

Rendimiento y calidad de granos de trigo y colza ante un estrés térmico y lumínico combinados en post-floración

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

Gonzalo Martín Rivelli

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2016

Lugar de trabajo:

Cátedra de Producción Vegetal, Departamento de Producción Vegetal, FAUBA
IFEVA, CONICET - FAUBA.



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Deborah Paola Rondanini

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

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

Co-director

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

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

Consejero de Estudios

Daniel Fernando Calderini

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires, Argentina)

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

JURADO DE TESIS

JURADO

Daniela Bustos-Korts

Ingeniera Agrónoma (Universidad Austral de Chile)

Doctor en Estadística Genética (Universidad de Wageningen)

JURADO

Nicolás Neiff

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional del Nordeste)

Doctor en Recursos Naturales (Universidad Nacional del Nordeste)

JURADO

Mariano Cossani

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencia y Tecnología Agraria y Alimentaria (Universidad de Lleida)

Fecha de defensa de la tesis: 30 de junio de 2025

AGRADECIMIENTOS

Agradezco en primer lugar a mi comité consejero de tesis, Deborah Rondanini, Gabriela Abeledo y Daniel Calderini. Gracias por su tiempo, generosidad y aportes que siempre brindaron a lo largo del doctorado. A Deborah y Gabi por su predisposición y paciencia, por trabajar codo a codo conmigo en los experimentos de campo y por acompañarme a lo largo de la tesis. A Daniel por su amabilidad e incentivo en la escritura de tesis y publicaciones, por compartir su conocimiento y por recibirme en su casa durante mi estadía en Valdivia.

Quiero agradecer a mi familia. A mis viejos, hermanos y abuelos por su apoyo y confianza en mí, por acompañarme y ayudarme a perseverar cuando más lo necesitaba.

A mis compañeras de oficina de FAUBA, Ailén y Carina, y a mis compañeros de la UACH, José, Fabián y Diego, por lograr un ambiente agradable y muy ameno para trabajar.

A todos los integrantes de la Cátedra de Producción Vegetal por acogerme y brindarme un lugar de trabajo, a todos los que forman parte de Producción de Granos y Cultivos Industriales, y al personal de maestranza, especialmente a Lili y Ale. Gracias a Juan Fuentes, Maxi Rodríguez, Silvina Enciso, Adrián Otero, y a los tesisistas de grado quienes me ayudaron con los ensayos a campo y análisis de laboratorio en FAUBA. También a Don Eusebio, Sebastián, Chendo, Beatriz Shibar y Victoria Abarzúa, por su gran ayuda para llevar a cabo el experimento en Valdivia.

Por último, dar las gracias al FONCyT y CONICET por otorgarme la beca con la cual pude financiar mi doctorado. También agradezco a la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires y a la Escuela para Graduados “Ing. Agr. Alberto Soriano” por brindarme la posibilidad de realizar el doctorado, así como a los jurados por evaluar la tesis.

DECLARACIÓN

Esta tesis se ha realizado a través de un convenio de Cotutela (RESCS -2019 -2239 -E -UBA -REC y anexo ACS -2019 -445 -UBA -SG) con la Universidad Austral de Chile.

Ing. Agr. Gonzalo Martín Rivelli

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Trabajos publicados en revistas científicas con referato

Rivelli, G.M.; Calderini D.F.; Abeledo G.L.; Miralles D.J.; Rondonini D.P. 2023. Yield and quality traits of wheat and rapeseed in response to source-sink ratio and heat stress in post-flowering. *European Journal of Agronomy*, 152: 127028. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.127028>.

Rivelli, G.M.; Fernández Long M.E.; Abeledo G.L.; Calderini D.F.; Miralles D.J.; Rondonini D.P. 2021. Assessment of heat stress and cloudiness probabilities in post-flowering of spring wheat and canola in the southern cone of South America. *Theoretical and Applied Climatology*, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s00704-021-03694-x>.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS.....	ix
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xii
ABREVIATURAS.....	xvii
RESUMEN	xviii
ABSTRACT.....	xix
CAPÍTULO 1.....	1
Introducción General	1
1.1. Planteo del problema y revisión de antecedentes	2
1.1.1. Futuros escenarios climáticos	2
1.1.2. Relevancia de los cultivos de trigo y colza	4
1.1.3. Estudio de la ecofisiología comparada en trigo y colza frente a estreses abióticos	7
1.1.4. Efecto del estrés térmico en trigo y colza	11
1.1.5. Efecto del estrés lumínico en trigo y colza	15
1.1.6. Estreses abióticos combinados en trigo y colza	17
1.2. Hipótesis.....	18
1.2.1. Hipótesis general del plan de trabajo	18
1.2.2. Hipótesis específicas.....	18
1.3. Objetivos	19
1.3.1. Objetivo general.....	19
1.3.2. Objetivos específicos	19
1.3.3. Estructura de la tesis	20
CAPÍTULO 2.....	22
Probabilidad de estrés térmico y lumínico en post-floración de trigo y colza en el Cono Sur de Sudamérica.....	22
2.1. Introducción.....	22
2.2. Materiales y métodos.....	26
2.1.1. Localidades seleccionadas, series climáticas y período de análisis.....	26
2.1.2. Fenología de trigo y colza en el Cono Sur	27
2.1.3. Eventos de estrés térmico y nubosidad.....	29
2.3. Resultados	30
2.3.1. Probabilidad de eventos de estrés térmico.....	30
2.3.2. Probabilidad de eventos de nubosidad	33
2.3.3. Probabilidad de ocurrencia de eventos combinados de alta temperatura y nubosidad..	33

2.3.4. Probabilidad acumulada durante el período posterior a la floración	38
2.4. Discusión	42
2.5. Conclusión.....	47
CAPÍTULO 3.....	49
Rendimiento y calidad de grano de trigo y colza ante estrés por alta temperatura, disminución de la radiación solar y ambos estreses combinados durante la post-floración.....	49
3.1. Introducción.....	50
3.2. Materiales y métodos.....	54
3.2.1. Experimentos a campo	54
3.2.2. Tratamientos y diseño experimental.....	55
3.2.3. Mediciones	60
3.3. Resultados	66
3.3.1. Variables ambientales y fenología de los cultivos en Valdivia y Buenos Aires	66
3.3.2. Efecto de los tratamientos de sombreado, térmicos y combinados sobre las condiciones ambientales del cultivo.....	68
3.3.3. Efecto de los tratamientos en trigo	71
3.3.4. Efecto de los tratamientos en colza	74
3.3.4.1. Rendimiento, biomasa e índice de cosecha	74
3.3.4.2. Componentes numéricos del rendimiento y calidad del grano en colza.....	75
3.3.4.3. Eficiencia de fructificación en colza	77
3.3.4.4. Análisis del rendimiento y la calidad del grano de trigo y colza en respuesta a las condiciones ambientales debidas a los tratamientos y localidades	78
3.4. Discusión	83
3.4.1. Sensibilidad del rendimiento de grano de trigo y colza bajo sombra en post-floración.....	84
3.4.2. Diferente sensibilidad del rendimiento en trigo y colza al aumento de temperatura.....	87
3.4.3. Respuesta contrastante del estrés combinados según el ambiente.....	89
3.5. Conclusión.....	92
CAPÍTULO 4.....	93
Contribución de los CHS al sostenimiento de la productividad en condiciones de estrés térmico y lumínico post-floración	93
4.1. Introducción.....	94
4.2. Materiales y métodos.....	97
4.2.1. Mediciones	97
4.3. Resultados	101
4.3.1. Determinación de carbohidratos y peso de granos en trigo bajo estrés térmico y lumínico.....	101

4.3.2. Determinación de carbohidratos y peso de granos en colza bajo estrés térmico y lumínico.....	105
4.4. Discusión.....	109
4.4.1. Carbohidratos en tallo y dinámica de peso de grano en trigo.....	109
4.4.2. Carbohidratos en tallo y dinámica de peso de grano en colza.....	113
4.5. Conclusión.....	114
CAPÍTULO 5.....	115
Impacto del estrés térmico y lumínico post-floración sobre los cambios en las relaciones F/D sobre el peso de grano en trigo y colza.....	115
5.1. Introducción.....	116
5.2. Materiales y métodos.....	118
5.2.1. Mediciones	120
5.3. Resultados	123
5.3.1. Relación fuente/destino post-floración en trigo y colza sometidos a estrés	123
5.3.2. Determinación de carbohidratos del tallo y peso de grano en trigo bajo estrés y distintas relaciones fuente/destino en Buenos Aires	124
5.3.3. Experimento en colza primaveral para determinar dinámica de carbohidratos.....	128
5.1.1.1. Variables ambientales y fenología.....	128
5.1.1.2. Dinámica de carbohidratos del tallo y peso de grano.....	129
5.4. Discusión.....	132
5.4.1. Fuente/destino en trigo y colza.....	133
5.4.2. Carbohidratos en tallo y dinámica de peso de grano en trigo ante manipulación de la relación fuente/destino	134
5.4.3. Dinámica de carbohidratos de reserva en tallo durante el ciclo de colza	134
5.5. Conclusión.....	137
CAPÍTULO 6.....	138
Discusión general.....	138
6.1. Introducción.....	139
6.2. Contraste de hipótesis.....	141
6.3. Avances logrados	147
6.4. Posibles estrategias de adaptación frente a eventos combinados de alta temperatura y reducción de la radiación en el Cono Sur de Sudamérica	149
6.5. Consideraciones para investigaciones futuras	153
REFERENCIAS.....	156
ANEXO	170

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Coordenadas, altitud y serie climática de las 33 localidades a analizar divididas por áreas. Se detallan las fechas típicas de siembra, floración y madurez fisiológica de trigo y colza de cada zona. Datos ordenados por latitud de norte a sur.....	288
Cuadro 2.2. Probabilidad acumulada de estrés combinado de calor y nubosidad durante el período de post-floración para cada localidad: temperaturas máximas diarias superiores a 30°C ($T > 30^{\circ}\text{C}$), incremento de 5°C sobre la máxima diaria media histórica ($T + 5^{\circ}\text{C}$), y radiación solar global $\leq 50\%$ de la radiación media diaria histórica ($R50\%$). Datos ordenados por latitud de norte a sur.....	41
Cuadro 3.1. Temperatura media durante el periodo post-floración, temperaturas máximas y medias durante las horas de tratamientos, radiación solar global incidente acumulada (RG), temperatura media diaria, carga de calor ($> 30^{\circ}\text{C}$, $^{\circ}\text{Ch}$), cociente fototermal (Q) y cociente fototermal ponderado por déficit de presión de vapor (Q_{DPV}) durante los días de tratamientos en trigo y colza en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Q se calculó con $T_b = 8,2^{\circ}\text{C}$ en trigo y 0°C en colza. C: control; S: sombreado; HT: alta temperatura; S+HT: combinado.....	69
Cuadro 3.2. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) en relación al control del rendimiento, biomasa, índice de cosecha (IC) y altura final de planta en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....	71
Cuadro 3.3. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) en relación al control del número de granos (NG), peso de mil granos (P1000) y concentración de proteína en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....	72
Cuadro 3.4. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) respecto al control de la eficiencia de fructificación en planta entera, vástago principal y macollos en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).	74
Cuadro 3.5. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) en relación al control del rendimiento, biomasa, índice de cosecha (IC) y altura final de planta en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT), y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....	75
Cuadro 3.6. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) respecto al control del número de granos (NG), peso de mil granos (P1000), concentración de aceite y proteína de grano en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S +HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....	76
Cuadro 3.7. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) respecto al control de eficiencia de fructificación en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizado en colza en experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....	78
Cuadro 4.1. Contenido absoluto de carbohidratos solubles en tallo (CHS) de trigo al inicio y fin de los tratamientos y a madurez fisiológica (MF), carbohidratos translocados desde fin de tratamientos a madurez fisiológica y la relación de translocación de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va)	

y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).....104

Cuadro 4.2. Parámetros de la dinámica del peso de grano (PG) y área de la cara mayor del grano (mm^2) en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia y Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada localidad ($p < 0,05$)...105

Cuadro 4.3. Contenido absoluto de carbohidratos solubles en tallo (CHS) de colza al inicio y fin de los tratamientos y a madurez fisiológica (MF), carbohidratos translocados desde la finalización de los tratamientos a madurez fisiológica y la relación de translocación de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).....107

Cuadro 4.4. Parámetros de la dinámica del peso de grano (PG) y área del grano (mm^2) en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia y Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada localidad ($p < 0,05$).....109

Cuadro 5.1. Detalles de ensayos experimentales realizados teniendo en cuenta la especie, genotipo utilizado, localidad y año.....118

Cuadro 5.2. Efecto simple de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) y de las distintas relaciones fuente/destino (F:D): sin manipular (SM), desespiguillado (DE) y deshojado (DH), y de su interacción (tratamiento x F:D) sobre el peso de mil granos (P1000) del experimento en Buenos Aires. Medias $\pm$ SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).....125

Cuadro 5.3. Parámetros de la dinámica del peso de grano (PG) en trigo en las distintas relaciones fuente/destino en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizados en el ensayo de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada tratamiento ($p < 0,05$).....128

Cuadro 5.4. Valores medios de rendimiento, número de granos (NG) y peso de mil granos (P1000) junto con el contenido de CHS máximo, en madurez fisiológica, translocados a granos y su contribución al rendimiento. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).....132

Cuadro S. 2.1: Fechas calendario tomadas como referencia de la ocurrencia de floración y madurez de trigo y colza, y duración en días calendario entre ambos eventos para las 33 estaciones meteorológicas analizadas. Estaciones ordenadas por latitud de norte a sur.170

Cuadro S. 3.1: Cociente fototermal (Q) y cociente fototermal ponderado por el déficit de presión de vapor (Q_{DPV}) durante los días de tratamiento en trigo calculado según temperatura base (T_b) de $4,5^\circ\text{C}$ y $8,2^\circ\text{C}$ en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....171

Cuadro S. 3.2: Radiación solar global incidente diaria (RG), temperatura media, máxima y mínima (T_{media} , $T_{máx}$ y $T_{mín}$, respectivamente) durante la etapa de emergencia a floración y de floración a madurez de trigo y colza en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA)...172

Cuadro S. 3.3: Duración de las fases fenológicas en tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$) desde emergencia a madurez fisiológica en trigo y colza en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). E: emergencia, Es: espigazón, IF: inicio de floración, F: floración y MF: madurez fisiológica.....172

Cuadro S. 3.4: Comparación de las temperaturas máxima, mínima y media registradas durante los experimentos realizados en Valdivia (2019-2020) y Buenos Aires (2020), en relación con la serie climática histórica de cada localidad (1983-2022).....173

Cuadro S. 4.1. Contenido absoluto de biomasa aérea de trigo en distintos momentos (inicio y fin de tratamientos, madurez y durante post-floración), y biomasa translocada a granos para los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).....179

Cuadro S. 4.2. Contenido absoluto de biomasa aérea de colza en distintos momentos (inicio y fin de tratamientos, madurez y durante post-floración), y biomasa translocada a granos para los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).....180

Cuadro S. 5.1. Cuadro ANOVA de parcelas divididas con los efectos del tratamiento de estrés (control, sombreado, alta temperatura y combinado), la manipulación de F/D (sin manipular, desespiguillado y deshojado) y su interacción.....181

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1.1. Panel superior: Cambio relativo de la temperatura media global (°C) hasta el año 2017 y su proyección al año 2040 respecto del período pre-industrial: 1850-1900. Fuente IPCC (2018). Panel inferior: Tendencias (%) en la precipitación anual en el período 1900-2000. Fuente IPCC (2001)...4

Fig. 1.2. Panel izquierdo: Ubicación esquemática del período crítico para la determinación del rendimiento en trigo y colza. Se detallan los estados de siembra (S), emergencia (E), floración (FL) y madurez fisiológica (MF). Adaptado de Fischer (1985) para trigo y de Kirkegaard et al. (2018) para colza. Panel derecho: Relación entre el número final de granos (NG) por planta y la tasa de crecimiento por planta (TCP) en trigo y colza durante el período crítico (no a escala). Adaptado de Abbatte (1997) y Diepenbrock (2000).8

Fig. 2.1. Mapa del Cono Sur de Sudamérica con las localidades analizadas. Las líneas punteadas horizontales delimitan 3 áreas en el mapa: norte, centro y sur (fuente: <http://maps.google.com/>). ..266

Fig. 2.2. Probabilidades diarias de ocurrencia de eventos individuales a partir del 1° de septiembre en localidades representativas del Cono Sur de Sudamérica. Se muestran: temperaturas máximas diarias $>30^{\circ}\text{C}$ ($T>30^{\circ}\text{C}$, panel izquierdo), aumentos 5°C respecto del promedio histórico de la temperatura máxima diaria ($T+5^{\circ}\text{C}$, panel central), y días con nubosidad definida como radiación solar global $\leq 50\%$ del promedio histórico diario ($R50\%$, panel derecho). Las flechas en el eje x indican las fechas típicas de floración (roja) y madurez fisiológica (azul) para trigo y colza. Los valores en la esquina superior derecha de cada panel indican la probabilidad media de ocurrencia del evento durante el período posterior a la floración.....322

Fig. 2.3. Probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad, $T>30^{\circ}\text{C}$ más $R50\%$, en localidades del Cono Sur de Sudamérica. El color del círculo va del más claro al más oscuro en relación con el aumento de la probabilidad. El diámetro de los círculos es proporcional al número de días con eventos combinados en un mes. Las líneas de rayas horizontales delimitan las áreas norte, centro y sur... ..355

Fig. 2.4. Probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad, $T+5^{\circ}\text{C}$ más $R50\%$, en localidades del Cono Sur de Sudamérica. El color del círculo va del más claro al más oscuro en relación con el aumento de la probabilidad. El diámetro de los círculos es proporcional al número de días con eventos combinados en un mes. Las líneas de rayas horizontales delimitan las áreas norte, centro y sur.. ..366

Fig. 2.5. Gráfico de dispersión de la probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad $T>30^{\circ}\text{C}$ más $R50\%$ y el número de días con el estrés para todas las localidades ($n=33$) del norte (círculos), centro (triángulos) y Sur (cruz) áreas del Cono Sur de Sudamérica....37

Fig. 2.6. Gráfico de dispersión de la probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad $T+5^{\circ}\text{C}$ más $R50\%$ para todas las localidades ($n=33$) de las áreas norte (círculos), centro (triángulos) y sur (cruz) del Cono Sur de Sudamérica.....38

Fig. 2.7. Probabilidades acumuladas de estrés combinado de calor y nubosidad en función de los días desde el 1 de septiembre en localidades representativas del Cono Sur de Sudamérica. Las flechas en el eje x indican el momento típico de floración (flecha roja) y madurez fisiológica (flecha azul) del trigo y colza.....39

Fig. 3.1. Radiación solar incidente global (RSI) y temperatura del aire diaria ($T_{\text{máx}}$: temperatura máxima y $T_{\text{mín}}$: temperatura mínima) registrada en Valdivia (panel izquierdo) y Buenos Aires (panel derecho) a lo largo de los ciclos de cultivo de trigo y colza. Las barras muestran una

representación esquemática de los ciclos de cultivo del trigo y la colza para ambas localidades. El área punteada indica el momento de los tratamientos de sombreado, calor y combinación de calor y sombreado durante la post-floración. S: siembra, E: emergencia, Es: espigazón, IF: inicio de floración, F: floración y MF: madurez fisiológica.....677

Fig. 3.2. Cociente fototermal (Q) desde floración en trigo (panel izquierdo) o inicio de floración en colza (panel derecho) a madurez fisiológica de los tratamientos control en Valdivia (gris claro) y Buenos Aires (gris oscuro). Q fue calculado considerando una temperatura base de 4.5°C en trigo, y 0°C en colza.....68

Fig. 3.3. Relación entre la contribución de macollos y de los vástagos principales en trigo al rendimiento, número de granos (NG) y peso de mil granos (P1000) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) en los experimentos realizados en Valdivia (Va, símbolos abiertos) y Buenos Aires (BA, símbolos cerrados). Las líneas punteadas representan la relación 1:1.733

Fig. 3.4. Relación entre la contribución de las ramificaciones y del racimo principal en colza al rendimiento (a), número de granos (NG) (b) y peso de mil granos (P1000) (c) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y eventos combinados (S+HT) en los experimentos realizados en Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Las líneas punteadas representan la relación 1:1.....777

Fig. 3.5. Relación entre rendimiento (panel superior), número de granos (NG; panel central) o peso de mil granos (P1000; panel inferior) y el cociente fototermal corregido por déficit de presión de vapor (Q_{DPV}) durante la imposición de tratamientos en trigo (panel izquierdo) y colza (panel derecho) en Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). El Q_{DPV} se calculó considerando una temperatura base de 8,2°C (valores debajo del eje x) o 4,5°C (valores entre paréntesis encima del eje x) para trigo, y de 0°C para colza. Se ajustaron las regresiones con las 4 repeticiones y se representaron gráficamente las medias.....79

