el incremento en la temperatura del aire en un período en primavera en el cv. Arbequina (Capítulo III). En cuanto al desarrollo reproductivo (floración y cuaje), se encontró que estos procesos fueron muy sensibles al aumento de la temperatura, lo que resultó en una menor cantidad de frutos y menor rendimiento en los árboles calentados. Sin embargo, la concentración de aceite por fruto fue similar en todos los tratamientos (Capítulo IV). En resumen, los resultados de esta tesis sugieren que el incremento de la temperatura del aire debido al cambio climático podría aumentar las demandas hídricas del cultivo y reducir el rendimiento del olivo. No obstante, el riego deficitario, una práctica común en el manejo del cultivo, podría ser útil para ahorrar agua en ciertos períodos del ciclo si se monitorea adecuadamente el estado hídrico de los árboles.

Palabras claves: Arbequina, Coratina, flujo de savia, fotosíntesis neta, floración, rendimiento, riego deficitario.

ABSTRACT

Influence of deficit irrigation and warming on olive tree ecophysiology during spring

The increase in air temperature and changes in precipitation due to climate change directly impact the production of crops such as olive trees. This thesis aimed to understand the ecophysiological responses to deficit irrigation, increased air temperature, and their combination in young olive plants (*Olea europaea* L.) during the spring season. A factorial experiment was conducted with two factors (irrigation and temperature) and two levels for each. The olive trees were grown in 30 liter pots in open top chambers (OTCs) with cv. Arbequina being used in 2018 and cv. Coratina in 2019. The irrigation levels consisted of 100% and 50% (deficit irrigation) of water consumption, while the air temperature levels included a control group with similar to ambient outdoor temperature and a heated treatment with a 4 °C increase in air temperature compared to the control. In each year, most of the gas exchange variables (stomatal conductance, net photosynthesis, transpiration) and the plant's water status (midday xylem water potential) were affected by the treatments, although in many cases, a given variable responded much more to one of the two factors than the other. For example, reductions in net photosynthesis were more commonly observed in response to deficit irrigation rather than the increase in air temperature. Nevertheless, xylem water potential consistently decreased due to both factors. Additionally, a linear reduction in xylem water potential was observed as air temperature increased at midday (Chapter II). Daily sap flow increased during certain periods in spring in response to increased air temperature in cv. Coratina, with no negative impact from deficit irrigation during those periods. However, an interaction between deficit irrigation and increased air temperature was observed during another period in the cv. Arbequina (Chapter III). In terms of reproductive development (flowering, fruit set), it was found to be highly sensitive to increased air temperature in both years including fewer fruits and lower yield in heated trees. However, the oil concentration per fruit remained similar across all treatments (Chapter IV). In summary, the results of this thesis suggest that the rise in air temperature due to climate change could increase water requirements for olive cultivation and reduce yield. Nevertheless, deficit irrigation, a common practice in crop management, could be utilized during specific periods of the crop cycle if the water status of the trees is adequately monitored.

Keywords: Arbequina, Coratina, sap flow, net photosynthesis, flowering, yield, deficit irrigation.

Introducción general

1.1. Aspectos generales del cambio climático

El cambio climático, ocasionado por el aumento de los niveles de dióxido de carbono (CO₂) y otros gases de efecto invernadero, puede tener un impacto significativo en la producción de cultivos (IPCC 2021). Se proyecta que, para finales de este siglo, las temperaturas medias podrían aumentar hasta 2 °C, acompañadas de cambios en los patrones de precipitación y un incremento en la frecuencia de eventos climáticos extremos. Además, se prevé una disminución en la cantidad de precipitaciones en muchas regiones áridas de latitudes medias y subtropicales. Esta reducción en las precipitaciones podría resultar en una disminución en la recarga natural de acuíferos subterráneos, esenciales para el suministro de agua destinada al riego agrícola. Dichos cambios globales y regionales expondrán a los cultivos a una mayor variabilidad ambiental, que podría dar lugar a una reducción tanto en la producción como en la calidad de alimentos (Mittler y Blumwald 2010).

La agricultura es vulnerable al cambio climático (IPCC 2021). La combinación de factores ambientales generadores de estrés, como altas temperaturas, sequías y eventos climáticos extremos, será más frecuente y pronunciada debido al cambio climático (Suzuki et al. 2014). Las altas temperaturas pueden provocar estrés térmico en las plantas, comprometiendo su crecimiento y desarrollo. Las sequías y las irregularidades en las precipitaciones limitan la disponibilidad de agua en los suelos, afectando la capacidad de las plantas de obtener nutrientes y realizar fotosíntesis. Ante este escenario, es fundamental desarrollar estrategias de adaptación y mitigación para reducir los impactos del estrés ambiental en la agricultura; esto incluye la implementación de prácticas agrícolas sostenibles que conserven y promuevan la resiliencia de los cultivos. Asimismo, se requiere investigación y adopción de tecnologías agrícolas avanzadas (por ejemplo, biotecnología agrícola, sensores y drones, sistemas de riego inteligentes) para optimizar el uso de recursos disponibles. Cuantificar y entender de forma integral cómo interactúan dichos factores es crucial para predecir cómo se desarrollarán las plantas bajo estas condiciones (Bansal et al. 2013, Jagadish et al. 2021).

1.2. Producción mundial de olivo

El olivo es uno de los frutales más cultivados en zonas áridas y semiáridas a nivel mundial. Los países productores más importantes en la Cuenca del Mediterráneo son España, Italia y Grecia (Lucena et al. 2017). Sin embargo, el cultivo está experimentando un crecimiento en el hemisferio sur (Vossen 2007, Torres et al. 2017). En Argentina, el cultivo de olivo ocupa un lugar destacado, siendo el segundo cultivo leñoso más importante después de la vid. Se ubica principalmente en las regiones de Cuyo (provincias de Mendoza y San Juan) y del noroeste argentino –NOA– (La Rioja y Catamarca) (Figura 1.1) (Gómez del Campo et al. 2010, Searles et al. 2011). Aunque las condiciones climáticas difieren marcadamente de las del Mediterráneo, la producción del cultivo tiene una gran relevancia económica (>10.000 kg de aceitunas por ha, >2.000 kg de aceite por ha) (Gómez del Campo et al. 2010, Searles et al. 2011). Estas regiones se caracterizan por tener climas áridos y

semiáridos, con inviernos frescos y veranos calurosos y secos. Además, la variación altitudinal da lugar a la existencia de microclimas diversos, que influyen en la calidad y características de los aceites producidos (Rondanini et al. 2014). La mayoría de los olivares se encuentran en zonas de regadío, utilizando principalmente sistemas de riego por goteo y surco.

La región de la cuenca del Mediterráneo, que alberga la mayor producción mundial de aceite de oliva, se caracteriza por tener temperaturas medias anuales templadas (15-19 °C) y un patrón climático que se distingue por veranos calurosos y secos, e inviernos templados y lluviosos (300-700 mm anuales). A diferencia de esta última región, el clima en el NOA presenta temperaturas medias anuales más elevadas (20-22 °C), precipitación más escasa concentrada en el verano (100-400 mm anuales) y la presencia de un fenómeno conocido como "zonda", un viento caliente y seco, especialmente en primavera (Gómez del Campo et al. 2010, Searles et al. 2011). Estas diferencias climáticas repercuten en la fenología de los cultivos de olivo entre el Mediterráneo y La Rioja, Argentina (Torres et al. 2017). En el Mediterráneo, la plena floración ocurre durante la primavera, mientras que en La Rioja, con temperaturas más altas, se observa un adelanto de la floración que puede ocurrir incluso al comienzo de la primavera (Torres et al. 2017). Asimismo, la maduración de la fruta suele ocurrir durante el otoño en el Mediterráneo, pero debido a las temperaturas más altas en La Rioja, puede ocurrir al inicio del otoño (Torres et al. 2017, Miserere et al. 2023). Además, se ha registrado un aumento de la temperatura media del aire en La Rioja entre 1962 y 2013 (R. De Ruyver, INTA-Castelar, comunicación personal), siendo más pronunciado durante la primavera (1,07 °C por encima de la temperatura media), coincidiendo con el período de mayor crecimiento vegetativo y la floración del olivo (R. De Ruyver, INTA-Castelar, comunicación personal)

En la región mediterránea, los olivos han sido tradicionalmente cultivados en condiciones de secano. Sin embargo, cada vez es más común la adopción de sistemas de riego para incrementar y garantizar la producción. En el NOA, el uso de sistemas de riego es indispensable para asegurar el suministro de agua a los cultivos de olivo, ya que las precipitaciones varían considerablemente tanto de un año a otro como de una localidad a otra (Busso y Fernández 2018). Aunque las precipitaciones han aumentado en las últimas décadas en la Pampa Húmeda, las proyecciones para La Rioja no son claras en cuanto a las precipitaciones, a diferencia de las previsiones que indican un aumento de la temperatura del aire (Penalba y Rivera 2013). Los modelos indican que las precipitaciones se concentrarán más en el verano, mientras que habrá un período de sequía más prolongado durante la primavera (Boulanger et al. 2005, Blázquez et al. 2012). Además, el descenso de los niveles de las napas freáticas debido al aumento de las extracciones de agua para uso agrícola plantea un desafío adicional para el uso sostenible del recurso hídrico (Nadal et al. 2013). Resulta de vital importancia comprender mejor los sistemas agrícolas bajo riego en combinación con otras variables ambientales.

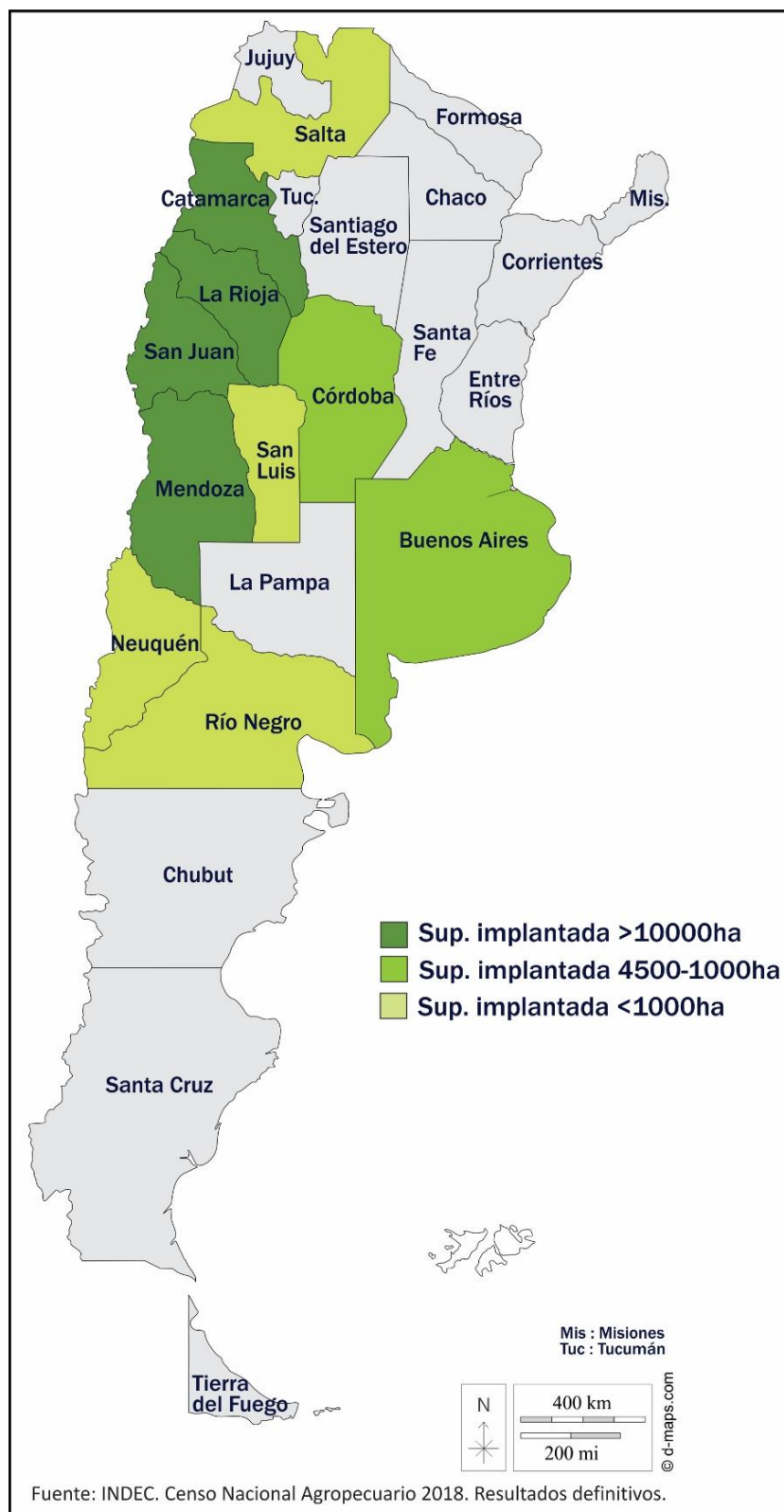


Figura 1.1. Mapa de superficie implantada con olivo (ha) en Argentina (INDEC, 2018).

1.3. Descripción botánica y fenológica

El olivo (*Olea europaea* L.) es una especie perenne adaptada a las condiciones semiáridas del Mediterráneo (Zohary y Spiegel-Roy 1975, Arnan et al. 2012, Besnard et al. 2018). El principal destino productivo es la obtención de aceite de calidad de los frutos, botánicamente clasificados como drupas. El aceite se encuentra principalmente en el mesocarpo o pulpa (95 %), mientras que la concentración en el endocarpo (carozo) es muy baja (Conde et al. 2008). En general, alrededor del 40 % del peso seco del fruto está compuesto por aceite, aunque esta proporción varía dependiendo del genotipo (cultivar) y del ambiente. Las hojas son simples, de color verde oscuro y tienen una cutícula gruesa. La epidermis de la cara abaxial contiene estomas pequeños y una alta densidad de tricomas que contribuyen a la reflexión de radiación solar y le confieren un color blanco-plateado (Connor 2005, Fernández 2014). En Argentina, los cultivares más comúnmente utilizados en fincas comerciales son de origen español (cvs. Arbequina, Picual, Manzanilla, Changlot), italiano (cvs. Coratina, Frantoio, Leccino) e israelí (cv. Barnea).

La fenología del cultivo se caracteriza por su escala bienal (Figura 1.2). El crecimiento de los brotes inicia con el aumento de temperatura a finales del invierno (Ferreyra et al. 2001) y se extiende hasta mediados del otoño, dependiendo del clima, el manejo del cultivo y la carga de frutos en los árboles (Connor y Fereres 2005). En el NOA, se observa un pico pronunciado de crecimiento vegetativo a principios de la primavera, seguido de un pico secundario después de la cosecha a finales del verano o principios del otoño (Fernández et al. 2015). La plena floración también ocurre en primavera y su intensidad depende de factores como el número de yemas formadas durante el crecimiento de los brotes del año anterior y la acumulación de horas de frío durante el otoño e invierno (Lavee 1996, Aybar et al. 2015, Haberman et al. 2017). Además, la intensidad de floración (cantidad de inflorescencias) y aspectos de la calidad de las flores (como el porcentaje de flores perfectas) pueden afectar el cuaje y, por consiguiente, el número de frutos (Rapoport 2014). Las flores del olivo pueden clasificarse como perfectas o imperfectas, según su estructura y función. La mayoría de las flores del olivo son perfectas (o hermafroditas), lo que significa que tienen tanto órganos masculinos (estambres) como femeninos (pistilos), permitiendo la autopolinización. Algunas flores pueden ser imperfectas o unisexuales (flores masculinas). En las áreas de producción de olivos, suele haber una abundante cantidad de polen y la polinización se realiza principalmente mediante el transporte del polen por el viento. Luego del cuaje, el crecimiento del fruto sigue un patrón similar a una curva doble-sigmoide y tiene una duración de aproximadamente 4 a 6 meses (Conde et al. 2008). La cosecha se lleva a cabo durante el otoño, una vez que se han alcanzado los valores máximos de tamaño y concentración de aceite en el fruto.

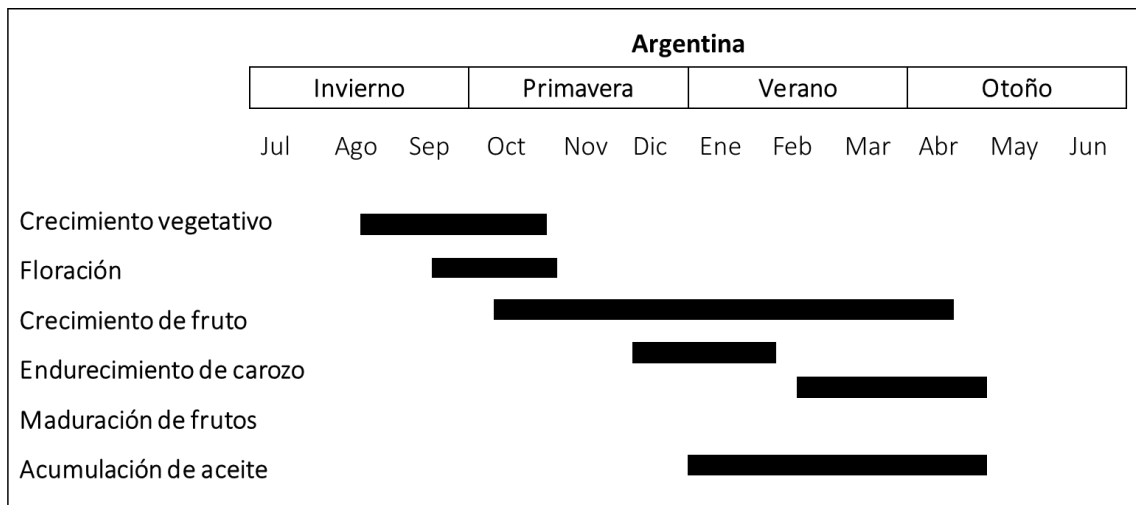


Figura 1.2. Secuencia cronológica de las principales etapas fenológicas del olivo en la mayoría de las regiones de cultivo en Argentina. Adaptado de Torres et al. (2017).

1.4. Producción de olivo y cambio climático en Argentina

El olivo ha sido cultivado tradicionalmente en secano en la Cuenca del Mediterráneo, con precipitaciones medias anuales superiores a 400 mm (Gucci y Fereres 2012). Sin embargo, en las regiones olivícolas de Argentina, debido a la aridez y la falta de lluvias durante el invierno y la primavera, el riego desempeña un papel fundamental para lograr rendimientos óptimos en los olivares (Searles et al. 2011). Diversos estudios han demostrado que el rendimiento del olivo aumenta de manera curvilínea en relación con la cantidad de agua aplicada (Moriana et al. 2003, Correa-Tedesco et al. 2010). No obstante, la combinación de las altas temperaturas promedio anuales en la región (20-22 °C) y el suministro de agua a través del riego puede resultar en un crecimiento vegetativo excesivo en los árboles. Este exceso de vigor conduce a un mayor sombreado entre las plantas y aumenta los costos de poda, lo que resulta en una disminución de los rendimientos y la calidad del aceite (Cherbiy Hoffman et al. 2013, Trentacoste et al. 2018). La gestión del riego y el control del crecimiento vegetativo excesivo representan desafíos importantes en los nuevos sistemas olivícolas de alta densidad de árboles, y son aspectos relevantes desde la perspectiva de la eficiencia en el uso del agua (Iniesta et al. 2009, Correa-Tedesco et al. 2010). En regiones con escasez de agua, es fundamental encontrar un equilibrio entre rendimiento y productividad del agua disponible (Fereres et al. 2014). La eficiencia en el uso del agua (EUA), también conocida como productividad del agua, se define como la cantidad de litros de agua necesarios para producir un kilogramo de fruto o aceite (Fernández 2014, Agüero Alcaras et al. 2020). Para mejorar la eficiencia en el uso del agua, es posible reducir la cantidad de riego aplicada, considerando el ciclo del cultivo y otros parámetros relevantes, como aquellos relacionados con la calidad del aceite. Además, es crucial controlar cuidadosamente el riego durante la primavera, ya que en esta temporada se produce la mayor parte del crecimiento de las ramas.

El riego deficitario es una práctica común de manejo que consiste en aplicar dosis de riego menores al 100 % de la evapotranspiración del cultivo (ETc), en etapas fenológicas que no son sensibles al estrés hídrico leve o moderado. En estas situaciones el déficit hídrico no provoca reducciones importantes en el rendimiento (Lavee et al. 2007, Gucci et al. 2019). Las etapas que no son especialmente sensibles al déficit hídrico incluyen el período de latencia invernal, el endurecimiento de carozo y el período posterior a la cosecha (Rapoport et al. 2012, Fernández 2014, Agüero Alcaras et al. 2021). Sin embargo, durante el desarrollo de inflorescencias, la baja disponibilidad hídrica puede afectar la floración y el cuaje (Rapoport et al. 2012). Desde un punto de vista práctico, un riego con el 50 % de la ETc puede ser suficiente para mantener un estado hídrico adecuado de las plantas durante los meses más fríos del invierno, aunque pueden ser necesarias tasas de riego más altas un par de meses antes de la floración para evitar los efectos perjudiciales sobre el rendimiento de los olivos (Pierantozzi et al. 2013, 2014). A pesar de ello, en ciertas ocasiones, el riego deficitario durante la primavera puede controlar el crecimiento vegetativo excesivo que genera sombra y reduce el rendimiento (Pierantozzi et al. 2013, 2014, Trentacoste et al. 2015, 2018).

1.5. Respuestas del intercambio gaseoso y el estado hídrico al riego y a la temperatura del aire

El agua desempeña un papel crucial en el funcionamiento de los árboles frutales y otros cultivos, y se espera que los requerimientos de riego en el olivo aumenten en un escenario climático más seco y cálido (Fraga et al. 2020, Mairech et al. 2021). Además, la temperatura regula la duración de las etapas fenológicas de los cultivos (Jagadish et al. 2021) y tiene un impacto significativo en el intercambio neto de CO₂ y agua a través de procesos bioquímicos y el control estomático (Damour et al. 2010, Chaves et al. 2016). Cuantificar las respuestas de variables como la fotosíntesis neta (es decir, fotosíntesis bruta – respiración) y el potencial hídrico de las plantas en un escenario de calentamiento climático plantea un desafío, especialmente en árboles frutales, debido a su larga vida y su capacidad de acumular efectos a lo largo de los años, así como para aclimatarse.

La reducción de la humedad del suelo debido al riego deficitario desencadena diversas respuestas fisiológicas. Por ejemplo, según la intensidad del riego deficitario (es decir, el porcentaje de la ET_c que se repone) y las condiciones climáticas, puede observarse una disminución en la conductancia estomática durante varias semanas (Dichio et al. 2003, Hernández-Santana et al. 2017). En este sentido, la regulación estomática desempeña un papel importante en el control de la pérdida de agua y la disminución de los potenciales hídricos (Fernández et al. 1997, Chaves et al. 2016). Estas reducciones también se traducen en una disminución de la transpiración, un aumento en la temperatura de las hojas y una reducción de fotosíntesis neta (Sepulcre-Cantó et al. 2006, Sun et al. 2014, Poblete-Echeverría et al. 2014, 2016, García-Tejero et al. 2017). A largo plazo, la persistencia de bajos potenciales hídricos en el tallo provoca la caída de hojas y la reducción del tamaño de las nuevas hojas (Tognetti et al. 2009, Díaz-Espejo et al. 2012, Lo Bianco y Scalisi 2017), así como un aumento en la densidad de estomas como mecanismo compensatorio de aclimatación (Bosabalidis y Kofidis 2002).

El aumento de la temperatura del aire provoca un incremento en la diferencia del déficit de presión de vapor (DPV) entre la hoja y el aire, lo cual afecta la tasa de transpiración y la fotosíntesis neta de la hoja. Estudios de laboratorio y campo han demostrado que la fotosíntesis neta a saturación lumínica alcanza su máximo entre los 25-35 °C en el olivo (Bongi y Long 1987, Díaz-Espejo et al. 2006). Además, se ha observado que esta dependencia térmica varía según el cultivar evaluado, como se demostró en el estudio de Bongi et al. 1987. En particular, el cv. Coratina experimenta una disminución más pronunciada (del 50 %) en la fotosíntesis neta entre los 35 °C y los 40 °C en comparación con el cv. Manzanilla (del 20 %), posiblemente debido a su origen en una región más fresca. Además, la mayoría de las plantas perennes y leñosas tienen la capacidad de ajustar sus características fotosintéticas a las temperaturas de crecimiento (Vico et al. 2019). Aunque aún hay poca información sobre estas respuestas de aclimatación en el olivo, evidencias recientes sugieren que las hojas formadas bajo altas temperaturas presentan cambios

bioquímicos y morfo-anatómicos que les permiten ser menos sensibles a los efectos adversos de la temperatura (Miserere et al. 2021).

La respuesta de variables clave, como el potencial hídrico xilemático, la conductancia estomática y el intercambio gaseoso, a la combinación de riego deficitario y el incremento de la temperatura del aire, aún es desconocida en el cultivo del olivo. Esto se debe a la complejidad de los procesos involucrados y a la falta de estudios experimentales en este campo. Sin embargo, en un experimento realizado en Italia durante el verano, se evaluó el impacto de una ola de calor natural en plantas de olivo sometidas a riego deficitario (Haworth et al. 2018). Se observó que esta ola de calor, caracterizada por un aumento de temperatura de hasta 10 °C durante varios días y máximas de 40 °C, tuvo un efecto negativo significativo en la conductancia estomática y la fotosíntesis neta de los árboles bien regados. Sin embargo, no se observó una reducción adicional en la fotosíntesis neta en los árboles con niveles bajos de fotosíntesis debido al déficit hídrico severo. Hasta la fecha, no existen estudios publicados que examinen la influencia de la combinación de riego deficitario con un incremento moderado en la temperatura del aire (2-4 °C) sobre la fotosíntesis neta y la transpiración en el olivo a lo largo de una temporada completa o en períodos más específicos. Asimismo, no se han realizado estudios que analicen los efectos combinados de estos factores sobre el potencial hídrico.

El flujo de savia, considerado un indicador integral de la transpiración de todo el árbol, desempeña un papel fundamental en el sistema suelo-planta-atmósfera (Rousseaux et al. 2009, Fernández 2014). La transpiración del árbol está determinada por el gradiente de potencial hídrico desde el suelo hasta las hojas y la apertura estomática. Altas temperaturas del aire aumentan el déficit de presión de vapor entre la hoja y la atmósfera, y aumentan el flujo de savia por unidad de área foliar, siempre que haya agua esté disponible en el suelo. Estudios en árboles jóvenes de olivo han mostrado una fuerte correlación positiva entre el flujo de savia y el déficit de presión de vapor (Tognetti et al. 2004). Sin embargo, en árboles adultos se han observado respuestas no lineales entre el flujo de savia y el déficit de presión de vapor. En estos casos, el flujo de savia apenas aumenta con déficits de presión de vapor superiores a 2 kPa, posiblemente debido al cierre estomático en respuesta a valores elevados de déficit de presión de vapor (Rousseaux et al. 2009). Recientemente, se llevó a cabo un estudio en La Rioja, donde se aumentó la temperatura del aire en 4 °C durante el verano. En este estudio, se observaron incrementos en el flujo de savia en árboles sometidos a calentamiento en comparación con los árboles control, debido a las diferencias en el déficit de presión de vapor entre los tratamientos (Miserere et al. 2019b). Estos incrementos se intensificaron hacia el final de la temporada, sugiriendo una aclimatación al calentamiento. Entre las posibles modificaciones morfológicas que podrían explicar, al menos en parte, el aumento del flujo de savia se encuentran incrementos en la densidad de vasos xilemáticos por rama en los árboles sometidos a calentamiento. En condiciones de riego deficitario, la reducción en el contenido de agua en el suelo puede alterar las relaciones entre el flujo de

savia y la temperatura, debido a disminuciones en la conductancia estomática y en el potencial hídrico xilemático (Fernández et al. 1997, Cuevas et al. 2013). A pesar de esto, aún no se han evaluado experimentalmente estas relaciones.

A largo plazo, se ha demostrado que los cambios en las características morfo-anatómicas de los tallos, como la densidad y el tamaño de los vasos xilemáticos, pueden tener un impacto significativo en la conductividad hidráulica de la planta y regular el flujo de savia (Maseda y Fernández 2006, Hacke et al. 2017). La conductividad hidráulica de la planta, también conocida como k_h , se refiere a la capacidad de los tejidos vasculares de la planta para transportar agua desde las raíces hasta las hojas y se calcula como el cociente entre la tasa de flujo de agua y el gradiente de presión. En el caso del olivo, esta especie presenta valores bajos de k_h en comparación con otras especies, lo que le permite reducir las tasas de transpiración en situaciones de baja disponibilidad hídrica o alta demanda evaporativa (Bongi y Palliotti 1994, Fernández et al. 1997). Estudios previos han observado que el aumento de la temperatura ambiental provoca ajustes en la anatomía del tallo del cv. Arbequina, como un aumento en la densidad de los vasos y una reducción en su diámetro. Sin embargo, a pesar de estos cambios, no se han encontrado pruebas concretas de aumentos en la k_h , posiblemente debido a la presencia de muchos vasos de diámetro pequeño (Miserere et al. 2019a). Además, se ha reportado el cierre estomático en árboles sin modificaciones en la densidad y el tamaño de los vasos en respuesta al riego deficitario (Torres-Ruiz et al. 2013). Sin embargo, hasta el momento no se han evaluado las respuestas del flujo de savia y las variables morfo-anatómicas ante la combinación de riego deficitario y el incremento en la temperatura del aire.

1.6. Respuestas del crecimiento y rendimiento al riego y a la temperatura del aire

El crecimiento vegetativo aéreo del olivo, que implica el aumento en el diámetro del tronco y la elongación de las ramas, ocurre principalmente en primavera, coincidiendo con el incremento de la temperatura del aire a finales del invierno (Ferreira et al. 2001). Durante esta temporada, también se produce el desarrollo de las inflorescencias (Figura 1.1). Sin embargo, los riegos deficitarios severos durante la primavera pueden ocasionar reducciones en la elongación de las ramas y afectar negativamente el desarrollo reproductivo de las plantas (revisados por Fernández 2014, Brito et al. 2019). De hecho, diversos estudios han revelado que reducir el riego al 25 % de la ET_c durante el desarrollo de las inflorescencias provoca una disminución en parámetros clave de la floración, como el número de inflorescencias y el desarrollo de óvulos (Rapoport et al. 2012).

La dinámica de partición de biomasa en árboles perennes como el olivo está determinada por la competencia entre los órganos aéreos y las raíces a lo largo de todo el año, aunque la mayoría de los estudios sobre riego deficitario no incluyen observaciones sobre el crecimiento o biomasa de las raíces. A pesar de la escasa información disponible, se ha observado que los olivos en condiciones de secano presentan relaciones raíz/canopeo más altas en comparación con aquellos que reciben un riego adecuado (Fernández 2014). En el

caso de las plantas sometidas a riego deficitario, se ha observado un incremento en la biomasa de las raíces en relación con la biomasa aérea.

La temperatura desempeña un papel crucial en la regulación del crecimiento y la producción del olivo (Ben-Ari et al. 2021). Aunque se ha investigado poco sobre las respuestas del crecimiento vegetativo del olivo a la temperatura en comparación con los efectos del riego deficitario, existen evidencias de que el crecimiento del tronco y la elongación de las ramas comienzan cuando las temperaturas promedio rondan los 15 °C al final del invierno (Pérez-López et al. 2008). Asimismo, se ha observado que estos procesos cesan durante el otoño cuando las temperaturas oscilan entre 10 y 15 °C (López-Bernal et al. 2020). Sin embargo, actualmente no se dispone de información precisa sobre la temperatura óptima para el crecimiento vegetativo del olivo.

El papel desempeñado por la temperatura sobre las fechas de floración ha sido caracterizado principalmente mediante observaciones a campo y modelos de simulación (De Melo-Abreau et al. 2004, El Yaacoubi et al. 2014, Tanasijevic et al. 2014). En las provincias de La Rioja y Catamarca, es común que algunos cultivares no alcancen a acumular el número necesario de horas de frío (vernalización) para la floración en determinados años (Aybar et al. 2015), y se espera que este problema se intensifique con el cambio climático. Por otra parte, algunas evidencias empíricas demuestran que las tasas del crecimiento del fruto y la acumulación de aceite se reducen frente a aumentos en la temperatura media entre diferentes ubicaciones geográficas en el noroeste de Argentina (Trentacoste et al. 2012, Rondanini et al. 2014). Además, se ha observado que la concentración de aceite disminuye y algunos parámetros de la composición del aceite cambian con el aumento de la temperatura (Rondanini et al. 2014, García-Inza et al. 2014, 2016).

En los últimos años, se han publicado varios estudios experimentales realizados en cámaras y en el campo para determinar los efectos del calentamiento en el crecimiento vegetativo y reproductivo del olivo. Por ejemplo, se encontró que un aumento experimental de 5 °C durante un corto período en primavera redujo la duración de la floración, pero no afectó la germinación del polen en el estigma (Vuletin Selak et al. 2013). Otros efectos observados por los mismos autores incluyeron una disminución en el crecimiento de los tubos polínicos en el estilo (-15 %) y en el porcentaje de fertilización (-10 %). En otro estudio, se observó que un aumento de 4 °C en la temperatura ambiente a lo largo de todo el ciclo del cultivo de olivo resultó en una disminución en el cuaje de frutos en los árboles sometidos al calentamiento, lo que generó una reducción en el rendimiento de frutos y aceite, y un aumento en el crecimiento vegetativo (Benlloch-González et al. 2018, 2019). Además, se observó una reducción en el peso de cada fruto. En La Rioja, se observaron reducciones en el peso individual y en la concentración de aceite de los frutos cuando se aplicó un incremento de temperatura del aire de 4 °C durante todo el período de acumulación de aceite. La sensibilidad de los procesos reproductivos del olivo a la temperatura, condujo a un mayor crecimiento vegetativo en forma de área foliar por árbol (Miserere et al. 2022).

En la actualidad, faltan estudios en olivos que aborden los efectos combinados de riego deficitario y el incremento de temperatura del aire en el crecimiento, la biomasa y el rendimiento. Sin embargo, un exhaustivo análisis de 63 estudios en diferentes especies de árboles y latitudes revela patrones interesantes. En especies de latitudes altas, donde las temperaturas suelen ser bajas, se observa un aumento en el diámetro de ramas y la biomasa en respuesta al incremento de la temperatura del aire. Por otro lado, en especies de latitudes más bajas, se evidencia una tendencia a la disminución del crecimiento vegetativo y la acumulación de biomasa con el aumento de la temperatura del aire (Way y Oren 2010). A pesar de estos hallazgos, esta revisión también destaca la escasez de estudios que aborden los efectos combinados de temperaturas elevadas con otros factores como la sequía y altos niveles de CO₂. Un meta-análisis reciente que incluye 37 estudios con especies leñosas y herbáceas muestra que tanto la sequía como el aumento moderado y prolongado de la temperatura, tienen un efecto aditivo, en lugar de interactivo, reduciendo principalmente la biomasa aérea (Wilschut et al. 2022). Aunque este estudio no examina específicamente los efectos combinados de estos factores en el rendimiento, que es una variable de gran importancia en los árboles frutales, indica los posibles impactos negativos que podrían surgir. En resumen, existe una brecha de conocimiento en cuanto a los efectos combinados del riego deficitario y el aumento de la temperatura del aire en el olivo. Por lo tanto, estudios futuros que aborden esta cuestión serán fundamentales para comprender mejor los posibles efectos sobre el rendimiento en los árboles frutales, como el olivo.

1.7. Objetivo general

El objetivo general de este proyecto es comprender las respuestas ecofisiológicas al riego deficitario, incrementos en la temperatura del aire y su combinación en plantas jóvenes de olivo (*Olea europaea* L.) durante la primavera.

1.8. Objetivos e hipótesis específicas

Los **objetivos específicos** son:

(1) Evaluar los efectos del riego deficitario, incremento en la temperatura del aire y su combinación sobre el intercambio gaseoso y el estado hídrico de árboles jóvenes de olivo durante la primavera.

Hipótesis 1: El riego deficitario reduce el intercambio gaseoso (fotosíntesis neta, conductancia estomática y transpiración) y el estado hídrico de la planta (potencial hídrico xilemático al mediodía), y el incremento de la temperatura del aire, en determinados rangos de temperatura, no tiene un efecto significativo o incluso reduce los valores de dichas variables fisiológicas. Asimismo, se postula que la combinación de riego deficitario y del incremento en la temperatura del aire resultan en una reducción más pronunciada de parámetros mencionados, en comparación con la respuesta observada ante cada factor de forma individual.

(2) Determinar los efectos del riego deficitario, incremento en la temperatura del aire y su combinación sobre el flujo de savia del árbol entero y sobre características morfo-anatómicas de hojas y ramas.

Hipótesis 2: El riego deficitario disminuye el flujo de savia del árbol entero debido a la reducción en el contenido de agua en el suelo y el incremento de la temperatura del aire aumenta el flujo de savia del árbol entero, debido al aumento de déficit de presión de vapor de la atmósfera. La combinación de ambos factores tiene un efecto antagonista por la disminución del flujo de savia asociado al riego deficitario y por el aumento relacionado con el incremento de la temperatura del aire.

(3) Evaluar las respuestas sobre el crecimiento vegetativo, floración y rendimiento producidas por el riego deficitario, incremento en temperatura del aire y su combinación.

Hipótesis 3: El riego deficitario reduce principalmente el crecimiento vegetativo aéreo durante la primavera por una reducción de la fotosíntesis neta y del potencial hídrico xilemático. En cambio, el incremento de la temperatura del aire afecta negativamente la floración (menor cantidad de inflorescencias) y reduce el cuaje de frutos, lo cual repercute en una disminución del rendimiento final. La combinación del riego deficitario y el incremento en la temperatura del aire no genera una respuesta diferencial, es decir ambos factores actúan de manera individual.

A modo de resumen, en la Figura 1.3 se detallan las principales variables de interés evaluadas, las hipótesis correspondientes a los **Objetivos específicos 1 y 2** y las conexiones entre las distintas variables del continuo del suelo-planta-atmosfera. Además, en la Figura 1.4 se detallan las principales variables evaluadas en el **Objetivo específico 3** y las hipótesis correspondientes.