Fig. 3.6. Biplot de los dos primeros componentes principales (CP 1 y CP 2) de las variables ambientales y de cultivo analizadas en trigo (panel superior) y colza (panel inferior) en Valdivia y Buenos Aires. Puntos azules indican tratamientos y localidad (control (C); sombreado (S); alta temperatura (HT); estrés combinado (S+HT); Valdivia (Va); Buenos Aires (BA)). Puntos amarillos con vectores indican las variables analizadas. Abreviaturas: T máx. estrés: temperatura máxima ambiente durante el estrés; T promedio estrés: temperatura promedio ambiente durante el estrés; RSI acumulado: radiación solar incidente acumulada; Ef. fructificación: eficiencia de fructificación.822

Fig. 4.1. Esquema teórico en trigo mostrando la evolución del peso seco de grano en mg (línea llena) y la concentración de carbohidratos solubles en los tallos (CHS (%), línea discontinua) en función de los días desde antesis en trigo. Lag: fase lag, LLef: llenado efectivo de los granos, MF: madurez fisiológica y TLLG: tasa de llenado de granos. Adaptado de la tesis doctoral de Lo Valvo (2017).....966

Fig. 4.2. Concentración de carbohidratos solubles en tallo de trigo (CHS (%), panel izquierdo) y su contenido absoluto ($g\ m^{-2}$, panel derecho) determinados en 3 momentos (previo y posterior a los tratamientos y en madurez fisiológica) y dinámica del peso del grano (panel derecho) en función de los días desde floración en los experimentos de Valdivia (panel superior) y Buenos Aires (panel inferior). El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT). Momento de imposición de tratamientos en trigo: +10 a +20 días desde antesis (Valdivia) y +7 a +14 días desde antesis (Buenos Aires). Los asteriscos señalan diferencias significativas entre tratamientos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$;

*** $p < 0,001$). Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores los °Cd desde floración. Los parámetros de la dinámica del peso de grano se detallan en el Cuadro 4.2.....1033

Fig. 4.3. Concentración de carbohidratos solubles en tallo de colza (CHS %, panel izquierdo) y su contenido absoluto (g m^{-2} , panel derecho) determinados en 3 momentos (previo y posterior a los tratamientos de estrés y en madurez fisiológica) y dinámica del peso del grano (panel derecho) en función de los días desde floración en los ensayos de Valdivia (panel superior) y Buenos Aires (panel inferior). El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT). Momento de imposición de tratamientos en colza: +14 hasta +24 días desde IF. Los asteriscos señalan diferencias significativas entre tratamientos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd. Los parámetros de la dinámica del peso de grano se detallan en el Cuadro 4.4.....106

Fig. 5.1. Relaciones entre a) rendimiento, b) peso de granos (PG) y c) concentración de proteína en grano, y la relación fuente/destino post-floración (F:D) en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). En (a), la línea llena representa el análisis de regresión para Valdivia.....123

Fig. 5.2. Relaciones entre a) rendimiento, b) peso de granos (PG), c) concentración de aceite en grano, d) concentración de proteína en grano, y la relación fuente/destino post-floración (F:D) en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S +HT) en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).124

Fig. 5.3. Concentración de carbohidratos solubles en tallo de trigo (CHS, %) determinados en 3 momentos (previo y posterior a los tratamientos y en madurez fisiológica) para distintas relaciones fuente/destino (control, deshojado (DH) y desespiguillado (DE)) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) en el ensayo de Buenos Aires 2020. El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos y la flecha sobre el eje X el momento de deshojado y desespiguillado. Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd.126

Fig. 5.4. Contenido de carbohidratos solubles en tallo de trigo (CHS, g m^{-2}) y dinámica de peso de grano para distintas relaciones fuente/destino (control, deshojado (DH) y desespiguillado (DE)) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) en el ensayo de Buenos Aires 2020. El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos y la flecha sobre el eje X el momento de deshojado y desespiguillado. Los asteriscos señalan las diferencias significativas entre tratamientos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd.....127

Fig. 5.5. Radiación solar global incidente (RSI, panel izquierdo) y temperatura máxima y mínima diaria (panel derecho) durante el ciclo de los cultivares de colza. Las letras sobre el eje X hacen referencia a los cultivares Diamond (D), Nuola (N) y Macacha (M) e indican los períodos de floración (color negro) y de madurez fisiológica (color gris).....129

Fig. 5.6. Dinámica de la concentración de carbohidratos solubles en tallo (CHS; %) en 3 genotipos de colza (Diamond, Nuola, Macacha) en función de los días desde inicio de floración. Las barras indican el desvío estándar. La línea punteada indica el día de inicio de floración (día 0), y la flecha el momento de madurez fisiológica. Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd.....130

Fig. 5.7. Dinámica del contenido absoluto de carbohidratos solubles en tallo (CHS; g m^{-2}) y del peso de grano en 3 genotipos de colza (Diamond, Nuola 300, Macacha) en función de los días desde inicio de floración. Las barras indican el desvío estándar, y la línea punteada indica el día de inicio

de floración (día 0), y la flecha el momento de madurez fisiológica. Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd.131

Fig. 6.1. Esquema conceptual donde se señalan las relaciones entre las variables de cultivo (componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento y la calidad de granos), y las variables del ambiente durante la imposición de los tratamientos de alta temperatura y baja radiación en el período de post-floración en trigo (esquema superior) y colza (esquema inferior). Los colores de las barras debajo de las variables de cultivo indican los tipos de efectos causados por los estreses: sinérgico (rosado), antagónico (celeste), aditivo (gris) o neutro (negro), para los experimentos de Valdivia (barra izquierda) y Buenos Aires (barra derecha).148

Fig. S. 2.1. Representación de la probabilidad diaria promedio de ocurrencia de $T > 30^{\circ}\text{C}$, $T + 5^{\circ}\text{C}$ y R50% a lo largo del periodo típico post-floración (desde floración hasta MF) en trigo y colza en las 33 localidades analizadas del Cono Sur, ordenadas de norte a sur. A la derecha, se indica la probabilidad promedio de cada evento mediante una escala de colores de claro a oscuro según su magnitud.171

Fig. S. 3.1. Radiación solar global incidente (RG) durante el período posterior a la floración en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicado a trigo (panel superior) y colza (panel inferior) en los experimentos de Valdivia y Buenos Aires.174

Fig. S. 3.2. Temperatura media diaria durante el período de post-floración (panel izquierdo) y temperatura del aire dentro de las carpas durante las horas de tratamiento (panel derecho) en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados a trigo y colza en el experimento de Valdivia. La línea punteada en el panel derecho representa el umbral de temperatura de 30°C175

Fig. S. 3.3. Temperatura media diaria durante el período de post-floración (panel izquierdo) y temperatura del aire dentro de las carpas durante las horas de tratamiento (panel derecho) en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados a trigo y colza en el experimento de Buenos Aires. La línea punteada en el panel derecho representa el umbral de temperatura de 30°C176

Fig. S. 3.4. Relación entre el rendimiento y el índice de cosecha en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en colza durante la post-floración en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).176

Fig. S. 3.5. Relación entre rendimiento relativo (a), número de grano (NG; b) o peso de mil granos (P1000; c) y la carga de calor en tratamiento control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en trigo y colza en Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Valores relativizados según los tratamientos control de Valdivia y Buenos Aires. T: trigo y C: colza.177

Fig. S. 3.6. Relaciones entre la concentración de proteína en grano y el número de granos (NG) o el peso de mil granos (P1000) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en trigo (panel superior) y colza (panel inferior) durante la post-floración en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).177

Fig. S. 3.7. Relación entre la concentración de aceite en grano de colza y el peso de mil granos (P1000) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).178

Fig. S. 3.8. Relación entre la concentración de proteína y la concentración de aceite en grano de colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).178

Fig. S. 3.9. Relación entre el peso de mil granos (P1000) y el número de granos (NG) en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT), y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....178

Fig. S. 3.10. Relación entre el número de granos (NG) y la eficiencia de fructificación (EF) en colza en planta entera (panel izquierdo), racimo principal (panel central) y ramificaciones (panel derecho) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT), y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).....179

Fig. S. 4.1. Relación entre el área del grano y el peso de grano a madurez en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (panel izquierdo, símbolos blancos) y Buenos Aires (panel derecho, símbolos negros) en trigo (panel superior) y colza (panel inferior).....180

ABREVIATURAS

C: tratamiento control
CHS: carbohidratos solubles en agua
Ec.: ecuación
EF: eficiencia de fructificación
Expt: experimento
F:D: fuente/destino
Fig.: figura
Fig. S.: figura suplementaria
HT: tratamiento de alta temperatura
IC: índice de cosecha
MF: madurez fisiológica
NG: número de granos
PG: peso de grano
PAR_{INT}: radiación solar fotosintéticamente activa interceptada
PAR_{INC}: radiación solar fotosintéticamente activa incidente
PAR_{TR}: radiación solar fotosintéticamente activa transmitida
RSI: radiación solar incidente global
S: tratamiento de sombreo
S+HT: tratamiento combinado de sombreo y alta temperatura
SEM: error estándar de la media
TCP: tasa de crecimiento por planta
Tb: temperatura base
Tm: temperatura media
Trat: tratamientos
TT: tiempo térmico

RESUMEN

Rendimiento y calidad de granos de trigo y colza ante un estrés térmico y lumínico combinados en post-floración

En el Cono Sur de Sudamérica, la probabilidad de ocurrencia de altas temperaturas combinadas con nubosidad aumenta durante el período de post-floración de cultivos templados como trigo y colza. Los efectos de este escenario climático sobre el rendimiento y la calidad de granos son aún desconocidos. Estudios previos han evaluado estos estreses de forma individual, ya sea por alta temperatura o por reducción en la radiación incidente, pero no han sido abordados conjuntamente. El objetivo de esta tesis fue analizar las limitaciones impuestas por estreses abióticos combinados de alta temperatura y baja radiación incidente durante la post-floración de trigo y colza sobre el rendimiento y la calidad de granos en dos ambientes contrastantes. Para ello, se realizaron experimentos a campo en dos ambientes de diferente potencial de rendimiento: Buenos Aires (FAUBA, Argentina), de potencial medio de rendimiento, y Valdivia (UACH, Chile), considerado de alto potencial. En ambos experimentos se utilizaron los mismos genotipos de trigo y colza, ajustando la densidad y la fecha de siembra según la localidad. Los tratamientos aplicados fueron: control, sombreo, alta temperatura y estrés combinado por sombreo y alta temperatura durante las horas centrales del día. Para hacer efectivos los tratamientos, se colocaron carpas portátiles en todas las parcelas durante 10 días a los 7-10 días desde anthesis en trigo, y a los 14 días desde inicio de la floración en colza. Los resultados mostraron una reducción significativa en el rendimiento de grano bajo estrés combinado en Buenos Aires, con caídas del 46% en trigo y 39% en colza, mientras que en Valdivia no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos. En colza, el estrés combinado generó una compensación entre el número de granos (-40%) y el peso de mil granos (+43%) en Valdivia, mientras que en Buenos Aires se observó una penalización en el peso de mil granos (-25%). Respecto a la calidad de los granos, no se observaron diferencias en la concentración de proteína en trigo en ambos experimentos, mientras que en colza se registró un aumento en la proteína (+15%) bajo estrés combinado en Buenos Aires. La concentración de aceite en colza no fue afectada por los tratamientos en ninguno de los experimentos. En conjunto, los resultados evidencian que el estrés combinado tuvo un impacto severo sobre el rendimiento de trigo y colza en Buenos Aires, mientras que en Valdivia su efecto fue atenuado, lo que sugiere una mayor estabilidad de ambos cultivos frente al estrés en ese ambiente. Las condiciones ambientales más favorables de Valdivia, temperaturas ambientes más templadas y mayores niveles de radiación solar, favorecieron una alta relación fuente/destino post-floración y una alta compensación peso/número de granos, lo que redujo la sensibilidad de los cultivos a estos estreses abióticos en comparación con Buenos Aires. Estos hallazgos resaltan la importancia de adaptar las estrategias de manejo según el contexto ambiental, con el fin de mitigar los efectos adversos del cambio climático.

Palabras clave: *Triticum aestivum* L., *Brassica napus* L., estrés combinado, estrés térmico, sombreo, proteína, aceite.

ABSTRACT

Grain yield and quality of wheat and rapeseed affected by combined temperature and radiation stresses during post-flowering

In the Southern Cone of South America, the probability of high temperatures combined with cloudiness increases during the post-flowering period of temperate crops such as wheat and rapeseed. The effects of this combined climate scenario on grain yield and quality are still unknown. Previous studies have evaluated these stresses individually, either high temperature stress or reduction in incident radiation, but they have not been addressed together. The objective of this thesis was to analyze the limitations imposed by the combined abiotic stresses of high temperature and low incident radiation during the post-flowering period of wheat and rapeseed on grain yield and quality in two contrasting environments. To achieve this, field experiments were conducted in two environments with different yield potentials: Buenos Aires (FAUBA, Argentina), with medium yield potential, and Valdivia (UACH, Chile), considered to have high yield potential. The same genotype of wheat and rapeseed was used in both experiments, adjusting the planting density and sowing date according to the location. The treatments applied were: control, shading, high temperature, and combined stress from shading and high temperature during the central hours of the day. To implement the treatments, portable tents were placed over all plots for 10 days, starting 7-10 days after anthesis in wheat, and 14 days after the beginning of flowering in rapeseed. The results showed that grain yield was significantly reduced under combined stress in wheat (-46%) and rapeseed (-39%) in Buenos Aires, while no significant differences between treatments were observed in Valdivia. In rapeseed, combined stress caused a trade-off between grain number (-40%) and thousand kernel weight (+43%) in Valdivia, while thousand kernel weight was reduced (-25%) in Buenos Aires. Regarding grain quality, no differences in protein concentration were observed in wheat in either experiment, while in rapeseed protein increased (+15%) due to combined stress in Buenos Aires. No effects on oil concentration in rapeseed grains were observed in either experiment. The results showed that combined stress had a significant impact on wheat and rapeseed yield in Buenos Aires, while it was less severe in Valdivia, indicating greater stability of both crops under combined stress. The more favorable environmental conditions in Valdivia, such as milder background temperatures and higher solar radiation levels, facilitated a higher source/sink ratio post-flowering and an efficient trade-off between grain weight and number, resulting in a lower sensitivity of the crops to these abiotic stresses compared to Buenos Aires. These results highlight the importance of adapting management strategies according to the environmental context in order to mitigate the adverse effects of climate change.

Keywords: *Triticum aestivum* L., *Brassica napus* L., combined stress, heat stress, shading, protein, oil.

CAPÍTULO 1

Introducción General

1.1. Planteo del problema y revisión de antecedentes

1.1.1. Futuros escenarios climáticos

De acuerdo con el informe del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC, 2018), la temperatura media global está aumentando $0,2^{\circ}\text{C}$ ($\pm 0,1^{\circ}\text{C}$) por década. Para el año 2017, ya se había alcanzado un incremento de 1°C respecto al período pre-industrial (1850-1900), y se prevé que la temperatura media global aumente en $1,5^{\circ}\text{C}$ hacia el año 2040 (IPCC, 2018) (Fig. 1.1, panel superior). Además, se ha observado un incremento más rápido de la temperatura nocturna en comparación con la diurna desde 1950, lo que indica que este incremento se debe al efecto invernadero y no a un aumento en la radiación solar (IPCC, 2018). La aceleración del ciclo hidrológico es otro indicador consistente con el calentamiento global (Barros *et al.*, 2000).

A futuro, se esperan incrementos en la variabilidad climática y en las temperaturas medias para muchas regiones del mundo, lo que contribuirán a una mayor frecuencia de eventos de altas temperaturas (Rezaei *et al.*, 2014). Para América del Sur, se proyecta un aumento de hasta 4°C en la temperatura media hacia fines del siglo XXI (Magrín, 2015). Además, esta región muestra una de las tendencias más marcadas de incremento en la precipitación anual durante el siglo XX (Giorgi, 2003). En el este de los Andes, estas tendencias positivas en las precipitaciones se intensificaron en la segunda mitad del siglo XX, coincidiendo con el agravamiento del calentamiento global (Barros *et al.*, 2000; IPCC, 2018), lo que incremento la nubosidad en la región (Fig. 1.1, panel inferior).

Además del aumento de la temperatura, la atenuación solar (“solar dimming”), definida como la disminución de la radiación solar que alcanza la superficie terrestre debido al incremento de la nubosidad y la contaminación del aire, se ha convertido en un desafío para la producción de cultivos. Aunque la nubosidad no explica totalmente la

atenuación solar, es su principal modulador, provocando cambios en los flujos de radiación solar incidente a lo largo de varias décadas (Norris y Wild, 2007; Bartoszek *et al.*, 2020). Entre 1950 y 1980, se registró una reducción promedio de la radiación solar de alrededor del 1,3 % por década, equivalente a 7 W m^{-2} en estaciones terrestres de todo el mundo (Gilgen *et al.*, 1998; Liepert, 2002; Raichijk, 2011; Matuszko y Stanisław, 2015). Otros estudios reportaron disminuciones de la radiación solar de hasta $0,51 \pm 0,05 \text{ W m}^{-2}$ por año, lo que equivale a una reducción del 2,7 % por década durante la segunda mitad del siglo XX (Stanhill y Cohen, 2001). Aparentemente, este ha sido un fenómeno global, ya que se reportaron resultados similares para áreas específicas como la ex Unión Soviética (Russak, 1990; Abakumova *et al.*, 1996), la Cuenca del Mediterráneo (Aksoy, 1997; Omran, 2000), EE. UU. (Liepert, 2002), China (Ren *et al.*, 2005) y el sur de África (Power y Mills, 2005). En el Cono Sur, se estimó una reducción de la radiación solar de $0,59 \text{ W m}^{-2}$ por año entre 1960 y 1990 (Stanhill y Cohen, 2001). Sin embargo, no se dispone de información sobre los eventos de nubosidad en las latitudes del Cono Sur durante los últimos años. Estos eventos de nubosidad son relevantes para la producción agrícola, ya que afectan la capacidad fotosintética y, en consecuencia, el crecimiento de los cultivos. Una cuestión aún por explorar, y que esta tesis pretende abordar, es cómo los eventos convergentes de mayor temperatura y menor radiación, resultantes tanto de la atenuación solar como de la nubosidad, podrían influir en la producción de biomasa y el rendimiento.

Cabe destacar, que los gases de efecto invernadero permanecen durante décadas en la atmósfera, y el sistema climático responde a su acumulación con un retraso temporal también de varias décadas. Por esta razón, como consecuencia de las emisiones pasadas, el cambio climático en las próximas décadas es inevitable (Barros y Bejarán, 2005). Como consecuencia, se prevé que las actividades agrícolas serán severamente afectadas, con

importantes disminuciones en los rendimientos (Conde y Saldaña-Zorrilla, 2007). Para desarrollar nuevas variedades y sistemas de producción adaptados a las condiciones climáticas futuras, es fundamental comprender cómo responden las distintas especies a temperaturas elevadas y cómo mitigar sus efectos (Halford, 2009).

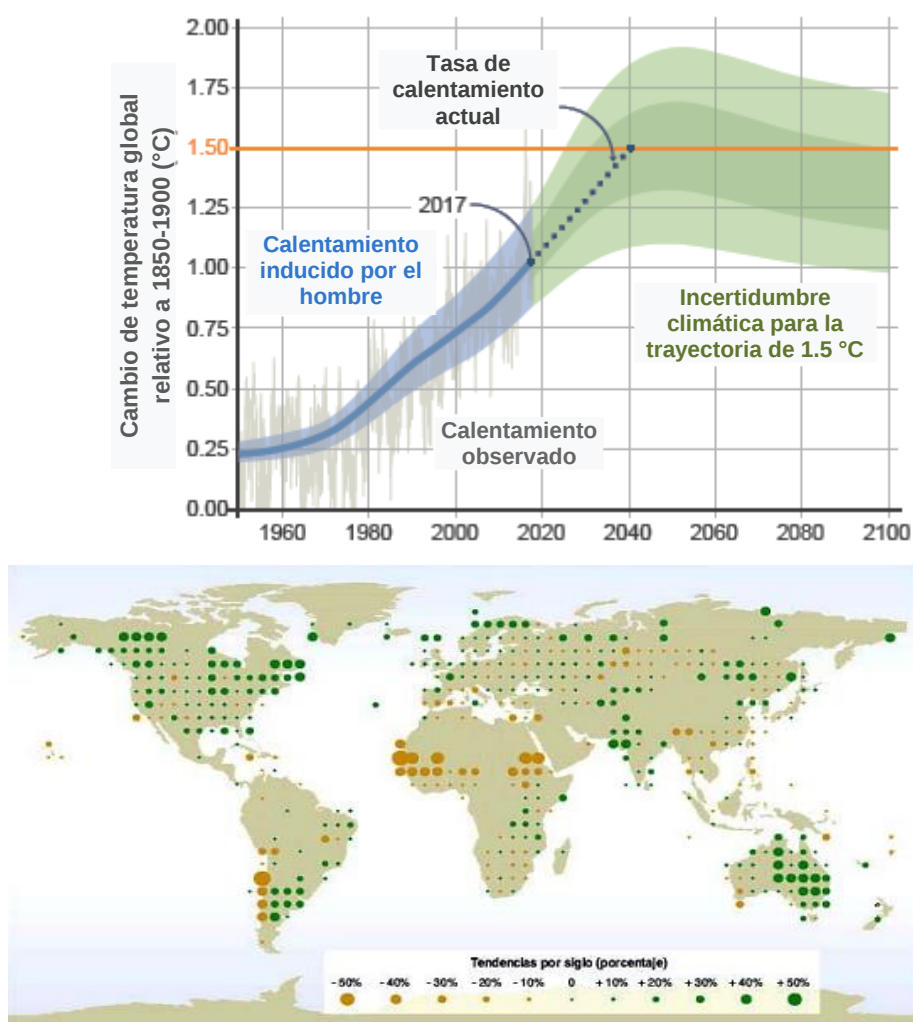


Fig. 1.1. Panel superior: Cambio relativo de la temperatura media global (°C) hasta el año 2017 y su proyección al año 2040 respecto del período pre-industrial: 1850-1900. Fuente IPCC (2018). Panel inferior: Tendencias (%) en la precipitación anual en el período 1900-2000. Fuente: IPCC (2001).

1.1.2. Relevancia de los cultivos de trigo y colza

El trigo pan (*Triticum aestivum* L.) es uno de los cultivos de grano de base alimenticia más importante a nivel mundial, cuyo uso final principal es la panificación con

destino a la alimentación humana (USDA, 2016). El trigo es considerado el cereal templado más relevante en términos de producción y área de cultivo en todo el mundo (Slafer *et al.*, 1994). En la campaña 2022, la producción mundial de trigo ascendió a valores que rondan las 800 millones de toneladas, lo que representa aproximadamente el 26 % de la producción mundial de cereales, posicionándose como el principal cereal invernal en el mercado mundial (FAO, 2024). En la Argentina constituye el principal cultivo invernal, tanto por su producción en volumen como en superficie cultivada, con una producción de 22 millones de toneladas bajo una superficie cercana a 6,5 millones de hectáreas durante la campaña 2022 (FAO, 2024). Más allá de su importancia productiva, cumple un rol clave en los sistemas de rotación agrícola por los numerosos beneficios que aporta al suelo: permite controlar la erosión debido a una mayor cobertura de rastrojos (Mannering y Meyer, 1963; Schillinger y Papendick, 1997), contribuir al aporte de carbono para mantener los niveles de materia orgánica y favorecer la porosidad (Barberis, 2014), mejorar la estructura del suelo y reducir su densificación gracias al efecto de su sistema radical, además de contribuir al control de malezas que afectan a los cultivos de verano (Donald *et al.*, 1986). Un sistema agrícola ampliamente adoptado en la Región Pampeana argentina es el sistema de doble cultivo trigo/soja, principalmente por su mayor productividad anual por unidad de superficie, y además por la alta rentabilidad de la soja y la tradición triguera en la región (Andrade y Satorre, 2015).

Otro cultivo invernal importante y que compite con el trigo en los sistemas de rotación agrícola del Cono Sur es la colza o canola (*Brassica napus* L.). La colza es una especie oleaginosa invernal de ciclo anual, cuyos principales usos son el aceite, utilizado para consumo humano y como materia prima para la producción de biodiesel, y la harina proteica para consumo animal (FAO, 2018). A nivel mundial, constituye la tercera

oleaginosa en importancia, detrás de la palma y la soja, pero la de mayor relevancia dentro de las oleaginosas invernales. Debido a las excelentes características oleaginosas de sus granos, presenta una alta demanda por parte de los mercados más exigentes. Durante la campaña 2022, la producción mundial de colza fue de 87,2 millones de toneladas, siendo los principales países productores la Unión Europea, Canadá, China, India y Australia. Durante los últimos 40 años, la colza a nivel mundial ha aumentado sostenidamente su productividad, a razón de 27 kg ha año⁻¹ (Rondanini *et al.*, 2012) debido a la creciente demanda de aceite comestible y de biocombustibles. A pesar del incremento de la productividad global, aún persiste una gran inestabilidad interanual en los rendimientos, en la mayoría de los países productores de colza (Rondanini *et al.*, 2012; Brown *et al.*, 2019). En Argentina, la producción de colza se encuentra poco desarrollada y difundida, debido en parte a que no se ha logrado estabilidad en los rendimientos. En las últimas campañas (2013-2019), ha declinado en Argentina la superficie sembrada de colza en valores que van desde 87 mil a 19 mil ha, en detrimento de incrementos en la superficie cultivada con trigo (Rondanini *et al.*, 2017; FAO, 2022). En la campaña 2022, la superficie ocupada con colza fue de 25,8 mil has, y los valores de producción fueron de 53 mil toneladas, con un rendimiento promedio cercano a las 2 t ha⁻¹ (FAO, 2022).

La incorporación de colza en los esquemas de rotación agrícola presenta numerosas ventajas tanto para el productor como para la industria aceitera, especialmente porque se trata de la única oleaginosa invernal y la base de la producción de aceites en Argentina está dada por cultivos estivales (e.g. soja, girasol). De esta manera, permitiría acceder al mercado en una época del año en la cual la industria aceitera se encuentra más inactiva y no se superpone con la molienda de las otras oleaginosas. Otra ventaja de incorporar colza al sistema productivo es que, al tratarse de un cultivo adaptado a zonas templado-frías, ofrece

una alternativa a los cereales invernales en la mayoría de las regiones agrícolas templadas del mundo (Miralles et al., 2001). Asimismo, contribuye a diversificar los esquemas de rotación mediante la inclusión de un cultivo invernal no gramínea. Adicionalmente, libera el lote aproximadamente un mes antes que los cereales de invierno, lo que favorece la implantación de un cultivo de segunda. En conjunto, estas características posicionan a la colza como una opción valiosa dentro de los actuales esquemas de intensificación agrícola sustentable (Andrade y Satorre, 2015).

Dada la relevancia global de los cultivos invierno-primaverales como el trigo y la colza, la creciente recurrencia de escenarios climáticos adversos vinculados al cambio climático, y la limitada información disponible sobre los efectos de estreses abióticos combinados en condiciones de campo, hacen necesario profundizar en el conocimiento del comportamiento comparativo de ambos cultivos frente a la ocurrencia de estos estreses.

1.1.3. Estudio de la ecofisiología comparada en trigo y colza frente a estreses abióticos

A través de la ecofisiología comparada de cultivos se ha logrado aumentar el conocimiento acerca de la respuesta de los cultivos ante situaciones ambientales cambiantes (Sadras y Calderini, 2014). A partir de su estudio, se ha podido definir la ubicación y duración del período crítico de determinación del rendimiento, abarcando etapas de pre y post-floración en trigo, y de post-floración en colza (Fig. 1.2, panel izquierdo). El período crítico es aquel período del cultivo en el cual disminuciones en la tasa de crecimiento generan una caída significativa en el rendimiento en grano o en sus componentes numéricos, ya sea el número de granos por superficie y/o el peso medio de granos (Cárcova et al., 2004).

En trigo el período crítico coincide con el momento de definición del número de granos (NG), abarcando desde 20 días previos (vaina engrosada) a 10 días posteriores (cuaje de granos) a antesis (Fischer, 1975; Fischer y Stockman, 1980). El peso del grano (PG) en trigo se define en el período de llenado efectivo de granos ocurriendo desde el cuaje hasta la madurez fisiológica (Calderini *et al.*, 2001; González-Navarro *et al.*, 2015, Herrera y Calderini, 2020). En colza primaveral, el período crítico es más extenso que en trigo, y ha sido recientemente establecido entre 100 y 500°Cd después de inicio de floración (Kirkegaard *et al.*, 2018), período que abarca la definición del NG y gran parte del llenado de granos (definición del PG) (Kirkegaard *et al.*, 2018; Menéndez *et al.*, 2019; Verdejo y Calderini, 2020).

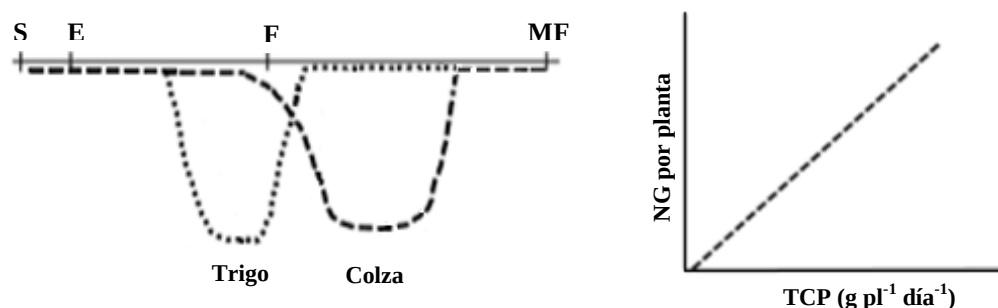


Fig. 1.2. Panel izquierdo: Ubicación esquemática del período crítico para la determinación del rendimiento en trigo y colza. Se detallan los estados de siembra (S), emergencia (E), floración (FL) y madurez fisiológica (MF). Adaptado de Fischer (1985) para trigo y de Kirkegaard *et al.* (2018) para colza. Panel derecho: Relación entre el número final de granos (NG) por planta y la tasa de crecimiento por planta (TCP) en trigo y colza durante el período crítico (no a escala). Adaptado de Abbatte (1997) y Diepenbrock (2000).

En relación directa con el NG, se puede señalar que ambas especies poseen la capacidad de generar un alto número de estructuras reproductivas potenciales. En trigo se destaca el número de espigas potenciales por unidad de superficie y de granos por espiga a través de la generación de macollos y flores por espiguilla respectivamente (Fischer, 1975; Sadras y Slafer, 2012; Slafer *et al.*, 2014). Colza posee la capacidad de aumentar el número

de silicuas por unidad de superficie en respuesta a la producción de ramas floríferas de distinto orden (Pinet *et al.*, 2015; Rondanini *et al.*, 2017). Estas características le otorgan a ambas especies una importante plasticidad reproductiva (Diepenbrock, 2000; Vilariño *et al.*, 2012).

Los distintos ambientes explorados a lo largo del período crítico impactan sobre el NG a través de la tasa de crecimiento por planta (TCP) lograda durante este período, la duración del período, la partición de materia seca a órganos reproductivos y la cantidad de granos fijados por unidad de biomasa particionada a los órganos reproductivos (Slafer *et al.*, 1990). La relación entre el NG por planta y la TCP se asemeja en su forma entre especies, siendo lineal en trigo (Abbate *et al.*, 1997) y posiblemente también en colza (Fig. 1.2, panel derecho). El tamaño y funcionalidad del área foliar, los valores mínimos de TCP para mantener macollos viables en trigo (muerte de macollos en período crítico) y permitir la sobrevivencia de plantas de colza (auto-raleo de plantas dominadas), junto con la capacidad de fijar granos por unidad de biomasa vegetativa del órgano reproductivo (llamado ‘fruiting efficiency’) pueden cambiar entre especies, y entre cultivares dentro de cada especie, en respuesta al estrés (Abbate *et al.*, 1998; Terrile *et al.*, 2017; Rondanini *et al.*, 2018), generando distintos mecanismos de respuesta del rendimiento al estrés abiótico. Estos aspectos no han sido abordados en profundidad en la literatura comparando ambas especies y en respuesta al estrés combinado por altas temperaturas y baja radiación.

Se conoce que la ocurrencia de un estrés durante el período que abarca desde el estado de vaina engrosada hasta antesis en trigo afecta principalmente el NG y, en menor medida, el PG (Calderini *et al.*, 1999; Ugarte *et al.*, 2007). Esta caída en el NG no llega a ser compensada por aumentos significativos en el PG. Por otro lado, se han observado resultados relativamente recientes en colza (Labra *et al.*, 2017) que indican que podría

existir compensación del PG (incrementos del 48 al 61%) cuando el NG es reducido por tratamientos de sombreado durante la floración. Este hecho evidencia el comportamiento diferente que pueden tener estas especies frente a la ocurrencia de un estrés durante el período reproductivo.

Una parte importante del impacto final de los estreses abióticos sobre el peso y la calidad de los granos está condicionada por la diferente limitación por fuente (i.e. área foliar y carbohidratos solubles en tallo en trigo y área de silicuas en colza) y destinos (i.e. granos) en cada cultivo durante el llenado efectivo de los granos, y el peso potencial que pueden lograr los destinos (i.e. capacidad intrínseca de los granos para acumular materia seca; definición según Bremner y Rawson, 1978). Cabe mencionar que en trigo la fotosíntesis post-floración es realizada principalmente por las hojas superiores del canopeo y en menor medida por el aporte de la fotosíntesis de la espiga (Maydup *et al.*, 2010; Serrago *et al.*, 2013; Sánchez-Bragado *et al.*, 2016). En cambio, el patrón foliar en colza ubica a las hojas de la roseta en el estrato inferior del canopeo, debajo del estrato de flores. Durante la floración se genera una importante capa superior del canopeo con flores amarillas de alto albedo, lo que ocasiona que hasta un 60% de la radiación incidente sea reflejada, sin poder penetrar en el canopeo. Esto acelera la senescencia de las hojas de la roseta, por lo que durante la post-floración la producción de fotoasimilados va a depender principalmente de la fotosíntesis realizada por las silicuas verdes (Diepenbrock, 2000; Berry y Spink, 2006; Rondanini *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2023). En consecuencia, las silicuas actúan como órganos fuente y destinos de los fotoasimilados.

Si bien se ha estudiado el efecto de un estrés térmico o lumínico de manera separada en trigo y colza, hay poca información bibliográfica respecto al estudio del impacto conjunto que podría generar la ocurrencia de ambos estreses durante la etapa inicial del

llenado efectivo de granos sobre el rendimiento y la calidad de grano en trigo y colza. Al comienzo del llenado efectivo tiene lugar la definición del PG en trigo, y es un período de superposición de procesos fisiológicos en colza, como apertura y crecimiento de flores, crecimiento de ramas, aborto de flores, silicuas y/o semillas, cuaje de granos e inicio del llenado efectivo.

1.1.4. Efecto del estrés térmico en trigo y colza

El estrés térmico suele definirse como un aumento en la temperatura máxima diaria por encima de un valor umbral y durante un período de tiempo suficiente como para provocar daños irreversibles en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Wahid *et al.*, 2007). El estrés por calor debido a las altas temperaturas ambientales es una seria amenaza para la producción de cultivos en todo el mundo (Hall, 2001). Durante las últimas décadas, la incidencia de golpes de calor ha aumentado progresivamente (Alexander *et al.*, 2006; Hansen *et al.*, 2012), siendo uno de los principales factores responsables de pérdidas de productividad (Schlenker y Roberts, 2009; Lobell *et al.*, 2011). En numerosos cultivos, principalmente en los invierno-primaverales como trigo o colza, la frecuencia y severidad de exposición a estrés térmico se incrementa hacia el período de post-floración (Stone, 2001).

Los rangos de temperatura óptima para trigo entre antesis y llenado de granos van desde 12 a 22°C para maximizar rendimiento (Farooq *et al.*, 2011), siendo 15°C la temperatura óptima durante el llenado de granos (Wardlaw y Wrigley, 1995). Exposiciones a temperaturas por encima de éstas pueden significar reducciones en el rendimiento (McDonald *et al.*, 1983; Macas *et al.*, 1999, 2000; Mullarkey y Jones, 2000; Tewolde *et al.*, 2006). En colza, si bien la temperatura óptima que maximiza el rendimiento varía con el

cultivar (invernal o primaveral) y con las fases de desarrollo, en promedio a lo largo del ciclo se encuentra alrededor de los 15-20°C (Leterme, 1988).

En trigo, la ocurrencia de altas temperaturas (por encima de los 32°C (Stone, 2001)) en el período alrededor de antesis provoca efectos directos sobre el establecimiento y crecimiento de los granos (e.g. causando aborto, afectando la actividad de enzimas de síntesis de compuestos en el grano) y efectos indirectos (e.g. acelerando la senescencia foliar). En trigo, altas temperaturas alrededor de antesis causan: incremento en el número de flores abortadas (Wardlaw y Wrigley, 1994), esterilidad en el polen (Ferris *et al.*, 1998), deshidratación de tejidos, reducción de la fotosíntesis (Xu *et al.*, 1995) y aceleración de la senescencia foliar (Harding *et al.*, 1990; Paulsen *et al.*, 1994). En comparación con las fases de pre-floración, donde la duración de las etapas de trigo y colza puede manipularse mediante el fotoperíodo y la sensibilidad a la vernalización, además de la temperatura, solo la temperatura modula la duración del período de llenado del grano. Cuando los eventos de alta temperatura suceden entre antesis y madurez fisiológica (MF) en trigo, el rendimiento en grano cae debido a un menor tiempo de captura de recursos, esto se debe a que si bien con altas temperaturas durante el período de llenado de los granos la tasa de acumulación de materia seca del grano se incrementa (Fischer, 1980; Kase y Catsky, 1984), no compensa el acortamiento en la duración del llenado, causando en consecuencia una reducción en el peso final de los granos (Slafer y Rawson, 1994; Wardlaw y Moncur, 1995; Lizana y Calderini, 2013; García *et al.*, 2016). Según Wardlaw y Moncur (1995), temperaturas por encima de los 34°C aceleran la tasa de senescencia foliar y provocan una menor duración del llenado de granos (Porter y Gawith, 1999; Asseng *et al.*, 2011). Si los eventos de alta temperatura ocurren al inicio del llenado de granos, se afecta el desarrollo del endosperma, lo que limita el peso potencial del grano (Hawker y Jenner, 1993).

Las respuestas del crecimiento y desarrollo de los granos pueden verse afectadas según el rango de temperaturas experimentado por el cultivo durante el llenado, ya se trate de temperaturas moderadas o elevadas. Las temperaturas moderadamente altas en el período post-floración en trigo, suelen reducir la duración del llenado de grano, debido a un aumento en la tasa de desarrollo, acompañado por un incremento en la tasa de llenado (Sofield et al., 1977; Stone, 2001). Wiegand y Cuellar (1981) observaron que un aumento de 1°C en el rango de 16 a 26°C acortó la duración del llenado en aproximadamente tres días. En contraste, temperaturas muy elevadas (>32°C) durante este período pueden causar un acortamiento aún más marcado del llenado, debido al cese prematuro del proceso y a una fuerte disminución en la tasa de llenado (Chowdhury y Wardlaw, 1978; Tashiro y Wardlaw, 1989; Stone, 2001). En relación a la composición de los granos de trigo, temperaturas muy altas (>32°C) o moderadamente altas (15-32°C) durante el llenado de granos pueden afectarla (Sofield *et al.*, 1977; Stone, 2001; Hernández-Espinoza *et al.*, 2018). Stone y Nicolas (1998) informaron que el estrés por calor aumenta la concentración de proteína del grano a pesar de que el contenido de proteína por grano se reduce por calor. Existe un incremento en el porcentaje de proteína en el grano cuando la temperatura aumenta de 15°C a 30°C debido a que la cantidad de almidón acumulada en los granos se reduce relativamente más que la cantidad de proteína (Jenner *et al.*, 1991).

En colza, ensayos en condiciones controladas demuestran que temperaturas de 32/26°C alternadas día y noche durante la etapa de floración pueden generar esterilidad de flores y caídas en el rendimiento (Polowick y Sawhney, 1988; McGregor, 1981; Morrison, 1993), que pueden estar acompañadas por caídas en el PG en cultivares sensibles (Aksouh *et al.*, 2001). Sin embargo, existe controversia en la literatura respecto a los procesos que resultan más afectados, entre ellos: menor viabilidad de granos de polen y fertilidad de los

óvulos (Morrison, 1993), aborto de flores y formación de silicuas partenocárpicas (Young *et al.*, 2004), o daño únicamente al ovario y los óvulos (Rao, 1992; Bouttier y Morgan, 1992). Resultados preliminares en ambientes de altas temperaturas (mayores a 32°C) y sombreos en post-floración afectaron negativamente el NG y PG, modificaron la anatomía del pericarpo (30% más delgados) y originaron semillas de menor tamaño (-80%), deformes o ausentes (Gómez *et al.* 2013).

La calidad del grano de colza respondió a la temperatura en estudios realizados en cámaras de crecimiento por Canvin (1965), quien observó una disminución en la concentración de aceite y alteraciones en su composición en un rango de temperaturas medias entre 10 y 26 °C, en concordancia con los resultados de Harwood (1996) y Triboui-Blondel y Renard (1999). En cambio, Tremolieres *et al.* (1982) no observaron cambios en la concentración de aceite en ensayos realizados en cámaras a 12-27°C, con genotipos canadienses y franceses lo que evidencia una controversia en la literatura que requiere validación en ensayos a campo. Ensayos con diferentes fechas de siembra (que modifican la temperatura, pero también la radiación) han mostrado una reducción en la concentración de aceite cuando la temperatura media post-floración se incrementa de 14 a 22 °C (Vilariño *et al.*, 2011). Respecto a la composición de ácidos grasos, genotipos modernos de colza 00 han mostrado mayor estabilidad frente a variaciones térmicas post-floración que otras oleaginosas como girasol o soja. En estos genotipos, el contenido de ácido oleico se mantuvo estable (Vilariño *et al.*, 2011), o aumentó levemente mientras que disminuyeron los ácidos linoleico y linolénico ante incrementos de la temperatura en post-floración (Baux *et al.*, 2013; Alberio, 2017).