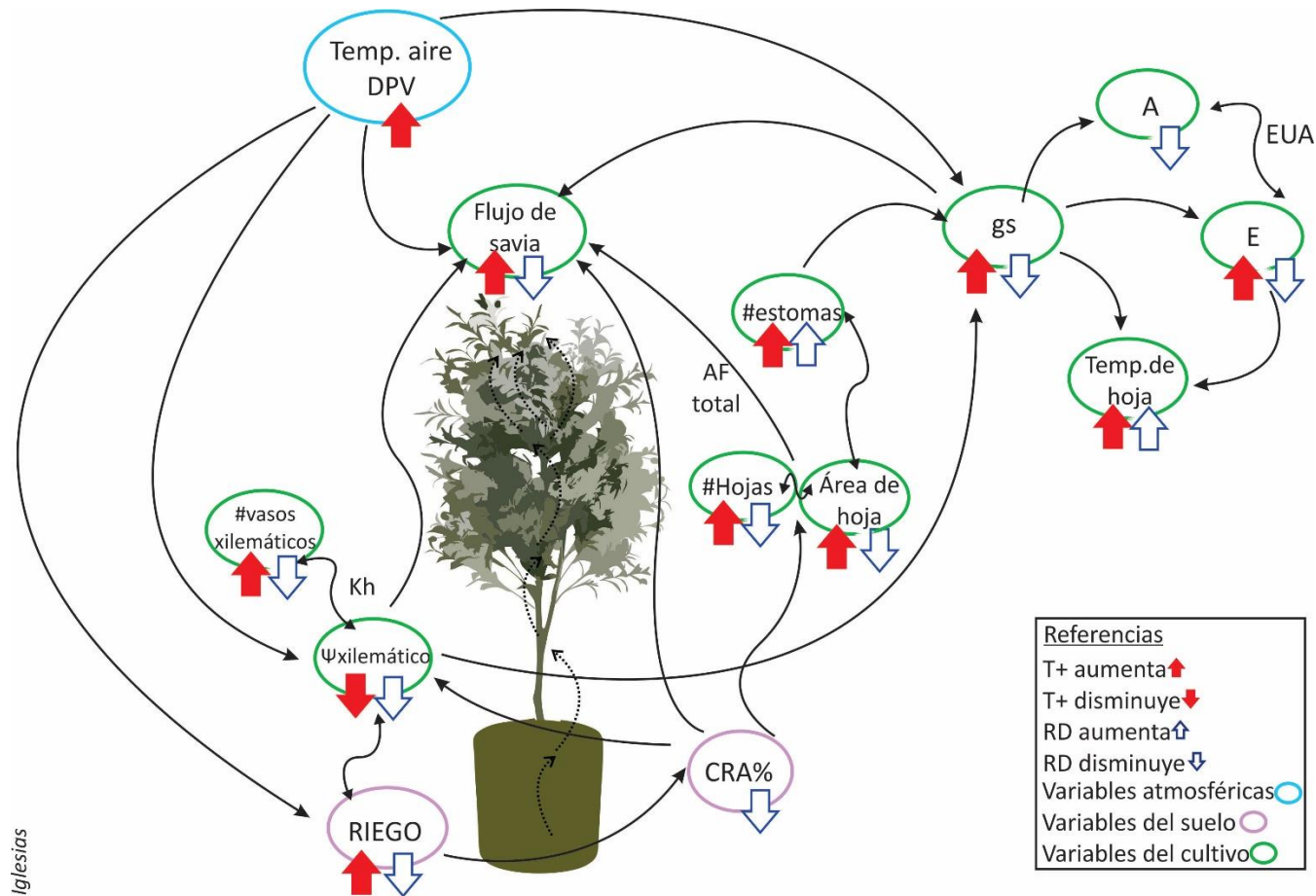


Figura 1.3. Diagrama conceptual de las principales variables evaluadas en los Objetivos Específicos 1 y 2, las conexiones en el continuo suelo-planta-atmosfera y las respuestas al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+) esperadas. DPV: déficit de presión de vapor, gs: conductancia estomática, A: tasa de fotosíntesis neta, E: tasa de transpiración foliar, EUA: eficiencia del uso del agua, AF: área foliar, CRA %: contenido de agua relativo del suelo.

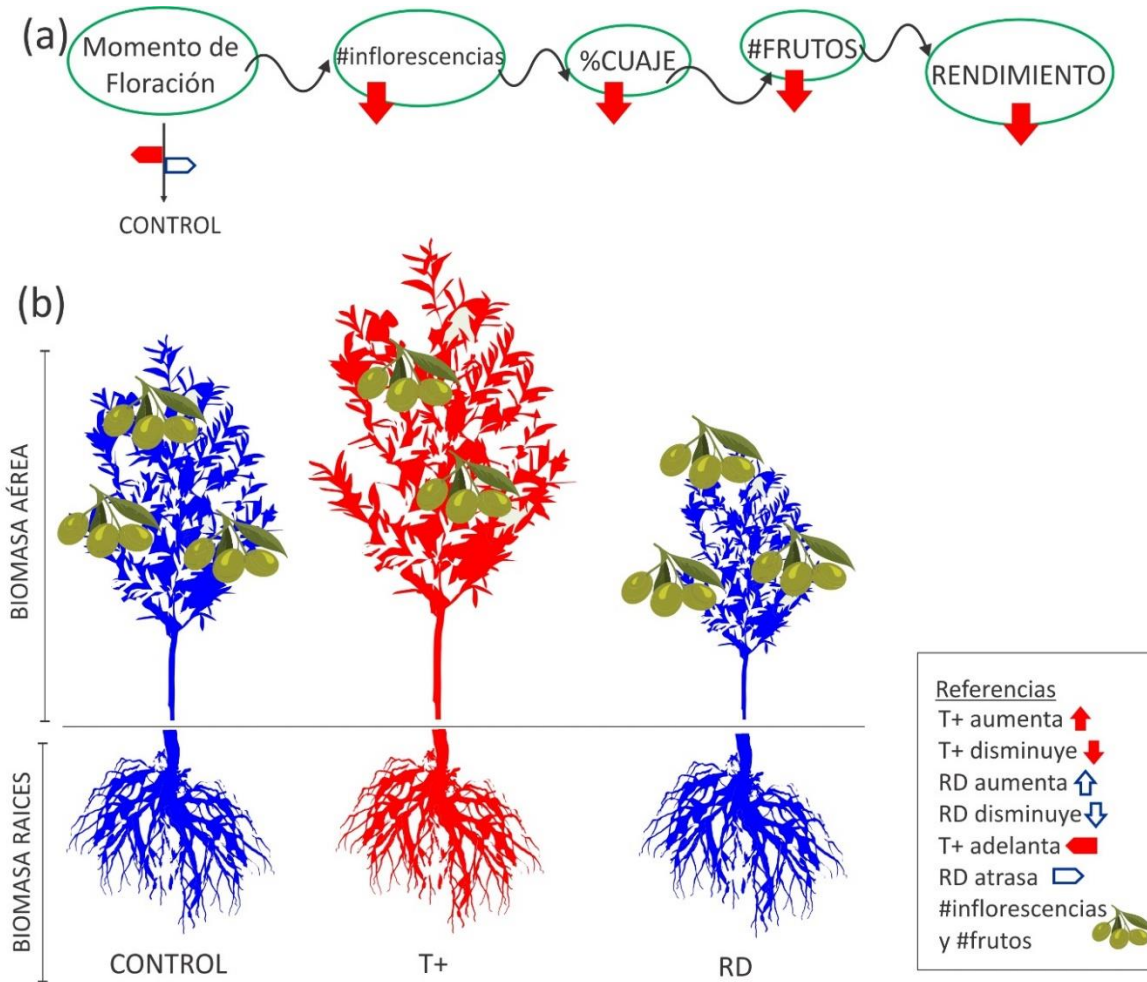


Figura 1.4. Diagrama conceptual de (a) desarrollo reproductivo y (b) biomasa en respuesta al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+) evaluadas en el Objetivo específico 3. El tamaño del esquema (biomasa aérea o biomasa raíces) refleja la respuesta esperada de dichas variables al RD y la T+.

1.9. Estructura de la tesis

Para cumplir con los objetivos planteados y poner a prueba las hipótesis asociadas, se seleccionaron árboles de olivo en macetas de los cultivares Arbequina y Coratina, cultivados en un vivero propio. Dichos árboles se colocaron dentro de cámaras sin techo calentadas (OTCs) con calentamiento activo y pasivo y cámaras sin techo control con calentamiento pasivo, con sistemas de riego por goteo presurizado, durante el período de crecimiento vegetativo, floración y cuaje (agosto a diciembre). En la sección “**Materiales y métodos**” del **Capítulo II** de la tesis se describe detalladamente el diseño experimental para lograr las combinaciones de tratamientos de toda la tesis. A su vez, la metodología específica implementada para medir/calcular las variables fisiológicas o productivas de interés y analizar los datos se describe en la sección “**Materiales y métodos**” de cada capítulo (**Capítulos II-IV**). En el **Capítulo II** se evalúan los efectos del riego deficitario, incremento en la temperatura del aire y su combinación sobre el intercambio gaseoso y el estado hídrico de árboles jóvenes de olivo durante la primavera. Los resultados de este capítulo permiten cumplir con el **Objetivo específico 1**. Luego, en el **Capítulo III** se busca determinar los efectos del riego deficitario, incremento en la temperatura del aire y su combinación sobre el flujo de savia del árbol entero y sobre características morfo-anatómicas de hojas y ramas, en sintonía con el **Objetivo específico 2**. Por último, en el **Capítulo IV** se evalúan las respuestas sobre el crecimiento vegetativo, floración y rendimiento producidas por el riego deficitario, incremento en temperatura del aire y su combinación. Los resultados de este capítulo permiten cumplir con el **Objetivo específico 3**. Finalmente, en el **Capítulo V** de discusión general, se ponen a prueba las hipótesis de los tres objetivos específicos, se analizan los aportes al conocimiento científico y el alcance de los resultados obtenidos de forma holística, como así también posibles interrogantes a futuro.

Influencia del riego deficitario y el incremento de la temperatura del aire sobre el estado hídrico y el intercambio gaseoso de olivos jóvenes durante la primavera *

*El contenido de este capítulo fue publicado en la revista *Agricultural Water Management*: Iglesias M.A., Rousseaux M.C., Agüero Alcaras L.M., Hamze L., Searles P.S., 2023. Influence of deficit irrigation and warming on plant water status during the late winter and spring in young olive trees. *Agric. Water Manag.* 275, 108030.

2.1. Introducción

Es esperable que el cambio climático aumente la temperatura media del aire y altere los patrones de lluvia en muchas regiones semiáridas (IPCC 2021). Dichos cambios probablemente tendrán un impacto en la gestión del riego en los olivares y podrían afectar negativamente los rendimientos (Ferreter et al. 2011). Además, la expansión de la producción de olivo hacia regiones con climas distintos a los de la cuenca mediterránea plantea un desafío que requiere un mayor entendimiento de las respuestas fisiológicas y agronómicas de los cultivos al medio ambiente (Torres et al. 2017).

En la actualidad, las predicciones sobre cómo el cambio climático afectará la asimilación de carbono y el uso de agua en los olivares se basan principalmente en modelos que simulan diversos escenarios climáticos en la cuenca del Mediterráneo, en lugar de estudios experimentales de campo (Tanasijevic et al. 2014, Lorite et al. 2018, Fraga et al. 2020, Mairech et al. 2021). Estos modelos, han sugerido que tanto la fotosíntesis neta como el rendimiento podrían disminuir con temperaturas más altas y menores precipitaciones, aunque al aumento de la concentración global de CO₂ y el suministro de riego, podrían compensar esta respuesta negativa. Hasta ahora, las respuestas fisiológicas de la hoja y de toda la planta a los aumentos prolongados de temperatura han recibido poca atención en lo que respecta a los olivos. La evidencia experimental disponible bajo condiciones de riego abundante sugiere que el olivo ajusta la fotosíntesis neta de la hoja a través de una aclimatación térmica a un incremento de la temperatura del aire, pero con menor rendimiento de frutos y aceite debido a un cambio en la partición del carbono hacia un mayor crecimiento vegetativo (Miserere et al. 2019a, 2021). En relación a la aclimatación térmica, se observó que la fotosíntesis neta de las hojas formadas bajo condiciones control (temperatura ambiental) o calentadas fue mayor cuando se midió a una temperatura similar en la que se formaron las hojas que cuando se midió en el otro nivel de temperatura (Miserere et al. 2021). Los autores sugirieron tentativamente que esta respuesta podría estar relacionada con cambios en la dependencia de la enzima Rubisco respecto a la temperatura. Por último, el agua es un recurso escaso en la mayoría de las regiones olivareras y es probable que no siempre esté disponible en cantidades suficientes para el riego debido a otras demandas hídricas.

Debido a las preocupaciones generadas sobre la disponibilidad de agua, se ha investigado el riego deficitario en olivos (Fernández 2014, Brito et al. 2019). El riego deficitario consiste en aplicar menos del 100 % de la ETc durante ciertas etapas fenológicas o a lo largo de la temporada de crecimiento. En muchos casos, esta estrategia permite reducir la cantidad de agua aplicada sin una disminución significativa en los rendimientos (Iniesta et al. 2009, Correa-Tedesco et al. 2010, Agüero Alcaras et al. 2021). Para implementar el riego deficitario, es importante medir y controlar cuidadosamente el estado hídrico de los cultivos para evitar niveles importantes de estrés hídrico. Los métodos directos para evaluar el estado hídrico de la planta pueden incluir mediciones manuales del potencial hídrico xilemático (Ψ_s)

y la conductancia estomática, o mediciones continuas y automáticas del flujo de savia y de las fluctuaciones del diámetro del tronco (Fernández et al. 2011, Moriana et al. 2012, Agüero Alcaras et al. 2016, Ahumada-Orellana et al. 2019). Además, los indicadores más indirectos del estado hídrico que involucran la temperatura de la hoja suelen ser representativos del estado hídrico de la planta (Berni et al. 2009, Ben-Gal et al. 2009, García-Tejero et al. 2017).

Al final del invierno y principios de la primavera, se produce un aumento significativo en la evapotranspiración, lo que requiere un incremento en la cantidad y frecuencia de riego. En las principales regiones olivícolas de Argentina, la mayor parte de la lluvia anual (100 – 400 mm) ocurre durante los meses de verano, por lo que el riego es una práctica de manejo común durante todo el año (Rousseaux et al. 2008, Pierantozzi et al. 2014). Además, las temperaturas promedio en invierno y primavera en estas regiones suelen ser más altas que en la cuenca del Mediterráneo (Searles et al. 2011, Torres et al. 2017). Finalmente, aunque el riego durante la primavera es crucial para evitar reducciones en la floración y fructificación (Hueso et al. 2021), los estudios en las regiones cálidas de cultivo de Argentina sugieren que aplicar un nivel de riego deficitario durante la primavera, puede ser apropiado para controlar el crecimiento vegetativo excesivo y reducir los costos de poda sin afectar negativamente el rendimiento (Trentacoste et al. 2019, Pierantozzi et al. 2020).

En comparación con el déficit hídrico, hay menos información disponible sobre las respuestas del estado hídrico de los olivos a la temperatura del aire en condiciones de campo. Algunos estudios han proporcionado estimaciones al registrar el estado hídrico a lo largo de la temporada a medida que cambia la temperatura, o al comparar lugares con diferentes regímenes de temperatura. En aquellos casos en los que se midió el flujo de savia en diferentes momentos de la temporada, se encontró que aumentaba significativamente por encima de una temperatura media diaria del aire de 13 °C (Rousseaux et al. 2009). Además, se ha observado una relación lineal negativa entre el potencial hídrico xilemático (Ψ_s) y la temperatura máxima diaria en varios lugares del sur de España (Corell et al. 2016). Estos hallazgos indican que la temperatura del aire juega un papel importante en la regulación del estado hídrico de los olivos en condiciones de campo.

Hasta la fecha, los experimentos de calentamiento de plantas enteras de olivo solo se han llevado a cabo en un número limitado de lugares en la cuenca mediterránea (Vuletin Selak et al. 2013, 2014, Benlloch-González et al. 2018, 2019) y en Argentina (Miserere et al. 2019a, b, 2021, 2022). Estos estudios han demostrado que al aumentar varios grados la temperatura del aire, se producen cambios significativos en la fenología y la fisiología de los olivos. Se ha observado un adelantamiento o reducción de la floración en respuesta al calentamiento, aunque esto puede variar según la ubicación geográfica. Además, se han registrado efectos negativos en el tamaño de la fruta, la concentración de aceite (%) y la producción de aceite por árbol. Sin embargo, en términos de la fotosíntesis neta, no se han observado efectos significativos del calentamiento del aire (4 °C) durante la fase de acumulación de aceite en las hojas de los olivos. Aunque se ha observado un aumento en la

transpiración, lo que ha llevado a una disminución en la eficiencia en el uso del agua en los árboles sometidos al calentamiento (Miserere et al. 2021). Después de varios meses de calentamiento, el flujo de savia de árboles calentados fue mayor que el de los árboles a temperatura ambiente, y hubo evidencia de aclimatación térmica en el transcurso de la temporada, ya que el flujo de savia en los árboles calentados fue mayor que en los árboles de control cuando se midió a la misma temperatura hacia el final de la temporada (Miserere et al. 2019a). Sin embargo, es importante destacar que ninguno de estos estudios previos ha medido el potencial hídrico xilemático (Ψ_s), lo cual es un aspecto que aún necesita ser investigado.

Dada la complejidad del cambio climático, es importante realizar evaluaciones experimentales controladas que consideren simultáneamente múltiples factores, como el déficit hídrico y el calentamiento (Suzuki et al. 2014, Jagadish et al. 2021). Algunos estudios han abordado estas interacciones en condiciones controladas y han revelado respuestas diferentes en los olivos dependiendo de su estado hídrico. Por ejemplo, un shock térmico (2 h a 40 °C) en condiciones controladas, redujo fuertemente el contenido relativo de agua de las hojas en olivos jóvenes bien regados y no regados, mientras que la fotosíntesis de la hoja disminuyó más en los árboles bien regados (Araújo et al. 2019). En otro estudio, una ola de calor natural en Italia, que implicó un aumento de la temperatura máxima diaria de 31 °C a 41 °C, resultó en una disminución de la conductancia estomática y la fotosíntesis de las hojas en olivos en macetas bien regados, pero no en árboles con déficit hídrico (Haworth et al. 2018). Sin embargo, hasta ahora no se han realizado estudios a largo plazo que examinen los efectos del calentamiento en combinación con diferentes niveles de riego, simulando los aumentos de temperatura moderados esperados con el calentamiento global (2-4 °C). Por lo tanto, el objetivo de este capítulo fue evaluar los efectos del riego deficitario, el incremento en la temperatura del aire y su combinación sobre el intercambio gaseoso y el estado hídrico de árboles jóvenes de olivo durante la primavera.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Material vegetal

El estudio se llevó a cabo en el campo experimental de CRILAR-CONICET en La Rioja, Argentina, durante el final del invierno y la primavera de 2018 y 2019 (mediados de agosto a fines de noviembre). El sitio se encuentra ubicado a 28° 48' S de latitud, 66° 56' longitud O; a una altitud de 1325 msnm. Se utilizaron olivos de dos años de edad del cv. Arbequina en 2018 y de tres años del cv. Coratina en 2019, en función de la disponibilidad de árboles. Estudios previos han demostrado que tanto el intercambio de gases de la hoja como la biomasa de estos dos cultivares responden de manera similar al calentamiento del aire en nuestras condiciones experimentales (Miserere et al. 2021, 2022). Los árboles utilizados en el estudio fueron suministrados por un vivero comercial (San Gabriel, La Rioja, Argentina), y trasplantados a macetas de plástico de 30 litros en la primavera de 2017. El sustrato del suelo consistió en una mezcla de arena, turba y perlita en proporción 1: 1: 0,1,

(v/v) para garantizar una alta capacidad de almacenaje de agua. Los árboles se cultivaron al aire libre en nuestro propio vivero, hasta que se utilizaron en el experimento (Figura 2.1b). Durante este período, se aplicó riego diario utilizando un sistema de riego por goteo (Figura 2.1a) para satisfacer las necesidades de agua de los árboles, basándose en estimaciones previas del flujo de savia y de la evaporación del suelo (Rousseaux et al. 2009). Brevemente, este método estima el consumo de agua de los árboles en función de la temperatura diaria del aire y del área foliar por árbol. La fertilización se realizó manualmente una vez al mes utilizando macronutrientes (15 N: 15 P: 15 K: 0,6 S) y una vez a la semana, desde la floración hasta cosecha, se aplicaron micronutrientes (0,02 % B en peso; 0,01 % Cu, 3 % Fe, 1 % Mn, 1 %, Zn, 0,007 % Mo) + nitrógeno (2,8 %) + magnesio (0,5 %) (Aminoquelant minors, Brometan, España). Al comienzo de la primera temporada en 2018, el área foliar por árbol fue de aproximadamente $0,35 \pm 0,05 \text{ m}^2$, mientras que al comienzo de la segunda temporada en 2019, fue de $1,05 \pm 0,09 \text{ m}^2$. La floración, y en consecuencia, el número de frutos, fue mínimo el primer año en el cv. Arbequina, pero fue mayor en la segunda temporada en el cv. Coratina. La floración ocurrió a principios de octubre y no se produjo endurecimiento del carozo durante los períodos experimentales (Capítulo IV).



Figura 2.1. Instalación de goteros en mangueras de riego, (a) vivero en campo experimental de CRILAR-CONICET (b).

2.2.2. Diseño experimental y tratamientos

Para poner a prueba la hipótesis asociada al objetivo específico 1 se llevó a cabo un experimento factorial completamente aleatorizado con dos factores (riego y temperatura) con dos niveles cada uno. Los niveles de riego consistieron en el riego equivalente al 100 % del agua consumida y el riego equivalente al 50 % del agua consumida. Los niveles de temperatura del aire incluyeron un control con temperatura similar al ambiente y un tratamiento calentado con incremento en la temperatura del aire de 4 °C por encima del control.

La unidad experimental fue cada cámara sin techo (OTC). Cada OTC tuvo dos olivos en macetas de 30 litros, que se colocaron dentro de pozos de 30 cm de profundidad para reducir el calentamiento de la maceta y el sustrato. Se utilizaron cuatro repeticiones ($n = 4$) de cada una de las siguientes combinaciones de factores: 1) 100 % de riego con temperatura control similar al ambiente (100 Tc); 2) 100 % de riego con temperatura calentada (100 T+); 3) 50 % del riego con temperatura control similar al ambiente (50 Tc); y 4) 50 % del riego con temperatura calentada (50 T+). Todo el experimento se llevó a cabo dentro de 16 OTCs ($N = 16$), con cuatro OTCs para cada combinación de riego y temperatura.

Alrededor del 10 de agosto de cada año, se asignó uno de los dos niveles de temperatura a cada OTC, coincidiendo con el comienzo del crecimiento de hojas nuevas al final del invierno. Los controles con temperatura similar al ambiente (Tc) estuvieron a no más de 1 °C por encima de la temperatura ambiente exterior, mientras que el tratamiento calentado (T+) se elevó hasta 4 °C por encima de Tc. Las cámaras tenían forma de cubo con dimensiones de 2,0 m x 1,5 m x 1,5 m, y las paredes laterales estaban cubiertas por polietileno de 150 μm de espesor (Premium Thermal Agrotileno PLDT221510, AgroRedes, Argentina). La estructura y las paredes de plástico de las OTC proporcionaron un microambiente similar para ambos niveles de temperatura, incluida la velocidad del viento y el nivel de luz (Miserere et al. 2019b).

Las OTC Tc (Figura 2.2a, c) fueron calentadas pasivamente mediante las paredes laterales de polietileno y se ventilaban desde el exterior a través de un sistema de renovación de aire forzado desde el exterior hacia el centro de la cámara, a 20 cm del suelo. La parte superior de las OTC Tc permanecía completamente abierta, mientras que la parte superior de las OTC T+ estaba parcialmente cubierta con acetato transparente (80 μm de espesor) reduciendo la abertura de 2,2 m^2 a 0,8 m^2 y aumentando la retención de calor. Como se describe en Miserere et al. (2019b), se usaron dos sistemas activos de calefacción complementarios para cada OTC T+ (Figura 2.2b, d, c): 1) un túnel de plástico externo de 6 m de largo que contenía piedras pintadas de negro y que forzaba aire caliente hacia cada OTC T+; y 2) un calentador eléctrico externo con su propio sistema de ventilación de aire. La temperatura del aire dentro de cada OTC se midió cada 15 minutos mediante sensores de temperatura (TC1047S, Microchip Inc. China) conectados a un registrador de datos (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina). Los sensores se colocaron dentro de un abrigo meteorológico aislado contra la radiación solar, ubicado en la copa de un árbol a una altura media de 1,0 metro desde el suelo. Adicionalmente, se realizó el registro de la temperatura ambiente del aire exterior en el vivero cercano (Figura 2.1b) mediante un sensor ubicado a 30 m de las OTC, a intervalos de 15 minutos y a la misma altura desde el suelo. Por último, se utilizaron datos de una estación meteorológica in situ para determinar el contenido absoluto de vapor de agua en el aire (g m^{-3}) y, posteriormente, calcular la humedad relativa del aire (HR; %) y el déficit de presión de vapor (DPV; kPa) para las temperaturas del aire de cada OTC. Estos valores se verificaron midiendo la HR% cada 15 minutos dentro de una OTC Tc y una OTC T+ durante algunos días, utilizando sensores de humedad (Honeywell, modelo HIH 4000, EE. UU.).

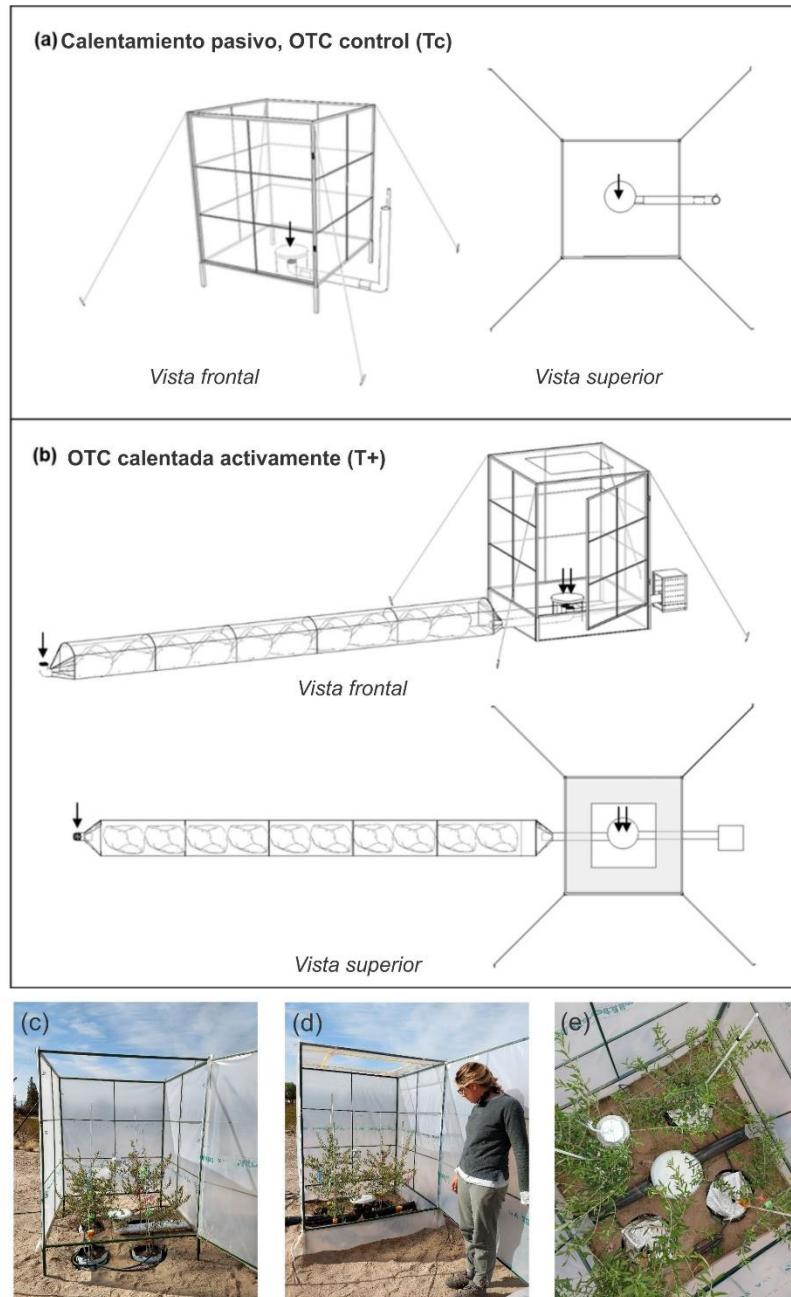


Figura 2.2. Vistas frontal y superior de una cámara sin techo (OTC) control calentada pasivamente con un sistema de renovación de aire (a, c) y de una OTC calentada activamente con dos métodos de calentamiento complementarios, una funda de plástico con piedras negras + un calentador eléctrico (b, d, e). Las cámaras tenían una altura total de 2,0 m y una longitud y anchura de 1,5 m. El material de la cubierta de la pared era polietileno blanco translúcido con protección UV y baja transmitancia infrarroja, y se colocaron tiras de acetato transparente de 30 cm de ancho en la parte superior del OTC calentado activamente para reducir el tamaño de la abertura superior. Las flechas muestran la posición de los ventiladores utilizados para inyectar aire en el control y los OTC calentados activamente. Adaptado de Miserere et al. (2019) (a, b).

Después de verificar el correcto funcionamiento de los sistemas de calefacción, se establecieron dos niveles de riego el 20 de agosto de cada año, 10 días después del inicio del calentamiento. El riego de los dos árboles dentro de cada OTC se aplicó mediante un sistema de riego por goteo presurizado con un controlador electrónico programable. Para los árboles que recibieron 100 % del agua consumida, se utilizaron dos goteros de $1,2 \text{ l h}^{-1}$, mientras que para los árboles con riego deficitario se utilizó un solo gotero ($1,2 \text{ l h}^{-1}$). Se colocó un aislamiento de plástico de burbujas con doble aluminizado (Aislamax, 10 mm de espesor, Buenos Aires, Argentina) sobre la superficie del suelo y alrededor de los goteros de cada maceta para reducir la pérdida de agua y evitar en gran medida cualquier entrada de agua de lluvia.

Para determinar la cantidad diaria de agua consumida, se pesaron dos macetas de cada nivel de temperatura (100 Tc y 100 T+) en la mañana, durante dos días consecutivos, dos veces por semana, utilizando una balanza de precisión ($\pm 10 \text{ g}$; Moretti, Modelo MPF, Buenos Aires, Argentina). Se realizaron riegos cada 3 días para reponer el agua consumida. Las combinaciones 50 Tc y 50 T+ recibieron la mitad del riego de sus contrapartes con 100 % de riego (100 Tc o 100 T+). En el segundo año, 2019, el riego aplicado a cada maceta se incrementó un 4 % en octubre para compensar el aumento del peso de la planta asociado con el crecimiento primaveral.

2.2.3. Contenido volumétrico de agua en el suelo

Los sensores de capacitancia de diez cm de largo (ECHO-10, Decagon Devices, EE. UU.) fueron calibrados utilizando dos macetas que contenían árboles de olivos jóvenes antes del inicio del experimento. Se insertaron verticalmente dos sensores por maceta, a una profundidad de entre 5 y 15 cm, y las macetas se regaron en exceso. Luego se suspendió el riego y se tomaron muestras periódicas de suelo de un volumen conocido, las cuales se secaron en estufa a $105 \text{ }^\circ\text{C}$ para obtener el contenido volumétrico de agua del suelo (%). Estos valores de contenido de agua se compararon con la salida de voltaje del sensor a fin de obtener una relación de calibración lineal ($r^2 = 0,81$). Se determinó la capacidad de campo (45 %) 24 horas después del riego y el punto de marchitez permanente (5 %) se aproximó cuando las hojas de los árboles se secaron por completo (Rapoport et al. 2012).

Durante el experimento, se instaló un sensor de humedad del suelo en cada maceta; cada sensor fue conectado a dos almacenadores de 16 canales que registraban datos por hora (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina). Los sensores se insertaron verticalmente en las macetas, a una distancia de 10 cm de los goteros y una profundidad de entre 5 y 15 cm. A partir de los datos del suelo, se calculó el contenido relativo de agua del suelo (CRA, %) utilizando la fórmula, $\text{CRA} = (R - R_{\text{mín}}) / (R_{\text{máx}} - R_{\text{mín}})$, donde R es el contenido volumétrico de agua actual, $R_{\text{mín}}$ es el contenido de agua del suelo en el punto de marchitez permanente, y $R_{\text{máx}}$ es el contenido de agua del suelo a capacidad de campo (Gómez del Campo y Fernández 2007).

2.2.4. Potencial hídrico xilemático

El potencial hídrico xilemático (Ψ_s) se midió en cinco fechas durante 2018 y siete fechas durante 2019 (Figura 2.3b). Las mediciones se realizaron dos días después del riego, en días soleados, a partir del mediodía solar (12:00 – 13:30 hora solar) utilizando una cámara de presión tipo Scholander (BioControl, Modelo 0–8 MPa, Buenos Aires, Argentina). Se utilizaron ramas cortas (10-15 cm), no lignificadas con dos pares de hojas totalmente expandidas, del interior del canopy y próximas al tronco principal. Cada rama seleccionada ($n = 16$) se cubrió con una bolsa de plástico y papel aluminio, 60 minutos antes de la medición, para obtener un equilibrio entre el potencial hídrico del tallo y el del tronco. Luego se separaron del tronco con un corte neto en su base.

También se calculó la integral de estrés hídrico ($S\Psi$, MPa) durante el período de tratamiento. Esta integral proporciona una estimación del estrés hídrico acumulado en cada combinación de tratamiento en comparación con el máximo Ψ_s , que se midió cerca del comienzo de la primavera. La fórmula es: $S\Psi = |\sum (\Psi_s - c) * n|$, donde Ψ_s es el promedio del potencial hídrico xilemático al mediodía entre dos fechas de medición consecutivas, c es el máximo Ψ_s medido durante la temporada y n es el número de días entre fechas de medición (Myers 1988).

2.2.5. Intercambio gaseoso de la hoja

La conductancia estomática (g_s) se midió en las mismas fechas que Ψ_s utilizando un porómetro (Delta-T Devices, modelo AP4, Cambridge, Reino Unido). Las mediciones se realizaron durante la mañana (2-3 horas antes del mediodía solar) en tres hojas completamente expandidas por OTC. Las hojas seleccionadas se formaron en la temporada de crecimiento anterior para las mediciones de agosto, septiembre y principios de octubre, mientras que las hojas que se formaron durante el período de tratamiento se usaron en todas las mediciones posteriores. Los valores de g_s en cada fecha se midieron en cuatro OTC Tc seguidas de las ocho OTC T+ y luego las últimas cuatro OTC Tc. Se realizaron calibraciones del porómetro separadas para las OTC Tc y T+. El procedimiento consistió en ajustar una curva de difusión de vapor de agua a través de seis conjuntos de orificios de diámetro creciente, contenidos en una placa de calibración estandarizada para las condiciones dadas de humedad relativa y temperatura del aire de las OTC Tc o T+. La fotosíntesis neta de la hoja (A) y la transpiración (E) se midieron utilizando un sistema de fotosíntesis portátil (ADC BioScientific, modelo LCpro-SD, Hoddesdon, Reino Unido) en tres fechas durante el período de tratamiento en 2018 y 2019, con una fecha adicional después del período de tratamiento, cada año (Figura 2.3a). Las mediciones se realizaron durante la mañana (2-3 horas antes del mediodía solar) en una hoja completamente expandida por OTC. La temperatura del aire en la cámara de la hoja se mantuvo similar a la temperatura del aire de la OTC usando un sistema de enfriamiento Peltier, y la secuencia de medición fue la misma que la del porómetro. Cada lectura se tomó en un área foliar conocida de $1,75 \text{ cm}^2$ después de alcanzar valores estables de A y E , aproximadamente 2-3 minutos después de colocar la hoja en la cámara. El caudal

del aire en el sistema fue de $200 \mu\text{mol s}^{-1}$ y la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (PPFD) fue superior a $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para todas las mediciones, utilizando radiación solar directa. A partir de A y E, se calculó la eficiencia instantánea del uso del agua (EUA) como $\text{EUA}=\text{A}/\text{E}$. Aunque el sistema de fotosíntesis portátil también calcula valores de g_s , se utilizaron los valores obtenidos por el porómetro, ya que éste proporciona mayor número de fechas y de hojas para obtener promedios más robustos con menor variabilidad. Ambos instrumentos registraron valores g_s promedio similares en la mayoría de las fechas de medición.

2.2.6. Imágenes térmicas

La temperatura de la hoja al mediodía (T_{hoja}) se determinó en los mismos días y aproximadamente a la misma hora (12:30 – 13:30 hora solar) que las mediciones de Ψ_s utilizando imágenes tomadas con una cámara térmica infrarroja (Flir i40, Flir Systems, EE. UU.; rango espectral de 7–13 μm , 120×120 píxeles). Se tomó una imagen por OTC del follaje bien iluminado en el lado oeste de la copa de los árboles, con un campo de $12,5 \times 12,5$ cm (Figura 2.3c). Se analizó la temperatura de 20 hojas por imagen y cada píxel correspondió a una lectura de temperatura efectiva con una emisividad (ϵ) de 0,96 (software FLIR Tools, versión 5.13.17214.2001). Se calculó la diferencia entre la temperatura de la hoja (derivada de imágenes térmicas) y del aire ($\Delta T = T_{\text{hoja}} - T_{\text{aire}}$). T_{aire} proporcionó una referencia para cada imagen y se midió con un equipo de temperatura digital portátil (Hygropalm 2, Rotronic Ag, NY, EE. UU.).



Figura 2.3. Medición de fotosíntesis en el interior de una OTC (a), medición de potencial agua (b), imagen térmica de hojas de olivo dentro de una OTC (c).

2.2.7. Análisis estadístico

Se evaluaron las condiciones ambientales durante el experimento, como la temperatura media diaria mediante un modelo lineal con la temperatura como factor fijo y OTC como factor aleatorio ($n=8$). Los valores diarios de CRA (%) se evaluaron mediante modelos lineales de efectos mixtos con riego y temperatura como factores fijos y OTC como factor aleatorio ($n=4$). Para estos análisis se utilizó el paquete nlme, R Core Team, 2020.

Los datos de las variables fisiológicas (Ψ_s , $S\Psi$, g_s , A, E, EUA, T_{hoja} , ΔT) se analizaron utilizando análisis de varianza de dos vías para investigar el efecto del riego y la temperatura

(n=4), en las diferentes fechas de medición (paquete ‘agricolae’, R Core Team, 2020). Cuando se detectaron efectos estadísticamente significativos, las diferencias entre las medias de los tratamientos se evaluaron mediante pruebas post hoc de Tukey ($p \leq 0,05$). Se verificaron los supuestos de normalidad de residuos, homogeneidad de varianzas e independencia de errores (paquetes ‘stats’, ‘car’, R Core Team, 2020). Para evaluar la normalidad de los residuos, se generaron gráficos de diagnóstico, incluyendo histogramas de residuos, gráficos Q-Q plot y gráficos de dispersión de residuos, como así también con la prueba de Shapiro-Wilk. La homogeneidad de varianzas se examinó con la prueba de Levene. Por último, se verificó la independencia de errores de forma gráfica (residuos versus tiempo). Las variables se analizaron de esta manera debido a las marcadas diferencias en las condiciones climáticas durante las fechas de medición.

Se realizó un análisis de regresión lineal para evaluar la relación entre T_{hoja} y T_{aire} y entre Ψ_s y T_{aire} . Se utilizaron los datos de las repeticiones de los tratamientos (n=4) en tres fechas de medición de 2018 y tres fechas de medición de 2019 (sin incluir la inicial y la final sin tratamiento). Los supuestos de linealidad, normalidad de los residuos, homogeneidad de varianzas y ausencia de correlación entre los residuos se verificaron mediante gráficos de residuos y pruebas estadísticas (prueba de linealidad, prueba de Shapiro Wilk, prueba de Levene, prueba de correlación entre residuos). Para evaluar la significancia del modelo y la relación entre las variables se utilizó el análisis de varianza y se obtuvieron los coeficientes de regresión, determinación (R^2) y sus intervalos de confianza (GraphPad Prism 8 Software, LaJolla, CA, EE. UU.).

Además de los análisis mencionados anteriormente, se llevó a cabo una prueba de potencia post hoc utilizando el software G*Power. Esta prueba permitió evaluar la capacidad del estudio para detectar diferencias significativas entre los grupos en las comparaciones múltiples realizadas. Se tuvo en cuenta el tamaño de muestra (N=16), el nivel de significancia ($\alpha=0,05$) y las estimaciones de efecto obtenidas en el análisis de ANOVA y en las comparaciones post hoc. Para la mayoría de las variables analizadas en este capítulo el tamaño del efecto fue mayor a 1,50 (considerado alto según la escala de Cohen) y la potencia mayor a 0,90. El análisis de potencia post hoc proporcionó información adicional sobre la robustez de los resultados y la capacidad del estudio para detectar diferencias significativas entre los grupos en las comparaciones realizadas.

2.3. Resultados

2.3.1. Temperatura del aire y riego

Durante el período de tratamiento, se observó una diferencia significativa ($p \leq 0,01$) en la temperatura media diaria del aire entre las OTC calentadas (T_+) y las OTC control (T_c). En 2018, la temperatura promedio de las OTC T_+ fue 3,9 °C más alta en comparación con las OTC T_c , registrando medias de 23,9 °C y 20,0 °C, respectivamente ($p \leq 0,01$; Figura 2.4a). De manera similar, en 2019, se observó una diferencia de 3,2 °C en la temperatura del aire entre las OTC T_+ y las OTC T_c (22,3 °C en T_+ ; 19,1 °C en T_c) ($p \leq 0,01$; Figura 2.4b). Cabe

destacar que, en ambos años la temperatura diaria dentro de las OTC Tc fue hasta 1,0 °C más alta que la temperatura ambiente exterior.

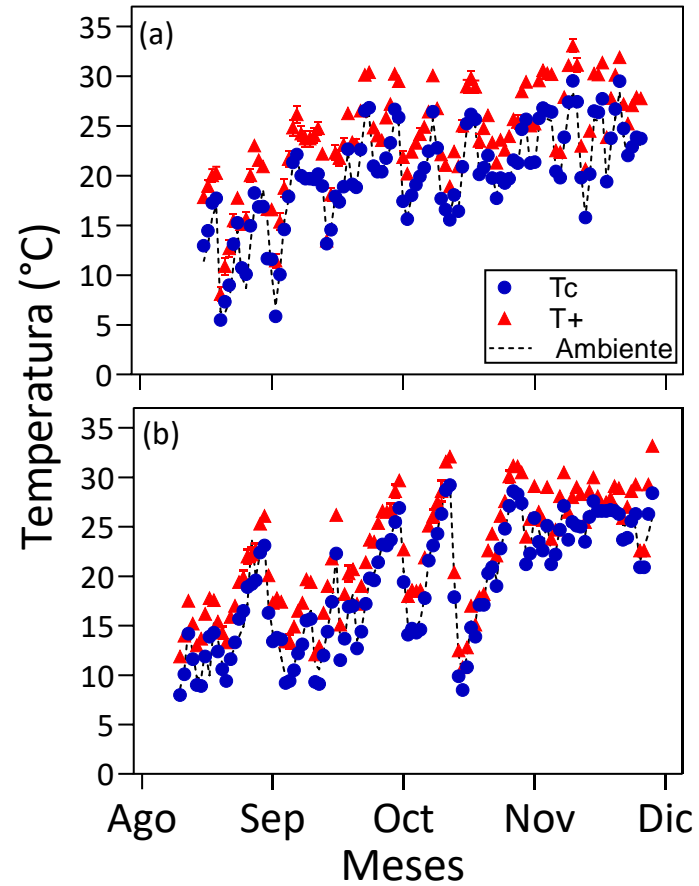


Figura 2.4. Temperatura media diaria del aire (°C) en las cámaras sin techo (OTC) control (Tc) y calentadas (T+) y la temperatura ambiente exterior durante los períodos de tratamiento en (a) 2018 y (b) 2019. Todas las temperaturas se registraron a una altura media (1,0 m). Se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre T+ en comparación con Tc. Se muestran valores medios ± 1 error estándar ($n = 8$ OTCs).

Según el momento del día, se observaron variaciones en la temperatura media del aire en dentro de las OTC Tc durante las mediciones fisiológicas (09:30 – 13:30 hora solar) en ambos años. En 2018, la temperatura osciló entre 21,5° y 34,2 °C, mientras que, en 2019, se registraron valores entre 22,7° y 35,5 °C en 2019 (Cuadro 2.1). Por otro lado, se observó que la temperatura dentro de las OTC T+ durante las mediciones fue en promedio 4,3 °C y 4,4 °C significativamente mayor ($p \leq 0,01$) que en las OTC Tc en 2018 y 2019, respectivamente. La humedad relativa del aire fue baja, oscilando entre 15 % y 44 %, y se registró un valor aproximadamente 5 % significativamente más bajo en las OTC T+ en comparación con las Tc ($p \leq 0,01$). En cuanto al déficit de presión de vapor (DPV), se obtuvieron valores de 2,91 kPa y 4,00 kPa en las OTC Tc y T+ durante las mediciones en 2018, con valores superiores en 2019 (3,60 kPa en Tc; 4,9 kPa en T+). Se observó una diferencia de DPV del 36 % entre las OTC Tc y T+, mientras que la diferencia en la temperatura del aire fue menor, aproximadamente del 15 %.

Cuadro 2.1. Temperatura media del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor (DPV) de OTCs control (Tc) y calentadas (T+) durante las mediciones de variables de estado hídrico de las plantas (9:30–13:30 h hora solar). Se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre T+ en comparación con Tc. Se muestran valores medios ± 1 error estándar ($n = 8$ OTCs).

Año	Fecha	Temperatura del aire (°C)		Humedad relativa (%)		DPV (kPa)	
		Tc	T+	Tc	T+	Tc	T+
2018	17-sep	27,1 \pm 0,5	31,1 \pm 0,2	21,6 \pm 0,5	17,3 \pm 0,1	2,81 \pm 0,10	3,73 \pm 0,04
	19-sep ^a	21,5 \pm 0,3	26,1 \pm 0,3	44,2 \pm 0,8	33,4 \pm 0,4	1,43 \pm 0,05	2,25 \pm 0,05
	3-oct	26,3 \pm 0,2	30,9 \pm 0,4	22,4 \pm 0,3	17,4 \pm 0,4	2,66 \pm 0,04	3,68 \pm 0,10
	29-oct	32,6 \pm 0,6	37,1 \pm 0,4	27,3 \pm 0,8	21,5 \pm 0,4	3,57 \pm 0,15	4,96 \pm 0,13
	20-nov	34,2 \pm 0,5	38,1 \pm 0,4	23,9 \pm 0,6	19,5 \pm 0,4	4,09 \pm 0,14	5,37 \pm 0,14
	21-ene ^b	31,2		39,4		2,75	
2019	28-ago	30,9 \pm 0,6	34,7 \pm 0,4	29,1 \pm 0,8	23,7 \pm 0,5	3,16 \pm 0,14	4,22 \pm 0,11
	13-sep	22,7 \pm 0,5	26,6 \pm 0,4	28,8 \pm 0,8	23,2 \pm 0,6	1,97 \pm 0,08	2,67 \pm 0,09
	30-sep	34,7 \pm 0,4	38,8 \pm 0,2	19,2 \pm 0,4	15,6 \pm 0,2	4,48 \pm 0,12	5,85 \pm 0,07
	25-oct	31,5 \pm 0,3	36,3 \pm 0,4	24,6 \pm 0,4	19,1 \pm 0,4	3,57 \pm 0,08	4,89 \pm 0,12
	15-nov	33,8 \pm 0,3	38,5 \pm 0,2	27,9 \pm 0,4	21,9 \pm 0,3	3,79 \pm 0,09	5,31 \pm 0,08
	29-nov	35,5 \pm 0,6	40,6 \pm 0,4	19,7 \pm 0,3	15,2 \pm 0,3	4,64 \pm 0,08	6,46 \pm 0,16
	6-dic ^b	28,5		20,4		3,10	

a La fotosíntesis y transpiración no se midieron con el resto de las variables fisiológicas, sino dos días después (19-sep) durante 2018.

b Los datos de la última fecha en cada año, corresponden a las condiciones ambiente luego del período de tratamientos.

El riego se aplicó en función de las mediciones de agua consumida entre días consecutivos. Durante 2018, se observó que el riego en los tratamientos 100 T+ fue 7 % mayor que en los tratamientos 100 Tc, mientras que en 2019 esta diferencia aumentó a un 27 % (Figura 2.5). Los valores de riego de 50 T+ y 50 Tc correspondieron a la mitad de cada nivel de riego al 100 %.

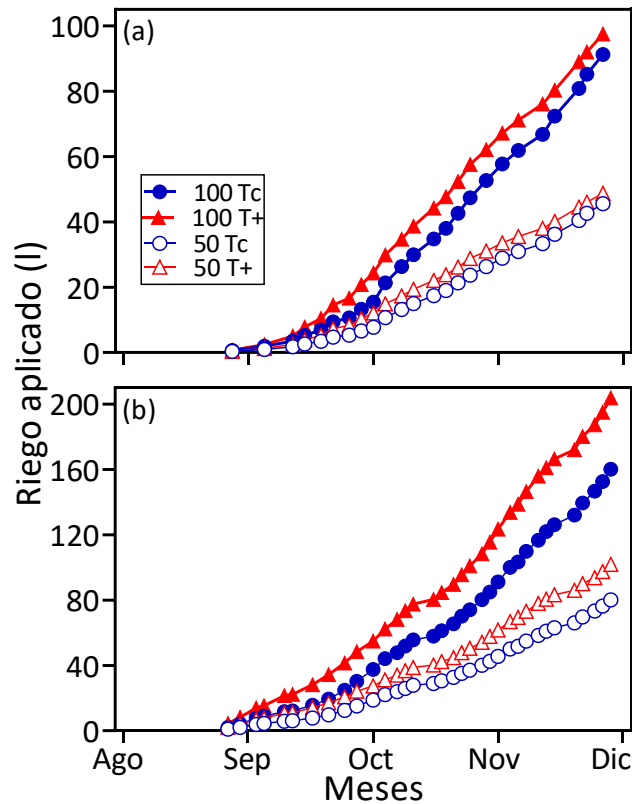


Figura 2.5. Riego acumulado en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa valores medios acumulados para las dos combinaciones de riego al 100 % ($n = 2$ OTC por combinación de tratamiento). El riego de los niveles de riego del 50 % se calculó como la mitad de los niveles de riego del 100 %.

2.3.2. Contenido relativo de agua y potencial hídrico xilemático

El contenido relativo de agua (CRA) del suelo durante todo el período de tratamiento en 2018, para el cv. Arbequina, fue significativamente menor en las combinaciones de riego al 50 % (50 Tc, 50 T+) en comparación con las combinaciones de riego al 100 % (100 Tc, 100 T+), con promedios de 58,7 % y 77,3 %, respectivamente ($p \leq 0,05$; Cuadro 2.2). Se observaron diferencias similares en el CRA entre las combinaciones de riego al 50 % y 100 % durante 2019 en el cv. Coratina a lo largo de todo el período. Además, no existieron

interacciones entre el riego y la temperatura del aire. Durante ambos años, se registraron los valores diarios más bajos de CRA ($\leq 40\%$) en las combinaciones de riego al 50 %, a pesar de la gran variabilidad en los valores diarios (Figura 2.6). Además, se encontró que los valores de CRA en las fechas de las mediciones fisiológicas también fueron significativamente más bajos en las combinaciones de riego al 50 % en 2018 (51,1 % para riego al 50 %, 69,2 % para riego al 100 %; $p \leq 0,05$), con una tendencia similar en 2019 (61,1 % para riego al 50 %, 75,3 % para riego al 100 %; $p \leq 0,05$).

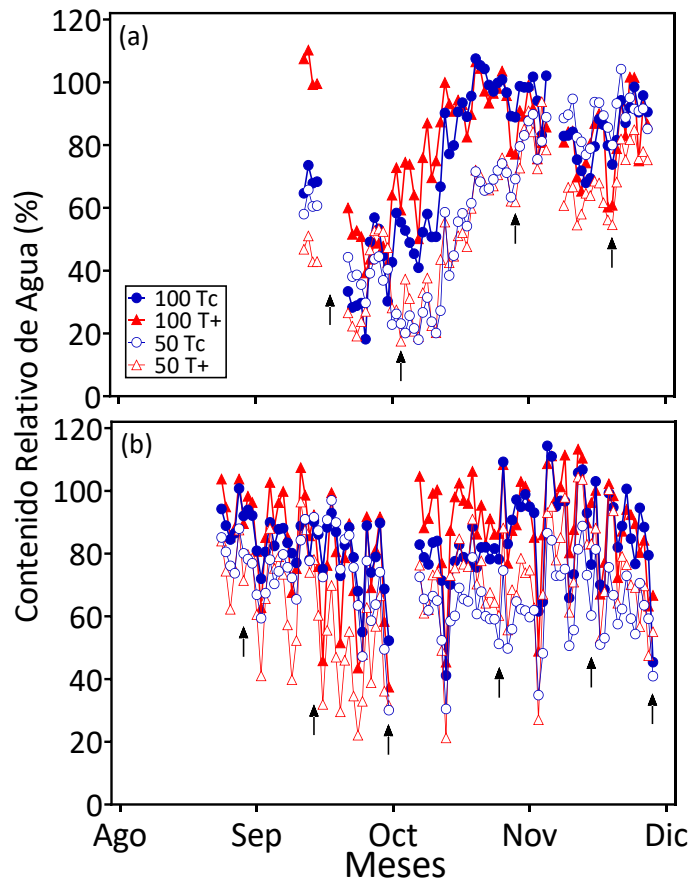


Figura 2.6. Valores medios diarios de contenido relativo de agua del suelo (CRA%) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media diaria ($n = 4$ OTC). Las flechas negras indican las fechas en las que se realizaron las mediciones fisiológicas de las plantas. Los espacios entre símbolos representan datos no registrados. Se evaluaron las diferencias estadísticas entre los tratamientos utilizando un modelo mixto. Se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre el nivel de riego al 100% en comparación con el nivel de riego al 50%.

La integral de estrés hídrico, $S\Psi$ (MPa), durante todo el período de tratamiento mostró respuestas significativas tanto al riego como a la temperatura en 2018 y 2019 (Cuadro 2.2).

En ambos años, la combinación de control (100 Tc) presentó el $S\Psi$ más bajo, mientras que los dos tratamientos T+ (100 T+, 50 T+) mostraron el $S\Psi$ más alto. Tampoco se detectaron diferencias significativas entre 100 Tc y 50 Tc en 2018 o 2019. Aunque al comienzo del período de tratamiento no se observó una disminución en el potencial hídrico xilemático (Ψ_s) debido al riego deficitario, se registró una disminución en Ψ_s en la mayoría de las fechas de medición con niveles de riego del 50 % en ambas condiciones de temperatura (Tc, T+) en 2018 y 2019 (Figura 2.7, Apéndice I, Apéndice II). Durante la mayor parte de 2018 y 2019, los tratamientos calentados (100 T+, 50 T+) mostraron los valores más negativos de Ψ_s . Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en Ψ_s cuando se realizaron las mediciones dos meses después de los tratamientos en 2018 u ocho días después en 2019. Es importante destacar que las medidas de recuperación se retrasaron en 2018 debido a una precipitación torrencial inesperada y la posterior inundación que saturó el suelo en muchas macetas.

Cuadro 2.2. Contenido relativo de agua de suelo (CRA; %) e integral de estrés hídrico ($S\Psi$) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) durante todo el período de tratamiento en 2018 y 2019. Se muestran valores medios \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTCs). La probabilidad estadística para riego, temperatura e interacción (int) entre ambos se indica como no significativa (*ns*), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos.

Año	Tratamiento	CRA (%)	$S\Psi$ (MPa)
2018	100 Tc	74,5 \pm 8,3 b	27,8 \pm 4,3 a
	100 T+	80,0 \pm 3,0 b	57,7 \pm 5,3 bc
	50 Tc	62,1 \pm 4,1 a	44,6 \pm 4,6 ab
	50 T+	55,3 \pm 7,1 a	78,4 \pm 10,3 c
	p riego	*	*
	p temp	<i>ns</i>	**
	p int	<i>ns</i>	<i>ns</i>
2019	100 Tc	83,8 \pm 13,5 b	72,7 \pm 8,9 a
	100 T+	87,0 \pm 1,9 b	133,4 \pm 8,3 b
	50 Tc	68,7 \pm 10,9 a	98,1 \pm 7,3 a
	50 T+	67,5 \pm 6,5 a	165,1 \pm 5,9 b
	p riego	*	**
	p temp	<i>ns</i>	**
	p int	<i>ns</i>	<i>ns</i>

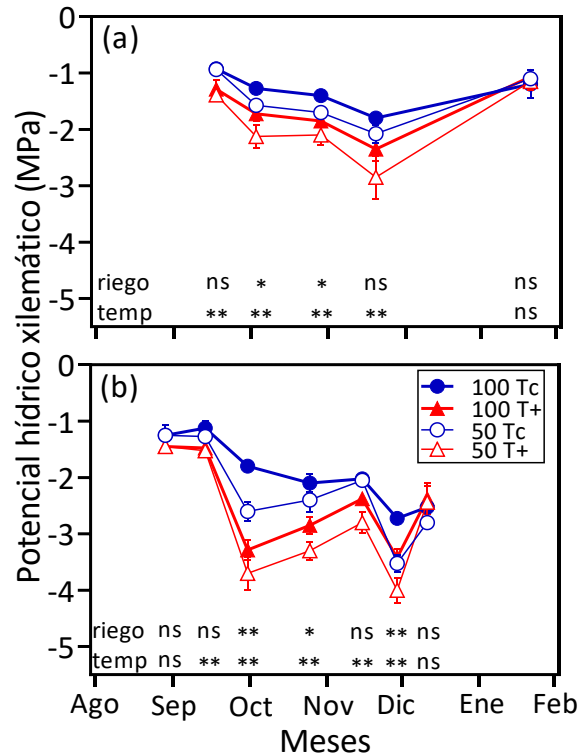


Figura 2.7. Potencial hídrico xilemático (Ψ_s) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), y $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores.

2.3.3. Conductancia estomática

El nivel de riego del 50 % presentó consistentemente valores más bajos de conductancia estomática (g_s) en comparación con el nivel de riego del 100 % en ambos regímenes de temperatura durante la última parte del período de tratamiento en ambos años (Figura 2.8, Apéndice I, Apéndice II). Durante 2019, cuando la temperatura del aire era baja al inicio de la temporada (13 de septiembre; Cuadro 2.1), g_s fue mayor en los tratamientos calentados (100 T+, 50 T+) en comparación con las condiciones de Tc (Figura 2.8). Sin embargo, no se observó una respuesta consistente al calentamiento cuando la temperatura del aire era más alta. En 2018, el tratamiento 100 T+ mostró valores de g_s significativamente más altos en comparación con los otros tratamientos en una sola fecha ($p \leq 0,05$; Figura 2.8a) mientras que, en 2019, las combinaciones de tratamientos T+ tuvieron valores de g_s más bajos que sus contrapartes Tc en cada nivel de riego en dos fechas, incluyendo la última antes de

la recuperación (Figura 2.8b). A diferencia del potencial hídrico xilemático (Ψ_s), g_s fue significativamente más bajo en el nivel de riego del 50 % que en el nivel de riego del 100 % cuando se midió 8 días después de restablecer el riego en condiciones ambientales durante 2019. Además, no se observó ningún efecto remanente de los tratamientos de temperatura en g_s .

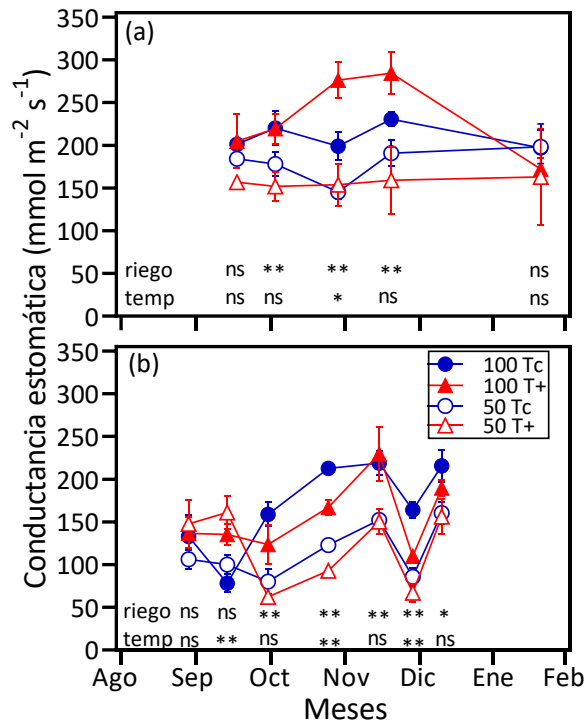


Figura 2.8. Conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores.

2.3.4. Fotosíntesis neta y transpiración

La fotosíntesis neta (A) también fue más baja en el nivel de riego del 50 % en comparación con el nivel de riego del 100 % durante la segunda mitad del período de tratamiento tanto en 2018 como en 2019 (Figura 2.9a, b, Apéndice I, Apéndice II). No se observaron disminuciones en la transpiración (E) debido al riego deficitario en 2018, pero fue menor en el nivel de riego del 50 % cuando se midió el 15 y el 29 de noviembre de 2019 (Figura 2.9c, d, Apéndice I, Apéndice II). En línea con la conductancia estomática (g_s), tanto A como E se mantuvieron más bajos en el nivel de riego del 50 % en 2019 cuando se midieron 8 días después de restablecer el riego (Figura 2.9b, d). En 2018, no se observó un efecto significativo del calentamiento en A (Figura 2.9a), pero E fue mayor a fines del invierno

debido al calentamiento (Figura 2.9c). Los tratamientos T+ también mostraron valores más altos de E y A en comparación con los tratamientos Tc al inicio de la temporada en 2019, cuando las temperaturas del aire eran bajas (Figura 2.9b, d), como se observó para gs. Sin embargo, más adelante en la temporada (29 de noviembre), con temperaturas más altas, tanto A como E disminuyeron significativamente en las condiciones T+ en comparación con Tc, pero se recuperaron en su mayoría cuando se midieron 8 días después del período de tratamiento en 2019.

La eficiencia del uso del agua (EUA) (A/E) no se vio afectada por el riego en ninguno de los años durante el período de tratamiento (Figura 2.9e, f). Sin embargo, la EUA fue menor en los tratamientos T+ que en los tratamientos Tc para las tres primeras fechas de medición en 2018 (Figura 2.9e), aunque no se encontraron diferencias significativas en la EUA debido a la temperatura en 2019 (Figura 2.9f).

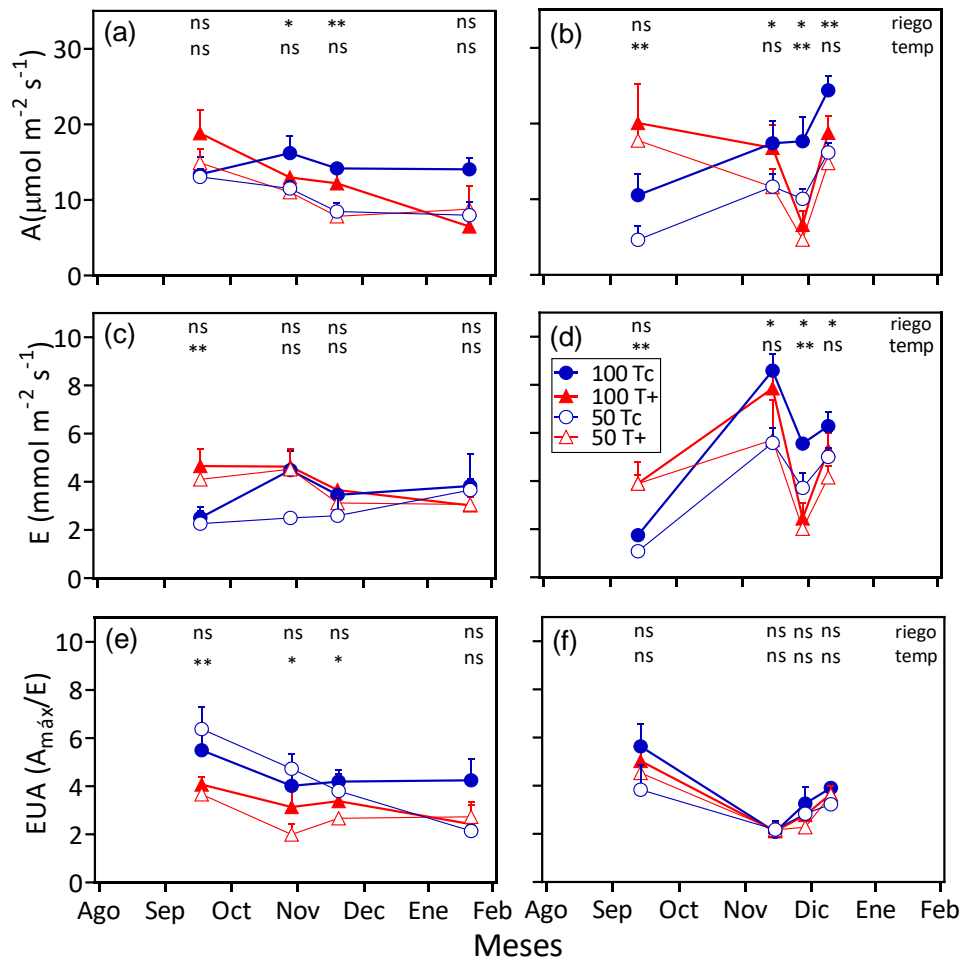


Figura 2.9. Fotosíntesis neta de la hoja (A; a,b), transpiración (E; c,d) y eficiencia de uso de agua (EUA; e,f) en hojas para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control,

Tc; calentado, T+) en (a,c,e) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b,d,f) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores.

2.3.5. Temperaturas medias del aire y hojas

El nivel de riego no tuvo un efecto significativo en la temperatura media de las hojas (T_{hoja}) ni en el diferencial de temperatura (ΔT) durante el período de tratamiento en ninguno de los años (Figura 2.10, Apéndice I, Apéndice II). Al inicio de la temporada, la T_{hoja} no mostró diferencias entre Tc y T+, pero se observó una mayor T_{hoja} en T+ durante el resto de las fechas de medición durante el período de tratamiento en ambos años (Figura 2.10a, b). Por otro lado, ΔT fue significativamente menor en T+ que en Tc para ambos niveles de riego al principio de la temporada, aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas más adelante en la temporada (Figura 2.10c, d). Después del período de tratamiento, la T_{hoja} fue similar en todos los tratamientos. Al examinar la relación entre la temperatura del aire al mediodía (T_{aire}) y la T_{hoja} durante el período de tratamiento, se observó que la T_{hoja} era menor para una determinada T_{aire} en los tratamientos T+ en comparación con Tc en ambos años (Figura 2.11). Esta diferencia fue especialmente evidente en condiciones de baja T_{aire} en 2018 (Figura 2.11a).

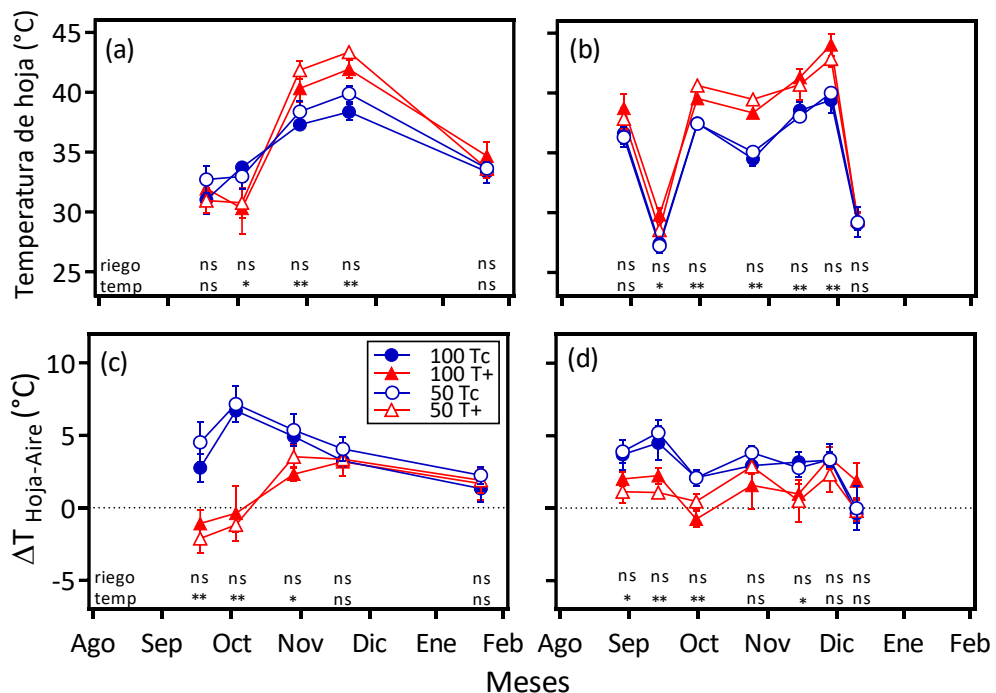


Figura 2.10. Temperatura de la hoja (a,b) y ΔT (c,d) para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a,c) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b,d) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa

la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). La probabilidad estadística para riego y temperatura se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**). No se encontraron interacciones entre factores.

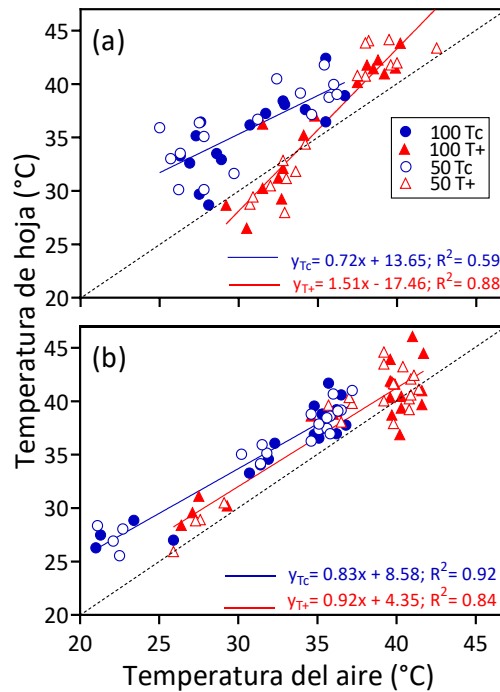


Figura 2.11. Temperatura de la hoja al mediodía en función de la temperatura del aire al mediodía para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). No se incluyen las mediciones al inicio del período de tratamiento y del período de recuperación después de la restauración del riego. La línea punteada negra es la relación 1:1. Se expresan las ecuaciones lineales para cada uno de los niveles de temperatura (Tc, T+).

2.3.6. Relaciones entre el potencial hídrico xilemático y la temperatura del aire

El potencial hídrico xilemático (Ψ_s) mostró una relación negativa con la temperatura del aire al mediodía (Figura 2.12). En el cv Arbequina, todas las combinaciones de tratamientos mostraron un mejor ajuste a una relación lineal en 2018 ($R^2 = 0,48$; Figura 2.12a). En 2019, la relación entre la temperatura del aire al mediodía y 100 Tc ($R^2 = 0,54$) presentó una intersección similar, pero una pendiente más baja en comparación con las otras tres combinaciones de tratamientos (Figura 2.12b). Además, se observó una relación negativa entre Ψ_s y la temperatura de la hoja al mediodía en ambos años (datos no mostrados).

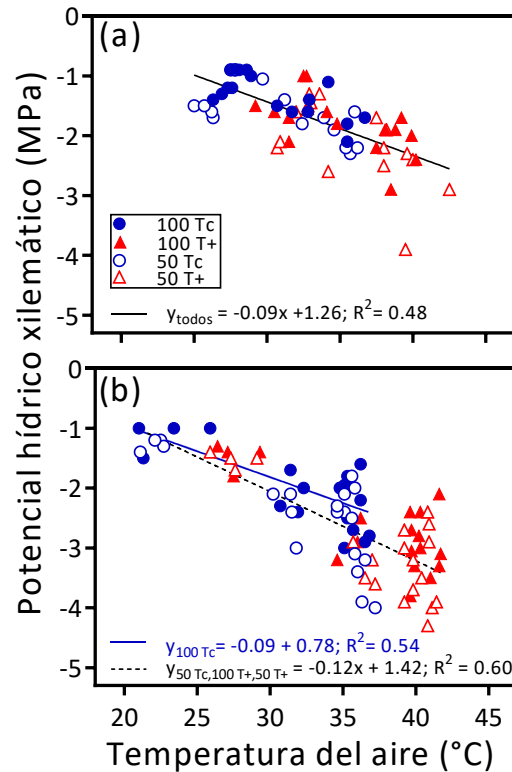


Figura 2.12. Potencial hídrico xilemático en función de temperatura del aire al mediodía para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media ± 1 error estándar ($n = 4$ OTC). No se incluyen las mediciones al inicio del período de tratamiento y del período de recuperación después de la restauración del riego. Se expresan las ecuaciones lineales para todos los datos durante el 2018 y para combinaciones específicas durante 2019.

2.4. Discusión

Este estudio constituye la primera investigación experimental que evalúa de manera integral los efectos combinados del riego deficitario y el calentamiento en olivos, considerando las fluctuaciones naturales de la temperatura del aire a lo largo de un período prolongado. Como se mencionó anteriormente con este diseño de OTCs (Miserere et al. 2019b), se logró un exitoso aumento de la temperatura diaria del aire de aproximadamente 3-4 °C (Figura 2.4), lo cual estuvo acompañado por un incremento moderado en el déficit de presión de vapor de alrededor de 35 %. En nuestra región andina, las temperaturas del aire ya son más elevadas en comparación con la mayoría de las zonas de cultivo de olivos (Searles et al. 2011, Hamze et al. 2022), y los modelos climáticos regionales predicen un aumento de la aridez para mediados de siglo (Zaninelli et al. 2019, Cabré y Nuñez 2020). En cuanto al

riego aplicado, basado en las mediciones de agua consumida entre días consecutivos, se observó que durante los años 2018 y 2019, el riego en el tratamiento 100 T+ fue un 7 % y 27 % mayor en comparación con el tratamiento 100 Tc, respectivamente (Figura 2.5). Esto confirma el enfoque postulado por Nissim et al. (2020) donde los olivos jóvenes se regaron un tercio más en un sitio de temperatura alta que en un sitio de temperatura moderada con una diferencia de temperatura promedio diaria de alrededor de 7 °C según los valores de evapotranspiración conocidos en los dos sitios. Además, se observó que reducir el riego en un 50 % del agua consumida en las macetas T+ y Tc fue suficiente para generar una disminución moderada del contenido de agua del suelo (Cuadro 2.2, Figura 2.6). En resumen, el riego deficitario generó la respuesta esperada sobre el contenido de agua del suelo.