1.1.5. Efecto del estrés lumínico en trigo y colza

La intensidad de la radiación es uno de los factores ambientales que más influye en el crecimiento y el rendimiento de los cultivos (Dong *et al.*, 2018). La radiación interceptada por el cultivo en el período crítico y en post-floración es un factor limitante para el rendimiento de trigo (Wardlaw, 1970; Jenner, 1979; Savin y Slafer, 1991) y de colza (Mendham *et al.*, 1981; Diepenbrock, 2000). El grado en que el rendimiento en grano disminuye ante un estrés por sombreado depende en gran medida de la intensidad, el tiempo de sombreado y el estado fenológico del cultivo (Li *et al.*, 2010; Mu *et al.*, 2010). Dependiendo de la especie, el PG puede verse afectado por tratamientos de sombreado durante el llenado, ya sea por limitaciones en el suministro de asimilados (fuente), limitaciones en la demanda de carbohidratos de los granos en crecimiento (destino) o la ocurrencia de ambas (co-limitación) (Borrás *et al.*, 2004; Arata *et al.*, 2023).

Como bien se ha mencionado previamente en la sección 1.3, el cultivo de trigo en condiciones potenciales está principalmente limitado por los destinos durante el llenado de granos (Slafer y Savin, 1994; Miralles y Slafer, 1995; Borrás *et al.*, 2004). No obstante, otros resultados en genotipos modernos de alto potencial de rendimiento indican que durante este período el cultivo se encuentra levemente co-limitado por fuente y por destinos (Acreche y Slafer, 2006). Esto indica la necesidad de comparar el comportamiento del cultivo en ambientes contrastantes de alto y medio rendimiento potencial, a fin de comprender mejor el alcance de las respuestas.

En trigo, eventos de sombreado severo (restricción de un 90% de la radiación) ocurridos antes o durante la antesis afectaron principalmente el NG por planta, debido a reducciones en el número de espigas y, principalmente, en el NG potenciales por espiga (Fischer, 1975; Fischer y Stockman, 1980; Stockman *et al.*, 1983; Savin y Slafer, 1991;

Acreche *et al.*, 2009). Si el sombreado tiene lugar después de antesis, el rendimiento del grano será penalizado como consecuencia del impacto del estrés sobre la acumulación de biomasa (Savin y Slafer, 1991) y, eventualmente, sobre el PG en cultivares limitados por fuente (Serrago *et al.*, 2013; Asseng *et al.*, 2017) dependiendo de la capacidad del cultivos para hacer frente al estrés lumínico e independientemente si el cultivo se realizó bajo condiciones de secano (Serrago *et al.*, 2013) o bajo riego (Fischer, 1985; Savin y Slafer, 1991; Serrago *et al.*, 2013).

En colza, varios autores han señalado la importancia de los niveles de radiación interceptada por las silicuas desde el comienzo del período crítico (Tayo y Morgan, 1979; Tremolieres *et al.*, 1982; Diepenbrock, 2000), especialmente considerando que la mayoría de las hojas han senescido y se han desprendido del tallo, y que el cultivo está co-limitado tanto por fuente como por destinos (Iglesias, 2006; Zhang y Flottmann, 2015; Labra *et al.*, 2017). El crecimiento posterior de los granos depende en gran medida de la fotosíntesis actual realizada por las silicuas y los tallos verdes, junto con la translocación de fotoasimilados desde el tallo y la raíz. Reducciones en la radiación solar incidente del 50 al 80% durante el período crítico, provocaron reducciones en la acumulación de biomasa (Labra *et al.*, 2017), en el PG (Iglesias y Miralles, 2014) y/o en el rendimiento de grano (Kirkegaard *et al.*, 2018; Zhang y Flottmann, 2015; Asseng *et al.*, 2017). La principal respuesta a sombreos severos (80% de reducción de la radiación) y moderados (60% de reducción), aplicados en dos momentos del período crítico, fue la caída del rendimiento en grano (Hernández-Vieyra, 2010; Guarino, 2011), en concordancia con resultados obtenidos bajo reducción total de radiación en cámaras de crecimiento (Fortescue y Turner, 2007). En un entorno de alto rendimiento como el sur de Chile (Valdivia), el rendimiento de grano de colza fue poco afectado (15%) por un sombreo desde el inicio hasta el final de la floración.

La resiliencia del rendimiento (i.e. la capacidad de recuperarse de un estrés) se evidenció mediante una compensación total en el PG (+47 al 61%) frente a reducciones en el NG del 40 al 57% (Labra *et al.*, 2017). Por otro lado, estudios en ambientes de rendimiento medio (e.g. Buenos Aires) mostraron solo compensaciones parciales o nulas en el PG (Rondanini *et al.*, 2013; Zhang y Flottmann, 2018; Kirkegaard *et al.*, 2018).

1.1.6. Estréses abióticos combinados en trigo y colza

En muchas áreas productivas, incluyendo Europa y Sudamérica (Easterling *et al.*, 1997; Rusticucci y Barrucand, 2004, Lizana y Calderini, 2013; IPCC, 2014), los pronósticos climáticos prevén mayores temperaturas en primavera y verano, junto con eventos de temperaturas extremas o estrés térmico por golpe de calor (Bray *et al.*, 2000; Meehl y Tebaldi, 2004; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007). Se proyecta una mayor frecuencia de eventos de estrés térmico (IPCC, 2014; Hansen *et al.*, 2012), junto a una disminución progresiva de la radiación solar incidente debido a mayor nubosidad, lluvia y niebla (Huirong *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2012; Díaz-Torres *et al.*, 2017). La combinación de estrés térmico y menor radiación por mayor nubosidad, podrían afectar el rendimiento de los cultivos y alterar la calidad de los granos.

En Argentina, el período crítico para la definición del rendimiento de trigo y colza en las principales zonas productoras ocurre entre septiembre y noviembre, cuando son frecuentes los eventos de altas temperaturas (máxima diaria $>30^{\circ}\text{C}$), capaces de generar estrés térmico durante varios días consecutivos. Escenarios donde ocurren estreses combinados de alta temperatura y baja radiación, asociada al aumento de la nubosidad, en etapas específicas del ciclo de los cultivos, podrían agravar los efectos negativos del incremento térmico esperado. Sin embargo, aún se desconoce si estos estreses combinados

actúan de forma aditiva (suma de los efectos detrimentales individuales), sinérgica (efectos multiplicativos de los estreses individuales), o antagónica (un estrés contrarresta el efecto de otro). Evidencias recientes en plantas modelo indican que las respuestas a estreses combinados son únicas e impredecibles a partir de los efectos individuales, por lo que dicha respuesta conjunta no puede ser inferida de los estudios de cada estrés individual (Rasmussen *et al.*, 2013; Suzuki *et al.*, 2014; Coolen *et al.*, 2019). Por ello, es fundamental evaluar en condiciones de campo cómo afectan estos estreses combinados al rendimiento y la calidad de trigo y colza.

1.2. Hipótesis

1.2.1. Hipótesis general del plan de trabajo

La ocurrencia de un evento de estrés combinado térmico y lumínico durante la etapa temprana de post-floración en trigo y colza reduce el rendimiento y la calidad de granos en mayor medida que la suma de cada estrés individual.

1.2.2. Hipótesis específicas

H1) En las áreas productivas de trigo y colza del Cono Sur de Sudamérica la probabilidad de ocurrencia de estreses térmicos y lumínicos combinados se incrementa durante el período de post-floración (i.e. mayor a un 50%), asociada a la elevada frecuencia de golpes de calor en latitudes bajas y elevada nubosidad en latitudes altas.

H2) El rendimiento de trigo y colza en condiciones de alta productividad (i.e. Valdivia) es menos afectado por los estreses térmico y lumínico que en condiciones de menor productividad (i.e. Buenos Aires), dada la mayor resiliencia de ambas especies en ambientes fríos.

H3) La combinación de estrés térmico y lumínico incrementa la concentración de proteína en grano en ambas especies, y disminuye la concentración de aceite en colza como consecuencia de reducciones en el rendimiento.

H4) El peso de grano final disminuye ante la combinación de estreses, a través de una menor duración del llenado de granos, por prevalecer el efecto de las altas temperaturas.

H5) Los estreses abióticos combinados aceleran la removilización de carbohidratos solubles del tallo a los granos durante el período de llenado de granos en trigo y colza.

1.3. Objetivos

1.3.1. Objetivo general

Analizar las limitantes de estreses abióticos combinados de alta temperatura y baja radiación incidente en el período post-floración de cultivos de trigo y colza sobre el rendimiento y la calidad de los granos, identificando mecanismos de mitigación del estrés y la capacidad de recuperación post-estrés.

1.3.2. Objetivos específicos

1) Analizar la frecuencia de ocurrencia de estrés térmico y lumínico, solos y combinados, mediante el análisis de series climáticas extendidas en regiones productivas de trigo y colza del Cono Sur de Sudamérica (Argentina, Brasil, Uruguay y Chile).

2) Evaluar los efectos del estrés térmico y lumínico, solos y combinados, sobre el rendimiento y la calidad de los granos de trigo y colza durante el período de post-floración en dos ambientes de producción contrastantes, como Valdivia en el sur de Chile (alto rendimiento potencial) y Buenos Aires en Argentina (potencial de rendimiento medio).

3) Cuantificar los efectos de estreses abióticos combinados en el período post-floración sobre las dinámicas de carbohidratos y la evolución del peso de los granos en trigo y colza.

4) Caracterizar los cambios en la relación fuente/destino durante el período de llenado de los granos en trigo y colza, como posible estrategia de mitigación del efecto del estrés abiótico en post-floración.

La puesta a prueba de las hipótesis y el alcance de los objetivos se desarrollaron a lo largo de 4 (cuatro) capítulos de resultados, que conforman el cuerpo central de la tesis, y un capítulo de discusión general en el que se ponen en contexto dichos resultados.

1.3.3. Estructura de la tesis

La presente tesis consta de un total de seis capítulos. El Capítulo 1 (Introducción general: Revisión de antecedentes y presentación del problema) plantea el tema a abordar, releva la información bibliográfica existente, y enuncia las hipótesis y objetivos. Los Capítulos 2 (“Evaluación de probabilidades de estrés por calor y nubosidad en post-floración de trigo y colza en el Cono Sur de Sudamérica”), 3 (“Rendimiento y calidad de grano de trigo y colza ante estrés por alta temperatura, disminución de la radiación solar y ambos estreses combinados durante la post-floración”), 4 (“Contribución de los CHS al sostenimiento de la productividad en condiciones de estrés térmico y lumínico post-floración”) y 5 (“Impacto del estrés térmico y lumínico post-floración sobre los cambios en las relaciones F/D sobre el peso de grano en trigo”) comprenden los resultados experimentales derivados de esta tesis, junto con su respectiva introducción, materiales y métodos, discusión y conclusiones. Finalmente, en el Capítulo 6 (Discusión general) se comentan las implicancias de los aportes derivados de esta tesis y consideraciones para investigaciones futuras.

CAPÍTULO 2

Probabilidad de estrés térmico y lumínico en post-floración de trigo y colza en el Cono Sur de Sudamérica¹

1 Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: Rivelli, G. M.; Fernández Long M. E.; Abeledo G. L; Calderini D. F.; Miralles D. J.; Rondanini D.P. 2021. Assessment of heat stress and cloudiness probabilities in post-flowering of spring wheat and canola in the southern cone of South America. Theoretical and Applied Climatology, 145:1485-1502. <https://doi.org/10.1007/s00704-021-03694-x>.

2.1. Introducción

El Cono Sur de Sudamérica es una vasta región de aproximadamente 3 millones de km² entre los 23°S y 40°S de latitud. Esta extensa superficie abarca desde zonas subtropicales como el sur de Brasil y el norte de Argentina (23°S; Trópico de Capricornio) hasta las regiones templadas (Uruguay) y frías del centro-sur de Argentina y Chile (40°S) (Fig. 2.1). Llanuras y valles fluviales con agricultura extensiva conviven con áreas naturales que albergan especies de plantas silvestres con una amplia diversidad de biodiversidad. Con una población de ~276 millones de personas en el Cono Sur, la producción de alimentos es una prioridad. El trigo y la colza son los principales cultivos de cereales y oleaginosas, respectivamente, que se cultivan durante el invierno y la primavera en esta región en condiciones de secano. La producción de trigo en el Cono Sur (25,8 millones de t) representa el 3,5% de la producción mundial de trigo y se cultiva en 8,3 millones de ha, mientras que la producción de colza (0,39 millones de t) representa el 0,5% del mundo y es cultivada en 0,16 millones de ha (FAO, 2020). Estos cultivos clave de las zonas templadas y su producción se ven desafiados por los escenarios de cambio climático en el Cono Sur.

La variabilidad climática conduce a fluctuaciones en la frecuencia, intensidad o duración de los fenómenos meteorológicos y climáticos extremos (Marengo *et al.*, 2014), y estos cambios repercuten negativamente en la productividad de los cultivos y la seguridad alimentaria tanto a escala mundial como regional (FAO, 2015). Para las principales zonas de producción de cultivos anuales templados del Cono Sur, se pronostican temperaturas diurnas más elevadas para primavera y verano, acompañadas de la ocurrencia de temperaturas extremas (Sillmann *et al.*, 2013; Feron *et al.*, 2019). Se espera que los

escenarios de aumento de temperatura en el lado oriental de la Cordillera de los Andes sean más cálidos en la segunda mitad del siglo XXI (Rusticucci y Renom, 2007; Barros *et al.*, 2015), con una tendencia más alta para las temperaturas mínimas, aproximadamente 0,14°C por década (es decir, noches más cálidas) durante la temporada de primavera en la Pampa argentina (García *et al.*, 2018).

La temperatura y la radiación solar son factores que están muy influenciados por los efectos del cambio climático. La temperatura está estrechamente relacionada con la radiación solar que llega a la superficie de la Tierra. Por lo tanto, la temperatura y la radiación a las que está expuesto un cultivo dependen de la localidad y la época del año en que el cultivo crece en el campo. La latitud es uno de los principales factores geográficos que determina la cantidad anual de radiación solar y, en consecuencia, la temperatura media (Linacre y Geerts, 1997; Barry y Chorley, 2003). En el Cono Sur, los valores más altos de radiación solar anual y temperatura promedio anual se encuentran en el Trópico de Capricornio (23°S), disminuyendo hacia mayores latitudes (Reed, 1929; Barry y Chorley, 2003).

El momento de floración del trigo y la colza en el Cono Sur típicamente ocurre desde principios (norte de Argentina y sur de Brasil) hasta finales (Uruguay y centro-sur de Argentina y Chile) de la primavera (Pan *et al.*, 2009; Miralles *et al.*, 2014; Pengue, 2015; Mera *et al.*, 2015; Gazzano *et al.*, 2019). El comienzo de la floración de colza ocurre de manera anticipada a la floración del trigo; por ejemplo, en localidades del centro de Argentina, con fechas de siembra similares, la fecha de floración difiere entre ambas en aproximadamente 20 días (<http://cronos.agro.uba.ar/>). Las condiciones climáticas que ocurren inmediatamente previas a la floración y durante el período de llenado de los granos en el trigo y la colza, a menudo de septiembre a diciembre, son claves, ya que los procesos

fisiológicos durante estas etapas definen el rendimiento de grano. El rendimiento de grano en ambos cultivos está estrechamente relacionado con el NG por área (Tommey y Evans, 1992; Diepenbrock, 2000; Fischer, 2007), y queda definido alrededor de la floración en trigo (Fischer, 1985) y post-floración en colza (Kirkegaard *et al.*, 2018). El crecimiento del grano tiene lugar durante el período de post-floración (desde la floración hasta MF), en el que se define el peso y la calidad del grano. La alta temperatura del aire y la baja radiación solar son dos factores clave bien conocidos que reducen el rendimiento de grano en ambos cultivos (Brocklehurst *et al.*, 1978; Evans *et al.*, 1978; Wardlaw y Moncur, 1995; Aksouh-Harradj *et al.*, 2006; Labra *et al.*, 2017). La sequía es un factor adicional que reduce el PG (Nicolas *et al.*, 1984) y se espera que su frecuencia de ocurrencia aumente en el futuro como consecuencia del cambio climático (Dai, 2013).

Aunque se esperan tanto la atenuación solar como el aumento de la temperatura, se ha dedicado poco esfuerzo a evaluar la ocurrencia de ambas variables climáticas juntas durante el período posterior a la floración en el trigo y la colza, cuando es más probable que ocurran eventos de alta temperatura. En cuanto a los efectos conocidos de las altas temperaturas sobre la fisiología del cultivo, durante el período de post-floración en cultivos templados, surgen dos estreses térmicos diferentes: temperaturas moderadamente altas durante todo el período, y temperaturas diurnas muy altas durante períodos cortos, con 30°C como umbral térmico (Wardlaw y Wrigley, 1995; Tahir *et al.*, 2006; Wahid *et al.*, 2007). Las altas temperaturas durante la post-floración reducen el PG en trigo y colza (Lizana y Calderini, 2013; Asseng *et al.*, 2017; Dreccer *et al.*, 2018; Lilley *et al.*, 2019). No se ha estudiado la ocurrencia de escenarios de temperaturas máximas altas durante el día en el período típico de post-floración de trigo y colza en la región sur de Sudamérica. Además,

los escenarios de estrés combinado de alta temperatura y días nublados se han evaluado aún menos.

El objetivo de este capítulo corresponde al objetivo específico 1 de la tesis, el cual consiste en cuantificar la probabilidad de ocurrencia de eventos de estrés térmico y lumínico, solos y combinados, a través del análisis de series climáticas extendidas en localidades productivas de trigo y colza del Cono Sur de Sudamérica (Argentina, Brasil, Uruguay y Chile). La hipótesis específica para este capítulo corresponde a la H1), la cual enuncia que en las áreas productivas de trigo y colza del Cono Sur de Sudamérica la probabilidad de ocurrencia de estreses térmicos y lumínicos combinados se incrementa durante el período de post-floración (i.e. mayor a un 50%), asociada a la elevada frecuencia de golpes de calor en latitudes bajas y elevada nubosidad en latitudes altas. A su vez, a partir de esta hipótesis, derivan 4 hipótesis más concretas citadas a continuación: durante el período de post-floración de trigo y colza, (i) la probabilidad de dos eventos diferentes de estrés por calor, como temperaturas máximas diarias superiores a 30°C ($T > 30^{\circ}\text{C}$) y aumento de 5°C por encima de la máxima media histórica diaria ($T + 5^{\circ}\text{C}$), es mayor en localidades de latitudes más bajas, (ii) $T > 30^{\circ}\text{C}$ y $T + 5^{\circ}\text{C}$ presentan una probabilidad similar de ocurrencia para un lugar determinado, (iii) el evento de nubosidad (R50%) difiere con la latitud y durante el período de post-floración, y (iv) cada localidad tiene un comportamiento similar durante la post-floración con respecto a la probabilidad de ocurrencia de ambos tipos de eventos combinados.

2.2. Materiales y métodos

2.1.1. Localidades seleccionadas, series climáticas y período de análisis

Este estudio evaluó la información meteorológica de 33 localidades representativas de las áreas de producción de trigo y colza, de 4 países del Cono Sur de Sudamérica: Argentina, Brasil, Chile y Uruguay (Cuadro 2.1). Para facilitar la presentación de los datos, la región estudiada se dividió en 3 áreas según su latitud: norte (cubriendo latitudes de 23°S a 31°S), centro (de 31°S a 35°S) y sur (de 35°S a 40°S) (Fig. 2.1 y Cuadro 2.1).