El potencial hídrico xilemático al mediodía (Ψ_s) se considera una herramienta útil para monitorear el estado hídrico de las plantas y programar el riego en olivos y otros frutales ya que considera el continuo suelo-planta-atmósfera (Moriana et al. 2012, García-Tejera et al. 2021, Shackel et al. 2021). En el presente estudio, tanto el riego deficitario como el incremento de la temperatura del aire provocaron una reducción en el Ψ_s (Figura 2.7). Los árboles sometidos a riego deficitario presentaron valores más bajos de Ψ_s , lo cual se reflejó con una disminución en el contenido de agua disponible en el suelo. Aunque es un resultado anticipado, no hay estudios previos en olivo que hayan observado que las reducciones en el Ψ_s estén relacionadas con el aumento de la temperatura o el DPV. Estudios anteriores realizados en nuestra ubicación geográfica han demostrado que el calentamiento experimental durante el verano incrementa el flujo de savia del árbol entero la transpiración de las hojas en ciertos períodos de medición en olivos jóvenes (Miserere et al. 2019a, 2021), lo que resultaría en valores más bajos de Ψ_s . Sin embargo, una vez que se restableció el riego y los árboles volvieron a las condiciones de temperatura ambiente, el Ψ_s volvió a niveles control, como se ha observado en otros estudios (Agüero Alcaras et al. 2016, Ahumada-Orellana et al. 2017, Martín-Palomo et al. 2021). Al expresarse como integral de estrés hídrico ($S\Psi$), se encontró que el mayor $S\Psi$ se asoció con el tratamiento de riego deficitario combinado con el incremento de temperatura del aire, representando aproximadamente dos tercios del incremento total en $S\Psi$ debido al calentamiento y aproximadamente un tercio debido al riego deficitario (Cuadro 2.2). Esta respuesta destacada del $S\Psi$ al calentamiento resalta la importancia del incremento de la temperatura del aire (+4 °C) debida al cambio climático, tanto en condiciones de riego abundante como de déficit hídrico.

El control estomático desempeña un papel fundamental en la regulación del intercambio de agua y CO_2 en las plantas (Damour et al. 2010, Chaves et al. 2016). Se ha observado que el riego deficitario provoca reducciones en la g_s y en A en hojas de olivo (Fernández et al. 1997, Moriana et al. 2002, Ahumada-Orellana et al. 2019). Como era de esperar, en ambos años y con un nivel de riego del 50%, tanto g_s como A mostraron una disminución consistente durante la segunda mitad del período de tratamiento (Figura 2.8, Figura 2.9ab). Sin embargo, de manera curiosa, el calentamiento pareció aumentar tanto g_s

como A y la transpiración (E) al comienzo de la primavera, en días con temperaturas moderadas del aire (Figura 2.8, Figura 2.9). En dicho momento, es probable que la temperatura del aire en T_c ligeramente por encima de los 20 °C, fuera sub-óptima para la fotosíntesis (Bongi et al. 1987, Díaz-Espejo et al. 2006). Más tarde con el correr de la primavera, bajo temperaturas más altas, las respuestas al calentamiento mostraron tanto un aumento en g_s en una fecha de 2018 como algunos valores más bajos en g_s y A en 2019. Usando valores de g_s durante todo un período experimental, g_s no se relacionó significativamente con la temperatura del aire, en ninguno de los dos años. En el verano en nuestro caso de estudio, g_s tampoco mostró una respuesta consistente al calentamiento (4 °C), y A se vio poco afectado (Miserere et al. 2021). En contraste, g_s disminuyó en el cv. Coratina por encima de 30 °C bajo condiciones controladas de laboratorio, pero se encontró poca disminución incluso hasta 40 °C en algunos otros cultivares (Bongi et al. 1987). Una ola de calor natural en Italia con temperaturas máximas de unos 10 °C por encima de lo normal, redujo drásticamente la g_s y la fotosíntesis neta en condiciones de buen estado hídrico; sin embargo, no se redujo cuando ya estaban bajos debido al estrés hídrico severo (Haworth et al. 2018). Estos resultados enfatizan que es probable que la magnitud y la duración de los aumentos de temperatura, así como las características de los cultivares, afecten fuertemente las respuestas de las plantas, tal como lo sugieren Jagdish et al. (2021). La edad de la hoja, también debe considerarse cuidadosamente en estudios posteriores. Por último, a diferencia del Ψ_s, la recuperación de las variables de intercambio gaseoso en 2019, ocho días luego de reestablecidos el riego y la temperatura ambiente, no fue completa para los árboles con déficit hídrico, lo cual también ha sido reportado por otros autores (ver revisión de Fernández 2014, Ahumada-Orellana et al. 2022).

El uso de imágenes térmicas como medida indirecta del estrés en olivos es de gran ayuda por su potencial uso para el seguimiento de olivares mediante teledetección (Sepulcre-Canto et al. 2006, Berni et al. 2009). Cuando el riego deficitario conduce a reducciones severas en g_s en hojas de olivo, se ha demostrado que el cierre de estomas resulta en un aumento de alrededor de 2 °C en la temperatura de la copa del árbol en relación con la temperatura del aire, debido a que se reduce el enfriamiento de la hoja (García-Tejero et al. 2017). En nuestro estudio, no se encontraron aumentos significativos en T_{hoja} – T_{aire} cuando ocurrieron reducciones moderadas en g_s en los tratamientos de riego del 50 % (Figura 2.10c, d). Se ha sugerido que el tamaño pequeño de las hojas de olivo y su forma de hoja lanceolada contribuyen en gran medida al acoplamiento con el aire circundante (Villalobos y López-Bernal 2017). Por lo tanto, detectar un nivel moderado de estrés hídrico puede resultar difícil en olivos en comparación con algunos árboles frutales de hoja caduca con hojas más grandes, ya que las diferencias entre T_{hoja} – T_{aire} tienden a ser más pequeñas en hojas de olivo. Por el contrario, los tratamientos calentados mostraron un T_{hoja} – T_{aire} más bajo que el nivel de temperatura cercano al ambiente a fines del invierno y principios de la primavera cuando g_s y E fueron mayores en T₊ (Figura 2.8b, 2.9c, d), lo que podría haber contribuido al

enfriamiento de hojas en T+. Más adelante en la primavera, no se observaron diferencias claras entre los tratamientos en $T_{\text{hoja}} - T_{\text{aire}}$ en ninguno de los dos años.

Comprender las relaciones entre las variables ambientales, como son la temperatura del aire y el estado hídrico de las plantas, es fundamental para la gestión del agua de los cultivos. En España se encontró una relación negativa entre la temperatura máxima diaria del aire y el Ψ_s del mediodía en dos de tres fincas experimentales (Corell et al. 2016). Un estudio reciente que utilizó datos de varios continentes observó una relación negativa similar entre el DPV del mediodía y Ψ_s cuando la humedad del suelo no era limitante (Shackel et al. 2021). Tales relaciones permiten programar el riego en función de las condiciones atmosféricas, comparando los valores de potencial hídrico medido con una cámara de presión versus el potencial hídrico predicho. En nuestro estudio, la T_{aire} del mediodía y el Ψ_s también se relacionaron negativamente en ambos años (Figura 2.12). Actualmente, investigadores de INTA en la provincia de La Rioja, están probando el uso de cámaras de presión para programar el riego. Aunque no se detectaron diferentes relaciones entre Ψ_s y T_{aire} entre los niveles de temperatura en 2018 (Figura 2.12a), los tratamientos T+ tuvieron valores negativos de Ψ_s que el control de temperatura bien regado (100 Tc) para una determinada T_{aire} en 2019. Además, la T_{hoja} de los tratamientos calentados fue menor que las de Tc para la misma T_{aire} en ambos años (Figura 2.11). Estos resultados sugieren cierto grado de aclimatación térmica al calentamiento durante el período de tratamiento. Puede ser que se haya producido un mayor enfriamiento de la hoja para una dada T_{aire} a nivel de la hoja u otros ajustes, que resultaron en un Ψ_s más negativo. En varios casos se ha informado que las variables fisiológicas se aclimatan a una nueva temperatura de crecimiento en varias especies (Way et al. 2013, Vico et al. 2019). Aunque los mecanismos no son claros, el flujo de savia de todo el árbol mostró previamente cierto grado de aclimatación térmica en olivos calentados en nuestra ubicación con un mayor flujo de savia en árboles calentados que en árboles control a una dada T_{aire} después de varios meses de calentamiento en el verano y principios del otoño (Miserere et al. 2019a). Sin embargo, en este estudio, los aumentos en la transpiración de las hojas solo se detectaron hacia el comienzo de la primavera cuando las temperaturas del aire aún eran bastante bajas (Figura 2.9c, d).

La evaluación simultánea de múltiples factores como el déficit hídrico y el calentamiento en condiciones experimentales puede brindar información sobre el funcionamiento de los cultivos bajo el cambio climático (Suzuki et al. 2014, Jagadish et al. 2021). Es importante determinar qué variables de respuesta de la planta se ven afectadas por cada factor y cuál es la respuesta combinada (i.e., aditiva, sinérgica, antagónica). Por ejemplo, en nuestro estudio, g_s se redujo consistentemente por un déficit hídrico moderado, mientras que el calentamiento tuvo un efecto menos pronunciado. Por el contrario, tanto el riego deficitario como el incremento de la temperatura del aire durante la primavera se combinaron de manera aditiva reduciendo el Ψ_s . Según el panorama previsto de aumento de temperatura media del aire de hasta 4 °C para el año 2100, si no se controlan las emisiones

de CO₂ (IPCC 2021). Las estrategias que incluyan aumentos del riego podrían mitigar los efectos negativos del estrés hídrico y calentamiento (Fraga et al. 2020), aunque en muchos casos la disponibilidad de agua puede ser limitada. Entonces, el riego deficitario podría tener consecuencias negativas ya que conducirían en un aumento del estrés hídrico bajo condiciones de calentamiento. Las respuestas combinadas al déficit hídrico y al calentamiento pueden impactar más en pequeñas fincas tradicionales que tienen poco acceso al agua para riego y en menor medida, en fincas más grandes que bombean agua desde ríos y napas freáticas. En el NOA el agua es un recurso escaso y las napas freáticas son cada vez más profundas. Finalmente, El aumento del CO₂ atmosférico podría mejorar algunos de los efectos negativos del riego deficitario y del incremento en la temperatura del aire mediante el cierre de estomas (Mairech et al. 2021), y por ello se necesitan con urgencia estudios experimentales que combinen el CO₂ con otros factores climáticos en árboles de olivo.

2.5. Conclusiones

Los resultados indican que es probable que se requieran modificaciones en la gestión del agua considerando el calentamiento global dados los efectos individuales o aditivos, en su mayoría negativos, del riego deficitario y del incremento de la temperatura del aire en el Ψ_s y otras variables. No se detectaron interacciones entre los niveles de riego y temperatura del aire para ninguna de las variables analizadas en este capítulo. Los siguientes capítulos se enfocan en el análisis de medidas integradoras de flujo de savia y características anatómicas de hojas y ramas (ver **Capítulo III**), como así también en el crecimiento de las plantas, el desarrollo reproductivo y las respuestas de la producción de aceite al déficit hídrico y al calentamiento durante la primavera (ver **Capítulo IV**).

**Efectos del riego deficitario y la temperatura elevada sobre el
flujo de savia y características morfo-anatómicas de hojas y
ramas**

3.1. Introducción

En Argentina, la mayoría de las fincas dedicadas al cultivo del olivo se encuentran en regiones semiáridas y áridas, que se caracterizan por experimentar bajos niveles de precipitaciones (100-400 mm anuales) durante el verano y altas temperaturas medias anuales (20-22 °C) (Searles et al. 2011, Torres et al. 2017). Sin embargo, estas condiciones de aridez podrían acentuarse debido al cambio climático, lo que resultaría en una disminución y concentración de las precipitaciones, así como en un aumento de las temperaturas medias y en la frecuencia de olas de calor (Lobell et al. 2008, Cabré y Nuñez 2020, IPCC 2021). Dado que la disponibilidad de agua en zonas áridas es un factor limitante importante para la producción (Ayyoub et al. 2017), es necesario estimar de manera precisa y mejorar el manejo del agua destinada al cultivo, con el fin de optimizar su uso eficiente (Fernández y Torrecillas 2012).

La transpiración en el olivo está influenciada por factores ambientales como la humedad relativa, la temperatura y la radiación solar, así como por características intrínsecas de la planta, como el área foliar y la densidad estomática (Ferreter et al. 2014, Bonada et al. 2018, Miserere et al. 2019). En estudios realizados en el noroeste de Argentina con árboles de 7 años de cv. Manzanilla fina, en condiciones sin restricciones hídricas, se ha observado que la transpiración puede representar hasta el 80 % de la evapotranspiración del cultivo. Se ha encontrado una relación lineal entre el flujo de savia y la temperatura del aire en un amplio rango de temperaturas (13-32 °C) durante diferentes momentos del año (Rousseaux et al. 2009). Además, en condiciones de baja humedad relativa, la transpiración tiende a aumentar debido al mayor gradiente de vapor de agua entre las hojas y la atmósfera. La disponibilidad de agua en el suelo también juega un papel crucial. Durante períodos de sequía, la transpiración puede disminuir a medida que los estomas se cierran para reducir la pérdida de agua. Al aplicar un riego que representaba el 66 % de la ET_c, se observaron reducciones de hasta el 30 % en el flujo de savia por árbol, lo cual resultó en un menor crecimiento y caída de hojas debido al estrés hídrico moderado durante dos temporadas (Rousseaux et al. 2009). Asimismo, se encontró que el flujo de savia en árboles de mayor tamaño disminuyó aproximadamente entre un 30% y un 60 % en relación al área foliar para los tratamientos con un riego del 33 % de ET_c y sin riego después de la cosecha, respectivamente, cuando se midió de 6 a 7 semanas después del inicio del período de riego deficitario (Agüero Alcaras et al. 2016).

El flujo de savia a nivel de árbol entero proporciona una medida integral de la transpiración. En un estudio reciente que evaluó los efectos del incremento de la temperatura (+4 °C) durante el verano utilizando cámaras de techo abierto (OTC), se observó un aumento del flujo de savia por unidad de área foliar en olivos con una temporada de tratamientos de hasta un 20 % durante enero, debido a las temperaturas más elevadas (~36 °C en OTCs calentadas) y a los incrementos en el DPV (Miserere et al. 2019). La carga de frutos (#frutos árbol⁻¹) fue similar en ambos tratamientos y no influyó en los valores de flujo de savia

(Miserere et al. 2019, 2022). En el caso de vides bien regadas, un aumento en la temperatura del aire de hasta 2 °C resultó en un mayor flujo de savia durante la primera temporada debido a mayores valores de área foliar por árbol y mayores valores de DPV. Sin embargo, en la segunda temporada, se observó un menor flujo de savia en las vides expuestas a calentamiento sin riego, debido al agotamiento del agua en el suelo (Bonada et al. 2018).

El olivo es un árbol adaptado a climas secos y calurosos, con hojas pequeñas orientadas verticalmente que poseen una gran cantidad de tricomas (Connor 2005, Fernández 2014). Las características intrínsecas de la planta, como el área foliar, la densidad estomática y la densidad de tricomas pueden modificarse en respuesta a las condiciones ambientales y son reguladores clave de la transpiración a nivel de hoja (Chaves et al. 2016, Miserere et al. 2021). En estudios recientes donde se calentaron árboles de olivo de los cvs. Arbequina y Coratina durante el verano y el otoño, se observó que la producción neta de área foliar (es decir, el área foliar producida durante el experimento) fue mayor (hasta un 50%) en los árboles expuestos a un incremento en la temperatura del aire en comparación con los árboles con temperatura control en ambos cultivares (Miserere et al. 2022). Este aumento en el área foliar se acompaña de un incremento en la densidad de estomas y en el ancho total de los estomas, en una de las dos temporadas de estudio, lo que favorecería la pérdida de agua a través de la transpiración foliar (Miserere et al. 2021) tanto a nivel de hoja como de planta entera (Miserere et al. 2019). Por otro lado, en condiciones de estrés hídrico moderado o severo, se observó una limitación en el crecimiento vegetativo, con una disminución en el área foliar por árbol debido a la reducción en el tamaño de las nuevas hojas y/o aumento en la caída de hojas (Lo Bianco y Scalisi 2017, Trentacoste et al. 2018). Tanto la reducción del área foliar como la transpiración total del árbol debido a la limitación hídrica son respuestas comunes en olivo (Connor 2005, Fernández 2014). No obstante, se ha observado que la densidad estomática puede variar según la intensidad de la limitación hídrica, bajo estrés hídrico severo, tiende a disminuir, mientras que en condiciones de estrés moderado puede mantenerse (Bacelar et al. 2006, Guerfel et al. 2009). Aunque se espera una disminución en la disponibilidad de agua en algunas regiones debido al cambio climático y un aumento en la temperatura del aire, no se ha investigado experimentalmente la respuesta del flujo de savia ante la combinación de ambos factores en olivo.

Las características anatómicas de los tallos, como el número y diámetro de los vasos xilemáticos, pueden cambiar según las condiciones ambientales (Fonti et al. 2009, Chaves et al. 2016). Los cambios en estas características modifican la conductividad hidráulica y, por ende, el flujo de savia (Maseda y Fernández 2006, Hacke et al. 2017). En el olivo, se observa un tamaño de vasos más pequeño en comparación con otras especies frutales (Fernández et al. 2006). En estudios con brotes de plantas de olivo de un año y diferentes estados hídricos, se observó un aumento en la densidad de vasos en plantas bajo estrés hídrico, sin cambios en el diámetro de vasos (Bacelar et al. 2007). Sin embargo, en árboles más grandes de cv. Arbequina no se observa esta tendencia (López-Bernal et al. 2010). Por otro lado, se han

realizado pocos estudios que relacionen el incremento de temperatura del aire y la anatomía. En árboles de olivo de 2-3 años, se encontró que el incremento de la temperatura del aire durante el verano incrementa la densidad de vasos xilemáticos, principalmente de vasos de diámetro más pequeño (Miserere et al. 2019). Aunque un aumento en el número de vasos podría indicar una mayor capacidad de transporte de agua (Way et al. 2013), la conductividad teórica específica (Tyree y Ewers 1991) resultó menor en árboles expuestos a incrementos en la temperatura del aire ya que incrementó el número de vasos más pequeños con una conductividad más baja en comparación con los vasos de mayor tamaño (Miserere et al. 2019).

El objetivo de este capítulo es comprender cómo distintos factores ambientales, como el riego deficitario y el incremento de la temperatura del aire, afectan la morfo-anatomía de las hojas y ramas así como el flujo transpiratorio en el olivo. Esto permitirá profundizar el conocimiento de las relaciones hídricas en esta especie. Para lograr este objetivo, se llevaron a cabo experimentos utilizando árboles en macetas dentro de OTCs y con incrementos en la temperatura del aire de 3-4 °C en comparación con el control. Además, se implementó un sistema de riego por goteo que reemplazó el 100% o 50% del consumo del agua del cultivo durante el final del invierno y la primavera. Para obtener más información sobre los procedimientos específicos utilizados, se recomienda consultar la sección 2.2 “Materiales y métodos” en el Capítulo II.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Material vegetal y condiciones de crecimiento

El material vegetal utilizado y las condiciones de cultivo de las plantas se describen detalladamente en el Capítulo II, ya que forman parte del mismo experimento. Para este ensayo, se seleccionaron plantas de cv. Arbequina (2018) y cv. Coratina (2019). Se eligieron plantas con diámetros de tronco, altura y número de hojas similares entre sí. Al comienzo de la primera temporada en 2018, el área foliar por árbol fue de aproximadamente $0,35 \pm 0,05$ m², al comienzo de la segunda temporada en 2019, fue de $1,05 \pm 0,09$ m².

3.2.2. Tratamientos y condiciones ambientales

Se establecieron dos niveles de temperatura usando cámaras sin techo (OTC). El nivel control (T_c) se mantuvo a 1 °C por encima de la temperatura del aire del ambiente exterior, mientras que el nivel calentado (T₊) se mantuvo entre 3-4 °C por encima de las OTC T_c. Además, se establecieron dos niveles de riego usando sistema de riego por goteo. El control (100 %) consistió en aplicar 100 % del consumo de agua de la planta, mientras que el riego deficitario (50 %) consistió en aplicar la mitad del consumo del control. Los detalles sobre el momento de aplicación de los tratamientos y el diseño experimental se encuentran descriptos en el Capítulo II, ya que se trata del mismo experimento.

La temperatura del aire dentro de cada OTC se registró cada 15 minutos usando sensores de temperatura (TC1047S, Microchip Inc. China) conectados a un registrador de datos (Cavadevices, Argentina). Los sensores se ubicaron a una altura de 1,0 m dentro de

abrigos meteorológicos para evitar la radiación directa del sol y el aumento de temperatura asociado. A partir de los sensores de humedad suelo, se calculó el contenido relativo de agua (CRA, %) utilizando la fórmula, $CRA = (R - R_{\min}) / (R_{\max} - R_{\min})$, donde R representa el contenido volumétrico de agua actual, R_{\min} es el contenido de agua del suelo en el punto de marchitez permanente, y R_{\max} es el contenido de agua del suelo a capacidad de campo (Gómez del Campo y Fernández, 2007). Por último, se utilizaron datos de una estación meteorológica in situ para determinar el contenido absoluto de vapor de agua en el aire ($g\ m^{-3}$) y, posteriormente, para calcular la humedad relativa del aire (HR; %) y el déficit de presión de vapor (DPV; kPa) para las temperaturas del aire de cada OTC. Estos valores se verificaron midiendo la HR cada 15 minutos dentro de una OTC Tc y una OTC T+ en algunos días, utilizando sensores de humedad (Honeywell, modelo HIH 4000, EE. UU.).

3.2.3. Flujo de savia del árbol entero

El flujo de savia se evaluó en tres árboles por cada tratamiento (100Tc, 100T+, 50Tc y 50T+) (i.e., un árbol por OTC, n=12) durante dos períodos en 2018 (1° 26/9 hasta 14/10 y 2° 24/11 hasta 27/11) y tres períodos en 2019 (1° 2/9 hasta 15/9, 2° 22/10 hasta 29/10, 3° 20/11 hasta 30/11). Para la medición del flujo de savia, se utilizó el método de balance de calor (Flow 32, Dynamax Inc., TX, EE. UU.). Este método implica la aplicación de una cantidad conocida de calor (Pin) alrededor del perímetro del tronco y la medición de la disipación de calor en dirección vertical (hacia arriba y abajo; Qu y Qd) y radial (Qr) mediante el uso de termocuplas. El calor disipado por el flujo de la savia (Qf) se calcula restando los valores de Qu, Qd y Qr a Pin, mientras que la tasa de flujo (F) se obtiene dividiendo Qf por la diferencia promedio de temperatura (dT) entre las termocuplas de flujo ascendente y descendente y la capacidad calorífica del agua (Cp).

$$Qf = Pin - Qu - Qd - Qr \quad (1)$$

$$F = \frac{Qf}{Cp \cdot dT} \quad (2)$$

Los sensores utilizados (modelos SGA10, SGA13, SGB16 o SGB25) se instalaron en el tronco principal a una altura de 20 cm por encima del suelo (Figura 3.1a). En el caso de cv. Arbequina en 2018, el diámetro del tronco varió entre 11,9-12,9 mm en el primer período (septiembre-octubre) y entre 12,1-13,4 mm en el segundo período (noviembre). Para cv. Coratina en 2019, el diámetro del tronco varió entre 20,7-24,2 mm (septiembre), 20,4-24,2 (octubre), y 22,4-27,0 mm (noviembre). Se observó que en este último caso, los diámetros fueron mayores para los tratamientos T+ en comparación con los tratamientos Tc ($p \leq 0.05$). Para cada período de medición, se contaron todas las hojas de los árboles utilizados (Cuadro 3.2) y se tomaron muestras de 30 hojas para determinar la masa foliar específica y el área foliar por árbol. Brevemente, se obtuvo un disco de área conocida ($29,41\ mm^2$) de cada hoja utilizando un sacabocados, tanto los discos como el resto de las hojas se secaron en estufa a una temperatura de 75-80 °C hasta alcanzar un peso constante y se pesaron con una balanza

de precisión. El área de la hoja (cm^2) se calculó dividiendo el peso seco hojas por la masa específica de la hoja (mg cm^{-2}). Antes de la instalación de los sensores, se limpiaron los troncos sin realizar modificaciones en la corteza. Para evitar el sobrecalentamiento del tronco, se ajustó diariamente la potencia suministrada a los sensores mediante la regulación de la entrada del calentador, utilizando una potencia de 5 W o menos. Esto se hizo para prevenir el agrietamiento de la corteza y quemaduras (Rousseaux et al. 2009). Los sensores se conectaron a un registrador de datos Campbell CR10X (Campbell Scientific, Logan, UT, EE. UU.) y se obtuvieron datos cada 60 segundos, que se promediaron y registraron a una frecuencia de 15 minutos. Posteriormente, el flujo de savia (g h^{-1}) de cada árbol se expresó en función de su área foliar total ($\text{g h}^{-1} \text{m}^{-2}$).

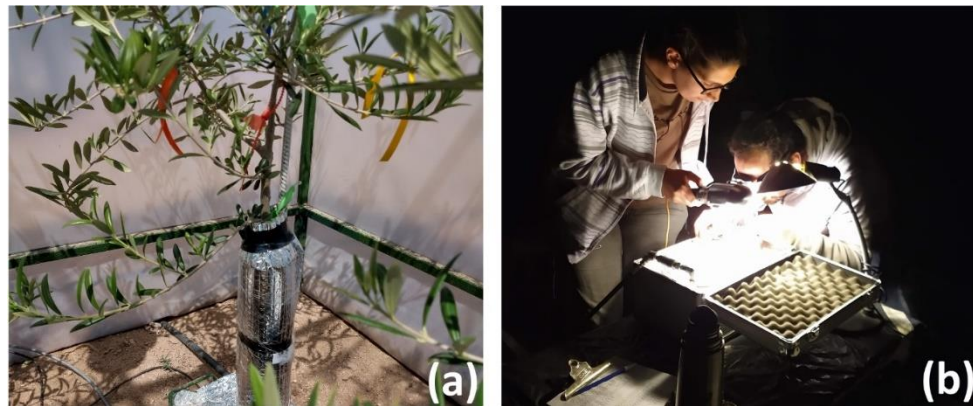


Figura 3.1. Sensor de flujo de savia instalado en árbol de olivo en macetas dentro de una OTC (a) medición potencial hídrico en pre-alba (b).

3.2.4. Características de hojas y estomas

Durante la madrugada, con el fin de asegurar el cierre de los estomas, se muestrearon un par de hojas completamente expandidas del mismo nudo, provenientes de dos árboles por OTC, para determinar sus características anatómicas ($n=16$). Estas hojas se desarrollaron bajo los tratamientos establecidos y las muestras se tomaron durante noviembre de 2018 y 2019. En primer lugar, se evaluó la densidad estomática y de tricomas, como las dimensiones estomáticas (largo y ancho) en la superficie abaxial de una de las hojas recolectadas. Se procedió a eliminar los tricomas utilizando cinta adhesiva, lo cual facilitó la aplicación de una capa delgada de esmalte de uñas transparente para obtener impresiones de las hojas. Este proceso se llevó a cabo en condiciones de oscuridad en el laboratorio. El esmalte de uñas se aplicó en el centro de la hoja, a ambos lados de la nervadura central. Posteriormente, se retiraron las impresiones con una pinza y se montaron en portaobjetos para su posterior procesamiento.

Las improntas se observaron utilizando un microscopio óptico (microscopio DMLB LEICA, Leica Inc., Buffalo, NY, EE. UU.) a una magnificación de 400x. Se capturaron tres imágenes por impronta y, utilizando el software Image J, se seleccionaron áreas de superficie

conocida en la que se contaron los estomas y las bases de todos los tricomas eliminados. Se midió el largo y ancho total de 10 estomas por imagen, lo que dio un total de 30 estomas por cada impronta de hoja.

Para determinar la masa foliar específica y el área foliar, se obtuvo un disco de área conocida ($29,41 \text{ mm}^2$) de cada hoja utilizando un sacabocados. Tanto los discos como el resto de la hoja se secaron en estufa a una temperatura de $75\text{-}80 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta alcanzar un peso constante, y luego se pesaron con una balanza de precisión. El área de la hoja (cm^2) se calculó dividiendo el peso seco de toda la hoja por la masa específica de la hoja (mg cm^{-2}).

3.2.5. Anatomía del xilema

Para determinar la densidad y diámetro de los vasos xilemáticos se realizaron cortes histológicos en ramas vegetativas (i.e., sin frutos) formadas en la temporada actual de árboles expuestos a los distintos tratamientos ($n=16$). Las ramas se cosecharon en noviembre de 2018 y 2019, antes del amanecer, se introdujeron en bolsas de nylon humedecidas y se mantuvieron refrigeradas hasta su procesamiento.

Se utilizó un segmento de 2 cm de la parte basal de cada rama y se realizaron los cortes utilizando un micrótopo de desplazamiento (LEICA, RM 2165, Alemania). El procedimiento consistió en tomar un trozo de médula de zanahoria fresca, realizar un corte longitudinal dejando la base intacta y colocar el material a cortar entre ambos semicilindros del micrótopo. El espesor de los cortes fue de $20 \mu\text{m}$, y se determinó utilizando la escala graduada en micrones. Después de realizar los cortes, se colocaron en agua destilada. Posteriormente, se llevó a cabo una coloración directa utilizando safranina. Para ello, los cortes se aclararon con hipoclorito de sodio al 50 % hasta que se vieron blancos o casi transparentes. Luego, se lavaron entre 5 y 6 veces con agua destilada, se sumergieron en alcohol al 70%, se colorearon con safranina diluida al 1 % durante 2-5 minutos, y se lavaron con agua destilada para eliminar el exceso de colorante. Finalmente, se seleccionaron tres cortes por repetición y se montaron sobre un portaobjeto utilizando bálsamo de Canadá (D'Ambrogio de Argüeso 1986).

Los cortes se observaron utilizando un microscopio óptico (microscopio DMLB LEICA, Leica Inc., Buffalo, NY, EE. UU.). Se capturaron tres imágenes de áreas conocida utilizando el software Leica Qwin. Para determinar la densidad de vasos por mm^2 de xilema, así como el diámetro mayor y menor de 50 vasos de cada muestra, se utilizó el software Image J (versión 1,53v, National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA).

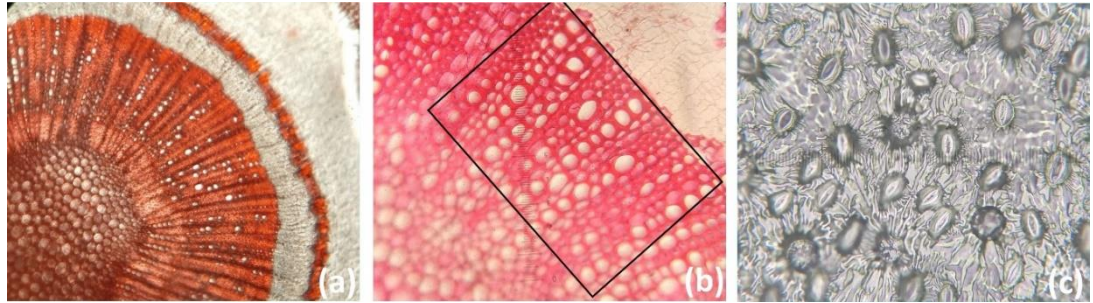


Figura 3.2. Corte trasversal de tallo joven (a), área del xilema (b), impronta de hoja con estomas y bases de tricomas (c).

3.2.6. Conductividad y conductancia hidráulica

Para calcular la conductividad hidráulica (kh) según Tyree y Ewers 1991, una variable que caracteriza la eficiencia del xilema para transportar agua integrando toda la anatomía del tejido (número y diámetro de vasos y grado de perforación de sus paredes), se utilizó la Ecuación 3:

$$kh = \left(\frac{\pi\rho}{128\eta}\right) \sum_{i=1}^n (d_i^4) \quad (3)$$

Donde kh es la conductividad hidráulica (definida como, conductancia por unidad de gradiente de presión de un conjunto de vasos de diferentes diámetros); ρ es la densidad del fluido en kg m^{-3} ; η es la dinámica de viscosidad del fluido en MPa s^{-1} ; d (m) es el diámetro de vaso, y n es el número de vasos en el conjunto.

Para calcular la conductancia hidráulica (K), que es por definición la cantidad de agua que atraviesa un segmento de longitud determinada por unidad de tiempo y de diferencia de potencial entre los extremos más distantes, se midieron los potenciales hídricos en pre-alba y de hoja al mediodía (MPa) (Figura 3.1b) utilizando una cámara de presión tipo Scholander (BioControl, Modelo 0–8 MPa, Buenos Aires, Argentina) el 21/11/2019, en coincidencia con las mediciones de flujo de savia. Se seleccionó una rama joven ubicada cerca del tronco principal por OTC ($n = 16$) tanto en pre-alba como al mediodía; en ningún caso se cubrieron las hojas con bolsas. Se utilizó un promedio de flujo de savia ($\text{kg s}^{-1} \text{m}^{-2}$) entre las 13:30 y 14:45 horas, momento en el que se midió el potencial hídrico de hoja al mediodía. K se calculó en base a la siguiente ecuación:

$$F_H = -K_{(\psi)} \Delta \Psi_w \quad (4)$$

donde F es el flujo, volumen de agua por unidad de tiempo; K es la conductancia hidráulica y $\Delta \Psi$ es la diferencia de potencial hídrico entre los extremos del segmento. El signo negativo indica que la dirección del flujo es opuesta a la del $\Delta \Psi_w$.

Dado que no se dispone de la longitud total del camino hidráulico y/o se pretende comparar las propiedades hidráulicas de los individuos independientemente de las diferencias en tamaño, se utilizó la Ecuación 4 para determinar la conductancia hidráulica (Maseda y Fernández 2006).

3.2.7. Análisis estadístico

Se evaluaron las condiciones ambientales durante el experimento, como la temperatura media diaria del aire mediante un modelo lineal con la temperatura como factor fijo y OTC como factor aleatorio (n=8). Los valores diarios de CRA (%) se evaluaron mediante modelos lineales de efectos mixtos con riego y temperatura como factores fijos y OTC como factor aleatorio (n=4). Para estos análisis se utilizó el paquete nlme, R Core Team, 2020. Cabe mencionar que estos datos fueron presentados en el Capítulo II, ya que forman parte del mismo experimento.

El flujo de savia acumulado diario se analizó como medidas repetidas en el tiempo, se implementó un enfoque de modelo mixto utilizando el paquete 'nlme' de R Studio (n=3). Este enfoque permitió considerar los efectos fijos (riego y temperatura) y aleatorio (OTC) en el análisis. Se verificaron los supuestos de normalidad, homogeneidad de varianzas y autocorrelación de los residuos mediante gráficos de residuos y pruebas específicas, como el test de Shapiro-Wilk.

Adicionalmente, se llevó a cabo un análisis de regresión lineal para investigar la relación entre la temperatura media diaria por tratamiento y el flujo de savia acumulado diario. En este análisis se utilizó el método de mínimos cuadrados ordinarios para ajustar el modelo de regresión. Antes de realizar el análisis de regresión lineal, se verificó la linealidad de la relación mediante gráficos de dispersión y se examinó la normalidad de los residuos utilizando el test de Shapiro-Wilk. Asimismo, se evaluó la homogeneidad de varianzas mediante gráficos de residuos. Para evaluar la significancia del modelo y la relación entre las variables se utilizó el análisis de varianza y se obtuvieron los coeficientes de regresión, determinación (R^2) y sus intervalos de confianza (GraphPad Prism 8 Software, LaJolla, CA, EE. UU.).

Para las variables relacionadas con las características de las hojas, número de hojas por árbol, densidad de vasos xilemáticos, conductividad y conductancia hidráulica, potenciales hídricos pre alba y de la hoja al mediodía, se aplicó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) utilizando un diseño factorial de dos niveles en cada factor (riego y temperatura) (n=4). Este análisis se realizó utilizando el paquete 'agricolae' de R Studio. Para evaluar las interacciones significativas entre los factores, se realizaron pruebas post hoc de comparaciones múltiples utilizando el paquete 'multcomp' y el método de Tukey. Previo al ANOVA, se realizaron pruebas de supuestos, como el test de Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad de los datos y el test de Levene para evaluar la homogeneidad de varianzas. Para

visualizar la distribución del tamaño de los vasos xilemáticos en forma de histograma de frecuencias relativas, se utilizó el software Prism 8.

En todos los análisis y comparaciones realizadas, se consideró un nivel de significancia de $\alpha=0,05$ para la toma de decisiones estadísticas. Sin embargo, se agregaron valores marginales de p (entre 0,06 y 0,10) para mostrar tendencias no significativas estadísticamente.

Además de los análisis mencionados anteriormente, se llevó a cabo una prueba de potencia post hoc utilizando el software G*Power. Esta prueba permitió evaluar la capacidad del estudio para detectar diferencias significativas entre los grupos en las comparaciones múltiples realizadas. Se tuvo en cuenta el tamaño de muestra (N=12, para flujo de savia y N=16, para el resto de las variables), el nivel de significancia ($\alpha=0,05$) y las estimaciones de efecto obtenidas en el análisis de ANOVA y en las comparaciones post hoc. Para la mayoría de las variables analizadas en este capítulo el tamaño del efecto fue de 0,75 (considerado alto según la escala de Cohen). La potencia resultó mayor a 0,80 para flujo de savia y mayor a 0,55 para el resto de las variables. El análisis de potencia post hoc proporcionó información adicional sobre la robustez de los resultados y la capacidad del estudio para detectar diferencias significativas entre los grupos en las comparaciones realizadas.

3.3. Resultados

3.3.1. Condiciones ambientales durante las mediciones

Durante el período de medición, la temperatura media diaria fuera de las OTC varió entre 20,1 °C y 22,9 °C en 2018 y entre 14,3 °C y 25 °C en 2019 (Figura 3.3a, b). En las OTCs, la temperatura diaria fluctuó en función de la temperatura ambiente, registrando un promedio de 0,43 °C y 4,49 °C por encima de la temperatura ambiente en las OTC Tc y T+, respectivamente durante 2018. En 2019, las temperaturas promedio en las OTC Tc y T+ fueron 0,33 °C y 2,96 °C superiores a la temperatura ambiente, respectivamente. Además, los valores diarios promedio de DPV fueron 0,55 kPa y 0,71 kPa mayores en las OTC T+ que en las Tc durante 2018 y 2019, respectivamente (Figura 3.3 c, d). Las diferencias entre T+ y Tc fueron significativas ($p\leq 0,01$) para temperatura media del aire y DPV en los dos años. Respecto al CRA en el suelo (%), fue 21,8 % mayor en 100% en comparación con las 50% durante 2018 y una diferencia de 22,0 % parecida a la observada durante 2019 ($p\leq 0,01$; Figura 3.3 e, f).

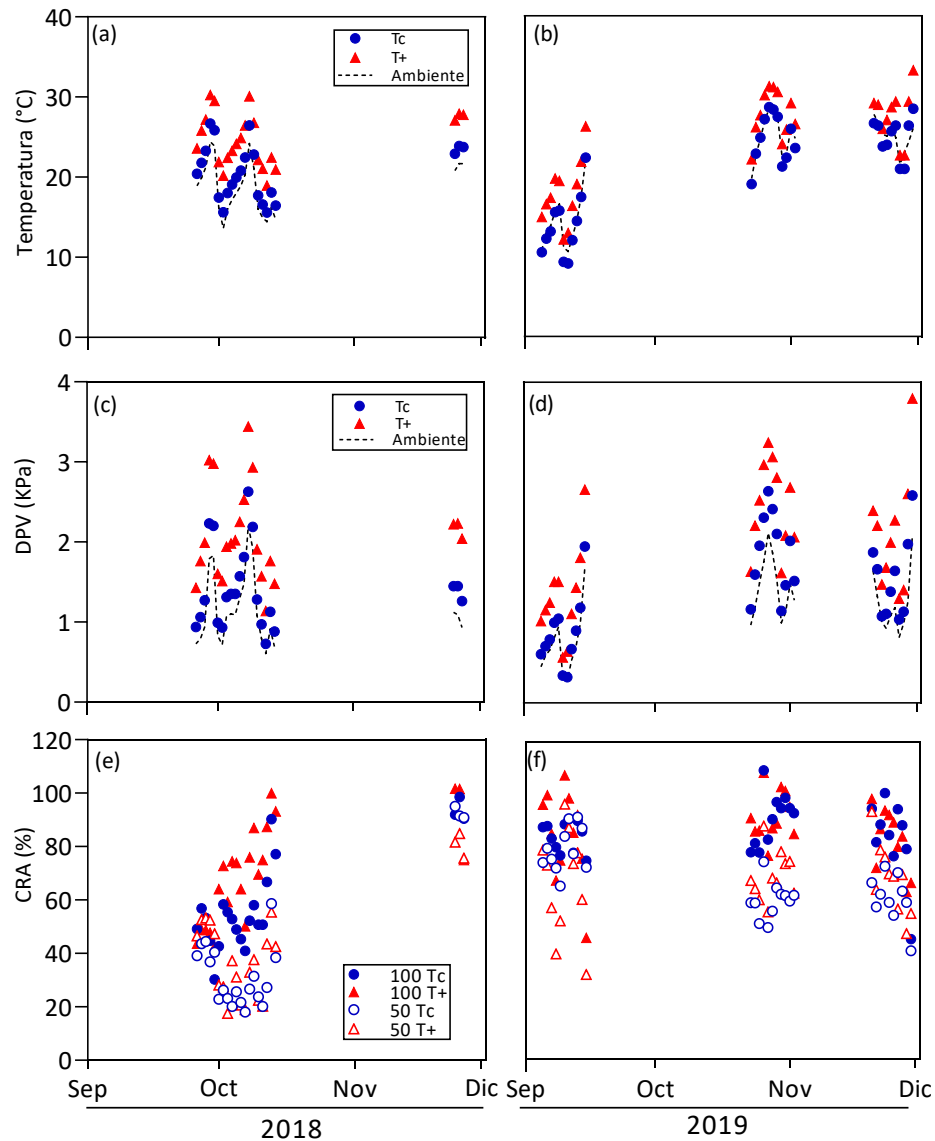


Figura 3.3. Temperatura media diaria del aire (°C) (a, b), déficit de presión de vapor diario (c, d) en las cámaras sin techo (OTC) control (Tc) y calentadas (T+) y la temperatura ambiente exterior durante los períodos de tratamiento (n = 8) y contenido relativo de agua del suelo diaria (CRA, %) (e, f) de las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T+) (n= 4). Se evaluaron las diferencias estadísticas entre los tratamientos utilizando un modelo mixto. Para la temperatura media del aire y el DPV, se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre T+ en comparación con Tc. Para el CRA del suelo se detectaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) entre riego al 100 en comparación con riego al 50.

3.3.2. Flujo de savia del árbol entero

En el caso del cv. Arbequina en 2018, tanto el riego como la interacción entre el riego y la temperatura mostraron efectos significativos ($p \leq 0,05$) en el flujo de savia acumulado ($\text{kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) durante el primer período de medición (Figura 3.4a). El flujo de savia en el tratamiento 100 T+ fue significativamente mayor que el resto de los tratamientos. Durante 2019 en el cv. Coratina, los árboles expuestos a incrementos de la temperatura del aire (T+) exhibieron valores de flujo de savia más altos en comparación con los árboles a temperatura control (Tc). En promedio, el flujo de savia diario en T+ fue aproximadamente un 67% y un 59% mayor en comparación con Tc, en septiembre y octubre, respectivamente (Figura 3.4b). Por último, tanto en noviembre de 2018 como en 2019, no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos. Las dinámicas diarias y horarias del flujo de savia siguieron una dinámica similar a la radiación solar, con valores más altos durante las horas diurnas (Apéndice III y Apéndice IV).

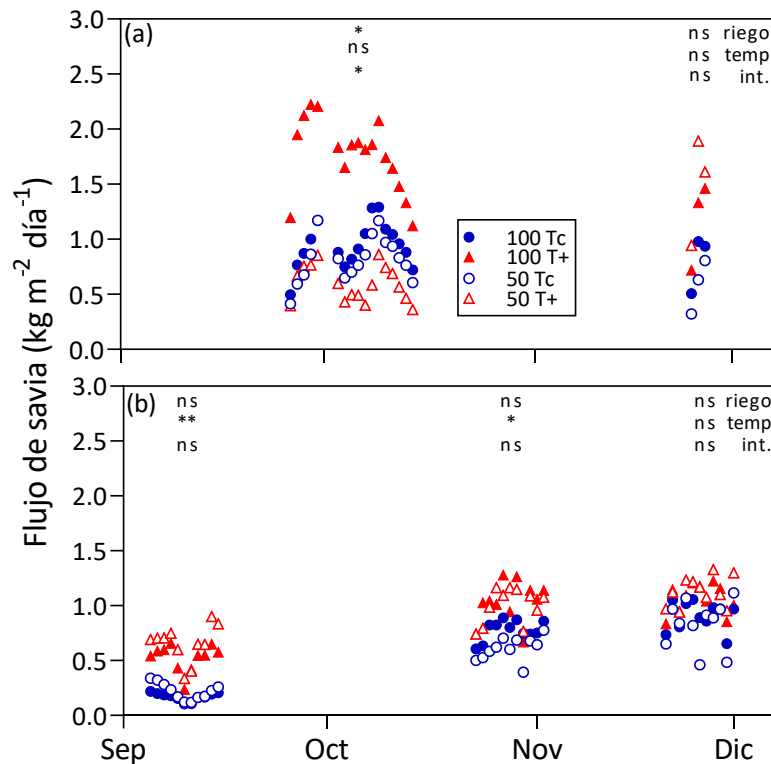


Figura 3.4. Flujo de savia acumulado diario ($\text{kg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) de las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T+) en árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 (a) y en árboles de tres años de edad, cv. Coratina en 2019 (b). Cada símbolo representa la media diaria para cada combinación de tratamientos ($n = 3$). La probabilidad estadística para nivel de riego, temperatura y su interacción se dan como no significativos (ns), $p \leq 0,05$ (*), y $p \leq 0,01$ (**).

El flujo de savia diario mostró una relación lineal con la temperatura media diaria, considerando todos los períodos de medición para cada año y cultivar (Figura 3.5). Específicamente para el cv. Arbequina en 2018, el flujo de savia diario de los árboles, excluyendo el tratamiento 50 T+, aumentó linealmente con el aumento de la temperatura media diaria ($R^2=0,29$; $p \leq 0,01$). Por otro lado, el tratamiento 50 T+ también mostró un aumento lineal con la temperatura media diaria ($R^2=0,20$; $p \leq 0,05$) aunque difirió significativamente de los otros tratamientos ($p \leq 0,01$) (Figura 3.5a). En el caso de los árboles del cv. Coratina en 2019, las relaciones entre temperatura media y flujo de savia fueron más pronunciadas que en 2018 (T+, $R^2=0,73$; Tc, $R^2=0,47$). El flujo de savia fue significativamente mayor en T+ que, en Tc a la misma temperatura, para ambos niveles de riego en 2019, y la pendiente fue mayor en T+ en comparación con Tc (0,047 frente a 0,034

$\text{kg m}^{-2} \text{d}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$; $p \leq 0,01$) (Figura 3.5 b). Por último, se observó una alta correlación de la temperatura media diaria con el DPV medio diario ($r = 0,91$), por lo que las relaciones entre flujo de savia diario y estas variables fueron similares a las presentadas para temperaturas medias (datos no mostrados).

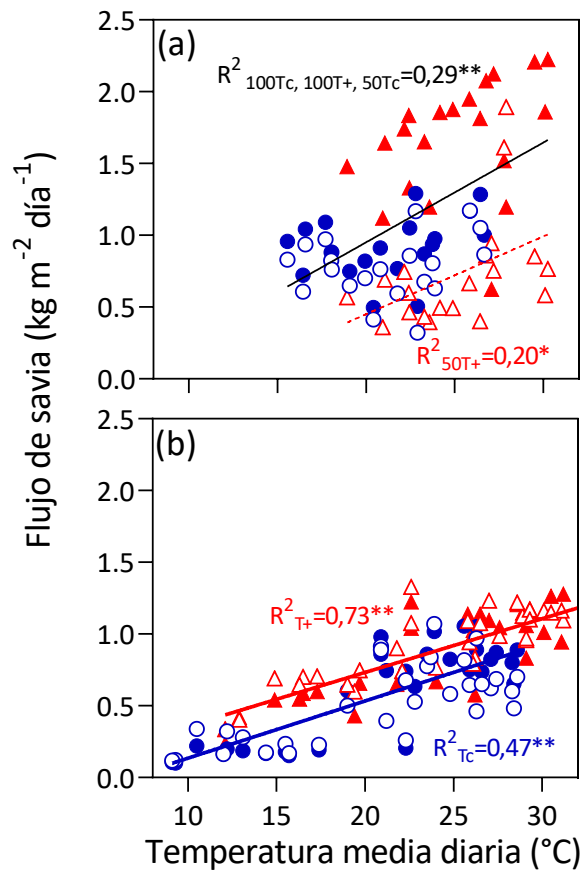


Figura 3.5. Flujo diario de savia por árbol en función de la temperatura media diaria para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media (n = 3 OTC). La probabilidad estadística se indica como no significativa (ns), $p \leq 0,05$ (*), y $p \leq 0,01$ (**). Los parámetros de ajuste lineal para (a) $y_{100Tc, 100T+, 50Tc} = 0,69x - 0,4$, r^2 0,29; $y_{50T+} = 0,05x - 0,6$, r^2 0,20 para (b) $y_{Tc} = 0,03x - 0,1$, r^2 0,47; $y_{T+} = 0,05x - 0,3$, r^2 0,73.

3.3.3. Características de hojas y estomas

En el caso de cv. Arbequina en 2018, el área foliar de hojas individuales y la masa foliar específica mostraron valores similares entre los tratamientos. Sin embargo, para el cv. Coratina en 2019, el área foliar se vio significativamente afectada tanto por el riego como por la temperatura. Se observaron hojas con menor área en las plantas regadas al 50 % en comparación con las regadas al 100 %, y menor en las plantas de OTCs T+ en comparación con las Tc (Cuadro 3.1). Además, la masa foliar específica fue 17 % mayor en las plantas de T+ que en los controles Tc en cv. Coratina, aunque el número de hojas mostró la tendencia opuesta durante octubre y noviembre (menor cantidad de hojas en T+ que en Tc) (Cuadro 3.2)

Se determinó la densidad de estomas y tricomas en ambos años. En la primera temporada en cv. Arbequina, no se encontraron diferencias significativas en la densidad estomática entre los tratamientos. Sin embargo, durante 2019, la densidad estomática promedio fue menor en las hojas T+ en comparación con las hojas Tc ($p \leq 0,05$), especialmente cuando el nivel de riego fue de 100 % aunque sin diferencias significativas (p -interacción=0,08; Cuadro 3.1). La densidad de tricomas fue similar entre los tratamientos en ambos años (datos no mostrados). Sin embargo, aunque no existieron diferencias significativas, los estomas fueron ligeramente más largos y anchos en el cv. Coratina en comparación con los del cv. Arbequina (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Área foliar individual, masa foliar específica y características estomáticas en hojas de olivos para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10.

Cultivar	Tratamiento	Características anatómicas					
		Hoja		Estomas			
		Área (cm ²)	Masa foliar específica (mg cm ⁻²)	Densidad (#/mm ²)	Largo (μm)	Ancho (μm)	Relación largo/ancho
Arbequina	100 Tc	3,04 \pm 0,09	20,9 \pm 0,2	431,6 \pm 20,9	22,1 \pm 0,2	13,3 \pm 0,2	1,68 \pm 0,03
	100 T+	2,95 \pm 0,18	19,4 \pm 0,4	445,8 \pm 13,0	21,9 \pm 0,3	13,9 \pm 0,4	1,59 \pm 0,03
	50 Tc	2,88 \pm 0,16	20,3 \pm 0,7	426,4 \pm 11,1	21,8 \pm 0,4	13,1 \pm 0,2	1,69 \pm 0,06
	50 T+	3,11 \pm 0,08	21,5 \pm 2,3	447,0 \pm 30,3	21,9 \pm 0,2	13,1 \pm 0,8	1,72 \pm 0,11
	p riego	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	p temp	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	p int	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
Coratina	100 Tc	4,05 \pm 0,23 a	15,5 \pm 0,6 b	490,6 \pm 16,6 a	23,8 \pm 1,1	14,8 \pm 0,9	1,62 \pm 0,02
	100 T+	3,74 \pm 0,14 ab	18,8 \pm 1,6 a	404,7 \pm 4,4 b	23,7 \pm 0,5	14,5 \pm 0,5	1,66 \pm 0,03
	50 Tc	3,60 \pm 0,34 ab	16,2 \pm 0,4 b	471,4 \pm 21,1 a	22,3 \pm 0,7	13,8 \pm 0,7	1,64 \pm 0,04
	50 T+	2,95 \pm 0,14 b	18,4 \pm 1,0 a	452,4 \pm 21,4 b	24,6 \pm 1,2	15,0 \pm 0,9	1,66 \pm 0,03
	p riego	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	p temp	*	*	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	p int	<i>ns</i>	<i>ns</i>	†	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

Cuadro 3.2. Número de hojas de olivos en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T, para los tres momentos de medición de flujo de savia +) en árboles de tres años de edad, cv. Coratina en 2019. Cada valor representa una media \pm 1 error estándar (n = 3 OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10.

Cultivar	Tratamiento		#hojas árbol ⁻¹		
	Riego	Temperatura	Septiembre	Octubre	Noviembre
Coratina 2019	100	Tc	4130 \pm 180	4747 \pm 283	4192 \pm 259 a
		T+	3720 \pm 137	4197 \pm 240	3480 \pm 181 b
	50	Tc	4435 \pm 35	5136 \pm 164	4376 \pm 79 a
		T+	3618 \pm 603	4392 \pm 473	3752 \pm 146 b
		p riego	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p temp	<i>ns</i>	†	*
		p int	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

3.3.4. Anatomía del xilema

En cuanto a la anatomía del xilema, se encontraron diferencias entre los tratamientos. En el cv. Arbequina en 2018, los brotes desarrollados bajo los tratamientos T+ presentaron una mayor frecuencia relativa de vasos de diámetro intermedio (9-12 μm) en comparación con Tc ($p \leq 0,05$; Figura 3.6a). Solo los árboles de Tc mostraron vasos en las clases de tamaño más grandes. Por otro lado, en el segundo año, los árboles del cv. Coratina regados al 50 % tuvieron una mayor tendencia de frecuencia relativa de vasos de diámetros pequeños (0-3 μm) en comparación con los regados al 100 % ($p \leq 0,1$). Además, los árboles de T+ presentaron una mayor cantidad de vasos en diámetros intermedios en comparación con los árboles de Tc (12-15 μm) ($p \leq 0,05$; Figura 3.6b). Finalmente, se observaron distintas curvas de distribución de diámetros de vasos entre cultivares, con una predominancia de vasos más pequeños en el cv. Arbequina en comparación con el cv. Coratina (Figura 3.6).

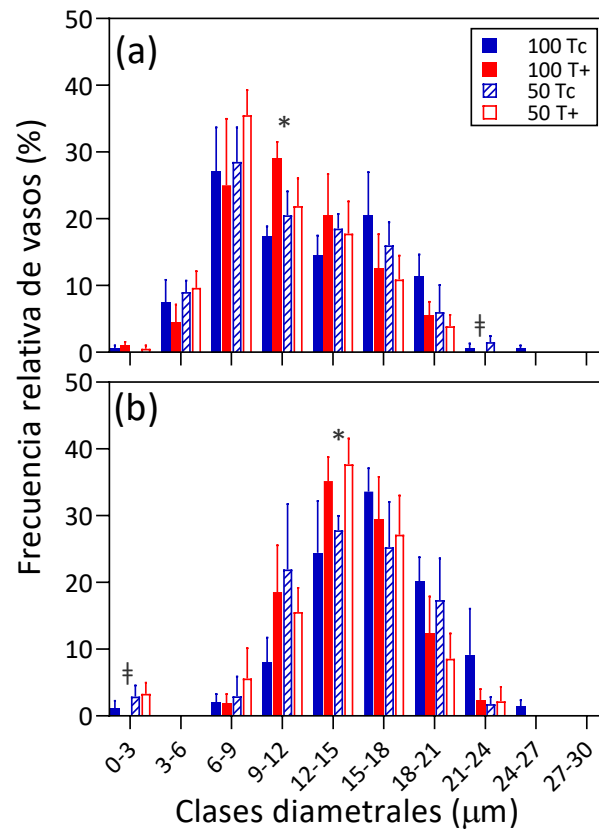


Figura 3.6. Frecuencia relativa de vasos xilemáticos para las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Las barras representan medias \pm un error estándar ($n = 4$ OTC). Los asteriscos entre las barras indican diferencias significativas entre medias para una dada clase diametral ($p \leq 0,05$). Se indican con ‡ valores p marginales entre 0,06 y 0,10.

En términos del número total de vasos por mm^2 de área de xilema en los brotes que se desarrollaron bajo los tratamientos, en el cv. Arbequina en 2018, se encontraron mayor número de vasos en el tratamiento 50 T+ (673 vasos mm^{-2}) en comparación con el 50 Tc (470,6 vasos mm^{-2}) con valores similares en los árboles bien regados ($p=0,06$). En el caso del cv. Coratina, no se observaron diferencias entre los tratamientos, pero este cultivar presentó un mayor número total de vasos que el cv. Arbequina (Cuadro 3.3).

3.3.5. Conductividad y conductancia hidráulica

Se estimó la conductividad según Tyree y Ewers 1991 para el cv. Arbequina en 2018 y el cv. Coratina en 2019, utilizando las características anatómicas de los vasos xilemáticos (Cuadro 3.3). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en la conductividad en ninguno de los dos años ni en los dos cultivares evaluados.

La conductancia hidráulica solo se evaluó en una única fecha para el cv. Coratina durante 2019, basándose en las mediciones de flujo de savia (g m^{-2}) y potenciales hídricos en pre-alba y al mediodía (Figura 3.4; Cuadro 3.3). Se observaron potenciales hídricos pre-alba más negativos en el tratamiento 50 T+ en comparación con el resto de los tratamientos, mientras que, en el potencial hídrico al mediodía, el tratamiento 100 Tc presentó valores menos negativos que del resto de los tratamientos (Cuadro 3.3). Finalmente, la conductancia hidráulica ($\text{g s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) fue menor en T+ en comparación con Tc (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Número de vasos, conductividad hidráulica específica (kh) según Tyree 1991, potencial hídrico en pre alba, potencial hídrico de hoja al mediodía y conductancia hidráulica (K) de olivos en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T, para los tres momentos de medición de flujo de savia +) en árboles de tres años de edad, cv. Coratina en 2019. Cada valor representa una media \pm 1 error estándar (n = 3 OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10.

Cultivar	Tratamiento		# vasos mm ⁻²	kh (g m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹)	Ψ pre alba (MPa)	Ψ hoja (MPa)	K (g s ⁻¹ MPa ⁻¹)	
	Riego	Temperatura						
Arbequina 2018	100	Tc	595,7 ± 41,6	0,60 ± 0,11				
	100	T+	516,7 ± 111,4	0,40 ± 0,18				
	50	Tc	470,6 ± 49,1	0,40 ± 0,14				
	50	T+	672,8 ± 40,6	0,38 ± 0,07				
			p riego	<i>ns</i>	<i>ns</i>			
			p temp	<i>ns</i>	<i>ns</i>			
			p int	†	<i>ns</i>			
Coratina 2019	100	Tc	874,6 ± 240,6	1,92 ± 0,59	-0,62 ± 0,06 a	-2,87 ± 0,12 a	0,020 ± 0,001 b	
	100	T+	1314,7 ± 197,6	1,96 ± 0,45	-0,70 ± 0,06 a	-3,47 ± 0,09 b	0,012 ± 0,001 a	
	50	Tc	1021,9 ± 149,2	1,56 ± 0,44	-0,77 ± 0,03 b	-3,57 ± 0,07 b	0,013 ± 0,001 b	
	50	T+	1078,8 ± 212,1	1,29 ± 0,08	-0,57 ± 0,03 a	-3,57 ± 0,07 b	0,012 ± 0,003 a	
			p riego	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	<i>ns</i>
			p temp	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	*
			p int	<i>ns</i>	<i>ns</i>	*	*	<i>ns</i>

3.4. Discusión

Mejorar el manejo del riego bajo un escenario de cambio climático es fundamental para garantizar producciones sustentables a largo plazo. El aumento previsto en la temperatura media del aire y una disminución de las precipitaciones, plantea un desafío en la región Andina (IPCC 2021, Zaninelli et al. 2019). Comprender cómo las altas temperaturas y las prácticas de riego deficitario pueden afectar la transpiración de árboles enteros, así como sus características morfológicas y funcionales, representa una expansión del conocimiento en este campo.

El flujo de savia acumulado diario por unidad de área foliar en árboles jóvenes de olivo fue superior en árboles calentados en dos de los cinco períodos evaluados en ambos niveles de riego que en los árboles control durante la primavera (Figura 3.4). Aunque la conductancia estomática no se vio afectada generalmente por el incremento de la temperatura del aire los dos años (Figura 2.8, Capítulo II), el mayor déficit de presión de vapor en las OTC T+ se tradujo en una mayor transpiración a nivel de hoja individual (Figura 2.9) y de árbol entero (Figura 3.4). Esta respuesta es consistente con lo observado en estudios anteriores en árboles de olivo durante el verano usando la misma metodología (Miserere et al. 2019), donde no se encontraron diferencias en la conductancia estomática entre los árboles calentados en comparación con los árboles con temperatura control, pero sí se observó una mayor transpiración a nivel de hoja individual en árboles calentados por el aumento de DPV en las OTCs calentadas (Miserere et al. 2021). De manera similar, en vides bien regadas, se encontró que el flujo de savia era mayor en plantas calentadas (+1-2 °C) en comparación con las control no calentadas, sin diferencias en conductancia estomática entre los tratamientos (Bonada et al. 2018).

Además, se observó una interacción entre los factores riego por temperatura durante el período de septiembre-octubre de 2018 en el cultivar Arbequina (Figura 3.4a). En este caso, se encontró que el flujo de savia en los árboles del tratamiento 100 T+ fue significativamente mayor en comparación con los demás tratamientos, lo cual concuerda con una mayor reposición de agua por riego en 100 T+ en comparación con los otros tratamientos (Figura 2.5). A igual DPV, estas diferencias en el flujo de savia entre las plantas 100 T+ y 50 T+ podrían estar asociadas a un menor contenido de agua en el suelo en el 50 T+ (Figura 3.3c). Por otro lado, en el caso del 50 Tc, el agua almacenada en el suelo sería suficiente para mantener un flujo similar a los controles bien regados. En el cv. Coratina en 2019, se observó un mayor flujo de savia en los árboles calentados en comparación con los controles durante las mediciones de septiembre y octubre, pero no se encontraron diferencias entre los niveles de riego (Figura 3.4b). Estas diferencias probablemente estuvieron relacionadas con las mayores temperaturas y el DPV en los tratamientos calentados (Figura 3.3b, d). En este caso, es posible que las diferencias entre 100 T+ y 50 T+ estuvieran explicadas por el contenido relativo de agua en el suelo, ya que al comienzo de septiembre de 2019, el CRA% del suelo se mantuvo por encima del 40% (Figura 3.3f), que es el límite a partir del cual el potencial

hídrico del suelo comienza a disminuir (Fernández et al. 2008), lo que restringiría el gradiente de potencial hídrico y, por lo tanto, el flujo de savia. Además, no se observaron diferencias en el potencial hídrico al mediodía entre los árboles regados al 100% y al 50% en este período en 2019 (Figura 2.7; Capítulo II). En el período de medición de finales de octubre, se observó un mayor flujo de savia en ambos tratamientos calentados en comparación con los controles, sin efecto del riego deficitario, aunque se observó una ligera disminución en el potencial hídrico xilemático de los árboles con riego deficitario (Figura 2.7). Sorprendentemente, no se observaron diferencias en el flujo de savia por unidad de área foliar entre los tratamientos durante el período de medición de noviembre (Figura 3.4b). La falta de un mayor flujo de savia en el tratamiento T+ en comparación con el Tc en este período probablemente esté relacionada con el ajuste del flujo de savia por árbol en los árboles T+ cuando las temperaturas fueron más altas en noviembre, lo cual se logró mediante la reducción en el tamaño de las hojas nuevas (Cuadro 3.1) y el número de hojas por árbol debido a la caída de hojas (Cuadro 3.2). Como resultado, el área foliar por árbol fue menor ($p \leq 0,01$) en el tratamiento T+ ($1,11 \pm 0,05 \text{ m}^2$) en comparación con el Tc ($1,61 \pm 0,07 \text{ m}^2$). También se observó una reducción en la conductancia estomática en el tratamiento T+ a finales de noviembre de 2019, cuando las temperaturas fueron muy altas ($>40 \text{ }^\circ\text{C}$; Figura 2.8b). Además, el riego deficitario también redujo el tamaño de las hojas en 2019 (Cuadro 3.1). En comparación con un estudio donde se observó una menor área foliar en vid cuando se combinaron tratamientos de calentamiento con riego deficitario (Bonada et al. 2018)

En líneas generales, se encontraron relaciones lineales positivas entre el flujo de savia acumulado diario y la temperatura media durante la primavera en el cv. Arbequina durante 2018 y el cv. Coratina durante 2019 (Figura 3.5). En 2018, en el cv. Arbequina, tres de los tratamientos (100 Tc, 100 T+, 50 Tc) mostraron un aumento en el flujo de savia acumulado diario con la temperatura media diaria ($R^2 = 0,29$; $p \leq 0,01$), de manera similar a los valores reportados previamente por Miserere et al. (2021) en árboles jóvenes de cv. Arbequina calentados durante el verano. El tratamiento 50 T+ también mostró una relación lineal con la temperatura, aunque los valores fueron más bajos y la varianza explicada por la relación fue menor ($R^2 = 0,20$; $p \leq 0,05$). En 2019, en el cv. Coratina, cada nivel de temperatura (T+, $R^2 = 0,73$; $p \leq 0,0001$; Tc, $R^2 = 0,47$, $p \leq 0,0001$) mostró una relación diferente, con un mayor flujo de savia acumulado diario en los árboles T+ en comparación con los árboles Tc para una misma temperatura (Figura 3.5b). Esto surge que hubo uno o más ajustes de aclimatación a nivel foliar o en la planta entera. En este sentido, la observación de una temperatura foliar más baja en el cv. Coratina en comparación con la temperatura del aire a la misma temperatura externa (Figura 2.11b) indica que se produjo una aclimatación mediante el enfriamiento evaporativo. Este fenómeno podría estar relacionado con diversos cambios morfo-anatómicos a lo largo de la primavera. Miserere et al. (2021) propusieron que un aumento en la densidad de estomas en las nuevas hojas podría explicar parcialmente la aclimatación en los árboles calentados, pero en el estudio realizado en esta tesis no se registraron aumentos en la densidad de estomas (Cuadro 3.1). Es posible que la reducción en

el área foliar individual de las hojas y la caída de hojas en el tratamiento T+ hayan contribuido a las diferencias en el flujo de savia entre T+ y Tc a la misma temperatura media diaria del aire. Por ejemplo, si las hojas fueran más pequeñas, el acoplamiento entre las hojas y la atmósfera podría aumentar, lo que a su vez podría generar un mayor flujo de savia por unidad de área foliar.

Para comprender cómo las plantas pueden regular su capacidad de transporte de agua en diferentes condiciones ambientales, es necesario considerar la arquitectura hidráulica (Maseda y Fernández 2006). En los árboles calentados (T+) de los cvs. Arbequina y Coratina, se observó un aumento en la cantidad de vasos de diámetro intermedio (Figura 3.6) aunque el número de vasos totales no fue significativamente diferente entre T+ y Tc (Cuadro 3.3). Por lo tanto, no hubo un aumento en la capacidad de transporte de agua en los árboles calentados. En concordancia con esto, la conductividad hidráulica o k_h (que proporciona una idea de la capacidad teórica del sistema para transportar agua) calculada al final del experimento fue similar entre los tratamientos ambos años, con una leve tendencia a valores más altos en los árboles con riego al 100 % en comparación con los de riego al 50 %. Además, la k_h de los árboles calentados fue ligeramente menor en comparación a la de árboles controles después de 4 meses de calentamiento de olivos jóvenes durante el verano (Miserere et al. 2019). Más aún, se observó una baja correlación entre la conductividad hidráulica teórica y el flujo de savia, como también fue observado por López-Bernal et al. (2010) en árboles maduros. Sin embargo, el transporte de agua también puede representarse como una función de la conductancia hidráulica y la diferencia de potencial entre dos puntos (o fuerza motriz), lo cual integra la capacidad de transporte de agua en todo el árbol. En este sentido, la conductancia hidráulica resultó mayor en el tratamiento Tc que en el T+, aunque la diferencia de potenciales hídricos entre el suelo (pre-alba) y la hoja tendió a ser menor en el Tc que en el T+ (Cuadro 3.3). Por lo tanto, las tasas de transpiración más bajas en el tratamiento Tc podrían explicarse mejor por las menores diferencias de potencial hídrico entre el suelo (pre-alba) y la hoja (Cuadro 3.3). Estas tendencias se anularon cuando el flujo de savia se corrigió por el área foliar por planta (datos no mostrados).

3.5. Conclusiones

En este estudio, se observó que el aumento de la temperatura con el incremento en el déficit de presión de vapor (DPV) resultó en un aumento del flujo de savia durante ciertos períodos de la primavera en los cultivares Arbequina y Coratina. No se encontró una reducción adicional en el flujo de savia debido al riego deficitario, en las condiciones de riego deficitario leve a moderado aplicadas en el experimento. Sin embargo, se observó una interacción entre el riego y la temperatura del aire, que resultó en un aumento en el flujo de savia con el incremento de la temperatura cuando se aplicó un riego adecuado (100%), pero no cuando se aplicó un riego deficitario (50%). Además, se encontraron relaciones significativas entre la temperatura media diaria y el flujo de savia, aunque estas relaciones variaron de un año a otro. A nivel de canopeo, hubo una reducción en el área foliar individual

de las hojas y una mayor caída de hojas en el tratamiento T+ a lo largo de la primavera en el cv. Coratina.

**Efectos del riego deficitario y el incremento de la temperatura
sobre el crecimiento vegetativo y reproductivo durante la
primavera**

4.1. Introducción

El riego y la temperatura desempeñan un papel crucial en la producción, especialmente en regiones áridas y semiáridas (Fernández et al. 2014, Brito et al. 2019). Aunque el cultivo de olivo tradicionalmente se ha llevado a cabo en secano en la Cuenca del Mediterráneo en secano, el riego se ha convertido en una práctica común en fincas modernas. El riego no solo contribuye a mejorar los rendimientos, sino que también puede mitigar los impactos negativos del cambio climático, como la disminución de las precipitaciones (Fraga et al. 2020). Además, en las últimas décadas ha habido una expansión significativa del cultivo del olivo en otras regiones, incluyendo el hemisferio sur con climas más cálidos, debido al aumento de la demanda mundial de aceite de oliva (Torres et al. 2017).

El cultivo del olivo en Argentina se concentra principalmente en el centro-oeste y noroeste del país, donde el clima continental contrasta con el clima mediterráneo (Searles et al. 2011, Torres et al. 2017). En estas regiones, las precipitaciones son escasas y se concentran principalmente durante el verano, con un rango de 100 a 400 mm anuales, mientras que las temperaturas medias anuales son más elevadas, oscilando entre 26 °C y 28 °C (Searles et al. 2011). Esta característica climática implica la necesidad de riego durante la mayor parte del año para garantizar el crecimiento y desarrollo adecuados de los olivos. El clima regional del noroeste se caracteriza por inviernos moderados y primaveras con temperaturas altas, lo que influye en el ciclo fenológico de la planta, tanto en su fase vegetativa como reproductiva más avanzada, en algunas áreas (Correa-Tedesco et al. 2010, Rondanini et al. 2014, Pierantozzi et al. 2020, Hamze et al. 2022). Sin embargo, el calentamiento climático proyectado, que incluye el aumento de la temperatura media, las olas de calor y una mayor frecuencia de sequías, podría tener impactos negativos en la producción del olivo en esta región (García Inza et al. 2014, 2016, Miserere et al. 2019ab, 2021, 2022). Estos cambios climáticos podrían generar condiciones desfavorables para el cultivo, afectando la productividad y calidad de los cultivos de olivo en el área.

Durante la mayor parte de la primavera, el olivo presenta un crecimiento vegetativo y un desarrollo reproductivo que ocurren simultáneamente (Pierantozzi et al. 2014). El crecimiento vegetativo comienza al aumentar la temperatura al final del invierno y disminuye al inicio del verano (diciembre), aunque puede ocurrir un segundo flujo de crecimiento menor durante el otoño cuando el agua no es limitante (Fernández 2014) En años de baja carga, el crecimiento de brotes puede extenderse debido a la baja demanda de asimilados por parte de los frutos, que normalmente son destinos más prioritarios que el crecimiento vegetativo de las ramas (Fernández et al. 2015). La brotación de las yemas florales comienza al final del invierno (agosto) después un período de dormición, y la plena floración se extiende durante varias semanas en primavera. La floración es un factor determinante del rendimiento, y los olivos son capaces de producir grandes cantidades de flores con porcentajes de cuaje de hasta 2 % (Lavee et al. 1996). Además, la cantidad y el momento de la floración están influenciados en gran medida por las temperaturas durante el invierno y la primavera, el riego y el cultivar, aunque la poda

y la carga de frutos el año anterior también pueden generar modificaciones (Hamze et al. 2022). La cosecha de aceitunas para la producción de aceite en Argentina comienza en marzo y puede prolongarse hasta mayo, dependiendo de las condiciones climáticas y la búsqueda de una mayor concentración de aceite en frutos (Searles et al. 2011, Rondanini et al. 2014).

En el olivo, los estudios sobre riego deficitario durante el invierno y la primavera se han centrado principalmente en evaluar sus efectos en la floración, el vigor vegetativo y el rendimiento. Se ha observado que un riego deficitario del 25 % de la ETc durante la formación temprana de las inflorescencias, al final del invierno, reduce el número de inflorescencias y flores, y consecuentemente, la cantidad de frutos por árbol. Sin embargo, un riego deficitario similar no tuvo un impacto durante la dormición invernal (Rapoport et al. 2012). En estudios realizados en la región central de Argentina, donde se evaluaron cuatro niveles de riego distintos (100, 75, 50 y 25 % de la ETc) durante un período prolongado de invierno y primavera, se observaron disminuciones en el crecimiento vegetativo, cuaje y número de frutos, especialmente cuando las restricciones hídricas fueron menores al 75 % de la ETc (Pierantozzi et al. 2014). Estos resultados demuestran que la floración en el olivo puede ser muy sensible al estrés hídrico moderado y severo. No obstante, se ha encontrado que el riego deficitario durante la primavera controla el excesivo vigor de los árboles sin reducir el rendimiento en olivos de súper alta densidad de plantación (Trentacoste et al. 2019).

Existe escasa información sobre cómo el incremento prolongado de la temperatura del aire puede afectar el crecimiento vegetativo, la producción de biomasa y el rendimiento de frutos y aceite en el olivo. La temperatura mínima requerida para el crecimiento de brotes y frutos se estima en alrededor de 15 °C en condiciones de campo (Pérez-López et al. 2008). Aunque no han establecido umbrales máximos de temperatura para el crecimiento, se ha observado que una temperatura constante de 37 °C reduce drásticamente la acumulación de biomasa en comparación con un control a 25 °C en plantas jóvenes en cámaras de crecimiento (Benlloch-González et al. 2016). En un estudio llevado a cabo en una finca del sur de España, donde se incrementó la temperatura ambiente en 4 °C durante tres años mediante cámaras de techo abierto (OTCs) se observó un adelanto en la floración sin modificar la cantidad de inflorescencias, pero con una reducción en el cuaje de frutos que no es compensada con un mayor tamaño de fruto (Benlloch-González et al. 2018, 2019). En la región del noroeste de Argentina, un incremento en la temperatura media del aire de 3°-4 °C en árboles jóvenes en macetas en OTCs, redujo el tamaño de los frutos y su concentración de aceite cuando el incremento fue aplicado luego del cuaje final y durante la fase de acumulación de aceite (Miserere et al. 2022). Sin embargo, hubo un aumento en el área foliar por planta con mayor temperatura.