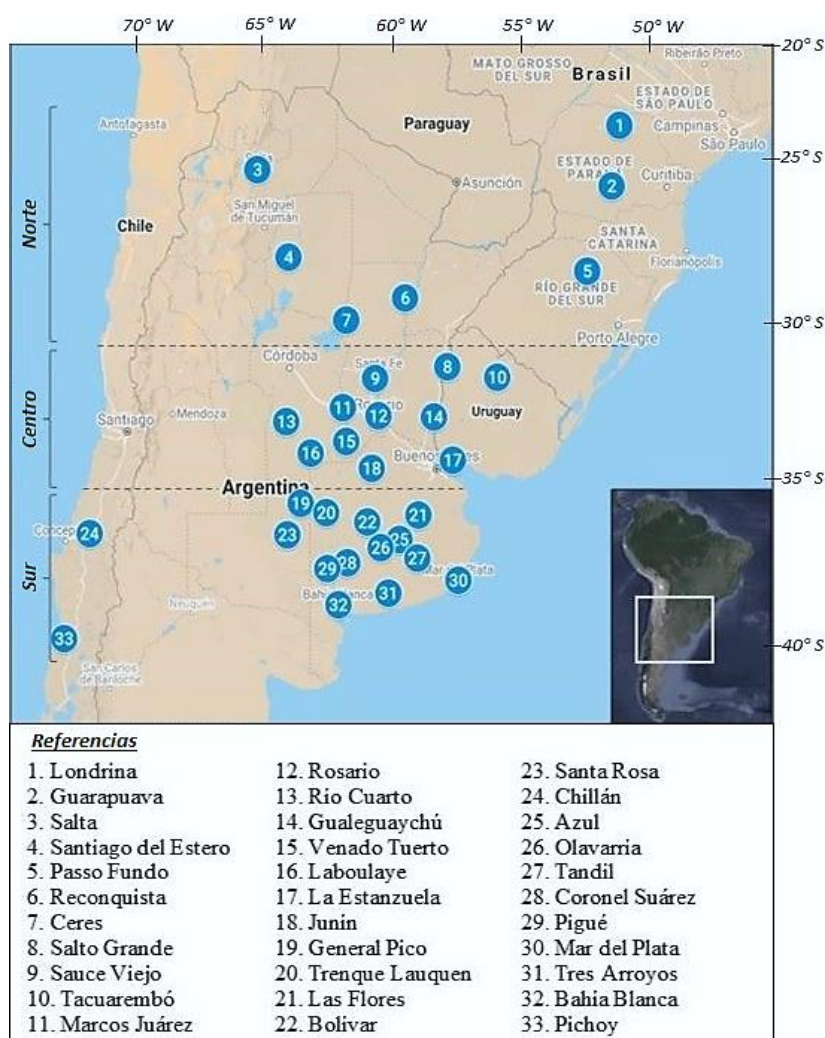


Fig. 2.1. Mapa del Cono Sur de Sudamérica con las localidades analizadas. Las líneas punteadas horizontales delimitan 3 áreas en el mapa: norte, centro y sur (fuente: <http://maps.google.com/>).

Las series climáticas históricas fueron registradas por el Servicio Meteorológico Nacional (SMN, Argentina), el Instituto Agronómico de Paraná (IAPAR, Brasil), el Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA, Chile) y el Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA, Uruguay). Las bases de datos comprenden registros de la temperatura máxima y mínima diaria (°C) y la duración de la insolación (horas) que cubren los últimos 30-57 años (Cuadro 2.1).

El análisis abarca el período del 1° de septiembre al 31° de diciembre, con el objetivo de cubrir el período típico de post-floración (desde floración hasta MF) de trigo y colza en cada área: septiembre-octubre en el área norte, octubre-noviembre en el área centro, y noviembre-diciembre en el área sur (Cuadro 2.1 y Fig. S. 2.1).

2.1.2. Fenología de trigo y colza en el Cono Sur

En las localidades de Argentina, las fechas de floración y madurez fisiológica (MF) de trigo y colza se estimaron mediante el software CRONOS© (<http://cronos.agro.uba.ar/>). Para ello, se estableció previamente una fecha probable de siembra en función de cada localidad y del genotipo seleccionado. En las localidades de menor latitud dentro de la Región Pampeana, la siembra suele realizarse a principios de junio, mientras que en las de mayor latitud se retrasa hacia fines de julio. En todas las localidades argentinas analizadas se utilizaron variedades primaverales: Baguette 620 para trigo y Hyola 571 para colza.

En el caso de las localidades seleccionadas de Brasil, Chile y Uruguay, las fechas de floración y madurez fisiológica se determinaron a partir de fuentes bibliográficas específicas y sitios web nacionales (Miralles et al., 2014; Mera et al., 2015; <http://www.atlanticasementes.com.br>; <http://www.inia.org.uy>).

Cuadro 2.1. Coordenadas, altitud y serie climática de las 33 localidades a analizar divididas por áreas. Se detallan las fechas típicas de siembra, floración y madurez fisiológica de trigo y colza de cada zona. Datos ordenados por latitud de norte a sur.

Área	Latitud (° S)	Longitud (° W)	Altitud	Serie climática	Localidad	País	Fecha de siembra	Fecha de floración	Fecha de Madurez fisiológica
Norte (de 23.30 a 29.88° S)	23.30	51.16	566	1976-2018	Londrina	Brasil	Mediados de mayo a principios de junio	Mediados de septiembre a principios de octubre	Mediados de octubre a principios de noviembre
	24.85	65.48	1221	1961-2018	Salta	Argentina			
	25.39	51.46	1120	1976-2018	Guarapuava	Brasil			
	27.78	64.26	201	1961-2018	Santiago del Estero	Argentina			
	28.21	52.40	684	1988-2018	Passo Fundo	Brasil			
	29.18	59.70	53	1961-2018	Reconquista	Argentina			
	29.88	61.95	88	1961-2018	Ceres	Argentina			
Centro (de 31.27 a 34.55° S)	31.27	57.93	47	1970-2018	Salto Grande	Uruguay	Principios a mediados de junio	Finales de octubre a principios de noviembre	Finales de noviembre a principios de diciembre
	31.70	60.82	18	1961-2018	Sauce Viejo	Argentina			
	31.72	55.98	143	1986-2018	Tacuarembó	Uruguay			
	32.69	62.10	114	1961-2018	Marcos Juárez	Argentina			
	32.92	60.78	25	1961-2018	Rosario	Argentina			
	33.00	58.62	21	1962-2018	Gualedaychú	Argentina			
	33.12	64.23	421	1962-2018	Río Cuarto	Argentina			
	33.74	61.96	111	1988-2018	Venado Tuerto	Argentina			
	34.13	63.37	137	1961-2018	Laboulaye	Argentina			
	34.32	57.72	72	1966-2018	La Estanzuela	Uruguay			
Sur (de 35.70 a 39.64° S)	34.55	60.92	81	1961-2018	Junín	Argentina	Principios de julio a principios de agosto	De principio a fin de noviembre	Mediados a finales de diciembre
	35.70	63.75	141	1961-2018	General Pico	Argentina			
	35.97	62.73	80	1975-2018	Trenque Lauquen	Argentina			
	36.01	59.09	36	1988-2018	Las Flores	Argentina			
	36.23	61.12	102	1988-2018	Bolívar	Argentina			
	36.57	64.27	191	1961-2018	Santa Rosa	Argentina			
	36.60	72.10	194	1983-2018	Chillán	Chile			
	36.77	59.85	137	1961-2018	Azul	Argentina			
	36.89	60.32	162	1988-2018	Olavarría	Argentina			
	37.23	59.25	175	1971-2018	Tandil	Argentina			
	37.43	61.88	233	1961-2018	Coronel Suárez	Argentina			
	37.60	62.38	304	1962-2018	Pigüé	Argentina			
	37.93	57.58	21	1961-2018	Mar del Plata	Argentina			
	38.33	60.25	109	1964-2018	Tres Arroyos	Argentina			
	38.73	62.17	83	1961-2018	Bahía Blanca	Argentina			
	39.64	73.08	18	1983-2018	Pichoy	Chile			

Los datos fenológicos de trigo y colza, obtenidos a partir de CRONOS© y bibliografía, corresponden a datos tomados bajo condiciones de campo realizados en años secos, húmedos e intermedios. Las fechas de floración, madurez fisiológica y la duración entre ambas etapas para cada localidad se presentan en el ANEXO (Cuadro S.2.1).

2.1.3. Eventos de estrés térmico y nubosidad

Para caracterizar las condiciones estresantes de alta temperatura entre el 1° de septiembre y el 31 de diciembre, se estimó la probabilidad diaria de eventos de calor mediante: i) temperatura diaria máxima por encima de un valor umbral de 30°C ($T > 30^\circ\text{C}$), y ii) temperatura diaria máxima 5°C por encima de la máxima media histórica diaria ($T + 5^\circ\text{C}$). La probabilidad de nubosidad se estimó como la proporción de días con radiación solar global $\leq 50\%$ del valor promedio histórico diario (R50 %). La radiación solar global de cada localidad se calculó a través de datos de duración de la insolación, utilizando el modelo de Angström (1924), recomendado por la Organización Meteorológica Mundial (OMM, 2008) (Ec. 1).

$$Q = Q_0 (a + b.S) \quad (\text{Ec. 1})$$

donde Q es la radiación solar global ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), Q_0 es la radiación extra ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), a y b son constantes para cada estación meteorológica, y S es la duración relativa de la luz solar (horas de sol con respecto a la duración del día).

La probabilidad de ocurrencia de un evento para un día dado se analizó mediante el lenguaje de programación FORTRAN, la cual fue calculada como:

$$P_{ijk} = \frac{\sum_{i=0}^n x_{ijk}}{n_j}$$

donde P_{ijk} es la probabilidad de ocurrencia del estrés i ($T + 5^\circ\text{C}$, $T > 30^\circ\text{C}$, R50%, $T + 5^\circ\text{C}$ más R50%, $T > 30^\circ\text{C}$ más R50%) en el día j de la localidad k , x es el número de veces con estrés i

para el día j en la serie climática de la localidad k , n es el número de años de la serie climática de la localidad k .

La probabilidad mensual de ocurrencia de cada evento se estimó como el promedio de los valores diarios correspondientes a cada mes. La probabilidad acumulada de cada evento se calculó como la suma de las probabilidades diarias desde el 1° de septiembre. *Además, surgió una relación curvilínea positiva entre la probabilidad de estrés combinado y el número de días* (Cuadro 2.2). El curso temporal de la probabilidad acumulada de los eventos $T > 30^{\circ}\text{C}$, $T + 5^{\circ}\text{C}$ y $R50\%$ se representó desde el 1° de septiembre hasta el 31 de diciembre, para localidades representativas seleccionadas en cada área (Fig. 2.2). El valor de esta variable representa la probabilidad de que el evento combinado tenga lugar en una fecha determinada. Por ejemplo, una probabilidad acumulada del 60% en MF indica que existe un 60% de probabilidad de que el evento haya ocurrido hasta ese momento, o, dicho de otro modo, un 40% de probabilidad de que el evento no haya ocurrido.

Los gráficos que muestran las probabilidades de ocurrencia de los eventos individuales (Fig. 2.2) y la probabilidad acumulada de los eventos combinados (Fig. 2.7) se presentan para localidades representativas de cada país y región, con el objetivo de facilitar la interpretación y comparación de los resultados. Las localidades seleccionadas fueron Passo Fundo (Brasil) y Reconquista (Argentina) para el área norte, Salto Grande (Uruguay) para el área centro y Tres Arroyos (Argentina) y Pichoy (Chile) para el área sur.

2.3. Resultados

2.3.1. Probabilidad de eventos de estrés térmico

Se analizaron las probabilidades de ocurrencia de temperatura máxima diaria $> 30^{\circ}\text{C}$ ($T > 30^{\circ}\text{C}$) y de temperaturas 5°C por encima de la máxima media histórica ($T + 5^{\circ}\text{C}$) para las

33 localidades evaluadas (Cuadro S. 2.1 y Fig. S. 2.1.). La Figura 2.2 presenta los resultados correspondientes a localidades representativas de cada área. Las probabilidades diarias de ambos tipos de eventos de estrés térmico mostraron distintas tendencias entre localidades durante el período comprendido entre el 1 de septiembre y el 31 de diciembre.

En el caso de los eventos $T > 30^{\circ}\text{C}$, la probabilidad diaria de ocurrencia aumentó después de la floración en la mayoría de las localidades analizadas (Fig. 2.2, panel izquierdo). Salto Grande registró la mayor probabilidad promedio durante el período de post-floración (26%), seguida por Reconquista y Tres Arroyos (25% en ambas), y Passo Fundo (11%). En contraste, la menor probabilidad se registró en Pichoy, donde fue prácticamente nula en ese mismo período.

Por otro lado, los eventos $T + 5^{\circ}\text{C}$ no mostraron una tendencia clara a lo largo de la post-floración del trigo y la colza. No obstante, en localidades de baja latitud como Passo Fundo, Reconquista y Salto Grande, se observó una leve disminución hacia MF, con probabilidades diarias cercanas o inferiores al 20% (Fig. 2.2, paneles centrales). Es decir, en estas localidades, la temperatura máxima diaria superó en al menos 5°C a la temperatura máxima histórica en 2 de cada 10 años. En general, la probabilidad diaria de $T + 5^{\circ}\text{C}$ se mantuvo relativamente constante durante el período post-floración, con valores promedio entre el 10% y el 16% en todas las localidades analizadas.

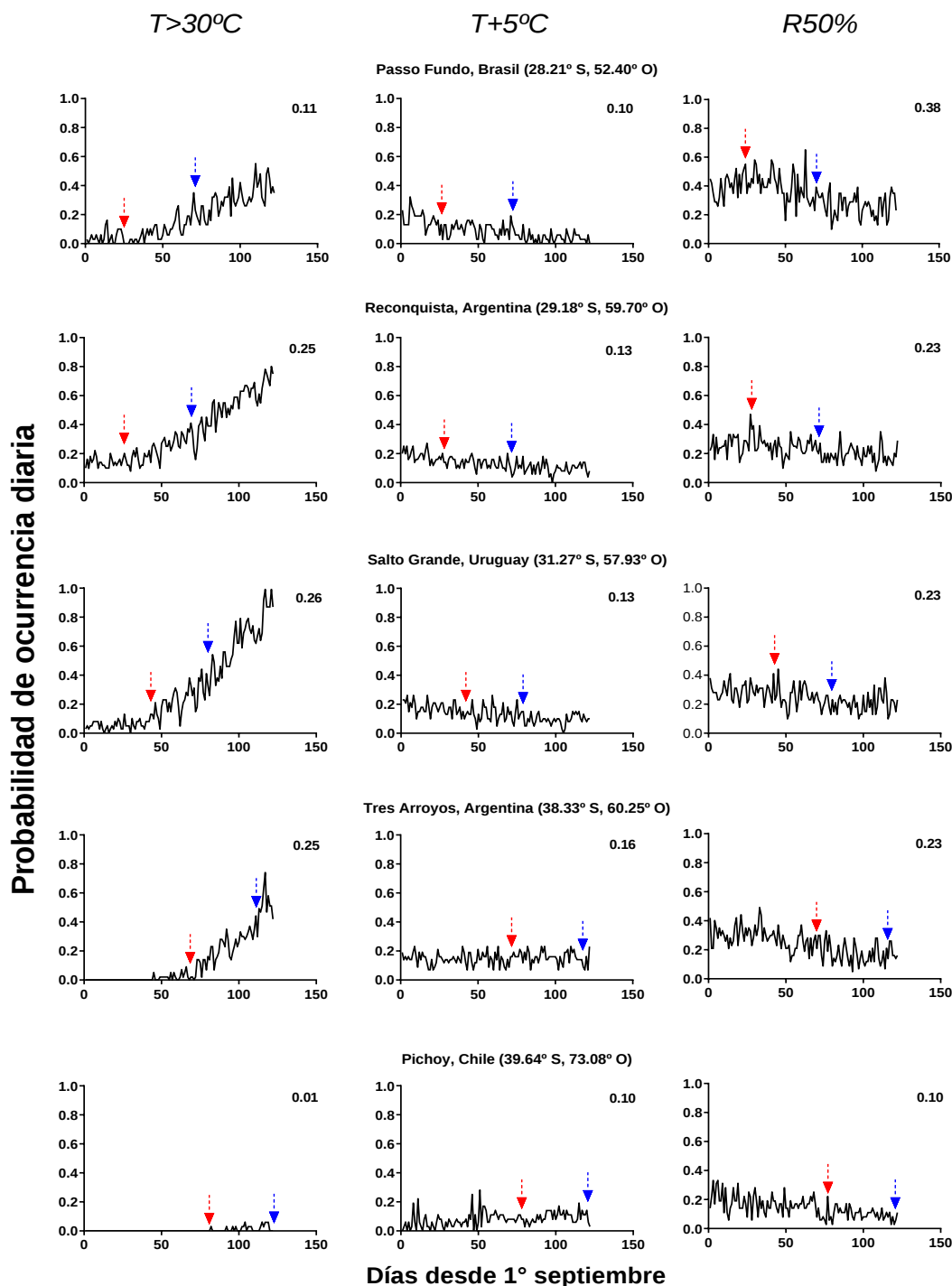


Fig. 2.2. Probabilidades diarias de ocurrencia de eventos individuales a partir del 1° de septiembre en localidades representativas del Cono Sur de Sudamérica. Se muestran: temperaturas máximas diarias $>30^{\circ}\text{C}$ ($T > 30^{\circ}\text{C}$, panel izquierdo), aumentos 5°C respecto del promedio histórico de la temperatura máxima diaria ($T + 5^{\circ}\text{C}$, panel central), y días con nubosidad definida como radiación solar global $\leq 50\%$ del promedio histórico diario ($R50\%$, panel derecho). Las flechas en el eje x indican las fechas típicas de floración (roja) y madurez fisiológica (azul) para trigo y colza. Los valores en la esquina superior derecha de cada panel indican la probabilidad media de ocurrencia del evento durante el período posterior a la floración.

2.3.2. Probabilidad de eventos de nubosidad

Los eventos de nubosidad que disminuyeron la radiación solar global en un 50% en relación con los datos históricos (R50%) de floración a MF, mostraron una probabilidad diaria más alta al comienzo del período posterior a la floración (Fig. 2.2, paneles de la derecha). En todas las áreas y localidades del Cono Sur, se encontraron claras diferencias en los patrones de nubosidad. En las áreas norte y centro, la probabilidad diaria varió de 10 a 60% durante el período de post-floración. Se observó una probabilidad diaria más baja en el área sur, con una probabilidad diaria que osciló entre el 3% y el 30%. Al comparar la probabilidad promedio de post-floración, Passo Fundo mostró el valor más alto (38%) seguido de Reconquista, Salto Grande y Tres Arroyos (23%), mientras que el menor se encontró en Pichoy (10%) (Fig. 2.2, paneles de la derecha).

Similar a los eventos de $T > 30^{\circ}\text{C}$ y $T + 5^{\circ}\text{C}$, la probabilidad promedio de ocurrencia diaria de R50% para cada localidad durante la duración típica del período posterior a la floración se muestra en la Fig. S. 2.1.

2.3.3. Probabilidad de ocurrencia de eventos combinados de alta temperatura y nubosidad

La probabilidad mensual de ocurrencia de los eventos combinados de alta temperatura y nubosidad ($T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%; $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50%) entre septiembre y diciembre se presenta en los mapas del Cono Sur de Sudamérica (Figs. 2.3 y 2.4). Para el evento combinado $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% (Fig. 2.3), dicha probabilidad mostró una marcada variabilidad tanto temporal como espacial. En las localidades del noroeste del Cono Sur, el evento de $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% fue evidente en septiembre, mientras que en las del centro y sur solo comenzaron a observarse con claridad a partir de octubre. A nivel general, la probabilidad mensual de ocurrencia de este evento aumentó progresivamente de septiembre

a diciembre en todas las localidades, lo que se atribuye principalmente al incremento estacional de la temperatura máxima hacia finales de la primavera

Dentro de cada área (norte, centro, sur), la probabilidad mensual de ocurrencia del evento presentó variabilidad entre localidades. En el área norte, durante el período de post-floración del trigo y la colza (septiembre-octubre), las probabilidades mensuales de estrés combinado ($T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%) variaron desde $<10\%$ en localidades de mayor altitud (e.g. Guarapuava, 1120 m de altitud) hasta superar el 60% en localidades de menor altitud (e.g. Londrina, 650 m y Santiago del Estero, 200 m).

En el área centro, donde la post-floración ocurre entre octubre y noviembre, también se observaron diferencias marcadas entre localidades. Las probabilidades mensuales de ocurrencia de eventos con $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% fueron $<10\%$ en La Estanzuela, alcanzando los valores más elevados en Venado Tuerto (41–50%), mientras que en el resto de las localidades del área las probabilidades oscilaron entre el 21 y el 40% (Fig. 2.3).

En el área sur, la probabilidad mensual más alta de eventos de $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% durante el período de post-floración se registró en Trenque Lauquen en los meses de noviembre y diciembre (71-80%). En Santa Rosa, Tandil, Coronel Suárez y Tres Arroyos, la probabilidad osciló entre 21 y 30%, mientras que la menor probabilidad se observó en las localidades chilenas de Chillán y Pichoy ($<10\%$).

Los eventos combinados de $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% presentaron su mayor probabilidad mensual en las localidades del sur y sudeste de la región, especialmente durante septiembre, mes previo al inicio del período de post-floración en dichas zonas (Fig. 2.4). Hacia octubre y noviembre, la probabilidad mensual de estos eventos disminuyó de norte a sur, mientras que en diciembre disminuyó en la mayoría de las localidades del Cono Sur, con excepción de General Pico, Olavarría y Mar del Plata (área sur). A pesar de esta tendencia general, la

magnitud de la probabilidad mensual de ocurrencia de $T+5^{\circ}\text{C}$ más R50% varió entre las localidades dentro de cada área. En el área norte, Salta y Passo Fundo, y en el área centro, Río Cuarto y Tacuarembó, registraron las mayores probabilidades mensuales durante el período de post-floración, alcanzando valores cercanos al 40%. En el resto de las localidades, estas probabilidades fueron inferiores al 30% (Fig. 2.4). En el área sur, Mar del Plata y General Pico se destacaron por encima del resto, con probabilidades medias mensuales del 56% y 46%, respectivamente.

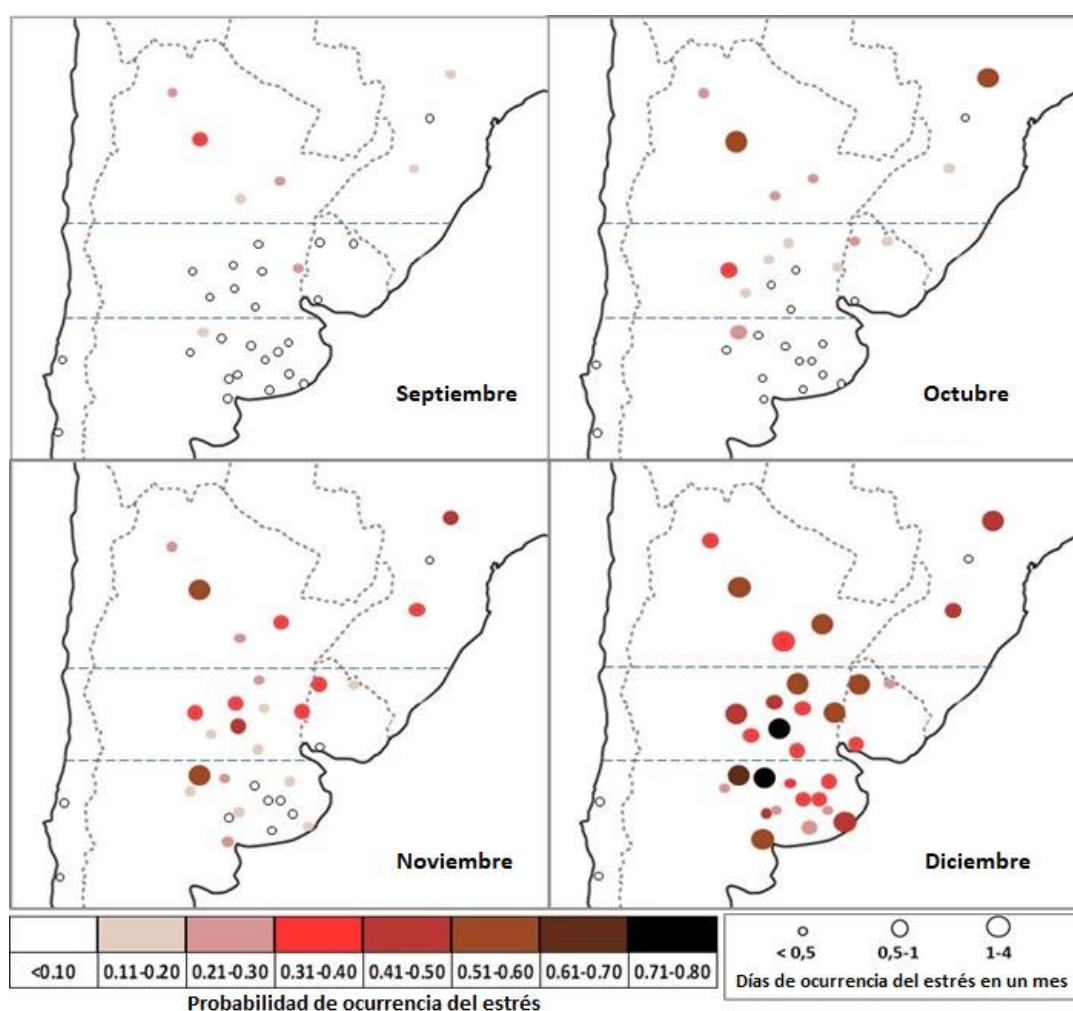


Fig. 2.3. Probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad, $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%, en localidades del Cono Sur de Sudamérica. El color del círculo va del más claro al más oscuro en relación con el aumento de la probabilidad. El diámetro de los círculos es proporcional al número de días con eventos combinados en un mes. Las líneas de rayas horizontales delimitan las áreas norte, centro y sur.

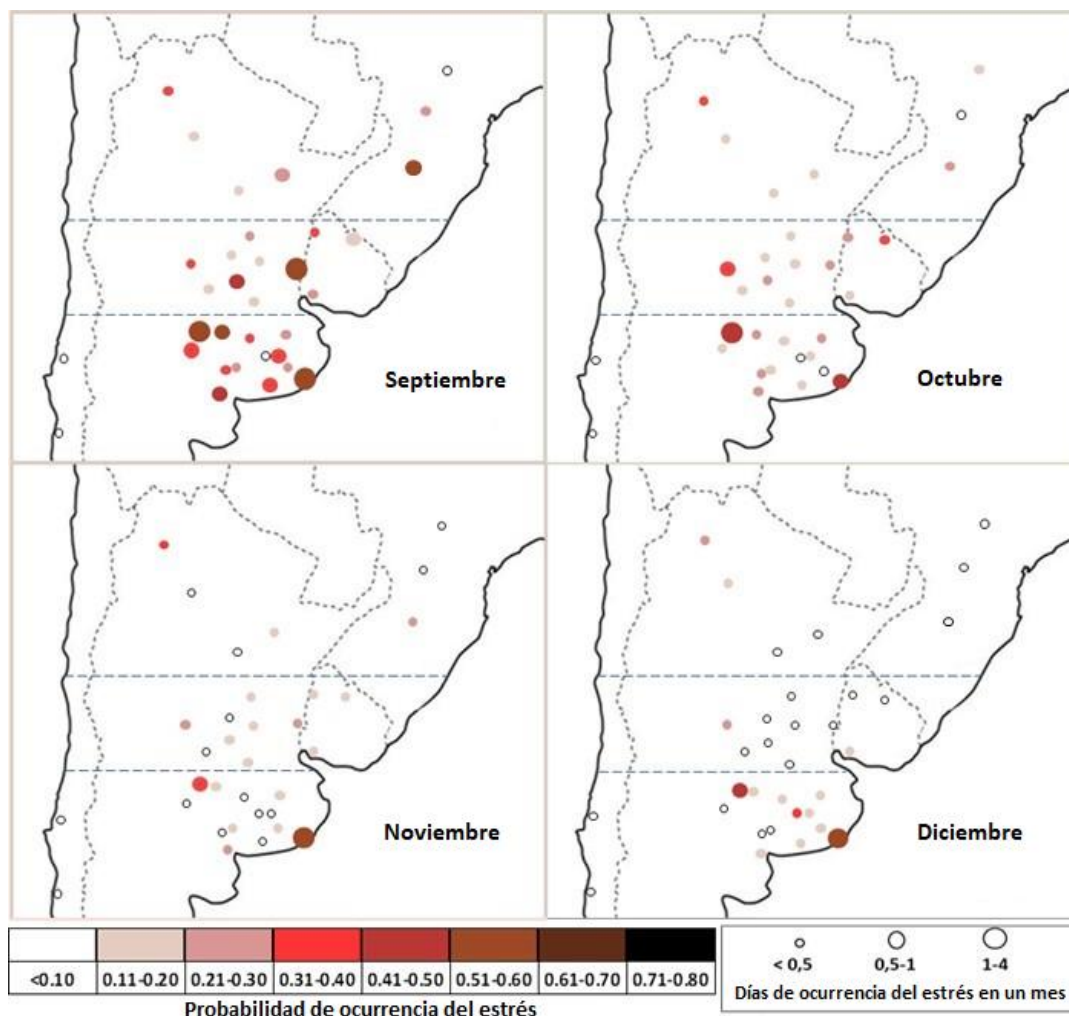


Fig. 2.4. Probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad, $T+5^{\circ}\text{C}$ más $R50\%$, en localidades del Cono Sur de Sudamérica. El color del círculo va del más claro al más oscuro en relación con el aumento de la probabilidad. El diámetro de los círculos es proporcional al número de días con eventos combinados en un mes. Las líneas de rayas horizontales delimitan las áreas norte, centro y sur.

En cuanto al número de días por mes bajo los eventos combinados (Figs. 2.3 y 2.4), se observó una asociación entre la magnitud de las probabilidades mensuales de $T>30^{\circ}\text{C}$ más $R50\%$ y $T+5^{\circ}\text{C}$ más $R50\%$ (representada por la escala de colores) y el número de días en que tuvo lugar dentro de cada mes (representado por el tamaño de los puntos). En general, probabilidades inferiores al 30% se asociaron con menos de 0,5 días de ocurrencia por mes; probabilidades entre 31 y 50%, con 0,5 a 1 día por mes; y las probabilidades más

altas (51 a 80%) se asociaron con una mayor frecuencia de días de ocurrencia, entre 1 y 4 días por mes.

Cuando se analizó la relación entre la probabilidad de ocurrencia y el número de días de estrés combinado por mes (Figs. 2.5 y 2.6), ambas variables mostraron una respuesta asintótica. Sin embargo, esta relación varió según el evento y el mes considerado. Para el evento $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%, la asociación fue más notable en noviembre y diciembre, sin diferencias marcadas entre localidades de distinta área (norte, centro y sur). En contraste, para el evento $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50%, la relación fue más fuerte en septiembre, destacándose las localidades del área sur, que presentaron las mayores probabilidades y el mayor número de días de ocurrencia del evento.

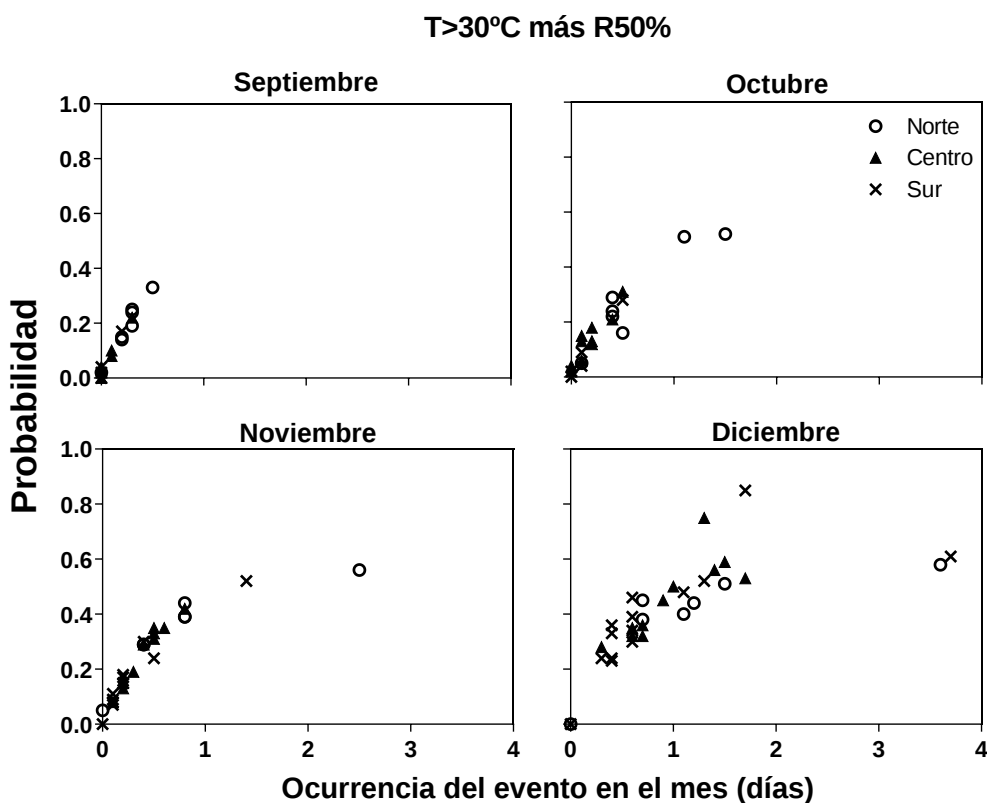


Fig. 2.5. Gráfico de dispersión de la probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% y el número de días con el estrés para todas las localidades (n=33) del norte (círculos), centro (triángulos) y Sur (cruz) áreas del Cono Sur de Sudamérica.

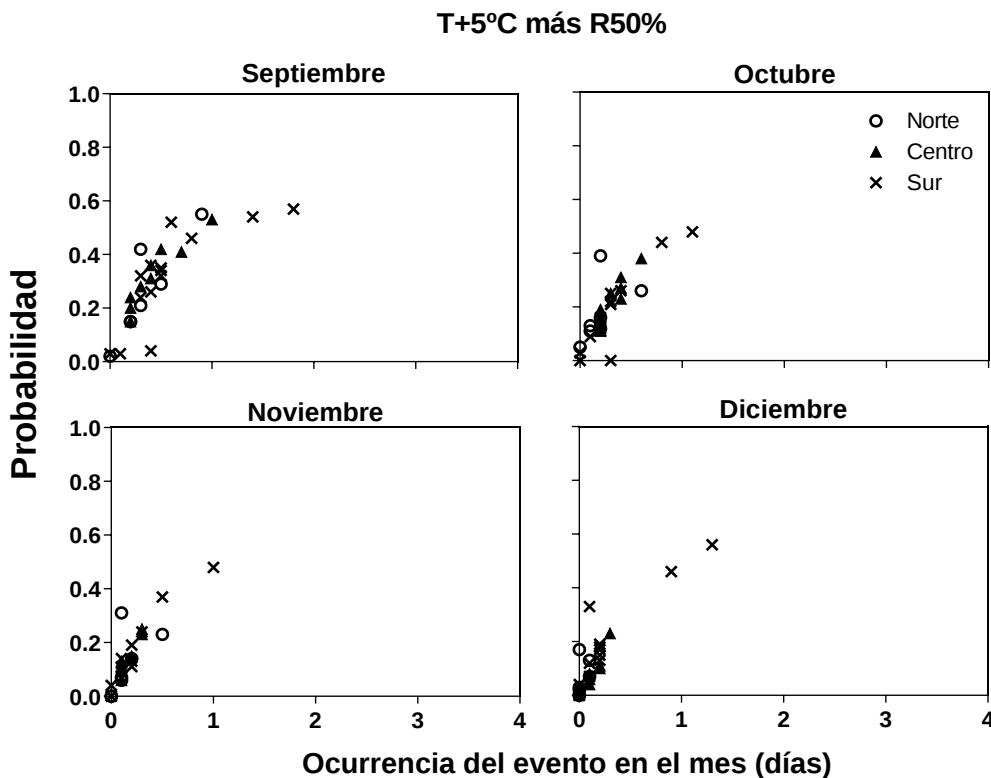


Fig. 2.6. Gráfico de dispersión de la probabilidad mensual de ocurrencia del estrés combinado de calor y nubosidad T+5°C más R50% para todas las localidades (n=33) de las áreas norte (círculos), centro (triángulos) y sur (cruz) del Cono Sur de Sudamérica.

2.3.4. Probabilidad acumulada durante el período posterior a la floración

Este análisis incluyó el cálculo de las probabilidades acumuladas de ocurrencia de eventos de estrés combinado durante el período post-floración típico de cada área, considerando todas las localidades analizadas (Cuadro 2.2). Además, el estudio comparó la probabilidad acumulada desde el 1° de septiembre de los eventos combinados $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50 % y $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50 % en localidades representativas de cada área: Passo Fundo y Reconquista (área norte), Salto Grande (área centro) y Tres Arroyos (área sur) (Fig. 2.7).

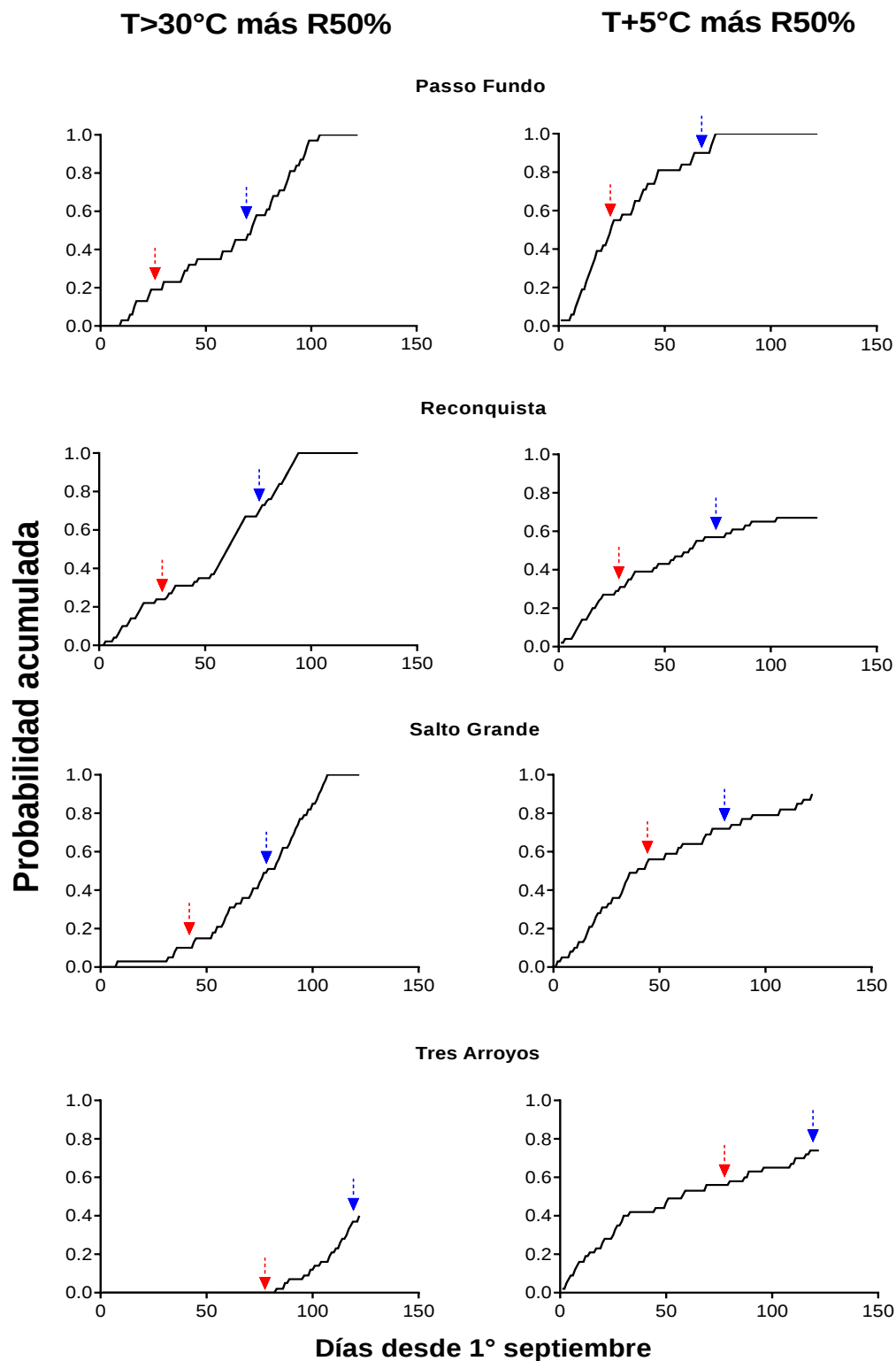


Fig. 2.7. Probabilidades acumuladas de estrés combinado de calor y nubosidad en función de los días desde el 1 de septiembre en localidades representativas del Cono Sur de Sudamérica. Las flechas en el eje x indican el momento típico de floración (flecha roja) y madurez fisiológica (flecha azul) del trigo y colza.

En Passo Fundo, el evento $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% presentó una alta probabilidad acumulada (desde el 1° de septiembre) durante el período entre floración y MF, con 19% en floración y 48% en madurez, lo que indicó una probabilidad acumulada de 29% para el período de post-floración (Fig. 2.7 izquierda y Cuadro 2.2). Por lo tanto, en ~3 de cada 10 años, el evento combinado de $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50 tuvo lugar durante el período típico de post-floración en esta localidad del norte. Un valor ligeramente mayor de probabilidad acumulada para el evento $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% durante la post-floración se encontró en Passo Fundo con alrededor del 38%, que fue el valor acumulado más alto obtenido en comparación con el resto de las localidades del área norte (Cuadro 2.2). Por el contrario, en Reconquista la probabilidad acumulada durante el período de post-floración fue mayor para $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% (43%) en comparación con $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% (26%; Cuadro 2.2).

Finalmente, Salto Grande y Tres Arroyos mostraron valores acumulados similares en MF, con 44-40% para $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%, y 72-74% para $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50%, respectivamente (Fig. 2.7). Durante el período de post-floración, la probabilidad acumulada fue similar en ambas localidades, con alrededor del 40% para $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%, y alrededor del 20% para $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% del evento (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Probabilidad acumulada de estrés combinado de calor y nubosidad durante el período de post-floración para cada localidad: temperaturas máximas diarias superiores a 30°C ($T > 30^{\circ}\text{C}$), incremento de 5°C sobre la máxima diaria media histórica ($T + 5^{\circ}\text{C}$), y radiación solar global $\leq 50\%$ de la radiación media diaria histórica (R50%). Datos ordenados por latitud de norte a sur.