Considerando todo lo anterior, se conoce poco acerca de cómo factores combinados como el riego deficitario y el incremento de la temperatura del aire pueden afectar el crecimiento vegetativo y la producción de olivo. Un meta-análisis reciente que abarca 37 e incluye especies leñosas y herbáceas revela que tanto la sequía como un

aumento moderado y prolongado de temperatura del aire, reducen la biomasa aérea de forma aditiva y no interactiva (Wilschut et al. 2022). Por el contrario, se ha observado que una ola de calor natural con un incremento pronunciado en la temperatura durante varios días en Italia reduce marcadamente la fotosíntesis neta en plantas de olivo bien regadas, mientras que las plantas sometidas a estrés hídrico severo presentan una respuesta mínima a la temperatura (Haworth et al. 2018). Este último resultado indica una respuesta interactiva entre los factores. Sin embargo, aún se desconoce cómo responderá el olivo al riego deficitario y a un incremento moderado y prolongado de temperatura del aire en términos de biomasa y producción.

El objetivo de este capítulo consistió en evaluar las respuestas sobre el crecimiento vegetativo, floración y rendimiento del olivo ante el riego deficitario, el incremento de la temperatura del aire y su combinación durante el final del invierno y la primavera. Los resultados obtenidos en este estudio son de gran relevancia para el manejo y la producción del olivo en condiciones de creciente aridez y calentamiento global.

4.2. Materiales y métodos

4.2.1. Material vegetal y condiciones de crecimiento

El material vegetal y las condiciones de cultivo de las plantas fueron descritas en el Capítulo II, dado que forman parte del mismo experimento. Para evaluar el crecimiento y la biomasa vegetativa, se seleccionaron plantas con similares diámetros de tronco, altura y número de hojas de cv. Arbequina en 2018 y cv. Coratina en 2019. Al comienzo de la primera temporada en 2018, el área foliar por árbol fue de $0,35 \pm 0,05 \text{ m}^2$, mientras que, al comienzo de la segunda temporada en 2019, fue de $1,05 \pm 0,09 \text{ m}^2$. La floración en las plantas jóvenes de dos años de edad de cv. Arbequina fue mínima en 2018, pero fue mayor en plantas de tres años de edad de cv. Coratina en 2019.

4.2.2. Diseño experimental y tratamientos

Se establecieron dos niveles de riego (100 % y 50 % del consumo de agua del árbol) y dos niveles de temperatura del aire (control y calentado, 4°C por encima del control). Las combinaciones de los tratamientos fueron las siguientes: 1) regado al 100 % con temperatura control (100 Tc); 2) regado al 100 % con temperatura calentada (100 T+); 3) regado al 50 % con temperatura control (50 Tc); y 4) regado al 50 % con temperatura calentada (50 T+). Estas combinaciones fueron implementadas adentro de cámaras de techo abierto (OTCs) y utilizando un sistema de riego por goteo, y se utilizaron dos árboles dentro de cada OTC. Las fechas de la aplicación de los tratamientos y diseño experimental fueron mencionadas en el Capítulo II.

Las temperaturas medias semanales dentro de las OTCs control y calentadas, así como las temperaturas externas de las OTCs durante las estaciones de crecimiento, se muestran en la Figura 4.1. La temperatura media en las OTCs Tc durante el período de calentamiento fue de $19,9$ en 2018 y $19,1^\circ\text{C}$ en 2019, con una diferencia de hasta 1°C en comparación con la temperatura exterior. Por otro lado, la temperatura promedio en las OTCs T+ fue de $23,9^\circ\text{C}$ en 2018, con una diferencia de $3,9^\circ\text{C}$ en comparación con las OTCs Tc. En 2019, el promedio en las OTCs T+ fue $22,3^\circ\text{C}$, con una diferencia de $3,2$

°C en comparación con las OTCs Tc. Después del período de tratamientos en 2019 y hasta la cosecha final de los frutos, la temperatura media del ambiente fue de 23,0°C. En cuanto al riego aplicado, se observó que durante el período de calentamiento en 2018 y 2019, el riego fue un 7 % y un 27 % mayor en 100 T+ en comparación con 100 Tc, respectivamente, según las mediciones de consumo de agua realizadas entre días consecutivos (Figura 2.5, Capítulo II). Los valores de riego para 50 T+ y 50 Tc correspondieron a la mitad de cada nivel de riego al 100 %. El riego posterior a los tratamientos se estimó en función de la demanda hídrica del cultivo para todas las plantas (Capítulo II).

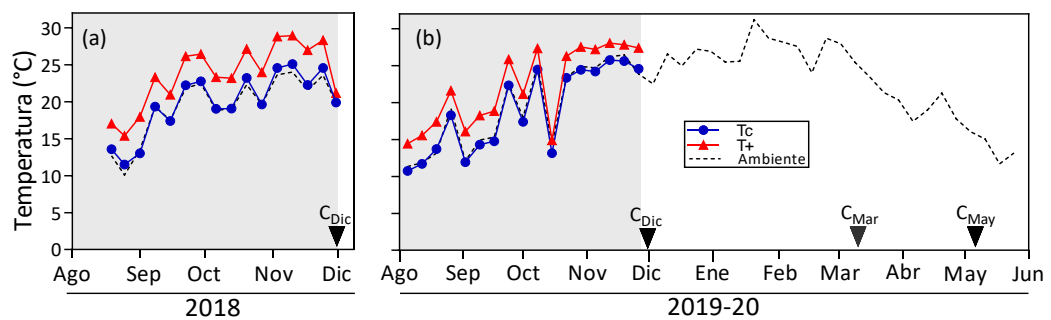


Figura 4.1. Temperatura media semanal del aire (°C) en las cámaras con techo abierto (OTC) control (Tc) y calentadas (T+) y la temperatura ambiente fuera de las OTC en (a) 2018 y (b) 2019-2020. El período de tratamiento en cada temporada está indicado en gris. Durante 2018 solo se realizó una cosecha al final de diciembre (C_{Dic}). Los símbolos representan el promedio de ocho OTC independientes. Las flechas indican las fechas de cosecha de frutos (flechas negras).

4.2.3. Crecimiento de brotes vegetativos y reproductivos

Para evaluar el crecimiento de los brotes, se determinó la longitud (en cm) de brotes durante cada período de tratamiento. Al comienzo de cada temporada, se seleccionaron tres brotes vegetativos por árbol. Estos brotes eran jóvenes, sin ramificaciones y no presentaban inflorescencias, habiendo surgido al final de la temporada de crecimiento anterior. Además, en la segunda temporada, también se seleccionaron tres brotes reproductivos (o brindillas), los cuales eran brotes de un año de edad que ya tenían inflorescencias. En todos los casos, se midió la longitud inicial del brote, desde la base del brote hasta la mitad del ápice terminal, y se contó el número de nudos con hojas totalmente desarrolladas. A lo largo de los tratamientos, se realizaron mediciones periódicas de la longitud de los brotes y el número de nudos cada dos o tres semanas. Los brotes laterales que se formaron durante los tratamientos se midieron de manera similar. La elongación de los brotes se calculó como la diferencia entre la longitud inicial del brote y su longitud en una fecha específica.

4.2.4. Producción de biomasa vegetativa

Se evaluó la producción de biomasa vegetativa en términos de peso (g árbol⁻¹) total como por órgano (hojas, ramas, tronco, raíces). Para ello, se midió la diferencia entre

la biomasa inicial antes del experimento y la biomasa final posterior a los tratamientos. La biomasa inicial para cada árbol se estimó tomando en cuenta el promedio de la biomasa por órgano de tres árboles seleccionados, los cuales fueron cosechados justo antes de la implementación de los tratamientos en agosto de 2018 y 2019. La biomasa final se determinó en un árbol por OTC después de finalizar los tratamientos (en diciembre). Las raíces de los árboles se separaron del sustrato cuidadosamente con un tamiz de malla fina. Posteriormente, la biomasa de cada órgano se secó en estufa a 75 °C hasta alcanzar un peso constante, para obtener su peso seco.

Paralelamente, se evaluó el área foliar ($\text{m}^2 \text{árbol}^{-1}$). Para calcular el área foliar de cada árbol cosechado, se tomó una muestra de 50 discos de hojas de superficie conocida ($29,41 \text{ mm}^2$) que se secaron en una estufa a 75 °C para determinar su peso seco y estimar la masa foliar específica. El área foliar se calculó como el producto entre el peso total de las hojas cosechadas y la masa foliar específica.

4.2.5. Floración y cuaje

Para determinar el momento de plena floración (BBCH= 65) en el cv. Coratina durante el año 2019, se siguió la escala de Sanz-Cortés et al. (2002). Se realizaron observaciones semanales durante los meses de septiembre y octubre en tres ramas reproductivas seleccionadas para este propósito en dos árboles por OTC (Figura 4.2). Más detalle sobre esta metodología se encuentra en la sección “4.2.3 Crecimiento de brotes vegetativos y reproductivos”.

La densidad de inflorescencias se determinó a nivel de árbol entero en septiembre de 2018 en el cv. Arbequina, debido al bajo nivel de floración en la mayoría de las plantas. Por otro lado, se determinó la densidad de inflorescencias y hojas por m^3 utilizando dos cubos de $0,008 \text{ m}^3$ colocados estratégicamente dentro del dosel de dos árboles por OTC. Se contaron el número de inflorescencias y el número de hojas en septiembre de 2019 en el cv. Coratina. Los valores promedio se expresaron como número por m^3 .

El cuaje (%) se calculó para los árboles de cv. Arbequina en 2018 y del cv. Coratina en 2019. Se estableció como la relación entre el número de frutos al momento del cuaje final en diciembre y el número de inflorescencias. En el caso del cv. Arbequina, se utilizaron datos del árbol entero, mientras que en el caso del cv. Coratina, se emplearon los datos de las tres ramas reproductivas por árbol, las cuales también se utilizaron para el estudio del crecimiento y la determinación del momento de plena floración.



Figura 4.2. Momento de plena floración (a) y cuaje de frutos (b) en árboles en OTCs experimentales.

4.2.6. Biomasa reproductiva y sus componentes

El rendimiento de aceite (g árbol^{-1}) y sus componentes, incluyendo el número de frutos por árbol, el peso seco del fruto y su concentración de aceite, se evaluaron al final de la segunda temporada de crecimiento en el cv. Coratina. Para ello, se cosecharon todos los frutos de dos árboles por OTC y se secaron en estufa a 75°C para obtener el peso seco.

En primer lugar, al final del período de tratamiento (diciembre), se cosecharon todos los frutos aun inmaduros de un árbol por OTC. En este momento, se determinó la biomasa final, la partición y el número de frutos partenocárpicos. El número de frutos partenocárpicos se expresó como un porcentaje, calculado dividiendo el número de frutos partenocárpicos entre el número total de frutos partenocárpicos y el número total de frutos.

En segundo lugar, del árbol restante por cada OTC, se cosechó en marzo toda la fruta de los árboles con índice de madurez (IM) de 5 para evitar la caída de frutos, mientras que en los demás árboles se tomó una sub-muestra de 50 frutos por árbol. En mayo, se cosecharon en su totalidad los árboles restantes. El número de frutos por árbol se calculó dividiendo el peso seco total de frutos por árbol por el peso seco de una sub-muestra de 20 frutos.

A partir de muestras de 50 frutos por árbol y por cada momento de cosecha (diciembre, marzo o mayo), se determinó visualmente el Índice de Madurez (IM), clasificando cada fruto de la muestra en ocho clases (0 a 7) según el color de su piel y pulpa (Uceda y Hermoso 2001). El IM se calculó como la suma del número de frutos ponderados por clase, dividido entre el número total de frutos de la muestra (es decir, 50). Además, se midió el volumen de los frutos utilizando una probeta con volumen de agua conocido, observando el desplazamiento del agua después de agregar los frutos. También se midieron el diámetro ecuatorial y longitudinal de cada uno de los frutos utilizando un calibre digital, calculando luego la relación ancho/largo.

Posteriormente, estas muestras se secaron en una estufa a 75°C , se determinó su peso seco y se molieron los frutos para determinar la concentración de aceite en base seca utilizando resonancia magnética nuclear (RMN; modelo SLK200, Spinlock, Argentina) (Miserere et al. 2022). El rendimiento de aceite por árbol se determinó como el producto del rendimiento (g frutos) y la concentración de aceite en base seca (%).



Figura 4.3. Canopeo (parte aérea) de árbol de olivo (el fondo cuadrículado sirvió como registro de la forma del canopeo) (a), estimación del área foliar con sacabocados (b) y clasificación de frutos según índice de madurez (c).

4.2.7. Análisis estadístico

El análisis de datos se llevó a cabo utilizando diversas técnicas estadísticas en el entorno de R Studio. Inicialmente, se evaluó la temperatura media semanal mediante un modelo lineal con la temperatura como factor fijo y OTC como factor aleatorio ($n=8$). Para ello se utilizó el paquete `nlme`, R Core Team, 2020. Cabe mencionar que estos datos fueron presentados en el Capítulo II, ya que forman parte del mismo experimento.

La elongación de ramas vegetativas se analizó como una medida repetida en el tiempo, se implementó un enfoque de modelo mixto utilizando el paquete `nlme` de R Studio. Este modelo permitió considerar los efectos fijos (riego y temperatura del aire) y aleatorio (OTC) en el análisis ($n=4$). Se verificaron los supuestos de normalidad, homogeneidad de varianzas y autocorrelación de los residuos mediante gráficos de residuos y pruebas específicas, como el test de Shapiro-Wilk.

Para las variables relacionadas con la biomasa vegetativa y reproductiva se aplicó un análisis de varianza de dos vías (ANOVA) utilizando un diseño factorial de dos niveles en cada factor (riego y temperatura del aire) ($n=4$). Este análisis se realizó utilizando el paquete `agricolae` de R Studio. Para evaluar las interacciones significativas entre los factores, se realizaron pruebas post hoc de comparaciones múltiples utilizando el paquete `multcomp` y el método de Tukey. Previo al ANOVA, se realizaron pruebas de supuestos, como el test de Shapiro-Wilk para evaluar la normalidad de los datos y el test de Levene para evaluar la homogeneidad de varianzas. Las variables con datos “0” (biomasa de frutos, biomasa de hojas, número de inflorescencias o el cuaje %) se transformaron utilizando la función $\log(x + 1)$ para abordar la falta de dispersión. Sin embargo, se presentan los valores promedios sin transformar para mejor interpretación de los datos (Cuadro 4.1, Cuadro 4.2).

En todos los análisis y comparaciones realizadas, se consideró un nivel de significancia de $\alpha=0,05$ para la toma de decisiones estadísticas. Sin embargo, se agregaron valores marginales de p (entre 0,06 y 0,10) para mostrar tendencias no significativas estadísticamente.

Además de los análisis mencionados anteriormente, se llevó a cabo una prueba de potencia post hoc utilizando el software G*Power. Esta prueba permitió evaluar la capacidad del estudio para detectar diferencias significativas entre los grupos en las comparaciones múltiples realizadas. Se tuvo en cuenta el tamaño de muestra (N=16), el nivel de significancia ($\alpha=0,05$) y las estimaciones de efecto obtenidas en el análisis de ANOVA y en las comparaciones post hoc. Para la mayoría de las variables analizadas en este capítulo el tamaño del efecto fue de 0,50 (considerado alto según la escala de Cohen) y la potencia de alrededor de 0,30. El análisis de potencia post hoc proporcionó información adicional sobre la robustez de los resultados y la capacidad del estudio para detectar diferencias significativas entre los grupos en las comparaciones realizadas.

4.3. Resultados

4.3.1. Crecimiento de brotes vegetativos y reproductivos

Se observó que el riego deficitario tuvo un efecto significativo negativo ($p\leq 0,01$) en la elongación de los brotes vegetativos del cv. Arbequina en 2018, con menor elongación en los tratamientos regados al 50 % que los regados al 100 %, sin efecto significativo de la temperatura (Figura 4.4a). En el cv. Coratina en 2019 se observaron tendencias no significativas (Figura 4.4b). En cuanto a la elongación de los brotes reproductivos, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos durante 2019 (datos no mostrados).

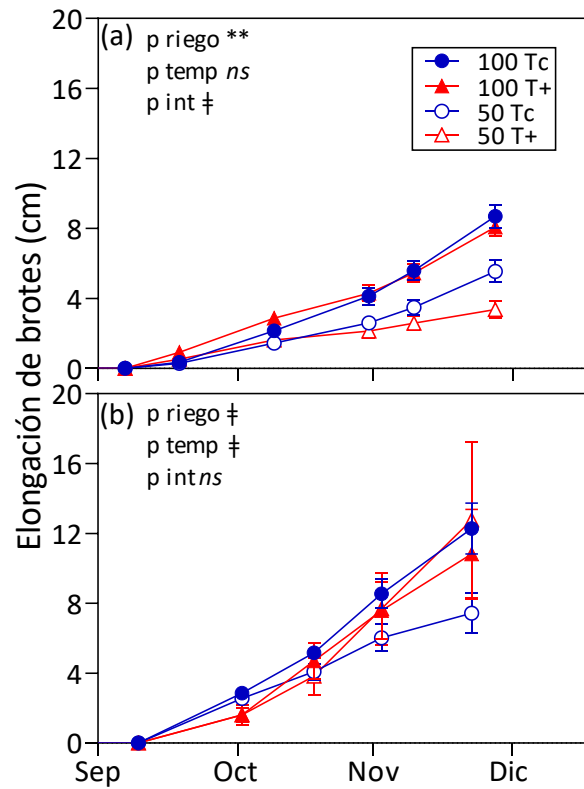


Figura 4.4. Elongación de brotes vegetativos (cm) de árboles de olivo en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada punto de datos representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Se indican con ‡ valores p marginales entre 0,06 y 0,10.

4.3.2. Producción de biomasa vegetativa

Durante el período de tratamiento, se observó que el incremento de biomasa seca vegetativa (g árbol^{-1}) en el cv. Arbequina durante 2018 fue un 67 % menor en árboles regados al 50 % en comparación con los regados al 100 % ($p \leq 0,01$, Figura 4.5a). Al analizar por órgano, se encontró que el riego deficitario provocó una reducción del 53 % en la biomasa de hojas ($p \leq 0,01$), una reducción ligera en la biomasa de ramas ($p = 0,09$) y una menor cantidad de gramos de frutos en los árboles sometidos a T+ en comparación con los Tc ($p \leq 0,05$, Cuadro 4.1). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos en cuanto al incremento de biomasa vegetativa o de frutos durante diciembre en el cv. Coratina en 2019 (Figura 4.5b). El número de hojas total, área foliar individual (cm^2) y masa foliar específica (mg cm^{-2}) se encuentran detallados en el Cuadro 3.1 (Capítulo III). Además, se observó un mayor número de hojas caídas en noviembre en árboles T+ en el cv. Coratina en 2019 (Cuadro 3.2, Capítulo III). En cuanto a la relación Raíz/Aéreo (calculada como la relación entre la biomasa final de raíces dividida la biomasa final aérea + los frutos en diciembre), no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos tanto en el cv. Arbequina durante 2018 como en el cv. Coratina en 2019 (Cuadro 4.1).

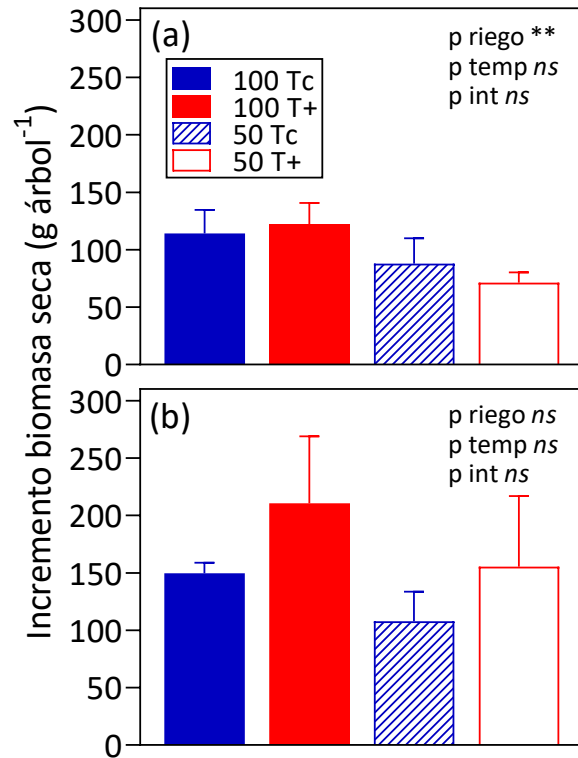


Figura 4.5. Incremento de biomasa seca vegetativa (g árbol⁻¹) de árboles de olivo en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en (a) árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y (b) árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar (n = 4 OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$).

4.3.3. Floración y cuaje

En relación a las fechas de plena floración, se observó que en el cv. Coratina en 2019, las fechas fueron entre 20 y 30 días más tempranas en los tratamientos T+ ($p \leq 0,01$, Cuadro 4.2). Además, se encontró una interacción significativa entre el riego y la temperatura, donde los árboles con riego deficitario y temperatura control (50 Tc) retrasaron su floración en 9 días en comparación con los árboles bien regados y temperatura control (100 Tc). Sin embargo, este retraso en la floración no fue evidente en árboles calentados (T+). En el caso del cv. Arbequina, no se pudo estimar el momento de plena floración debido a la escasa cantidad de flores en los árboles.

En cuanto a la densidad de inflorescencias (# por árbol⁻¹), se encontró que durante 2018 en el cv. Arbequina, fue menor en árboles calentados (100 T+, 50 T+) y en el tratamiento 50 Tc en comparación con el control (100 Tc) (Cuadro 4.2). En el cv. Coratina durante 2019, se observó una ligera disminución en la densidad de inflorescencias (# m³) en los árboles T+ en comparación con Tc ($p=0,08$). En cuanto al cuaje, se observó una reducción con el incremento de la temperatura del aire en el cv. Arbequina durante 2018, siendo nulo en el tratamiento 50 T+, mientras que en el cv. Coratina no se observaron diferencias en cuaje en función de los tratamientos (Cuadro 4.2). Por último, la densidad de hojas de los árboles fue menor en los tratamientos calentados (T+) en comparación con los tratamientos con temperatura control (Tc) en el cv. Coratina ($p \leq 0,05$; Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Fecha de plena floración (DOY), densidad de inflorescencias, densidad de hojas y cuaje (%) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de dos años de edad, cv. Arbequina en 2018 y árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Se presentan la media \pm 1 error estándar (n = 4 OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Letras distintas indican diferencias significativas entre los tratamientos. Se indican con † valores p marginales entre 0,06 y 0,10. SD, sin datos disponibles.

Cultivar	Tratamiento		Fecha plena floración	Densidad (# árbol ⁻¹)		Cuaje (%)
	Riego	Temperatura		Inflorescencias	Hojas	
Arbequina	100	Tc	SD	49 \pm 18 a	SD	108 \pm 62,1 a
	100	T+	SD	0,4 \pm 0,2 b	SD	62,5 \pm 47,3 b
	50	Tc	SD	5 \pm 1 b	SD	79,2 \pm 35,6 a
	50	T+	SD	5 \pm 2 b	SD	0 b
		p riego			<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p temp			**	*
	p int			**	<i>ns</i>	
Coratina				Densidad (# m ⁻³)		
				Inflorescencias	Hojas	
	100	Tc	284 \pm 2 b	3172 \pm 324	5992 \pm 472 a	47,6 \pm 9,7
	100	T+	265 \pm 2 c	2688 \pm 315	4867 \pm 211 b	27,5 \pm 10,2
	50	Tc	293 \pm 2 a	3375 \pm 385	6336 \pm 324 a	34,6 \pm 6,3
	50	T+	262 \pm 1 c	2758 \pm 128	5430 \pm 473 b	26,2 \pm 7,1
		p riego		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p temp		*	†	<i>ns</i>
	p int		*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	

4.3.4. Biomasa reproductiva y sus componentes

A pesar de que el número de inflorescencias (Cuadro 4.2) y frutos fue mínimo en el cv. Arbequina, se observó que el número de frutos fue ligeramente mayor en los árboles con temperatura control (Tc) en comparación con los árboles calentados (T+) ($p=0,06$; 30,25 frutos árbol⁻¹ en Tc y 0,13 frutos árbol⁻¹ en T+). En 2019, en el cv. Coratina, se encontró una cantidad considerable de frutos partenocárpicos, y el porcentaje de estos frutos fue más del doble en los árboles calentados (T+) en comparación con los árboles con temperatura control (Tc) (Figura 4.6). Excluyendo los frutos partenocárpicos, el número de frutos fue menor en los árboles calentados (T+) en comparación con los árboles con temperatura control (Tc) en la cosecha realizada al final de los tratamientos en diciembre ($p\leq 0,05$; Figura 4.7a), y esta diferencia se mantuvo en la cosecha final de árboles en marzo y mayo (Figura 4.7b). El peso seco total de los frutos no mostró diferencias significativas entre los tratamientos en los árboles cosechados en diciembre, cuando los frutos aún eran pequeños (Figura 4.8a), pero los frutos de los árboles calentados (T+) tuvieron un menor peso total en la cosecha final (marzo + mayo) en comparación con los frutos de los árboles con temperatura control (Tc) ($p\leq 0,05$, Figura 4.8b).

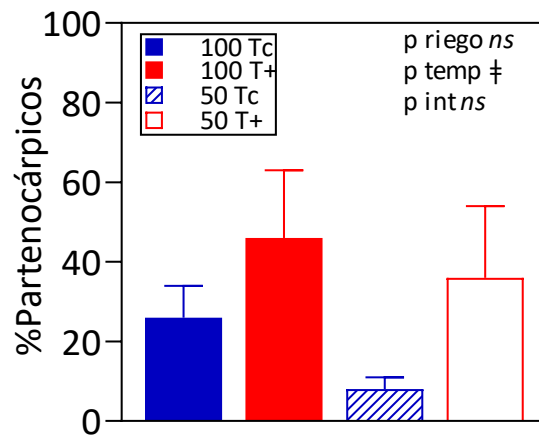


Figura 4.6. Porcentaje de frutos partenocárpicos en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Se indican con ‡ valores p marginales entre 0,06 y 0,10.

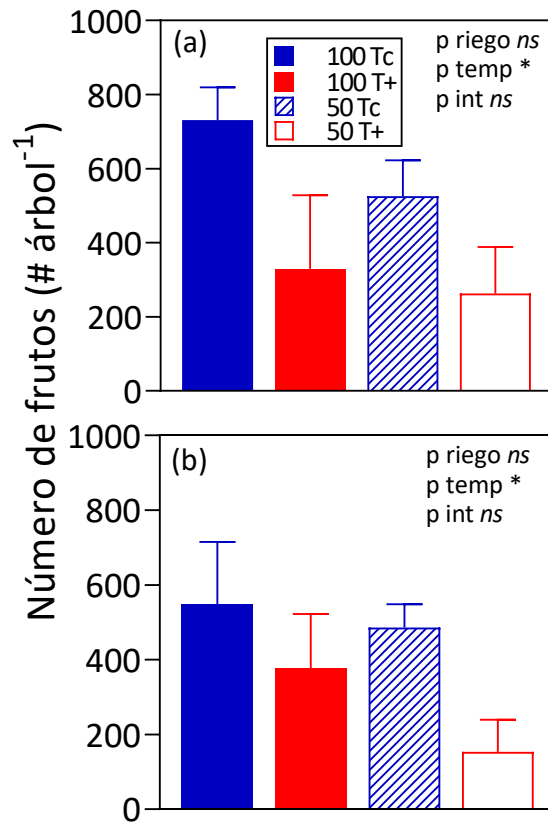


Figura 4.7. Número de frutos por árbol (a) cosecha al fin de los tratamientos en diciembre 2019 y (b) cosecha final (marzo + mayo) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Los frutos partenocárpicos fueron excluidos del número de frutos mostrados en esta figura.

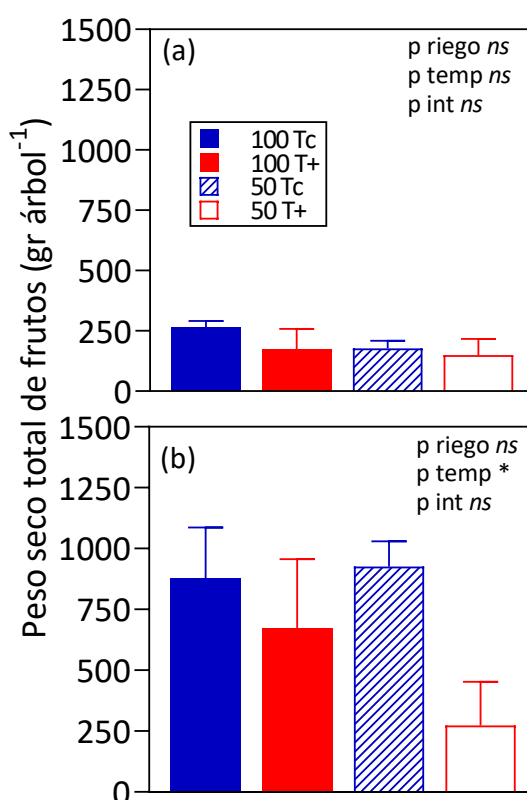


Figura 4.8. Peso seco de frutos por árbol (a) cosecha al fin de los tratamientos en diciembre 2019 y (b) cosecha final (marzo + mayo) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar (n = 4 OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$).

En cuanto al peso seco individual de frutos, se observó que fue un 45 % mayor en los árboles T+ en comparación con los árboles Tc al final de los tratamientos en cv. Coratina ($p \leq 0,01$; Cuadro 4.3). Esto es consistente con la reducción en la cantidad de frutos en árboles T+. No obstante, la relación largo/ancho fue menor en los frutos de los árboles calentados (T+). El índice de madurez fue similar en los frutos verdes cosechados al final de los tratamientos de riego deficitario y temperatura en diciembre. En marzo, los frutos de los árboles calentados (T+) mostraron índices de madurez ligeramente más altos que los árboles con temperatura control (Tc) ($p = 0,08$), y se observó una caída temprana de frutos, principalmente de árboles calentados. Esta caída requirió la cosecha final de estos árboles en marzo.

Finalmente, en consonancia con la reducción en el peso seco de frutos, se observó una ligera reducción del rendimiento de aceite por árbol en los árboles T+ en comparación con los árboles Tc ($p = 0,07$; Figura 4.9). No se encontraron diferencias en la concentración de aceite de los frutos (% en base seca) debido al riego deficitario o la temperatura (datos no mostrados).

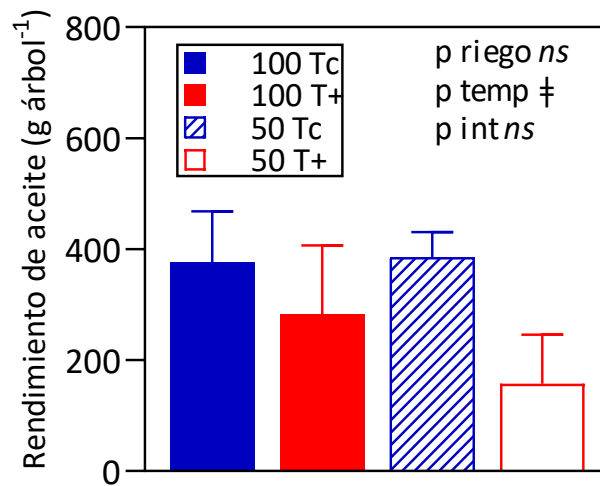


Figura 4.9. Rendimiento de aceite por árbol en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control, Tc; calentado, T+) en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. Cada barra representa la media \pm 1 error estándar ($n = 4$ OTC). Se indica el valor p para los factores riego, temperatura (temp) e interacción (int) entre ambos factores. Valor p no significativo (*ns*), significativo (*; $p \leq 0,05$) y altamente significativo (**; $p \leq 0,01$). Se indican con ‡ valores p marginales entre 0,06 y 0,10.

4.4. Discusión

A medida que el cambio climático se vuelve más evidente, es de vital importancia comprender las respuestas de las plantas al aumento de la temperatura del aire y la aridez. En particular, es fundamental investigar el crecimiento del olivo y su producción en las diferentes regiones del mundo donde se cultiva. En la región del noroeste argentino, que es la principal región olivícola de Argentina, este conocimiento adquiere una relevancia aún mayor debido a las temperaturas más elevadas en comparación con la zona de origen del cultivo y la creciente escasez de recursos hídricos (Searles et al. 2011, Torres et al. 2017). Sin embargo, hasta la fecha, no existen estudios en condiciones controladas que evalúen efectos combinados de temperatura y la práctica de riego deficitario en olivo.

En este estudio, se analizó el impacto del riego deficitario, el aumento de la temperatura del aire y su combinación sobre el crecimiento vegetativo y rendimiento en árboles enteros de cv Arbequina en 2018 y cv Coratina en 2019. Durante 2018, se observó un efecto negativo del riego deficitario en la elongación de ramas vegetativas (Figura 4.4a). Esta reducción debido al riego deficitario es consistente con estudios previos realizados en árboles maduros de olivo durante la misma época del año (Pierantozzi et al. 2014, Trentacoste et al. 2019, Pierantozzi et al. 2020) y se tradujo en una disminución del área foliar individual (Cuadro 3.1), la biomasa de las hojas ($p \leq 0,05$, Cuadro 4.1) y el incremento de biomasa seca (Figura 4.5). En contraste, el incremento de la temperatura del aire no redujo la biomasa vegetativa del cv. Arbequina en 2018. En el caso del cv. Coratina, la elongación de ramas vegetativas no vio afectada por el riego deficitario (Figura 4.4b). Este resultado podría estar relacionado con la menor cantidad de frutos presentes en ramas reproductivas en los árboles de los tratamientos 50 T+, lo cual podría haber llevado a una mayor asignación de foto asimilados a ramas vegetativas. Varios estudios han reportado que la carga de frutos tiene un fuerte impacto en la elongación de ramas (ver citas en Fernández et al. 2015). Aunque se ha sugerido que el crecimiento vegetativo anual puede ser mayor en regiones cálidas con buena provisión de riego (Correa-Tedesco et al. 2010, Gómez del Campo y García 2013) el incremento de la temperatura durante la primavera monitoreado en esta tesis, no produjo un efecto notable en el crecimiento vegetativo en los cvs. Arbequina o Coratina.

Se observó que la plena floración en el cv. Coratina ocurrió antes en olivos expuestos al incremento de la temperatura del aire en comparación con aquellos mantenidos a temperatura control, y se observaron interacciones dependiendo del nivel de riego (Cuadro 4.2). Tanto la temperatura como la disponibilidad de agua durante la primavera pueden influir en la fecha, cantidad y calidad de la floración (Lavee et al. 2002, Orlandi et al. 2004, Rapoport et al. 2012, Pierantozzi et al. 2014). Investigaciones anteriores han demostrado que una diferencia de hasta 5 °C en la temperatura del aire durante el invierno y la primavera en fincas en diversas localidades del oeste de Argentina ha provocado adelantos de hasta 26 días en la plena floración (Hamze et al. 2022), así como adelantos de entre 18 y 24 días en condiciones controladas (Benlloch-González et al. 2018). En consonancia con estos hallazgos, en el presente estudio se observó que las fechas de plena floración fueron entre 20 y 30 días más tempranas en los tratamientos con incrementos en la temperatura del aire. Además, la

interacción entre el riego y la temperatura indicó que los árboles sometidos a riego deficitario y temperatura control (50 Tc) retrasaron su floración en 9 días en comparación con árboles bien regados y con temperatura control (100 Tc), mientras que este retraso debido al riego deficitario no fue evidente en los árboles expuestos a incrementos en la temperatura del aire (T+). Estos resultados demuestran que el momento de la floración es una variable muy sensible tanto al riego como a la temperatura, y se sugiere que se realicen estudios adicionales en diferentes cultivares para evaluar esta relación.

Los tratamientos aplicados tuvieron un impacto en la cantidad de inflorescencias (Cuadro 4.2). En el caso del cv. Arbequina en 2018, aunque la floración fue baja en estos árboles de 2 años de edad, fue aún más baja en los árboles expuestos a incremento de la temperatura del aire (T+) en comparación con el tratamiento 50 Tc y el 100 Tc. En árboles del cv. Coratina de 3 años de edad durante 2019, que presentaron una mayor floración, se observó una reducción en la cantidad de inflorescencias por m³ de canopeo debido a la temperatura (Cuadro 4.2). En el caso del cuaje (%), también se observó una reducción asociada a la temperatura en el cv. Arbequina, aunque hubo una variabilidad entre plantas, sin efectos significativos en el cv. Coratina. Un estudio previo realizado en el cv. Picual en un año con altas temperaturas en campo también reportó una disminución en el número de inflorescencias y cuaje (%) (Cuevas et al. 2009), mientras que en condiciones controladas con aumento de la temperatura (+4 °C) a lo largo de tres años, la intensidad de floración no se redujo significativamente (Benlloch-González et al. 2018). Sin embargo, en las condiciones controladas con aumento de temperatura, se observó una reducción en el cuaje debido a que el incremento de temperatura generó condiciones de estrés hídrico en los árboles expuestos a calentamiento. Los autores sugirieron que, en los países de la Cuenca Mediterránea, el riego debería comenzar antes para evitar el estrés hídrico durante el cuaje. Además, en el cv. Coratina en 2019, se observó un mayor porcentaje de frutos partenocárpicos en las plantas expuestas a calentamiento (Figura 4.6), lo cual indica complicaciones en el desarrollo reproductivo (Rapoport, 2010).

Como resultado de las respuestas en la floración a los tratamientos en el cv. Coratina, se observó una disminución en el número de frutos por árbol en los árboles expuestos a incremento en la temperatura del aire al finalizar los tratamientos en diciembre y en la cosecha final (Figura 4.7). La reducción en el número de frutos por árbol en los árboles expuestos a incremento en la temperatura del aire en diciembre fue compensada por un aumento en el peso seco individual (Cuadro 4.3). Si bien el peso seco total de los frutos no mostró diferencias durante diciembre cuando los frutos aun eran pequeños (Figura 4.8a), en la cosecha final (marzo + mayo), los frutos de los árboles expuestos a incremento en la temperatura del aire presentaron un menor peso total (Figura 4.8b), con una mayor relación largo/ancho en los frutos individuales (Cuadro 4.3). Además, el índice de madurez tendió a ser mayor en los frutos de los árboles expuestos a incremento en la temperatura del aire (Cuadro 4.3) y como se mencionó anteriormente, algunos de estos árboles T+ se cosecharon antes en marzo debido a la caída de frutos. Estos resultados están en línea con estudios previos que informaron una correlación negativa entre la carga de frutos y la tasa de

maduración (Pierantozzi et al. 2014) y el efecto de la carga de frutos en el tamaño individual y maduración (Gucci et al. 2007). Además, el menor número de frutos en los árboles T+ tendió a reducir el rendimiento de aceite (g aceite árbol⁻¹) (Figura 4.9). Algunos han asociado negativamente la concentración de aceite (%) en el fruto con aumentos de temperatura (Benlloch-González et al. 2019, Miserere et al. 2022); sin embargo, considerando el período en el que se aplicaron los tratamientos, la concentración de aceite no se vio afectada en este experimento.