Área	Localidad	Probabilidad acumulada durante post-floración	
		$T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%	$T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50%
Norte (desde 23,30 a 29,88°S)	Londrina	0,65	0,04
	Salta	0,36	0,17
	Guarapuava	0,07	0,14
	Santiago del Estero	0,62	0,16
	Passo Fundo	0,29	0,38
	Reconquista	0,43	0,26
	Ceres	0,37	0,13
Centro (desde 31,27 a 34,55°S)	Salto Grande	0,39	0,21
	Sauce Viejo	0,23	0,18
	Tacuarembó	0,13	0,25
	Marcos Juárez	0,19	0,14
	Rosario	0,07	0,09
	Guauguaychú	0,34	0,31
	Río Cuarto	0,44	0,46
	Venado Tuerto	0,47	0,12
	Laboulaye	0,22	0,06
	La Estanzuela	0,04	0,19
Sur (desde 35,70 a 39,64°S)	Junín	0,32	0,08
	General Pico	0,24	0,00
	Trenque Lauquen	0,63	0,07
	Las Flores	0,25	0,15
	Bolivar	0,24	0,08
	Santa Rosa	0,19	0,03
	Chillán	0,00	0,00
	Azul	0,25	0,12
	Olavarría	0,22	0,14
	Tandil	0,22	0,13
	Coronel Suárez	0,19	0,04
	Pigüé	0,36	0,07
	Mar del Plata	0,48	0,00
	Tres Arroyos	0,40	0,18
	Bahía Blanca	0,54	0,07
	Pichoy	0,00	0,00

Comparando entre áreas la probabilidad acumulada promedio durante el período post-floración, la misma fue de 42% en el evento $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% vs. 15% en el evento $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% para el área norte; mientras que fue de 26% vs 19% en el área centro, y

de 28% vs 1% en el área sur, respectivamente (Cuadro 2.2). Vale la pena señalar que solo para Pichoy y Chillán, en el área más al sur al oeste de los Andes, no hubo aumentos de probabilidad acumulada de eventos de estrés combinado durante el período de post-floración (Cuadro 2.2).

2.4. Discusión

Este estudio tuvo como objetivo cuantificar la ocurrencia de eventos de altas temperaturas máximas y nubosidad durante el período post-floración de cultivos templados en el Cono Sur de Sudamérica durante las últimas tres a cinco décadas. El evento de estrés por calor fue definido por dos indicadores: i) temperatura máxima diaria que excede un umbral térmico ($T > 30^{\circ}\text{C}$), y ii) temperatura 5°C por encima de la máxima media histórica de ese día ($T + 5^{\circ}\text{C}$). La elección de ambos tipos de estrés por calor está respaldada por evidencia experimental sobre sus efectos fisiológicos diferenciales sobre el rendimiento de grano y la calidad del trigo y la colza durante el llenado del grano (Aksouh *et al.*, 2001; Sial *et al.*, 2005; Yin *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2020). Además, se ha intentado incorporar respuestas a ambos tipos de eventos de estrés por calor a modelos de simulación de cultivos en todo el mundo, aunque es necesario trabajar más al respecto (Asseng *et al.*, 2015; Lilley *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016; Qian *et al.*, 2018; Hussain *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2020).

Contrariamente a lo esperado, la ocurrencia de ambos tipos de estrés por calor varió a lo largo de la latitud y durante el período de septiembre a diciembre. En consecuencia, no se observó asociación entre ambas condiciones térmicas. La mayoría de las 33 localidades evaluadas en el Cono Sur de Sudamérica (de 23°S a 40°S) mostraron que, a menor latitud, mayor $T > 30^{\circ}\text{C}$, en coincidencia con Linacre y Geerts (1997) y Jiménez y Oliver (2005). Además, $T > 30^{\circ}\text{C}$ aumentó de septiembre a diciembre. En consecuencia, temperaturas

máximas diarias superiores a 30°C constituyeron el estrés por calor más frecuente durante el período post-floración de cultivos templados en la mayoría de las localidades analizadas, siendo las de menor latitud y aquellas con post-floración más tardía las que presentaron mayor riesgo. Una excepción a esta tendencia fue Pichoy (sur de Chile), donde prácticamente no se registró riesgo de $T > 30^{\circ}\text{C}$. Esta condición se asoció a su clima mediterráneo frío, característico de la zona pre-andina, con una temperatura máxima promedio de 20,4°C durante el período post-floración, valor considerablemente inferior al umbral de 30°C

El evento $T+5^{\circ}\text{C}$ cuantificó la temperatura máxima diaria excediendo el valor promedio histórico de un día dado en 5°C. Para que este evento ocurra, debe haber variabilidad en la temperatura, lo cual se evidencia en las llamadas latitudes medias "entre 30 y 60°S", donde el fuerte cinturón de viento del oeste produce una variabilidad térmica mucho mayor (Jiménez y Oliver, 2005). Sobre el extremo sur de Sudamérica y el Pacífico Sur adyacente, los vientos del oeste son más fuertes hacia el verano austral, alcanzando un pico entre 45 y 55°S (Garreaud *et al.*, 2009). La ocurrencia del evento $T+5^{\circ}\text{C}$ durante el período post-floración resultó ser un indicador de altas temperaturas menos probables y exhibió un comportamiento diferente en comparación con el evento $T > 30^{\circ}\text{C}$. Los resultados no indicaron ninguna tendencia o una ligera disminución en la probabilidad de $T+5^{\circ}\text{C}$ durante la post-floración en la mayoría de las localidades. Por lo tanto, el estrés de $T+5^{\circ}\text{C}$ es más susceptible de encontrarse a principios de septiembre en localidades de latitudes medias del Cono Sur. Contrariamente a lo que se hipotetizó, ambos eventos de estrés por calor no mostraron correlación. Una posible explicación está asociada al hecho de que, para que ocurra el evento $T+5^{\circ}\text{C}$, la variabilidad en la temperatura debe ser alta. Dicha variabilidad térmica es mayor a principios de la primavera (septiembre-octubre), cuando las

temperaturas máximas diarias se mantienen por debajo de los valores típicos de noviembre y diciembre. Por otro lado, el evento $T > 30^{\circ}\text{C}$ responde positivamente al aumento de la temperatura máxima diaria, el cual progresa desde septiembre hasta diciembre. De esta manera, su probabilidad de ocurrencia no depende de una alta variabilidad térmica, sino del incremento sostenido de las temperaturas máximas.

Vincent *et al.* (2005) examinaron las tendencias de temperaturas extremas diurnas y nocturnas durante el período 1960-2000, abarcando varios países de América del Sur. Sus resultados indicaron tendencias significativas en la temperatura mínima diaria, pero no cambios consistentes en los índices basados en la temperatura máxima diaria, concluyendo que el calentamiento se debió principalmente al aumento de las noches cálidas durante el verano y el invierno. De acuerdo con el calentamiento asimétrico descrito por Vincent *et al.* (2005), García *et al.* (2018) modeló el rendimiento y la fenología de los cultivos de trigo y cebada utilizando APSIM con series climáticas históricas (1961-2014) para sitios representativos de la región Pampeana y observó una tendencia positiva para la temperatura media promedio durante la temporada de septiembre, octubre y noviembre (de $0,02$ a $0,49^{\circ}\text{C}$ por década). A escala regional, los cambios en la temperatura media durante ese período se explicaron mejor por la variación en la temperatura mínima que en la máxima (García *et al.*, 2018). Esos incrementos en la temperatura mínima aceleraron la tasa de desarrollo que determinó un tiempo de floración más temprano. Además, los aumentos de la temperatura mínima acortaron la duración del período crítico (en promedio $0,6$ días por década), y disminuyeron el rendimiento entre ca. 2 y 9% por $^{\circ}\text{C}$ en las localidades pampeanas, como consecuencia de una menor captura de radiación acumulada y menor radiación incidente (García *et al.*, 2018). Más recientemente, Feron *et al.* (2019) encontraron que la frecuencia de días que exceden el percentil 95 de las temperaturas

máximas aumentaron a menos de 3 días por temporada durante el verano (diciembre-enero-febrero) hacia latitudes más bajas. Un valor de 3 días de temperatura diaria muy alta ($T > 30^{\circ}\text{C}$) es bastante frecuente incluso durante la primavera (septiembre-octubre-noviembre) para cultivos templados, como se observa en el presente estudio.

La nubosidad, definida aquí como una reducción del 50% en la radiación solar incidente diaria (R50%) durante la post-floración, fue mayor en las localidades más al norte (desde el sur de Brasil y el norte de Argentina). Varios estudios han reportado tendencias de radiación solar incidente en todo el mundo en las últimas décadas (Abakumova *et al.*, 1996; Stanhill y Cohen, 2001; Liepert, 2002) con una tendencia general decreciente desde 1950 a 1980, principalmente debido a variaciones en la cobertura de nubes, seguida de un aumento desde 1980, asociado con cambios en los niveles de contaminación del aire (Wild, 2009). Las causas de las variaciones en la cobertura de nubes no se analizaron en este estudio porque los datos de radiación solar global de cada localidad se estimaron a través de los datos de duración de la insolación. Raichijk (2011) analizó la duración de la insolación en 6 países de Sudamérica (Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Perú y Uruguay), y se observó una tendencia decreciente de 1961 a 1990, pasando a un aumento de 1991 a 2004.

Para ambos eventos combinados, el efecto térmico dominó por sobre la nubosidad en la mayoría de las localidades. La principal diferencia entre los eventos $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% y $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% se encontró en el mes en el que ambos eventos alcanzaron su mayor probabilidad de riesgo (Figs. 2.3 y 2.4). En la gran mayoría de las localidades, el evento combinado de $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% tuvo su mayor impacto durante diciembre, contrariamente a la mayor ocurrencia en septiembre para el evento $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50%. Además, surgió una relación curvilínea positiva entre la probabilidad de estrés combinado y el número de días con estrés por mes, para todas las localidades de América del Sur (Figs.

2.5 y 2.6). Así, los estreses combinados no fueron eventos aislados, y cuanto mayor fue el riesgo de estrés combinado, mayor fue la probabilidad de sufrirlo durante varios días. Esto es relevante, ya que se requiere una cierta cantidad de días de exposición a un estrés para afectar irreversiblemente el rendimiento de los cultivos (Wardlaw *et al.*, 2002; Rondanini *et al.*, 2006).

En cuanto a las probabilidades de ocurrencia de estrés térmico y nubosidad combinados, el área del norte ha logrado escapar de la $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%, ya que el período de llenado de grano de trigo y colza termina en diciembre. Este estrés combinado es potencialmente dañino para las áreas centro y sur, ya que coincide con el período efectivo del llenado de granos y floración, respectivamente. Por otro lado, la ocurrencia de $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% principalmente en septiembre coincide con la floración en la región más al norte, mientras que las áreas centro y sur no comprometen su período crítico ya que los cultivos generalmente se encuentran en la etapa de pre-floración. Observando las Figs. 2.3 y 2.4, está claro que es probable que el área sur se vea afectada por ambos tipos de estrés combinado durante diciembre, coincidiendo con el período de llenado de granos de trigo y colza. Actualmente, los trabajos que han estudiado las consecuencias del estrés simultáneo de alta temperatura y luz en el rendimiento en trigo y colza durante el período de llenado de grano son escasos y se desarrollan a niveles de organización por debajo de la escala de cultivo (Liu *et al.*, 2005; Zheng *et al.*, 2013).

El trigo y la colza en el Cono Sur de Sudamérica se cultivan en secano. Esto implica que, en las condiciones agrícolas, ambos cultivos no solo se vean afectados por la ocurrencia de eventos de altas temperaturas y nubosidad, sino también por estrés hídrico como sequías o inundaciones. Como consecuencia de los cambios climáticos, se espera un aumento en la frecuencia, duración e intensidad de las sequías regionales (Dai, 2013). Se

han observado tendencias negativas en la precipitación anual a lo largo de la costa oeste subtropical de América del Sur durante el siglo XX, siendo el centro de Chile un claro ejemplo de reducción en la frecuencia de días e intensidad de precipitación (Quintana y Aceituno, 2012; Garreaud *et al.*, 2019). La frecuencia del estrés hídrico y las altas temperaturas y/o nubosidad representa un aspecto que merece ser investigado con mayor profundidad. La fenología del trigo y la colza puede responder a la sequía (e.g. Angus y Moncur, 1977; Ihsan *et al.*, 2016; Shekari, 2001) o inundaciones (e.g. de San Celedonio *et al.*, 2015; Nabloussi *et al.*, 2019) pero las respuestas son inconsistentes y pequeñas en comparación con la magnitud del estrés (es decir, solo las condiciones de estrés hídrico muy intenso provocaron diferencias agrónomicamente significativas en el tiempo hasta la floración) (Slafer *et al.*, 2020). Por el contrario, el estrés hídrico tiene un efecto notable y negativo en el nivel de rendimiento (Slafer *et al.*, 2020; Birun *et al.*, 2011). En condiciones de campo, las altas temperaturas suelen ir acompañadas de deficiencias de agua (Rojas *et al.*, 2011), mientras que los días sin lluvia se relacionan positivamente con la alta incidencia de radiación diaria (Abeledo *et al.*, 2008). Por lo tanto, los efectos interactivos del estrés hídrico y las altas temperaturas y/o la nubosidad sobre la fenología y la definición del rendimiento en ambas especies es un tema que requiere mayor estudio.

2.5. Conclusión

En las últimas 3-5 décadas, los cultivos templados en el Cono Sur de Sudamérica han enfrentado riesgos de estrés térmico, nubosidad y su combinación durante el período de post-floración. Entre los eventos térmicos, la probabilidad de ocurrencia de $T > 30^{\circ}\text{C}$ durante el llenado de grano fue superior a la de $T + 5^{\circ}\text{C}$. La probabilidad mensual de estrés combinado mostró una relación curvilínea positiva con el número de días con estrés por

mes. Es probable que el área sur (excepto Pichoy y Chillán, al oeste de los Andes) se vea afectada por ambos tipos de estrés combinado durante diciembre, cuando tiene lugar el período de llenado de granos en los cultivos de trigo y colza. Este estudio evidencia la ocurrencia reciente y actual de estos estreses, tanto de forma individual como combinada, durante el período post-floración de cultivos templados, y establece una línea de base valiosa para evaluar escenarios climáticos futuros en las principales regiones agrícolas del Cono Sur de Sudamérica.

CAPÍTULO 3

Rendimiento y calidad de grano de trigo y colza ante estrés por alta temperatura, disminución de la radiación solar y ambos estreses combinados durante la post-floración²

² Los principales resultados de este capítulo están incluidos en: Rivelli, G.M.; Calderini D.F.; Abeledo G.L.; Miralles D. J.; Rondanini D.P. 2023. Yield and quality traits of wheat and rapeseed in response to source-sink ratio and heat stress in post-flowering. *European Journal of Agronomy*, 152: 127028. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2023.127028>.

3.1. Introducción

Durante la última década, la producción mundial de cereales y oleaginosas de zonas templadas aumentó un 13 y un 18%, respectivamente (FAO, 2022). El trigo y la colza son cultivos importantes en estos grupos, ya que proporcionan calorías, proteínas y aceite para uso humano, animal y biocombustibles. La producción mundial de trigo y colza creció a un ritmo de 10,8 y 1,4 millones t año⁻¹, respectivamente, durante la última década (FAO, 2022). El impulsor más destacado de estos aumentos fue el rendimiento del grano, ya que el área cosechada de ambos cultivos cambió solo marginalmente (Fischer *et al.*, 2014; Sadras y Calderini, 2021). El aumento del rendimiento de grano en trigo fue de 0,05 t ha⁻¹ año⁻¹, alcanzando un rendimiento promedio mundial de 3,3 t ha⁻¹ a la fecha. El aumento del rendimiento de colza fue casi la mitad que el del trigo, aumentando en 0,02 t ha⁻¹ año⁻¹, alcanzando un rendimiento promedio mundial de 2,0 t ha⁻¹ (FAO, 2022). Si bien estos aumentos son significativos, el desafío que se avecina es motivo de preocupación para los mejoradores, investigadores y legisladores de todo el mundo. Esta preocupación se debe principalmente a la demanda de alimentos esperada de una población en crecimiento y al esperado impacto negativo del cambio climático en la productividad de los cultivos (FAO, 2018; Ray *et al.*, 2019; Asseng *et al.*, 2015; Ben Mariem *et al.*, 2021).

La temperatura media global actualmente está aumentando a un ritmo de 0,2°C (±0,1°C) por década, y se espera que aumente 1,5°C para el año 2040 en referencia al período preindustrial (1850-1900) (IPCC, 2018). Como consecuencia del calentamiento global, también aumentará la frecuencia de eventos de temperaturas extremas, especialmente olas de calor (Meel y Tebaldi, 2004; Hansen *et al.*, 2012; Diffenbaugh *et al.*, 2017). Además, se ha observado a nivel mundial una disminución de la radiación solar incidente a nivel del suelo (atenuación solar) de alrededor del 2,7% por década (0,51 W m⁻²

$\pm 0,05$ por año) en la segunda mitad del siglo XX (Stanhill y Cohen, 2001; Gilgen *et al.*, 1998; Liepert, 2002; Raichijk, 2011; Matuszko y Stanisław, 2015). El capítulo 2 de la presente tesis y la publicación que deriva del mencionado capítulo (Rivelli *et al.*, 2021), han confirmado la ocurrencia simultánea de ambos eventos climáticos en la región del Cono Sur de Sudamérica, es decir, un aumento de la temperatura diaria y una disminución de la radiación solar incidente en los últimos 30 a 50 años. Esta región, ubicada entre 23° y 40° S, cubre 300 millones de ha en las cuales se cultiva ampliamente trigo y colza (cubriendo ~8,5 millones de ha para ambos cultivos). En esta área, las temperaturas máximas diarias del aire superiores a 30°C y los eventos de nubosidad, que reducen la radiación solar incidente, mostraron una probabilidad creciente de ocurrencia de noviembre a diciembre (Rivelli *et al.*, 2021). Ambos eventos simultáneos tienen un impacto particular durante el período de post-floración de ambos cultivos, una etapa de crecimiento clave para la determinación del rendimiento de grano (trigo: Fischer, 1985, Savin y Slafer, 1991; Calderini *et al.*, 2001; colza: Kirkegaard *et al.*, 2018).

La sensibilidad del rendimiento de grano fue definida por Fischer y Maurer (1978) como la reducción en el rendimiento real de grano en relación con el rendimiento potencial debido a una condición de estrés. Se han encontrado diferentes sensibilidades a la alta temperatura (temperatura nocturna y diurna) y al sombreado en diferentes cultivos de cereales (Cereal: Yamakawa y Hakata, 2010; Rezaei *et al.*, 2015; Shimoda y Sugikawa, 2019, oleaginosas: Djanaguiramanand y Prasad, 2010; Kirkegaard *et al.*, 2018; Pokharel *et al.*, 2021, legumbres: Prasad *et al.*, 2000; Tsukaguchi *et al.*, 2003; Lake *et al.*, 2019). En trigo, se ha demostrado que el efecto único del aumento de la temperatura posterior a la antesis tiene un efecto negativo sobre el peso del grano (Lizana y Calderini, 2013) debido a un acortamiento del período de llenado del grano, a pesar de su efecto positivo sobre la tasa de

llenado del grano (Fischer, 1985; Wardlaw y Moncur, 1995). La calidad del grano de trigo también se ve afectada por el estrés por calor, con un aumento en la concentración de proteína del grano (Stone y Nicolas, 1998; Wardlaw *et al.*, 2002; Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Yadav *et al.*, 2022). En la colza, un estudio reciente mostró que las altas temperaturas diurnas durante la post-antesis afectaron negativamente el rendimiento del grano al reducir el número y el peso de las silicuas y el peso del grano (Pokharel *et al.*, 2021). Los episodios de estrés por calor posterior a la antesis en la colza afectan negativamente la concentración de aceite y aumentan la concentración de proteína del grano (Aksouh-Harradj *et al.*, 2006; Zhu *et al.*, 2012; Pokharel *et al.*, 2021).