4.5. Conclusiones

Los resultados sugieren que el crecimiento vegetativo del olivo está más afectado por el riego deficitario que por el incremento de la temperatura del aire. Sin embargo, se observa que el desarrollo reproductivo es muy sensible a la temperatura del aire, lo que provoca una menor cantidad de frutos y producción por árbol. En fincas maduras en el noroeste de Argentina se ha observado una disminución en la floración y producción de algunos cultivares debido a la falta de acumulación de horas de frío durante el invierno. Estos hallazgos indican que, en el futuro, con el calentamiento climático, es probable que los efectos negativos sobre el desarrollo reproductivo sean más frecuentes.

Discusión general

El propósito de esta tesis doctoral fue comprender las respuestas ecofisiológicas al riego deficitario, al incremento de la temperatura del aire y su combinación en plantas jóvenes de olivo (*Olea europaea* L.) durante la primavera. Estos factores son cruciales para el funcionamiento de los sistemas de cultivo de olivo en un contexto de cambio climático y para la expansión del cultivo a nuevas regiones de producción. La falta de conocimiento sobre el papel de múltiples factores que actúan en combinación en el cultivo del olivo fue el punto de partida para plantear las hipótesis específicas y el diseño experimental.

Los principales resultados revelan que tanto el riego deficitario, el incremento de la temperatura del aire y su combinación tienen impacto en diferentes variables ecofisiológicas y productivas. Se presentó evidencia que demuestra la efectividad de la aproximación experimental de las OTCs para simular las fluctuaciones de temperatura naturales durante el día y la noche, con un incremento de aproximadamente 4 °C en la temperatura del aire, y del sistema de riego por goteo para generar un déficit hídrico leve o moderado en olivos jóvenes en macetas. Además, se observó que las variables relacionadas con el estado hídrico de las plantas y el intercambio de gases fueron afectadas significativamente por los tratamientos (Capítulo II). También se encontró que el flujo de savia a nivel de árbol entero aumentó en dos de los períodos evaluados con el incremento de la temperatura del aire en 2019 para el cv. Coratina, y se observó una interacción entre el riego y la temperatura durante septiembre de 2018 para el cv. Arbequina. Las relaciones entre la temperatura de la hoja y la temperatura del aire (Capítulo II) y entre el flujo de savia y la temperatura del aire (Capítulo III) sugieren cierto grado de aclimatación del olivo ante incrementos en la temperatura del aire, aunque las diferencias morfo-anatómicas en hojas y tallos no permitieron explicar de manera concluyente esta respuesta en ambos cultivares durante los dos años (Capítulo III).

Uno de los principales efectos del riego deficitario fue la disminución en la elongación de las ramas y en la acumulación de biomasa vegetativa, dependiendo del cultivar y el año analizado. Además, se observó que el desarrollo reproductivo fue más afectado por el incremento en la temperatura del aire, reduciendo la floración en ambos cultivares y el cuaje de frutos en el caso de Arbequina. También se observó una interacción entre el riego y la temperatura para la fecha de plena floración para el cv Coratina en 2019. Estos efectos sobre los determinantes del rendimiento contribuyeron a una menor cantidad de frutos y un rendimiento final inferior con el incremento de temperatura (Capítulo IV). El objetivo principal de este capítulo es integrar los resultados en una discusión sobre las principales contribuciones de esta tesis al estado actual del conocimiento.

5.1. Aportes de esta tesis al conocimiento

En la región árida del noroeste argentino, es crucial comprender cómo el incremento de la temperatura del aire y la escasez de agua afectan la producción de olivos. Esta necesidad surge tanto de la variabilidad térmica presente en muchas zonas de producción como de la falta de precipitaciones y recursos hídricos para el riego (Torres et al. 2017). Es importante destacar que la bibliografía existente basada en estudios manipulativos es mucho más

abundante en cultivos herbáceos en comparación con cultivos leñosos perennes, lo cual se debe probablemente a la complejidad que implica someter árboles enteros a períodos prolongados de calentamiento y de regímenes de riego.

Hasta el inicio de esta tesis, la cantidad de estudios manipulativos sobre el incremento de la temperatura del aire en el cultivo del olivo era limitada, especialmente en combinación con otros factores como el riego. Una investigación previa en La Rioja con incrementos en la temperatura del aire durante el período de acumulación de aceite en los frutos del olivo, pero sin restricciones hídricas reveló que la fotosíntesis neta se mantuvo con el incremento de la temperatura del aire pero que la transpiración a nivel de hoja aumentó (Miserere et al. 2021). En sintonía con estos resultados, la fotosíntesis neta no mostró un aumento significativo con el incremento de la temperatura del aire en todas las fechas de medición. En relación a la transpiración a nivel de hoja, el incremento de la temperatura del aire generó aumentos en los valores de transpiración sólo al inicio de la primavera, cuando la temperatura ambiente era relativamente baja. Basado en las determinaciones de consumo de agua para establecer los niveles de riego (es decir, pesaje de macetas en fechas sucesivas) el consumo de agua aumentó entre un 7% y un 27% en los árboles calentados en comparación con los árboles de control a lo largo de toda la primavera. Además, el potencial hídrico xilemático fue más negativo con el aumento de la temperatura del aire y el riego deficitario. La literatura existente sobre los efectos del riego deficitario en el intercambio gaseoso en olivos sugiere que el estrés hídrico inducido por el riego deficitario reduce la conductancia estomática y, por ende, la tasa de fotosíntesis (Hernández-Santana et al. 2017, Pierantozzi et al. 2020). En concordancia con estos hallazgos, observamos reducciones en la conductancia estomática y la fotosíntesis debido al riego deficitario. Un aspecto novedoso de este estudio es el uso de un diseño factorial de tratamientos, que permitió discernir si la respuesta de estas variables fisiológicas estaba influenciada por el riego, la temperatura o alguna interacción entre ambos factores. Encontramos que, al menos para estos niveles de riego y temperatura, se esperan efectos individuales de los factores para estas variables fisiológicas. En el Capítulo II, la única variable fisiológica que mostró una respuesta consistente ante ambos factores fue el potencial hídrico xilemático. Tanto el riego deficitario como el incremento de temperatura del aire redujeron los valores de potencial hídrico xilemático (es decir, valores más negativos) en los dos cultivares evaluados, evidenciando la sensibilidad de esta medición ante dichas condiciones. Estos hallazgos sugieren que esta variable puede ser utilizada en la gestión del riego del cultivo para tomar decisiones adecuadas.

Por otro lado, en este estudio (Capítulo III), se observó un aumento en el flujo de savia de los árboles calentados en algunos períodos de la primavera en el cv. Coratina, en línea con investigaciones previas en olivo durante el verano (Miserere et al. 2021). Hallazgos similares se han reportado en estudios sobre vid, donde el incremento en el déficit de presión de vapor (DPV) y el tamaño del dosel en vides sometidas a calentamiento e irrigación condujo a mayores tasas de transpiración durante la primera temporada de tratamientos (Sadras et al. 2012, Bonada et al. 2018). Sin embargo, los resultados del capítulo III no

indican diferencias en área foliar de los árboles entre tratamientos. Durante el primer año en el cv. Arbequina, se detectó una interacción entre el riego y la temperatura para el flujo de savia en el primer período de medición. En este caso, el flujo de savia de los árboles calentados fue mayor, sólo cuando el riego era del 100% ($100 T+ > 100 Tc > 50 Tc > 50 T+$). Los valores más bajos del tratamiento 50 T+ podrían estar relacionados con la baja conductancia estomática encontrada en el Capítulo II. Aunque las mediciones de transpiración a nivel de hoja se realizaron en un número limitado de períodos (tres fechas por año, Capítulo II), proporcionan cierta evidencia que respalda el aumento de la transpiración en los olivos con incrementos de la temperatura del aire (tanto para el tratamiento 100 T+ en la primera fecha para el cv. Arbequina como para las dos primeras fechas para el cv. Coratina). A pesar de estos hallazgos, las características anatómicas de los tallos y las hojas no permitieron una comprensión más completa de la respuesta del flujo de savia, lo cual plantea nuevas interrogantes para investigaciones futuras. En este sentido, esta tesis constituye un primer análisis que integra distintas escalas de análisis en un estudio manipulativo factorial y sienta las bases para estudios que profundicen más sobre los mecanismos detrás de las respuestas de aclimatación de olivo.

Finalmente, en las condiciones cálidas del noroeste argentino se ha observado un crecimiento vegetativo excesivo cuando se aplican altas dosis de riego (Correa-Tedesco et al. 2010), lo cual es común en fincas productivas. Sin embargo, existen oportunidades para controlar el exceso de crecimiento vegetativo mediante el uso de riego deficitario (Trentacoste et al. 2015). Un menor crecimiento vegetativo podría promover un mejor ambiente lumínico, lo que tendría consecuencias positivas en la floración y el cuaje de frutos (Trentacoste et al. 2018). A partir de esta evidencia surgió el interrogante de ¿Cuán factible es reducir el riego en un contexto de cambio climático, con mayores temperaturas medias? Es por ello que otro aporte original de la tesis al conocimiento científico estuvo explicado por la evaluación del crecimiento vegetativo y reproductivo en árboles jóvenes expuestos a incrementos en la temperatura del aire y al riego deficitario (Capítulo IV). En dicho capítulo, se demostró que el riego deficitario redujo significativamente el crecimiento vegetativo en el cultivar Arbequina durante 2018, pero no hubo reducciones significativas en el cultivar Coratina durante 2019. La menor respuesta en el crecimiento vegetativo al riego deficitario probablemente estuvo asociada a la mayor sensibilidad del desarrollo reproductivo al aumento de la temperatura en el cv. Coratina en 2019. Por otro lado, la temperatura adelantó la fecha de plena floración, como se ha observado en otros estudios realizados a lo largo de gradientes de latitud o de altura (Rondanini et al. 2014, Hamze et al. 2021). En primer lugar, florecieron los árboles calentados (100 T+ y 50 T+), los siguieron los 100 Tc y por último los 50 Tc. El retraso de la floración y en consecuencia la disminución en el rendimiento ha sido observado en árboles con estrés severo sin riego durante la primavera (Pierantozzi et al. 2013), en este capítulo este retraso en los tratamientos 50 Tc no tuvo consecuencias en el rendimiento final. El adelanto en la floración observado en árboles calentados, puede exponer a las flores a episodios de heladas tardías, provocando reducción total del cuaje y rendimiento. Como se observó en este trabajo, la proporción de frutos partenocárpico en

árboles calentados fue casi el doble que en árboles control, conduciendo a menor rendimiento de frutos. Sin embargo, dado que los tratamientos terminaron en diciembre, el peso seco de los frutos cuajados y la concentración de aceite no se modificó en la cosecha final. Este es el primer trabajo manipulativo en olivo donde se estudia el papel regulador del riego y la temperatura sobre la dinámica de crecimiento vegetativo, floración y cuaje de frutos.

5.2. Validación de hipótesis

A partir de los resultados obtenidos en los distintos capítulos que componen esta tesis, y resumidos en las Figuras 5.1 y 5.2, se pudieron poner a prueba las hipótesis enunciadas en el capítulo introductorio (Capítulo I).

Para el **primer objetivo específico**, se postuló que: *El riego deficitario reduce el intercambio gaseoso (fotosíntesis neta, conductancia estomática y transpiración) y el estado hídrico de la planta (potencial hídrico xilemático al mediodía), y el incremento de la temperatura del aire, en determinados rangos de temperatura, no tiene un efecto significativo o incluso reduce los valores de dichas variables fisiológicas. Asimismo, se postula que la combinación de riego deficitario y el incremento en la temperatura del aire resultan en una reducción más pronunciada de parámetros mencionados, en comparación con la respuesta observada ante cada factor de forma individual (Hipótesis 1).* Los resultados presentados en el Capítulo II, permitieron mostrar que tanto el riego deficitario como el incremento de la temperatura del aire tuvieron un impacto significativo en la mayoría de las variables analizadas. Como se sugirió en la hipótesis, el intercambio gaseoso y el estado hídrico de la planta se redujeron debido al riego deficitario (Figura 2.7, Figura 2.8, Figura 2.9) mientras que las respuestas al incremento de la temperatura del aire fueron menos pronunciadas. En muchos casos, se observaron efectos de un solo factor y no de ambos al mismo tiempo. Por ejemplo, se observaron reducciones de la fotosíntesis neta por el riego y por la temperatura en una sola fecha de medición. En el caso de la diferencia entre la temperatura de la hoja y la temperatura del aire (ΔT), solo se observaron efectos de la temperatura con reducciones del ΔT por el incremento en la temperatura del aire (Figura 2.10). Se observaron reducciones aditivas del potencial hídrico xilemático debido al riego deficitario y al incremento de la temperatura del aire, durante la mayoría de las mediciones (Figura 2.7). Por lo expuesto, dado que no hubo reducciones más pronunciadas por la combinación de los factores sobre las variables estudiadas **no existe evidencia para aceptar la hipótesis 1**. Esta conclusión refleja que el riego deficitario al 50% generó un estrés leve a moderado, se esperarían observar respuestas adicionales en combinación con la temperatura en caso de reducciones más drásticas en los niveles de riego.

En cuanto al **segundo objetivo específico** se propuso que: *El riego deficitario disminuye el flujo de savia del árbol entero debido a la reducción en el contenido de agua en el suelo y el incremento de la temperatura del aire aumenta el flujo de savia del árbol entero, debido al aumento de déficit de presión de vapor de la atmósfera. La combinación*

de ambos factores tiene un efecto antagonista por la disminución del flujo de savia asociado al riego deficitario y por el aumento relacionado con el incremento de la temperatura del aire (Hipótesis 2). A partir de los resultados obtenidos en el Capítulo III, se observó que el flujo de savia por unidad de área foliar en el cv. Arbequina durante el año 2018, fue hasta dos veces más alto en los árboles sometidos al tratamiento de temperatura elevada (100 T+) en comparación con los demás tratamientos (septiembre-octubre) (Figura 3.4a). En el cv. Coratina durante 2018, se observaron aumentos del flujo de savia debido al incremento de la temperatura del aire. Aunque no se observaron cambios en la densidad de estomas o en otras variables morfo-anatómicas que pudieran explicar las variaciones en el flujo de savia, se observó un aumento en la conductancia estomática en las hojas de las plantas calentadas al comienzo de la primavera, cuando las temperaturas eran subóptimas (Cuadro 3.1). Aunque se puede atribuir el aumento del flujo de savia en las plantas calentadas al incremento de temperatura, la disminución de la humedad del suelo no redujo adicionalmente el flujo de savia durante las mediciones. Por lo expuesto, **no existe evidencia para aceptar la hipótesis 2.**

Finalmente, para el **tercer objetivo específico** se puso a prueba que: *El riego deficitario reduce principalmente el crecimiento vegetativo aéreo durante la primavera por una reducción de la fotosíntesis neta y del potencial hídrico xilemático al mediodía. En cambio, el incremento de la temperatura del aire afecta negativamente la floración (menor cantidad de inflorescencias) y reduce el cuaje de frutos, lo cual repercute en una disminución del rendimiento final. La combinación del riego deficitario y el incremento en la temperatura del aire no generan una respuesta diferencial, es decir ambos factores actúan de manera individual (Hipótesis 3).* Los resultados presentados en el Capítulo IV revelaron que el riego deficitario tuvo un efecto negativo en la elongación de las ramas (Figura 4.4a) y en el incremento de biomasa seca (Figura 4.5a) en el cv. Arbequina durante el año 2018. Estas reducciones son consistentes con las disminuciones en los valores de fotosíntesis neta en las pocas fechas medidas. En el cv. Coratina en 2019, no se detectaron diferencias significativas en el crecimiento vegetativo según los tratamientos, lo que podría estar relacionado a la diferencia en carga de frutos entre árboles a temperatura control en comparación con los árboles calentados (Figura 4.4b, 4.5b). La fecha de plena floración se adelantó en árboles calentados, con una respuesta interactiva con el riego. En primer lugar, florecieron los árboles calentados (100 T+ y 50 T+), los siguieron los 100 Tc y por último los 50 Tc (Cuadro 4.2). Además, como se predijo, se observó una reducción en el número de frutos y el rendimiento en los árboles calentados en ambos cultivares (Figura 4.8, 4.9). Dicha reducción estuvo relacionada con la respuesta al incremento de la temperatura de la floración, cuaje y/o formación de frutos partenocárpicos (Cuadro 4.2, Figura 4.6). Por lo expuesto, **existen evidencias para aceptar la hipótesis 3.**

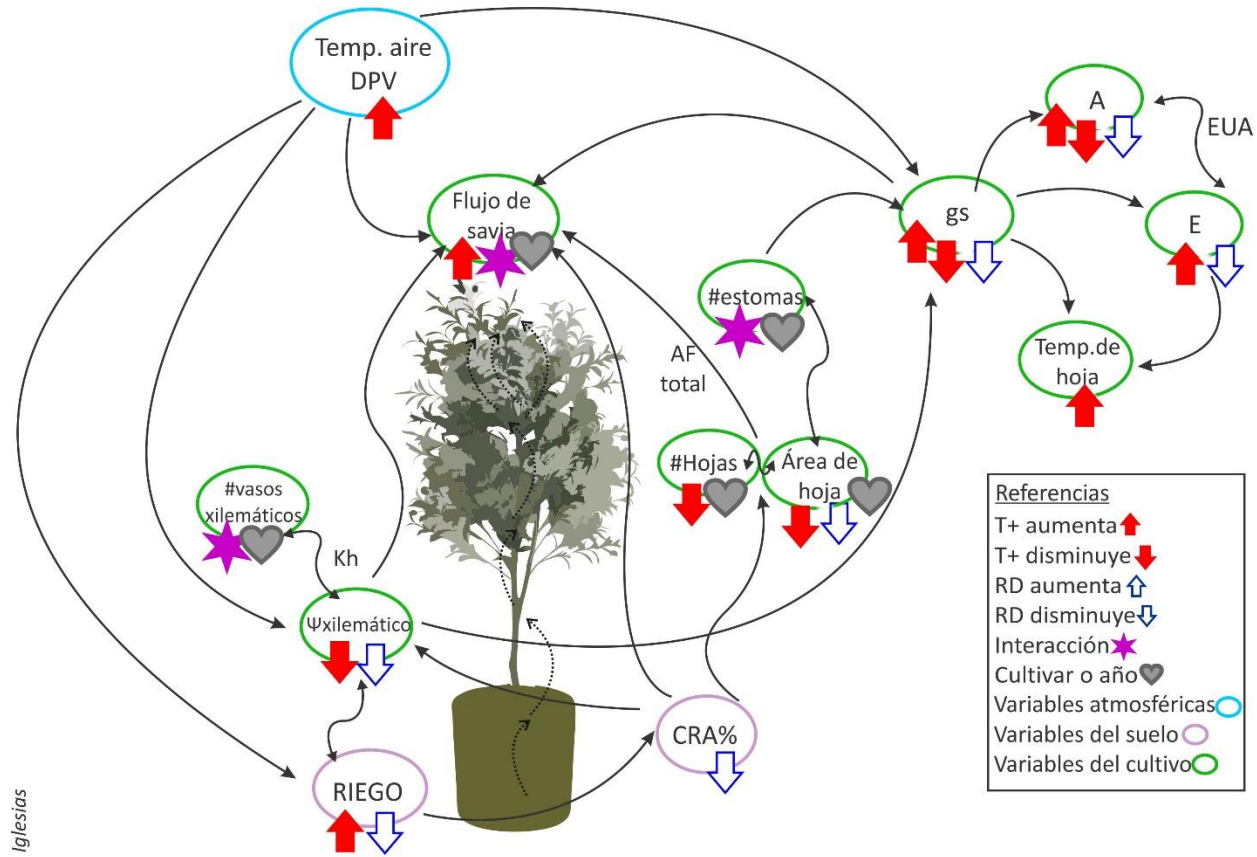


Figura 5.1. Diagrama conceptual de las principales respuestas observadas para variables de los Objetivos Específicos 1 y 2, las conexiones en el continuo suelo-planta-atmosfera y la respuesta al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+). DPV: déficit de presión de vapor, gs: conductancia estomática, A: tasa de fotosíntesis neta a saturación lumínica, E: tasa de transpiración foliar, EUA: eficiencia del uso del agua, AF: área foliar, CRA: contenido relativo de agua del suelo.

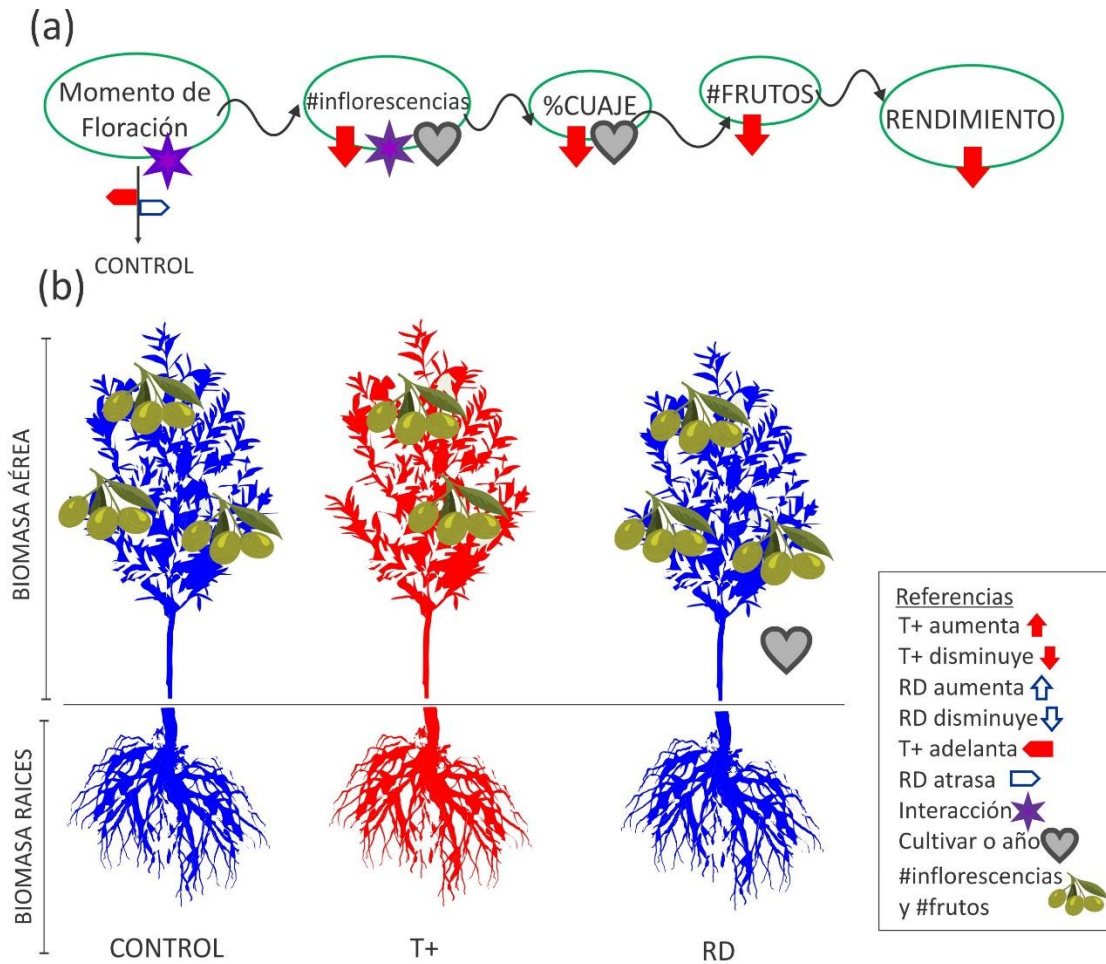


Figura 5.2. Diagrama conceptual de las principales respuestas en variables evaluadas en el Objetivo específico 3 y la respuesta al riego deficitario (RD) y al incremento de la temperatura del aire (T+). El tamaño del esquema (biomasa aérea o biomasa raíces) refleja la respuesta observada de dichas variables al RD y la T+.

5.3. Implicancias de los resultados obtenidos para el sector productivo en la región en el contexto de cambio climático

La actividad olivícola en el mundo está en plena transformación y Argentina tiene un amplio potencial para incrementar sus exportaciones en volumen y en valor (Ministerio de Desarrollo Productivo, 2022). En este contexto, aunque el 70% de las plantaciones a nivel mundial permanece bajo planteos tradicionales, la actividad está experimentando un proceso de modernización que incluye plantaciones con mayor densidad de plantas por hectárea, con riego y cosecha mecanizados.

Las altas temperaturas y las condiciones de aridez en el noroeste argentino hacen necesario el uso de riego para evitar mermas en la producción y calidad del aceite. Sin embargo, la aplicación de riego deficitario en ciertos momentos del ciclo del cultivo puede reducir el consumo de agua, disminuir el gasto de electricidad y simplificar las labores de poda. En un contexto de cambio climático, es crucial monitorear con mayor frecuencia el estado hídrico de las plantas, y en este sentido, el potencial hídrico xilemático ha demostrado ser una herramienta muy útil. A pesar de estos esfuerzos, no será fácil compensar el impacto negativo del aumento de la temperatura del aire en la floración, cuaje de frutos y rendimiento final. Esto se traducirá en mayores costos de agua y electricidad, con retornos económicos más bajos. Aunque la información aún es limitada y más aún para olivo, se está probando en otros países el uso de caolinita o arcilla caolin (arcilla blanca) para proteger a las plantas contra los daños causados por los rayos solares. La aplicación en el canopeo puede reducir la temperatura de las hojas y prevenir el estrés por calor. A pesar de todo lo mencionado, es necesario desarrollar planes a escala regional que mejoren la zonificación de las áreas de cultivo (teniendo en cuenta que ciertas áreas pueden requerir estímulos para modernizar sus plantaciones), las estrategias de riego y la selección de genotipos mejorados para zonas más cálidas, con el objetivo de reactivar y mejorar la producción de olivos en Argentina.

5.4. Nuevos interrogantes para estudios futuros

En esta tesis se desarrolló el primer trabajo que evaluó la combinación del riego deficitario moderado (50 %) y el incremento de la temperatura del aire (+4 °C) bajo fluctuaciones naturales de temperatura a campo en olivo. Debido a esto, surgen nuevos interrogantes a resolver en investigaciones futuras.

¿Las respuestas observadas en los árboles bajo esta combinación de factores durante un año, difieren cuando se sostiene por más de una temporada? Aquí mostramos evidencia experimental de que las respuestas de las distintas variables fisiológicas dependen en gran parte del momento de medición. A pesar de ello, en condiciones de campo es esperable que las respuestas tanto la temperatura del aire como al riego deficitario se acumulen durante más años. Entonces, las modificaciones posibles en los distintos parámetros pueden ser distintas a largo plazo.

¿El consumo de agua de las plantas bajo distintos tratamientos varía si además sumamos olas de calor? A diferencia de un incremento de la temperatura media a largo plazo, la incidencia de olas de calor implica un aumento abrupto en la temperatura acompañado por una caída acentuada de la humedad relativa. Por otro lado, el riego deficitario reduce la humedad en el suelo y en consecuencia la conductancia estomática. Estas interacciones no han sido estudiadas, siendo de fundamental relevancia en zonas donde ocurren naturalmente olas de calor (zonda) que pueden afectar el consumo de agua y la productividad a largo plazo.

¿Hay diferencias entre cultivares? En el flujo de savia a nivel de árbol entero y en los cambios morfo-anatómicos pareció existir cierto grado de dependencia por el tipo de cultivar. Estudios similares al presente con más de un cultivar al mismo tiempo, podrían ayudar a comprender de manera más clara si las diferencias en estas variables están asociadas también a los cultivares.

BIBLIOGRAFÍA

- Agüero Alcaras, L.M., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., 2016. Responses of several soil and plant indicators to post-harvest regulated deficit irrigation in olive trees and their potential for irrigation scheduling. *Agric. Water Manag.* 171, 10–20.
- Agüero Alcaras, L.M., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., 2021. Yield and water productivity responses of olive trees (cv. Manzanilla) to post-harvest deficit irrigation in a non-Mediterranean climate. *Agric. Water Manag.* 245, 106-562.
- Ahumada-Orellana, L.E., Ortega-Farías, S., Searles, P.S., Retamales, J.B., 2017. Yield and water productivity responses to irrigation cut-off strategies after fruit set using stem water potential thresholds in a super-high density olive orchard. *Front. Plant Sci.* 8, 1280.
- Ahumada-Orellana, L., Ortega-Farías, S., Poblete-Echeverría, C., Searles, P.S., 2019. Estimation of stomatal conductance and stem water potential threshold values for water stress in olive trees (cv. Arbequina). *Irrig. Sci.* 37, 461–467.
- Ahumada-Orellana, L., Ortega-Farías, S., Searles, P.S., Zúñiga, M., 2022. Leaf gas exchange, water status, and oil yield responses to rewatering after irrigation cut-off periods in a super intensive drip-irrigated olive (cv. Arbequina) orchard. *Irrig. Sci.* 1-14.
- Araújo, M., Ferreira de Oliveira, J.M.P., Santos, C., Moutinho-Pereira, J., Correia, C., Días, M.C., 2019. Responses of olive plants exposed to different irrigation treatments in combination with heat shock: physiological and molecular mechanisms during exposure and recovery. *Planta* 249, 1583-1598.
- Arnan, X., López, B.C., Martínez-Vilalta, J., Estorach, M., Poyatos, R., 2012. The age of monumental olive trees (*Olea europaea*) in northeastern Spain. *Dendrochronologia* 30, 11–14.
- Aybar, V.E., De Melo-Abreu, J.P., Searles, P.S., Matias, A.C., Del Río, C., Caballero, J.M., Rousseaux, M.C., 2015. Evaluation of olive flowering at low latitude sites in Argentina using a chilling requirement model. *Spanish J. Agric. Res.* 13, 1–10.
- Ayyoub, A., Er-Raki, S., Khabba, S., Merlin, O., Ezzahar, J., Rodriguez, J.C., Bahlaoui, A., Chehbouni, A., 2017. A simple and alternative approach based on reference evapotranspiration and leaf area index for estimating tree transpiration in semi-arid regions. *Agric. Water Manag.* 188, 61–68.
- Bacelar, E. A., Santos, D. L., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. C., Ferreira, H.F., Correia, C. M., 2006. Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Sci.* 170, 596–605.
- Bacelar, E.A., Santos, D.L., Moutinho-Pereira, J.M., Lopes, J.I., Concalves, B.C., Ferreira, T.C., Correia, C.M., 2007. Physiological behavior, oxidative damage and antioxidative protection of olive trees grown under different irrigation regimes. *Plant Soil* 292, 1–12.
- Bansal, S., Hallsby, G., Löfvenius, M.O., Nilsson, M.C., 2013. Synergistic, additive and antagonistic impacts of drought and herbivory on *Pinus sylvestris*: Leaf, tissue and whole-plant responses and recovery. *Tree Physiol.* 33, 451–463.

- Ben-Ari, G., Biton, I., Many, Y., Namdar, D., Samach, A., 2021. Elevated temperatures negatively affect olive productive cycle and oil quality. *Agronomy* 11, 1–16.
- Ben-Gal, A., Agam, N., Alchanatis, V., Cohen, Y., Yermiyahu, U., Zipori, I., Presnov, E., Sprintsin, M., Dag, A., 2009. Evaluating water stress in irrigated olives: Correlation of soil water status, tree water status, and thermal imagery. *Irrig. Sci.* 27, 367–376.
- Benlloch-González, M., Quintero, J.M., Suárez, M.P., Sánchez-Lucas, R., Fernández-Escobar, R., Benlloch, M., 2016. Effect of moderate high temperature on the vegetative growth and potassium allocation in olive plants. *J. Plant Physiol.* 207, 22–29.
- Benlloch-González, M., Sánchez-Lucas, R., Benlloch, M., Fernández-Escobar, R., 2018. An approach to global warming effects on flowering and fruit set of olive trees growing under field conditions. *Sci. Hortic.* 240, 405–410.
- Benlloch-González, M., Sánchez-Lucas, R., Bejaoui, M.A., Benlloch, M., Fernández-Escobar, R., 2019. Global warming effects on yield and fruit maturation of olive trees growing under field conditions. *Sci. Hortic.* 249, 162–167.
- Berni, J.A.J., Zarco-Tejada, P.J., Sepulcre-Cantó, G., Fereres, E., Villalobos, F., 2009. Mapping canopy conductance and CWSI in olive orchards using high resolution thermal remote sensing imagery. *Remote Sens. Environ.* 113, 2380–2388.
- Besnard, G., Terral, J.-F., Cornille, A., 2018. On the origins and domestication of the olive: a review and perspectives. *Ann Bot* 121, 385–403.
- Blázquez, J., Nuñez, M.N., Kusunoki, S., 2012. Climate Projections and Uncertainties over South America from MRI/JMA Global Model Experiments. *Atmos. Clim. Sci.* 02, 381–400.
- Bonada, M., Buesa, I., Moran, M. A., Sadras, V. O., 2018. Interactive effects of warming and water deficit on Shiraz vine transpiration. *OENO One* 52, 189–202.
- Bongi, G., Long S. P., 1987. Light-dependent damage to photosynthesis in olive leaves during chilling and high temperature stress. *Plant. Cell Environ.*, 10, 241–249.
- Bongi, G., Mencuccini, M., Fontanazza, G., 1987. Photosynthesis of olive leaves: effect of light flux density, leaf age, temperature, peltates, and H₂O vapor pressure deficit on gas exchange. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 112, 143–148.
- Bongi, G., Palliotti, A., 1994. Olive. In: Schaffer B, Andersen PC (eds) *Handbook of environmental physiology of fruit crops. Volume I: temperate crops.* CRC Press, Inc., Boca Raton, FL, pp 165–187.
- Bosabalidis, A. M., Kofidis, G., 2002. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Sci.*, 163, 375–379.
- Boulanger, J.P., Leloup, J., Penalba, O., Rusticucci, M., Lafon, F., Vargas, W., 2005. Observed precipitation in the Paraná-Plata hydrological basin: Long-term trends, extreme conditions and ENSO teleconnections. *Clim. Dyn.* 24, 393–413.
- Brito, C., Dinis, L.T., Moutinho-Pereira, J., Correia, C.M., 2019. Drought stress effects and olive tree acclimation under a changing climate. *Plants* 8, 232.
- Busso, C.A., Fernández, O.A., 2018. Arid and Semiarid Rangelands of Argentina. In: Gaur, M., Squires, V. (eds) *Climate Variability Impacts on Land Use and Livelihoods in Drylands.* Springer, Cham, pp 261–291.
- Cabré, F., Nuñez, M., 2020. Impacts of climate change on viticulture in Argentina. *Reg. Environ. Change* 20, 12.
- Chaves, M.M., Costa, J.M., Zarrouk, O., Pinheiro, C., Lopes, C.M., Pereira, J.S., 2016. Controlling stomatal aperture in semi-arid regions—The dilemma of saving water or being cool? *Plant Sci.* 251, 54–64.

- Cherbiy-Hoffmann, S.U., Hall, A.J., Rousseaux, M.C., 2013. Fruit, yield, and vegetative growth responses to photosynthetically active radiation during oil synthesis in olive trees. *Sci. Hortic.* 150, 110–116.
- Conde, C., Delrot, S., Gerós, H., 2008. Physiological, biochemical and molecular changes occurring during olive development and ripening. *J. Plant Physiol.* 165, 1545–1562.
- Connor D. J., 2005. Adaptation of olive (*Olea europaea* L.) to water-limited environments. *Aust. J. Agric. Res.*, 56: 1181.
- Connor, D. J., Fereres, E., 2005. The physiology of adaptation and yield expression in olive. *Hortic. Rev.*, 31:155–229.
- Connor, D.J., Gómez del Campo, M., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., 2014. Structure, management and productivity of hedgerow olive orchards: a review. *Sci Hortic* 169:71–93.
- Correa-Tedesco, G., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., 2010. Plant growth and yield responses in olive (*Olea europaea*) to different irrigation levels in an arid region of Argentina. *Agric. Water Manag.* 97, 1829–1837.
- Corell, M., Pérez-López, D., Martín-Palomo, M.J., Centeno, A., Girón, I., Galindo, A., 2016. Comparison of the water potential baseline in different locations. Usefulness for irrigation scheduling of olive orchards. *Agric. Water Manag.* 177, 308–316.
- Cuevas, J., Pinillos, V., Polito, V.S., 2009. Effective pollination period for ‘Manzanillo’ and ‘Picual’ olive trees. *The Journal of Hort. Sci. and Biotech.*, 84:3, 370–374
- Cuevas, M. V., Martín-Palomo, M. J., Díaz-Espejo, A., Torres-Ruiz, J. M., Rodríguez-Domínguez, C. M., Pérez-Martin, A., Pino-Mejías, R., Fernández, J.E., 2013. Assessing water stress in a hedgerow olive orchard from sap flow and trunk diameter measurements. *Irrig. Sci.* 31, 729–746.
- D’ Ambrogio de Argüeso, A., 1986. Manual de técnicas en histología vegetal. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Damour, G., Simonneau, T., Cochard, H., Urban, L., 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant Cell Environ.* 33, 1419–1438.
- De Melo-Abreu, J.P., Barranco, D., Cordeiro, A.M., Tous, J., Rogado, B.M., Villalobos, F. J., 2004. Modelling olive flowering date using chilling for dormancy release and thermal time. *Agric. For. Meteorol.* 125, 117–127.
- Díaz-Espejo, A., Walcroft, A.S., Fernández, J.E., Hafidi, B., Palomo, M. J., Girón, I.F., 2006. Modeling photosynthesis in olive leaves under drought conditions. *Tree Physiol.* 26, 1445–1456.
- Díaz-Espejo, A., Buckley, T.N., Sperry, J.S., Cuevas, M.V., de Cires, A., Elsayed-Farag, S., Martín-Palomo, M.J., Muriel, J.L., Pérez-Martin, A., Rodríguez-Domínguez, C.M., Rubio-Casal, A.E., Torres-Ruiz, J.M., Fernández, J.E., 2012. Steps toward an improvement in process-based models of water use by fruit trees: a case study in olive. *Agric. Water Manage.* 114, 37–49.
- Dichio, B., Xiloyannis, C., Angelopoulos, K., Nuzzo, V., Bufo, S.A., Celano, G., 2003. Drought-induced variations of water relations parameters in *Olea europaea*. *Plant Soil* 257, 381–389.
- El Yaacoubi, A., Malagi, G., Oukabli, A., Hafidi, M., Legave, J. M., 2014. Global warming impact on floral phenology of fruit trees species in Mediterranean region. *Sci. Hortic.*, 180, 243–253.
- Fereres, E., Orgaz, F., Gonzalez-Dugo, V., 2011. Reflections on food security under water scarcity. *J. Exp. Bot.* 62, 4079–4086.

- Fereres, E., Orgaz, F., Gonzalez-Dugo, V., Testi, L., Villalobos, F.J., 2014. Balancing crop yield and water productivity tradeoffs in herbaceous and woody crops. *Funct. Plant Biol.* 41, 1009–1018.
- Ferreira, R., Sellés, G., Sellés, I., 2001. Riego Deficitario Controlado en Olivos: Efectos del déficit hídrico en distintas etapas fisiológicas. *Boletín INIA* 59, 15-20.
- Fernández, J.E., Moreno, F., Girón, I.F., Blázquez, O.M., 1997. Stomatal control of water use in olive tree leaves. *Plant Soil* 190, 179–192.
- Fernández, J.E., Durán, P.J., Palomo, M.J., Díaz-Espejo, A., Chamorro, V., Girón, I.F., 2006. Calibration of sap flow estimated by the compensation heat pulse method in olive, plum and orange trees: Relationships with xylem anatomy. *Tree Physiol.* 26, 719–728.
- Fernández, J.E., Díaz-Espejo, A., D'Andria, R., Sebastiani, L., Tognetti, R., 2008. Potential and limitations of improving olive orchard design and management through modelling. *Plant Biosyst.* 142, 130-137
- Fernández, J.E., Moreno, F., Martín-Palomo, M.J., Cuevas, M.V., Torres-Ruiz, J.M., Moriana, A., 2011. Combining sap flow and trunk diameter measurements to assess water needs in mature olive orchards. *Environ. Exp. Bot.* 72, 330–338.
- Fernández, J.E., Torrecillas, A., 2012. For a better use and distribution of water: An introduction. *Agric. Water Manag.*, 114, 1-3.
- Fernández, J.E., 2014. Understanding olive adaptation to abiotic stresses as a tool to increase crop performance. *Environ. Exp. Bot.* 103, 158–179.
- Fernández, F. J., Ladux, J. L., Searles, P. S., 2015. Dynamics of shoot and fruit growth following fruit thinning in olive trees: Same season and subsequent season responses. *Scientia Horticulturae*, 192, 320–330.
- Fonti P., Eilmann B, García-González I, von Arx G. 2009a. Expeditious building of ring-porous earlywood vessel chronologies without losing signal information. *Trees – Structure and Function* 23, 665–671.
- Fonti P, Treydte K, Osenstetter S, Frank DC, Esper J. 2009b. Frequency-dependent signals in multi-centennial oak vessel data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 275, 92–99.
- Fraga, H., Pinto, J.G., Santos, J.A., 2020. Olive tree irrigation as a climate change adaptation measure in Alentejo, Portugal. *Agric. Water Manag.* 237, 106-193.
- García-Inza, G. P., Castro, D. N., Hall, A. J., Rousseaux M.C., 2014. Responses to temperature of fruit dry weight, oil concentration, and oil fatty acid composition in olive (*Olea europaea* L. var. 'Arauco'). *Eur. J. Agron.*, 54, 107– 115.
- García-Inza, G. P., Castro, D. N., Hall, A. J., Rousseaux, M. C., 2016. Opposite oleic acid responses to temperature in oils from the seed and mesocarp of the olive fruit. *Eur. J. Agron.*, 76, 138–147.
- García-Tejera, O., López-Bernal, Á., Orgaz, F., Testi, L., Villalobos, F.J., 2021. The pitfalls of water potential for irrigation scheduling. *Agric. Water Manag.* 243, 106-522.
- García-Tejero, I.F., Hernández, A., Padilla-Díaz, C.M., Díaz-Espejo, A., Fernández, J.E., 2017. Assessing plant water status in a hedgerow olive orchard from thermography at plant level. *Agric. Water Manag.* 188, 50–60.
- Gómez del Campo, M., Fernández, J.E., 2007. Manejo del Riego de Olivares en Seto a Partir de Medidas en Suelo y Planta. Editorial Agrícola Española, S.A. Madrid, Spain.
- Gómez del Campo, M., Morales-Sillero, A., Vita Serman, F., Rousseaux, M.C., Searles, P.S., 2010. Olive growing in the arid valleys of northwest Argentina (provinces of Catamarca, La Rioja and San Juan). *Olivae* 114, 23–45.

- Gómez del Campo, M., García, J.M., 2013. Summer deficit-irrigation strategies in a hedgerow olive cv. Arbequina orchard: effect on oil quality. *J. Agric. Food Chem.* 61, 8899–8905.
- Gucci, R., Lodolini, E.M., Rapoport, H.F., 2007. Productivity of olive trees with different water status and crop load. *J Hortic Sci Biotechnol* 82, 648–656
- Gucci, R., Fereres, E., 2012. Fruit trees and vines. Olive. In: *Crop yield response to water. FAO irrigation and drainage paper 66.* Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, pp 300–313
- Gucci, R., Caruso, G., Gennai, C., Esposito, S., Urbani, S., Servili, M., 2019. Fruit growth, yield and oil quality changes induced by deficit irrigation at different stages of olive fruit development. *Agric. Water Manag.* 212, 88–98.
- Guerfel, M., O. Baccouri, D. Boujnah, W. Chaïbi, and M. Zarrouk. 2009. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Sci. Hort.* 119(3), 257–263.
- Haberman, A., Bakhshian, O., Cerezo-Medina, S., Paltiel, J., Adler, C., Ben-Ari, G., Mercado, J.A., Pliego-Alfaro, F., Lavee, S., Samach, A., 2017. A possible role for flowering locus T-encoding genes in interpreting environmental and internal cues affecting olive (*Olea europaea* L.) flower induction. *Plant Cell Environ.* 40, 1263–1280
- Hacke, U.G., Spicer, R., Schreiber, S.G., Plavcová, L., 2017. An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant Cell Environ.* 40, 831–845.
- Hamze, L.M., Trentacoste, E.R., Searles, P.S., Rousseaux, M.C., 2022. Spring reproductive and vegetative phenology of olive (*Olea europaea* L.) cultivars at different air temperatures along a latitudinal-altitudinal gradient in Argentina. *Sci. Hort.* 304, 111327.
- Haworth, M., Marino, G., Brunetti, C., Killi, D., De Carlo, A., Centritto, M., 2018. The impact of heat stress and water deficit on the photosynthetic and stomatal physiology of olive (*Olea europaea* L.)—a case study of the 2017 heat wave. *Plants* 7, 76.
- Hernández-Santana, V., Fernández, J.E., Cuevas, M. V., Pérez-Martin, A., Díaz-Espejo, A., 2017. Photosynthetic limitations by water deficit: Effect on fruit and olive oil yield, leaf area and trunk diameter and its potential use to control vegetative growth of super-high density olive orchards. *Agric. Water Manag.* 184, 9–18.
- Hueso, A., Camacho, G., Gómez del Campo, M., 2021. Spring deficit irrigation promotes significant reduction on vegetative growth, flowering, fruit growth and production in hedgerow olive orchards (cv. Arbequina). *Agric. Water Manag.* 248, 106695.
- Instituto Nacional de Estadística y Censos (Argentina), 2018. Censo Nacional Agropecuario de Argentina: resultados definitivos, abril de 2021.
- IPCC, 2021. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S.L., Péan, C., Berger, S., Caud, N., Chen, Y. (Eds.). IPCC, Switzerland.
- Iniesta, F., Testi, L., Orgaz, F., Villalobos, F.J., 2009. The effects of regulated and continuous deficit irrigation on the water use, growth and yield of olive trees. *Eur. J. Agron.* 30, 258–265.
- Jagadish, S.V.K., Way, D.A., Sharkey, T.D., 2021. Plant heat stress: Concepts directing future research. *Plant. Cell Environ.* 44, 14050.

- Lavee, S., Rallo, L., Rapoport, H. F., Troncoso, A., 1996. The floral biology of the olive: effect of flower number, type and distribution on fruit set. *Sci. Hortic.* 66, 149–158.
- Lavee, S., 1996. Biology and physiology of the olive. In: International Olive Oil Council (Ed.), *World Olive Encyclopedia*. Plaza and Janes, Barcelona, Spain, pp. 59–110.
- Lavee, S., Taryan, J., Levin, J., Haskal, A., 2002. The significance of cross-pollination for various olive cultivars under irrigated intensive growing conditions. *Olivae*, 91, 25–36.
- Lavee, S., Hanoch, E., Wodner, M., Abramowitch, H., 2007. The effect of predetermined deficit irrigation on the performance of cv Muhasan olives (*Olea europaea* L.) in the eastern coastal plain of Israel. *Sci. Hortic.* 112, 156–163.
- Lo Bianco, R., Scalisi, A., 2017. Water relations and carbohydrate partitioning of four greenhouse-grown olive genotypes under long-term drought. *Trees - Struct. Funct.* 31, 717–727.
- Lobell, D. B., Burke, M. B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M. D., Falcon, W. P., Naylor, R. L., 2008. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science*, 319, 607–610.
- López-Bernal, Á., Alcántara, E., Testi, L., Villalobos, F.J., 2010. Spatial sap flow and xylem anatomical characteristics in olive trees under different irrigation regimes. *Tree Physiol* 30, 1536–1544.
- López-Bernal, Á., García-Tejera, O., Testi, L., Orgaz, F., Villalobos, F.J., 2020. Studying and modelling winter dormancy in olive trees. *Agric. For. Meteorol.* 280, 107776.
- Lorite, I.J., Gabaldón-Leal, C., Ruiz-Ramos, M., Belaj, A., de la Rosa, R., León, L., Santos, C., 2018. Evaluation of olive response and adaptation strategies to climate change under semi-arid conditions. *Agric. Water Manage.* 204, 247–261.
- Lucena, B., Manrique, T., Méndez, M. A., 2017. La olivicultura en el mundo y en España. Pp. 3-33, en Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.). *El cultivo del olivo*. Mundi-Prensa, Madrid.
- Mairech, H., López-Bernal, Á., Moriondo, M., Dibari, C., Regni, L., Proietti, P., Villalobos, F.J., Testi, L., 2021. Sustainability of olive growing in the Mediterranean area under future climate scenarios: Exploring the effects of intensification and deficit irrigation. *Eur. J. Agron.* 129, 126319.
- Martín-Palomo, M.J., Corell, M., Andreu, L., López-Moreno, E., Galindo, A., Moriana, A., 2021. Identification of water stress conditions in olive trees through frequencies of trunk growth rate. *Agric. Water Manag.* 247, 106735.
- Maseda, P.H., Fernández, R.J., 2006. Stay wet or else: Three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *J. Exp. Bot.* 57, 3963–3977.
- Ministerio de Desarrollo Productivo (Argentina), 2022. *Olivicultura en Argentina. Aprendiendo de la experiencia internacional: políticas públicas para el desarrollo sostenible del sector*. Informe Abril 2022.
- Miserere, A., Searles, P.S., Manchó, G., Maseda, P.H., Rousseaux, M.C., 2019a. Sap flow responses to warming and fruit load in young olive trees. *Front. Plant Sci.* 10, 1199.
- Miserere, A., Searles, P.S., Hall, A.J., García-Inza, G.P., Rousseaux, M.C., 2019b. Complementary active heating methods for evaluating the responses of young olive trees to warming. *Sci. Hortic.* 257, 108754.
- 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 Physiol.* 41, 254–268

- Miserere, A., Searles, P.S., Rousseaux, M.C., 2022. Oil yield components and biomass production responses to warming during the oil accumulation phase in young olive trees. *Sci. Hortic.* 291, 110618.
- Miserere, A., Searles, P.S., Rousseaux, M.C., 2023. Influence of Experimental Warming on the Rate and Duration of Fruit Growth and Oil Accumulation in Young Olive Trees (cvs. Arbequina, Coratina). *Plants* 12, 1942.
- Mittler, R., Blumwald, E., 2010. Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives. *Annu Rev Plant Biol* 61, 443–462.
- Moriana, A., Villalobos, F.J., Fereres, E., 2002. Stomatal and photosynthetic responses of olive (*Olea europaea* L.) leaves to water deficits. *Plant Cell Environ.* 25, 395–405.
- Moriana, A., Orgaz, F., Pastor, M., Fereres, E., 2003. Yield responses of a mature olive orchard to water deficits. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 128, 425–431.
- Moriana, A., Pérez-López, D., Prieto, M.H., Ramírez-Santa-Pau, M., Pérez-Rodríguez, J.M., 2012. Midday stem water potential as a useful tool for estimating irrigation requirements in olive trees. *Agric. Water Manage.* 112, 43–54.
- Myers, B.J., 1988. Water stress integral - a link between short-term stress and long-term growth. *Tree Physiol.* 4, 315–323.
- Nadal, G.H., G. Bravo, L.O. Girardin, S. Gortari, 2013. Can renewable energy technologies improve the management of stressed water resources threatened by climate change? Argentine drylands case study. *Environment Development and Sustainability*, 15(4), 1079-1097
- Nissim, Y., Shloberg, M., Biton, I., Many, Y., Doron-Faigenboim, A., Zemach, H., Hovav, R., Kerem, Z., Avidan, B., Ben-Ari, G., 2020. High temperature environment reduces olive oil yield and quality. *Plus One* 15, e02319561–24.
- Orlandi F., García-Mozo H., Vázquez L.E., Romano B., Domínguez E., Galán C., Fornaciari, M., 2004. Phenological olive chilling requirements in Umbria (Italy) and Andalusia (Spain). *Plant Biosystems*, 138, 111–116.
- Oteros, J., García-Mozo, H., Vázquez, L., Mestre, A., Domínguez-Vilches, E., Galán, C., 2013. Modelling olive phenological response to weather and topography. *Agric. Ecosyst. Environ.* 179, 62–68.
- Penalba, O., Rivera, J. A., 2013. Future changes in drought characteristics over southern South America projected by a CMIP5 multi-model ensemble. *Am. J. Clim. Change*, 2, 173–182.
- Pérez-López, D., Ribas, F., Moriana, A., Rapoport, H. F., De Juan, A., 2008. Influence of temperature on the growth and development of olive (*Olea europaea* L.) trees. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.*, 83, 171–176.
- Pierantozzi, P., Torres, M., Bodoira, R., Maestri, D., 2013. Water relations, biochemical - physiological and yield responses of olive trees (*Olea europaea* L. cvs. Arbequina and Manzanilla) under drought stress during the pre-flowering and flowering period. *Agric. Water Manag.* 125, 13–25.
- Pierantozzi, P., Torres, M., Lavee, S., Maestri, D., 2014. Vegetative and reproductive responses, oil yield and composition from olive trees (*Olea europaea*) under contrasting water availability during the dry winter-spring period in central Argentina. *Ann. Appl. Biol.* 164, 116–127.
- Pierantozzi, P., Torres, M., Tivani, M., Contreras, C., Gentili, L., Parera, C., Maestri, D., 2020. Spring deficit irrigation in olive (cv. Genovesa) growing under arid continental

- climate: Effects on vegetative growth and productive parameters. *Agric. Water Manag.* 238, 106212.
- Poblete-Echeverría, C., Ortega-Farías, S., Zúñiga, M., 2014. Use of infrared thermography on canopies as indicator of water stress in Arbequina olive orchards. *Acta Hort.* 1057, 399–404.
- Poblete-Echeverría, C., Sepulveda-Reyes, D., Ortega-Farias, S., Zúñiga, M., Fuentes, S., 2016. Plant water stress detection based on aerial and terrestrial infrared thermography: A study case from vineyard and olive orchard. *Acta Hort.* 1112, 141–146.
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rapoport, H.F., 2010. Botany and morphology. p.33-57. In: D. Barranco, R. Fernández-Escobar and L. Rallo (eds.), *Olive Growing*. RIRDC Australia.
- Rapoport, H. F., Hammami, S. B. M., Martins, P., Pérez-Priego, O., Orgaz, F., 2012. Influence of water deficits at different times during olive tree inflorescence and flower development. *Environ. Exp. Bot.* 77, 227–233.
- Rapoport, H.F., 2014. The reproductive biology of the olive tree and its relationship to extreme environmental conditions. *Acta Hort.* 1057, 41–50.
- Rondanini, D.P., Castro, D.N., Searles, P.S., Rousseaux, M.C., 2014. Contrasting patterns of fatty acid composition and oil accumulation during fruit growth in several olive varieties and locations in a non-Mediterranean region. *Eur. J. Agron.* 52, 237–246.
- Rousseaux, M.C., Benedetti, J.P., Searles, P.S., 2008. Leaf-level responses of olive trees (*Olea europaea*) to the suspension of irrigation during the winter in an arid region of Argentina. *Sci. Hort.* 115, 135–141.
- Rousseaux, M.C., Figuerola, P.I., Correa-Tedesco, G., Searles, P.S., 2009. Seasonal variations in sap flow and soil evaporation in an olive (*Olea europaea* L.) grove under two irrigation regimes in an arid region of Argentina. *Agric. Water Manag.* 96, 1037–1044.
- Sadras, V.O., Soar, C.J., 2009. Shiraz vines maintain yield in response to a 2–4 °C increase in maximum temperature at key phenostages. *Eur. J. Agron.*, 31, 250–258.
- Sadras, V. O., Bubner, R. A., Moran, M. A., 2012a. A large-scale, open-top system to increase temperature in realistic vineyard conditions. *Agric. For. Meteorol.*, 154, 187–194.
- Sadras, V. O., Montoro, A., Moran, M. A., Aphalo, P. J., 2012b. Elevated temperature altered the reaction norms of stomatal conductance in field-grown grapevine. *Agric. For. Meteorol.*, 165, 35–42.
- Sadok, W., Lopez, J.R., Smith, K.P., 2021. Transpiration increases under high-temperature stress: Potential mechanisms, trade-offs and prospects for crop resilience in a warming world. *Plant Cell Environ.* 44, 2102–2116.
- Sanz-Cortés, F., Martínez-Calvo, J., Badenes, M.L., Bleiholder, H., Hack, H., Llácer, G., Meier, U., 2002. Phenological growth stages of olive trees (*Olea europaea*). *Ann. Appl. Biol.* 140, 151–157.
- Searles, P.S., Agüero Alcaras, M.L., Rousseaux, M.C., 2011. Consumo del agua por el cultivo del olivo (*Olea europaea* L.) en el noroeste de Argentina: una comparación con la Cuenca Mediterránea. *Ecol. Austral* 21, 15–28.
- Sepulcre-Cantó, G., Zarco-Tejada, P., Jiménez-Muñoz, J., Sobrino, J., de Miguel, E., Villalobos, F. 2006. Detection of water stress in an olive orchard with thermal remote sensing imagery. *Agric. For. Meteorol.* 136, 31–44.

- Shackel, K., Moriana, A., Marino, G., Corell, M., Pérez-López, D., Martín-Palomo, M.J., Caruso, T., Marra, F.P., Agüero Alcaras, L.M., Milliron, L., Rosecrance, R., Fulton, A., Searles, P., 2021. Establishing a reference baseline for midday stem water potential in olive and its use for plant-based irrigation management. *Front. Plant Sci.* 12, 791711.
- Sun, P., Wahbi, S., Tsonev, T., Haworth, M., Liu, S., Centritto, M., 2014. On the Use of Leaf Spectral Indices to Assess Water Status and Photosynthetic Limitations in *Olea europaea* L. during Water-Stress and Recovery. *PLoS ONE* 9(8), e105165.
- Suzuki, N., Rivero, R.M., Shulaev, V., Blumwald, E., Mittler, R., 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytol.* 203, 32–43.
- Tanasijevic, L., Todorovic, M., Pereira, L.S., Pizzigalli, C., Lionello, P., 2014. Impacts of climate change on olive crop evapotranspiration and irrigation requirements in the Mediterranean region. *Agric. Water Manag.* 144, 54–68.
- Trentacoste, E.R., Puertas, C.M., Sadras, V.O., 2012. Modelling the intraspecific variation in the dynamics of fruit growth, oil and water concentration in olive (*Olea europaea* L.). *Eur. J. Agron.* 38, 83–93.
- Trentacoste, E.R., Puertas, C.M., Sadras, V.O., 2015. Effect of irrigation and tree density on vegetative growth, oil yield and water use efficiency in young olive orchard under arid conditions in Mendoza, Argentina. *Irrig Sci* 33, 429–440.
- Trentacoste, E.R., Calderón, F.J., Puertas, C.M., Banco, A.P., Contreras-Zanessi, O., Galarza, W., Connor, D.J., 2018. Vegetative structure and distribution of oil yield components and fruit characteristics within olive hedgerows (cv. Arbosana) mechanically pruned annually on alternating sides in San Juan, Argentina. *Sci. Hortic.*, 240, 425–429.
- Trentacoste, E.R., Calderón, F.J., Contreras-Zanessi, O., Galarza, W., Banco, A.P., Puertas, C.M., 2019. Effect of regulated deficit irrigation during the vegetative growth period on shoot elongation and oil yield components in olive hedgerows (cv. Arbosana) pruned annually on alternate sides in San Juan, Argentina. *Irrig. Sci.* 37, 533–546.
- Tognetti, R., d'Andria, R., Morelli, G., Calandrelli, D., Fragnito, F., 2004. Irrigation effects on daily and seasonal variations of trunk sap flow and leaf water relations in olive trees. *Plant Soil*, 263, 249–264.
- Tognetti, R., Giovannelli, A., Lavini, A., Morelli, G., Fragnito, F., d'Andria, R., 2009. Assessing environmental controls over conductances through the soil-plant-atmosphere continuum in an experimental olive tree plantation of southern Italy. *Agric. For. Meteorol.* 149, 1229–1243.
- Torres, M., Pierantozzi, P., Searles, P., Rousseaux, M. C., García-Inza, G., Miserere, A., Bodoira, R., Contreras, C., Maestri, D., 2017. Olive cultivation in the southern hemisphere: Flowering, water requirements and oil quality responses to new crop environments. *Front. Plant Sci.* 8, 1830.
- Torres-Ruiz, J.M., Díaz-Espejo, A., Morales-Sillero, A., Martín-Palomo, M.J., Mayr, S., Beikircher, B., Fernández, J.E., 2013. Shoot hydraulic characteristics, plant water status and stomatal response in olive trees under different soil water conditions. *Plant Soil* 373, 77–87.
- Tyree, M. T., Ewers, F. W., 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(34), 345–360.
- Uceda, M., Hermoso, M., 2001. La calidad del aceite de oliva. Pp. 589–614 en Barranco, D., Fernández-Escobar, R., Rallo, L. (Eds.), *El cultivo del olivo*. Junta de Andalucía-Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.

- Vico, G., Way, D.A., Manzoni, S., 2019. Can leaf net photosynthesis acclimate to rising and more variable temperatures? *Plant Cell Environ.* 42, 1913–1928.
- Villalobos, F.J. López-Bernal, A. 2017. Clima, in: Barranco, D., Fernández-Escobar R.; Rallo L. (Eds.), *El Cultivo del Olivo* (7th Edition), Mundiprensa, Madrid, pp. 213-249.
- Vossen, P., 2007. Olive oil: history, production, and characteristics of the world's classic oils. *Hortscience* 42, 1093–1100.
- Vuletin Selak, G., Perica, S., Goreta Ban, S., Poljak, M., 2013. The effect of temperature and genotype on pollen performance in olive (*Olea europaea* L.). *Sci. Hortic.* 156, 38–46.
- Vuletin Selak, G., Cuevas, J., Goreta Ban, S., Pinillos, V., Dumicic, G., Perica, S. 2014. The effect of temperature on the duration of the effective pollination period in 'Oblica' olive (*Olea europaea*) cultivar. *Ann. Appl. Biol.* 164, 85–94.
- Way, D. A., Oren R., 2010. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiol.*, 30, 669–688.
- Way, D.A., Domec, J., Jackson, R.B., 2013. Elevated growth temperatures alter hydraulic characteristics in trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings: implications for tree drought tolerance. *Plant Cell Environ.* 36, 103–115.
- Wilschut, R.A., De Long, J.R., Geisen, S., Hannula, S.E., Quist, C.W., Snoek, B., Steinauer, K., Wubs, E.R.J., Yang, Q., Thakur, M.P., 2022. Combined effects of warming and drought on plant biomass depend on plant woodiness and community type: a meta-analysis. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 289, 20221178.
- Zaninelli, P.G., Menéndez, C.G., Falco, M., López-Franca, N., Carril, A.F., 2019. Future hydro climatological changes in South America based on an ensemble of regional climate models. *Clim. Dyn.*, 52, 819–830.
- Zohary, D., Spiegel-Roy, P., 1975. Beginnings of fruit growing in the old world. *Science* 187, 319–327.

APÉNDICES

Apéndice I

Potencial hídrico xilemático al mediodía (Ψ_s), conductancia estomática (gs), fotosíntesis neta (A), transpiración (E), temperatura de hojas (T_{hoja}). Los datos representan valores medios según el nivel de riego o el nivel de temperatura, por fecha de medición en árboles de dos años, cv. Arbequina en 2018. La última fecha representa condiciones post tratamientos. Se muestran las medias ± 1 error estándar (n=8). La probabilidad estadística del riego, la temperatura y la interacción se indica como no significativa (*ns*), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**).

Fecha	Factor		Ψ_s (MPa)	gs (mmol $m^{-2} s^{-1}$)	A (μmol $m^{-2} s^{-1}$)	E (μmol $m^{-2} s^{-1}$)	T_{hoja} ($^{\circ}C$)
17-sep	Riego	100	-1,11 + 0,11	202,9+16,0	16,1+2,2	3,6+0,6	31,5+0,9
		50	-1,16+0,10	170,5+7,4	14,0+1,1	3,2+0,5	31,8+0,8
	Temp.	Tc	-0,93+0,02	192,7+6,4	13,2+1,3	2,4+0,3	31,9+0,9
		T+	-1,34+0,09	180,7+18,5	16,9+1,9	4,4+0,5	31,5+0,8
		p-riego	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p-temp	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**	<i>ns</i>
		p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
3-oct	Riego	100	-1,50+0,11	219,8+13,2			32,0+1,3
		50	-1,85+0,15	165,0+12,3			31,9+0,9
	Temp.	Tc	-1,43+0,07	199,1+14,8			33,3+0,6
		T+	-1,93+0,15	185,6+18,4			30,5+1,2
		p-riego	*	**			<i>ns</i>
		p-temp	**	<i>ns</i>			*
		p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>			<i>ns</i>
29-oct	Riego	100	-1,63+0,11	237,5+20,4	14,6+1,3	4,6+0,5	38,8+0,8
		50	-1,9+0,13	149,5+13,1	11,3+0,7	3,5+0,6	40,1+0,9
	Temp.	Tc	-1,55+0,10	172,1+14,3	13,9+1,5	3,5+0,6	37,8+0,5
		T+	-1,98+0,11	215,0+29,4	12,0+0,6	4,6+0,5	41,1+0,7
		p-riego	*	**	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p-temp	**	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**
		p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
20-nov	Riego	100	-2,08+0,16	257,5+16,9	13,2+0,8	3,6+0,1	40,1+0,9
		50	-2,46+0,26	175,0+21,8	8,2+0,6	2,9+0,4	41,6+0,8
	Temp.	Tc	-1,94+0,11	210,7+11,7	11,3+1,3	3,0+0,4	39,1+0,6
		T+	-2,6+0,24	221,8+34,2	10,0+1,1	3,4+0,2	42,6+0,5
		p-riego	<i>ns</i>	**	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p-temp	*	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**
		p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
21-ene	Riego	100	-1,13+0,16	182,7+16,9	9,7+1,7	3,4+0,6	34,0+0,9
		50	-1,12+0,05	184,2+19,1	8,4+1,5	3,3+0,3	33,6+0,4
	Temp.	Tc	-1,15+0,11	197,6+14,3	11,0+1,6	3,7+0,6	33,5+0,4
		T+	-1,10+0,05	169,1+15,5	7,5+1,4	3,0+0,3	34,1+0,6
		p-riego	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p-temp	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
		p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>

Apéndice II

Potencial hídrico xilemático al mediodía (Ψ_s), conductancia estomática (gs), fotosíntesis neta (A), transpiración (E), temperatura de hojas (T hoja). Los datos representan valores medios según el nivel de riego o el nivel de temperatura, por fecha de medición en árboles de tres años, cv. Coratina en 2019. La última fecha representa condiciones post tratamientos. Se muestran las medias ± 1 error estándar (n=8). La probabilidad estadística del riego, la temperatura y la interacción se indica como no significativa (*ns*), $p \leq 0,05$ (*), $p \leq 0,01$ (**).

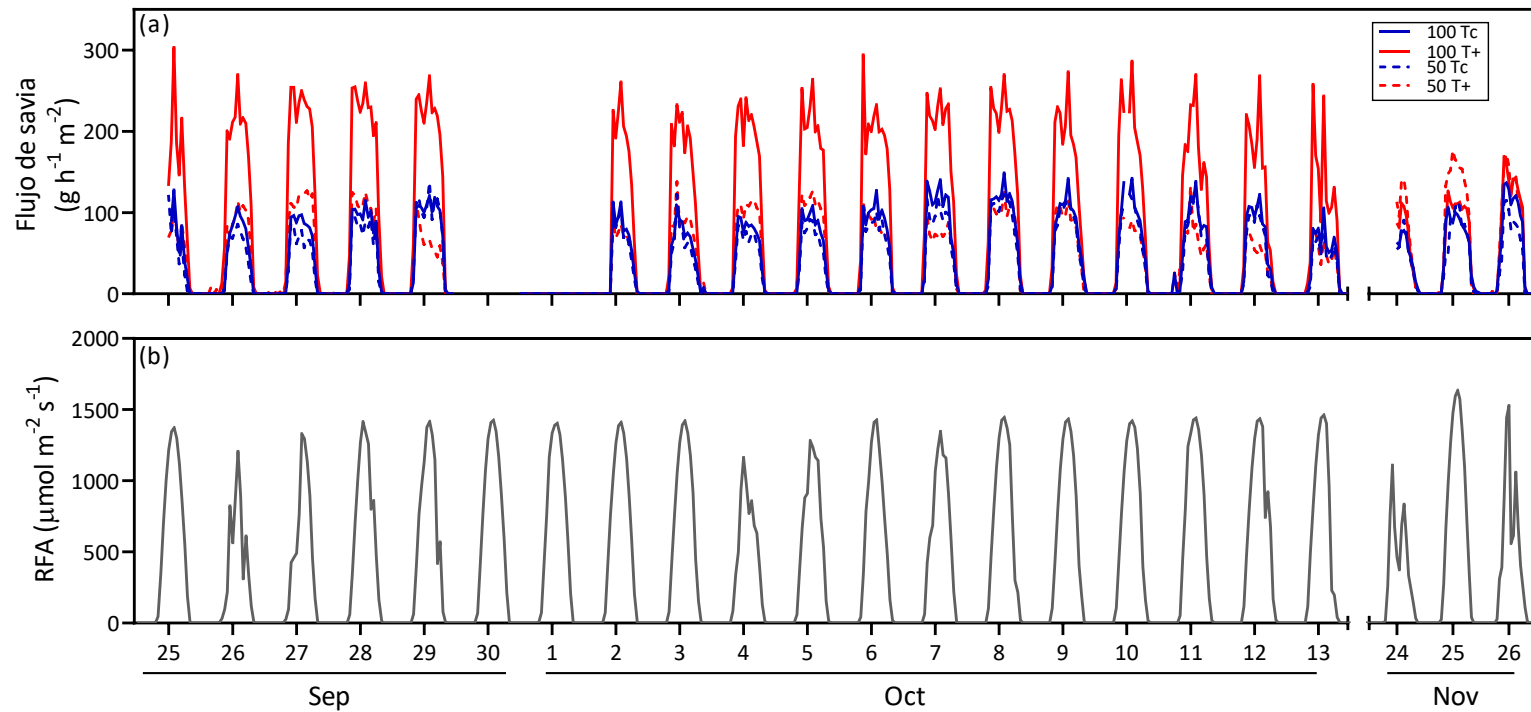
Fecha	Factor		Ψ_s (MPa)	gs (mmol $m^{-2} s^{-1}$)	A (μ mol $m^{-2} s^{-1}$)	E (μ mol $m^{-2} s^{-1}$)	T _{hoja} (°C)
28-ago	Riego	100	-1,35 + 0,11	134,8+15,6			37,7+0,9
		50	-1,35+0,06	126,9+17,3			39,0+0,7
	Temp.	Tc	-1,25+0,10	119,6+14,5			36,5+0,6
		T+	-1,45+0,05	142,1+17,2			38,3+0,8
	p-riego		<i>ns</i>	<i>ns</i>			<i>ns</i>
	p-temp		<i>ns</i>	<i>ns</i>			<i>ns</i>
	p-int.		<i>ns</i>	<i>ns</i>			<i>ns</i>
13-sep	Riego	100	-1,30+0,11	106,7+13,9	15,3+3,5	2,8+0,6	28,6+0,9
		50	-1,40+0,06	130,5+16,5	11,2+3,0	2,5+0,6	27,9+0,7
	Temp.	Tc	-1,20+0,07	89,2+8,8	7,6+2,0	1,4+0,2	27,3+0,4
		T+	-1,5+0,06	148,0+12,4	18,9+2,8	3,9+0,5	29,2+0,6
	p-riego		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
	p-temp		**	**	**	**	*
	p-int.		<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>
30-sep	Riego	100	-2,54+0,32	141,2+15,0			38,5+0,5
		50	-3,15+0,28	71,0+8,6			39,0+0,7
	Temp.	Tc	-2,20+0,19	119,4+18,9			37,4+0,3
		T+	-3,49+0,19	92,8+16,9			40,1+0,3
	p-riego		*	**			<i>ns</i>
	p-temp		**	<i>ns</i>			**
	p-int.		<i>ns</i>	<i>ns</i>			<i>ns</i>
25-oct	Riego	100	-2,48+0,18	189,7+10,6			36,4+0,9
		50	-2,85+0,22	107,7+7,7			37,3+0,9
	Temp.	Tc	-2,25+0,14	167,6+18,9			34,8+0,4
		T+	-3,08+0,14	129,8+15,7			38,9+0,4
	p-riego		*	**			<i>ns</i>
	p-temp		**	**			**
	p-int.		<i>ns</i>	<i>ns</i>			<i>ns</i>

Continuación

Fecha	Factor		Ψ_s (MPa)	gs (mmol $m^{-2} s^{-1}$)	A (μ mol $m^{-2} s^{-1}$)	E (μ mol $m^{-2} s^{-1}$)	T _{hoja} (°C)
15-nov	Riego	100	-2,20+0,18	224,9+10,6	17,1+2,1	8,2+0,5	39,9+0,7
		50	-2,43+0,18	151,1+8,0	11,6+1,5	5,6+0,9	39,4+0,9
	Temp.	Tc	-2,04+0,06	185,6+15,0	14,5+2,0	7,1+0,8	38,3+0,4
		T+	-2,59+0,13	189,8+23,6	14,2+2,2	6,8+1,0	41,0+0,7
		p-riego	<i>ns</i>	**	*	*	<i>ns</i>
	p-temp	**	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	**	
	p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
29-nov	Riego	100	-3,08+0,49	136,9+32,0	12,1+2,9	4,0+0,7	41,7+5,6
		50	-3,76+0,5	76,3+25,6	7,4+1,4	2,9+0,5	41,4+5,5
	Temp.	Tc	-3,13+0,18	124,8+17,3	13,9+2,3	4,6+0,5	39,7+0,6
		T+	-3,71+0,18	88,4+10,7	5,6+1,1	2,2+0,3	43,4+0,6
		p-riego	**	**	*	*	<i>ns</i>
	p-temp	**	**	**	**	**	
	p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
6-dic	Riego	100	-2,45+0,15	202,5+11,5	21,6+1,9	5,8+0,5	29,2+0,4
		50	-2,62+0,16	158,1+12,1	15,5+1,0	4,6+0,3	29,3+0,7
	Temp.	Tc	-2,66+0,07	187,8+15,8	20,3+2,0	5,6+0,4	29,1+0,7
		T+	-2,41+0,20	172,9+13,2	16,8+1,6	4,7+0,5	29,4+0,4
		p-riego	<i>ns</i>	*	**	*	<i>ns</i>
	p-temp	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	
	p-int.	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	<i>ns</i>	

Apéndice III

Dinámica diaria del flujo de savia en base al área foliar (a) y radiación solar corregida por la reducción por la reducción del 25% de la irradiancia por el plástico de las OTC (b) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T+) de árboles de dos años de edad de cv. Arbequina en 2018. Los datos corresponden a un período de medición de 19 días durante septiembre-octubre y un período de medición de 3 días durante noviembre de 2018. Las líneas del panel (a) representan la media de tres repeticiones por tratamiento (n=3).



Apéndice IV

Dinámica diaria del flujo de savia en base al área foliar (a) y radiación fotosintéticamente activa corregida por la reducción del 25% de la irradiancia por el plástico de las OTC (b) en las diferentes combinaciones de riego (100%, 50%) y temperatura (control cercano al ambiente, Tc; tratamiento de calentamiento, T+) de árboles de tres años de edad de cv. Coratina en 2019. Los datos corresponden a un período de medición de 11 días durante septiembre, octubre y noviembre de 2019. Las líneas del panel (a) representan la media de tres repeticiones por tratamiento (n=3).