Con respecto a la reducción de la radiación solar, la imposición del sombreado durante la post-floración en trigo no alteró significativamente el NG (Fischer, 1985) ni el PG (Slafer y Savin, 1994; Borrás *et al.*, 2004), ya que el crecimiento del grano no está fuertemente limitado por la fuente de fotoasimilados en este cultivo (Slafer y Savin, 1994; Borrás *et al.*, 2004), excepto en ambientes de muy alto rendimiento con reducciones en la radiación solar (Sandaña *et al.*, 2009; Alonso *et al.*, 2018). El sombreado también podría causar un aumento de la concentración de proteína en el trigo ante reducciones en el peso del grano (Slafer *et al.*, 1994), ya que la acumulación de proteína en los granos se ve menos afectada que la síntesis de almidón. Por otro lado, el sombreado después de la floración de la colza afectó los componentes del rendimiento de grano de manera diferente según el ambiente. En un ambiente de alto rendimiento en el sur de Chile, el rendimiento de grano de colza fue poco afectado (15%) por un sombreado desde el principio hasta el final de la floración. La resiliencia del rendimiento de grano (i.e. la capacidad de recuperarse de un estrés) se demostró mediante una disminución en el NG del 40 al 57%, pero el PG compensó completamente la disminución en el NG al aumentar del 47 al 61% (Labra *et al.*,

2017). Por otro lado, estudios realizados en ambientes de rendimiento medio mostraron solo una compensación parcial o nula por el PG (Rondanini *et al.*, 2013; Zhang y Flottmann, 2018; Kirkegaard *et al.*, 2018). Se sabe que el peso del grano está limitado conjuntamente por fuentes y destinos (i.e. granos en crecimiento) durante el período posterior a la floración en la colza (Iglesias y Miralles, 2014; Zhang y Flottmann, 2018; Kirkegaard *et al.*, 2018). En cuanto a la calidad del grano en este cultivo, la concentración de aceite fue menos sensible al sombreado post-floración que la concentración de proteína del grano (Fortescue y Turner, 2007; Labra *et al.*, 2017; Verdejo y Calderini, 2020), pero también lo contrario fue reportado por Kirkegaard *et al.* (2018).

Varios estudios han examinado los efectos de las altas temperaturas diurnas o del sombreado en el trigo y la colza, pero se sabe poco sobre la sensibilidad comparativa de los dos cultivos al estrés combinado del aumento de la temperatura y la reducción de la radiación solar durante el período posterior a la floración, cuando estos estreses son más comunes (Rivelli *et al.*, 2021). Además, pocos estudios han probado estas respuestas en diferentes entornos potenciales de rendimiento, donde las sensibilidades del trigo y la colza parecen ser diferentes. El objetivo del presente capítulo (objetivo específico 2 de la tesis) consistió en analizar los efectos del estrés térmico y lumínico, solos y combinados, sobre el rendimiento y la calidad de los granos de trigo y colza durante el período post-floración en dos ambientes de producción contrastantes, como Valdivia en el sur de Chile (alto rendimiento potencial) y Buenos Aires en Argentina (potencial de rendimiento medio).

Las hipótesis planteadas en este capítulo corresponden a las hipótesis específicas 2 y 3 de la tesis, y enuncian: H2) El rendimiento de trigo y colza en condiciones de alta productividad (i.e. Valdivia) es menos afectado por los estreses térmico y lumínico que en condiciones de menor productividad (i.e. Buenos Aires), dada la mayor resiliencia de

ambas especies en ambientes fríos; y H3). La combinación de estrés térmico y lumínico incrementa la concentración de proteína en grano en ambas especies, y disminuye la concentración de aceite en colza como consecuencia de reducciones en el rendimiento.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Experimentos a campo

Se realizaron dos experimentos a campo en dos ambientes con potencial de rendimiento y condiciones climáticas contrastantes. El experimento 1 se llevó a cabo en la estación experimental de la Universidad Austral de Chile en Valdivia (39° 47'S, 73° 14'O, 12 msnm), Chile, en la temporada de cultivo 2019/20, mientras que el Experimento 2 se realizó en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agricultura, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires (34° 35'S, 58° 29'O, 26 msnm), Argentina, durante la campaña 2020/21. Ambos lugares contrastan en condiciones climáticas y de suelo. Valdivia tiene un clima templado-oceánico con una temperatura media anual de 11,7°C, 1800 mm de precipitación al año y, por lo general, mayor radiación solar incidente durante la primavera que Buenos Aires, la cual posee un clima templado-húmedo con una temperatura media anual de 17,9°C y 1200 mm anuales. El suelo predominante en Valdivia es un Duric Hapludand, derivado de cenizas volcánicas, con muy alta materia orgánica (15%) y una capacidad de almacenamiento de agua de 180 mm m⁻¹ (Dörner *et al.*, 2015), mientras que el suelo de Buenos Aires es un Argiudol vértico, con nivel medio de materia orgánica (2%) y alta capacidad de almacenamiento de agua (284 mm m⁻¹).

3.2.2. Tratamientos y diseño experimental

En ambos experimentos, se evaluaron un cultivar de trigo pan de primavera (Weebill) y un híbrido de colza de primavera (Solar CL). El cultivar de trigo fue desarrollado por el Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) y el híbrido de colza fue desarrollado por NPZ-Lembke (Alemania). Ambos genotipos son conocidos por su alto potencial de rendimiento de grano y adaptación al sur de Chile y la región de Buenos Aires. De aquí en adelante, el cultivar de trigo Weebil será referido como ‘trigo’ y el híbrido de colza Solar CL como ‘colza’.

Tanto el trigo como colza fueron sembrados en las fechas y densidades de siembra habituales para los agricultores de cada localidad. En Valdivia, ambos cultivos se sembraron el 4 de septiembre, a razón de 300 plantas m^{-2} de trigo y 55 plantas m^{-2} de colza. Las parcelas constaban de 7 hileras, de 2,8 m de largo y separadas 0,15 m en trigo y 0,175 m en colza. En Buenos Aires, el 25 de julio se sembró trigo, a razón de 250 plantas m^{-2} , y la colza se sembró en bandejas speedling el 3 de julio y se trasplantó a campo un mes después (según Menéndez *et al.*, 2021), a razón de 50 plantas m^{-2} . Las parcelas consistieron en 7 hileras, de 2,8 m de largo y separadas 0,175 m en trigo y 0,20 m en colza.

En ambos experimentos, se tomaron muestras de suelo a 0,2 m de profundidad una semana antes de la siembra para cuantificar el contenido de N-nitratos y P del suelo (Bray y Kurtz 1). Inicialmente, el suelo contenía 15 kg N ha^{-1} y 17 kg P ha^{-1} en Valdivia, y 11 kg N ha^{-1} y 29 kg P ha^{-1} en Buenos Aires. En Valdivia, ambos cultivos fueron fertilizados con 100 kg N ha^{-1} , 100 kg P ha^{-1} y 100 kg ha^{-1} de K aplicados en la siembra. Al final del macollaje, se aplicaron otros 100 kg de N ha^{-1} en trigo y durante la etapa de botón floral en colza. En Buenos Aires, la fertilización consistió en 30 kg N ha^{-1} , 5 kg P ha^{-1} , 15 kg K ha^{-1} y 8 kg S ha^{-1} durante inicio de macollaje en trigo y roseta de cuatro hojas verdaderas en

colza. Posteriormente, durante encañazón en trigo y botón floral en colza se realizó una fertilización adicional de 60 kg N ha⁻¹. Para complementar las precipitaciones, ambos experimentos fueron regados a capacidad de campo mediante sistema de riego por goteo durante todo el ciclo del cultivo para evitar el estrés hídrico. Las plagas y enfermedades se previnieron o controlaron químicamente a las dosis recomendadas por sus fabricantes. Las malezas se eliminaron a mano o mecánicamente.

En ambos experimentos, los tratamientos consistieron en: control sin manipulación (C), estrés por sombra (S), estrés térmico (HT) y una combinación de estrés por sombra y estrés térmico (S+HT). Los tratamientos se dispusieron en un diseño de bloques completos al azar con 4 repeticiones para cada especie. Cada experimento consistió en 16 parcelas individuales de trigo y otras 16 parcelas de colza.

Para llevar a cabo la imposición de los tratamientos se utilizaron en ambos experimentos carpas portátiles (Imagen 3.1), que estaban compuestas por estructuras de madera (Valdivia) o hierro (Buenos Aires), recubiertas con polietileno transparente de 100 µm. Los tratamientos control y S tenían cubierta de polietileno solo en el techo de las carpas, por lo que la atenuación de la radiación solar incidente fue la misma para ambos tratamientos. Los tratamientos HT y S+HT tenían una cobertura completa de polietileno tanto en la parte superior como en los lados de las carpas, la cual era móvil para facilitar la ventilación de su interior.



Imagen 3.1: Fotografías de las carpas de trigo (panel izquierdo) y de colza (panel derecho) para llevar a cabo los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos de Buenos Aires (panel superior) y Valdivia (panel inferior).

Los tratamientos S, HT y S+HT comenzaron al comienzo del período activo de crecimiento del PG en trigo y el período clave de superposición de la determinación del NG y PG en colza (Kirkegaard *et al.*, 2018; Verdejo y Calderini, 2020; Calderini *et al.*, 2021) (ver Imagen 3.2). Expresados en unidades de tiempo térmico (ver 3.2.3 más adelante), los tratamientos de trigo comenzaron a los 110°Cd después de la antesis, lo que corresponde aproximadamente a 10 y 7 días después de la antesis en Valdivia y Buenos Aires, respectivamente. En colza, los tratamientos se iniciaron a los 200°Cd desde el inicio de la floración, es decir, 14 días después del inicio de la floración en ambas localidades, centrándose en el período crítico definido por Kirkegaard *et al.* (2018). En ambas especies y experimentos, los tratamientos S, HT y S+HT se establecieron durante 10 días, y después

de ese tiempo se retiraron las carpas en ambos experimentos. La duración, expresada en unidades de tiempo térmico, para los tratamientos control y S fue de 142°Cd para trigo y 191°Cd para colza en Valdivia, y de 139°Cd para trigo y 201°Cd para colza en Buenos Aires. Los tratamientos HT y S+HT tuvieron una duración de 168°Cd para trigo y 225°Cd para colza en Valdivia, y 161°Cd para trigo y 232°Cd para colza en Buenos Aires.

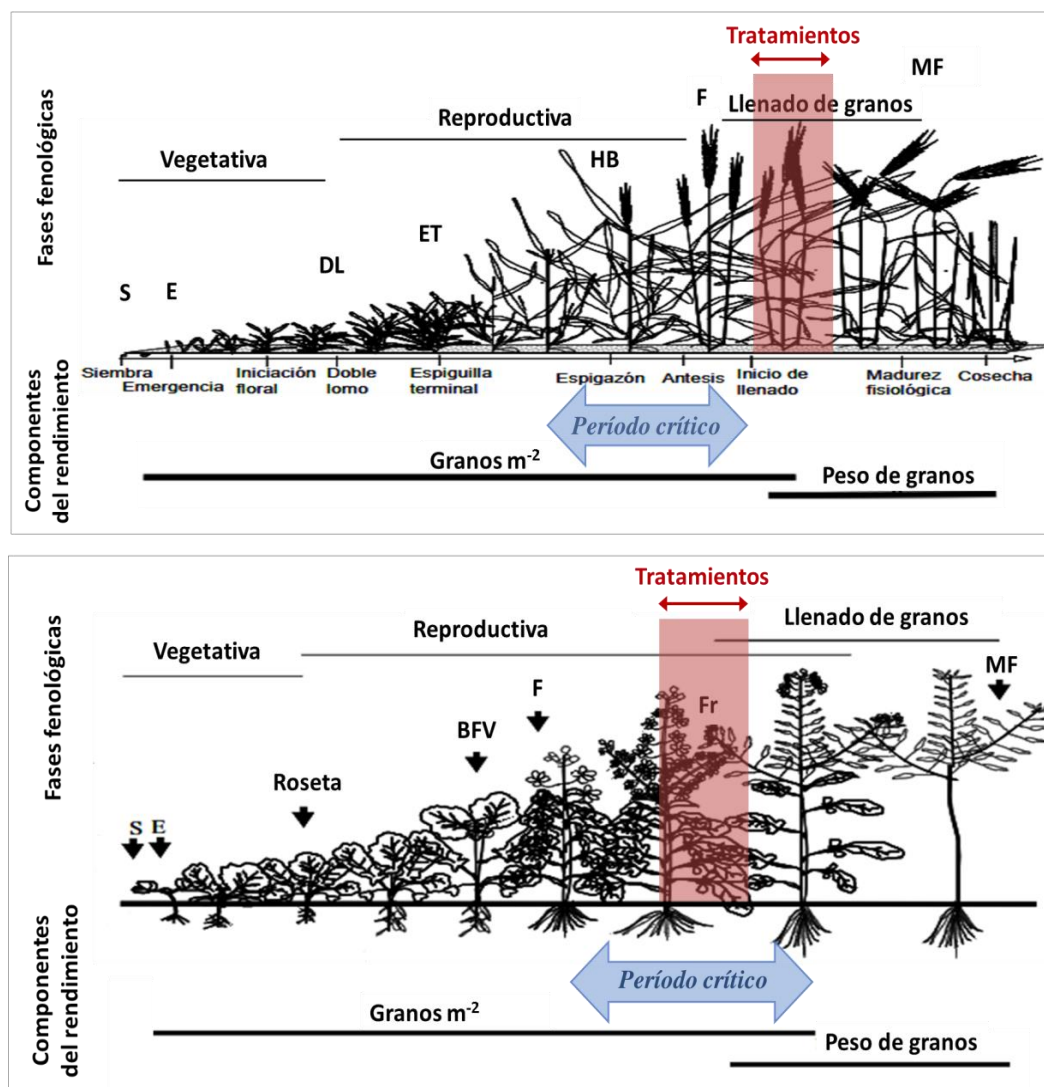


Imagen 3.2. Esquemas donde se indican los momentos de imposición de los tratamientos en el ciclo fenológico del trigo (esquema superior) y colza (esquema inferior) junto con la determinación de sus componentes de rendimiento. Abreviaturas: S: siembra; E: emergencia; DL: doble lomo; ET: espiguilla terminal; HB: hoja bandera; F: floración; MF: madurez fisiológica; BFV: botón floral visible; Fr: fructificación.

El tratamiento de sombreado se realizó cubriendo las carpas con tela media sombra negra que interceptaban el 50% (Valdivia) o el 70% (Buenos Aires) de la radiación solar fotosintéticamente activa incidente, respectivamente. La diferencia en los niveles de sombreado (50 o 70%) se asemeja a los diferentes patrones de nubosidad encontrados entre Valdivia y Buenos Aires durante la post-floración de trigo y colza (Rivelli *et al.*, 2021). La probabilidad de nubosidad diaria (50% de reducción de la radiación solar incidente) durante la post-floración se estimó entre 3 y 30% en Valdivia, mientras que en Buenos Aires estos valores oscilaron entre 10 y 60% (Rivelli *et al.*, 2021). Durante el sombreado, el lado sur de las carpas se mantuvo sin media sombra para facilitar la libre circulación de aire y el acceso de los polinizadores de colza. La media sombra disminuyó la temperatura ambiental del canopeo en 1,3 y 0,8°C por debajo del control en Valdivia y Buenos Aires, respectivamente.

Los tratamientos de alta temperatura consistieron en incrementar la temperatura máxima diaria en 5°C por encima del control durante 5 horas por día. En Valdivia el tratamiento térmico se impuso desde las 11 am hasta las 4 pm, mientras que en Buenos Aires de 10 am a 3 pm. Este momento fue elegido para cubrir el período de máxima radiación y temperatura diaria en cada lugar. En ambos experimentos, las carpas estaban equipadas con un caloventor eléctrico en su interior, conectado a un controlador automático programado para aumentar la temperatura en 5°C dentro de la carpa sobre el control (Cavadevices, Buenos Aires, Argentina). En el nivel superior del canopeo dentro de las carpas, se colocaron sensores de temperatura y humedad (HOBO DTU10-003, Onset Corp., Massachusetts, EE. UU.). Para facilitar el flujo de aire y evitar la alta humedad y la estratificación de CO₂ dentro de las carpas, se procedió a abrir la cobertura de polietileno

10 minutos en cada hora de imposición del tratamiento térmico. Las carpas permanecieron abiertas durante el resto del día y la noche.

El tratamiento de estrés combinado S+HT se impuso cubriendo las carpas con redes negras más la cobertura de polietileno y colocando en su interior el caloventor con su controlador, tal como se describe para los tratamientos S y HT, respectivamente.

Además, se registró la concentración de CO₂ (GMW21, Vaisala, Finlandia) cada 15 minutos durante los tratamientos en el experimento de Buenos Aires. Los sensores de temperatura se colocaron en el estrato superior del canopeo de trigo y colza en todos los tratamientos.

3.2.3. Mediciones

Fenología: se consideraron estados fenológicos cuando el 50% de las plantas de cada parcela alcanzaron dicho estado. En trigo se registraron los estados de emergencia (DC11), floración (DC65) y MF (DC87) según Zadoks *et al.* (1974). En colza se registró emergencia, inicio de floración (primera flor abierta en el racimo principal), plena floración, inicio de la fructificación (silicuas basales en el racimo principal mayores a 2 cm de largo), y MF (silicuas pardas) según la escala descrita por Arnoud (1989). La duración de las fases fenológicas se registró en días y unidades térmicas de tiempo (°Cd). El tiempo térmico se calculó realizando la sumatoria de las temperaturas medias diarias descontando la temperatura base de cada cultivo. En trigo se utilizaron dos temperaturas base (T_b) diferentes según las distintas etapas: $T_b = 0^\circ\text{C}$ desde la emergencia hasta la floración, y $T_b = 8.2^\circ\text{C}$ desde la floración hasta la MF (Slafer y Savin, 1991). En colza, se usó una $T_b = 0^\circ\text{C}$ durante todo el ciclo de cultivo, como en Kirkegaard *et al.* (2012).

Biomasa, rendimiento y composición del grano: durante el ciclo de los cultivos, se realizaron tres muestreos de biomasa: previo a la imposición de los tratamientos (Va: trigo en floración y colza +1 días de inicio de la floración; BA: trigo +2 días de floración y colza +4 días de inicio de la floración), posterior a los tratamientos (en trigo +20 días de floración y colza +23 días de inicio de la floración) y en MF. En los dos primeros muestreos, la biomasa se cosechó a lo largo de 0,50 m de los surcos de cada parcela, y en madurez a lo largo de 1 m del surco central de cada parcela. En trigo, las plantas muestreadas se dividieron en tallo principal y macollos, y luego se separaron las espigas de cada categoría. En colza, las plantas se dividieron en racimo principal y ramificaciones, y luego en silicuas. Las hojas senescentes de colza caídas en el suelo se incluyeron en las mediciones de biomasa. La biomasa se pesó después de secar en estufa a 60°C durante 72 horas utilizando balanzas electrónicas (Mettler Toledo, PJ3600, Greifensee, Suiza).

Se registró el rendimiento según el tipo de vástago para cada cultivo (trigo: vástago principal y macollos, colza: racimo principal y ramificaciones). Para ello, se secó en estufa a 60°C durante 72 horas la biomasa reproductiva (espigas o silicuas) de cada tipo de vástago, y posteriormente se trillaron y pesaron los granos. Las espigas de trigo se trillaron en una trilladora estacionaria y las silicuas de colza se trillaron a mano. El peso de mil granos (P1000) se determinó a partir de 2 sub-muestras de 200 granos cada una por parcela. El NG por unidad de área se calculó como el cociente entre el rendimiento (g m^{-2}) y el P1000 (g). El índice de cosecha (IC) se calculó como la relación entre rendimiento y la biomasa (g m^{-2}). La eficiencia de fructificación (EF) se calculó como la relación entre el NG y el chaff (es decir, la biomasa reproductiva excluyendo las semillas de las espigas o silicuas en la madurez), de manera similar a la utilizada para el trigo por González *et al.* (2014) y para colza por Rondanini *et al.* (2017).

En la madurez, se muestrearon 10 plantas representativas por parcela y se midió la altura de cada planta desde el extremo basal del tallo hasta la base de la espiga en trigo, y desde el extremo basal del tallo hasta la silicua superior en el racimo principal en colza.

La concentración de nitrógeno (%) en el grano de trigo y colza se midió utilizando el método Kjeldahl (Horwitz *et al.*, 1975). Luego para calcular la concentración de proteína en grano se afectó este valor de nitrógeno (%) por el factor de conversión nitrógeno/proteína de trigo (5,75) y de colza (6,25). La concentración de aceite de grano de colza se determinó por reflectometría de infrarrojo cercano (NIR) (Foss Infratec 1241, Hilleroed, Dinamarca) en Valdivia y por extracción Soxhlet (método IUPAC 1.122) en Buenos Aires.

Intercepción de radiación: a lo largo del ciclo del cultivo se registró la radiación fotosintéticamente activa (PAR) incidente (PAR_{INC}) y transmitida (PAR_T), por encima y por debajo del canopeo verde, respectivamente, evitando medir por debajo de las hojas senescentes. Para las mediciones de PAR se utilizaron ceptómetros lineales (en Valdivia: AccuPAR LP-80, Decagon, Washington, EE. UU., y en Buenos Aires: BAR-RAD 100, Cavadevices, Buenos Aires, Argentina) dos veces por semana al mediodía en días soleados (Calderini *et al.*, 1997). Para tener en cuenta la atenuación de la luz debida al polietileno y las medias sombras de las carpas, se midió el PAR fuera y dentro de ellas. En promedio, el polietileno interceptó aproximadamente un 20% de la radiación tanto en experimentos como en cultivos. La radiación fotosintéticamente activa interceptada (PAR_{INT}) por el cultivo se calculó como:

$$PAR_{INT} = PAR_{INC} - PAR_T \quad (\text{Ec. 3.1})$$

$$F_{PAR} = 1 - \frac{PAR_{INT}}{PAR_{INC}} \quad (\text{Ec. 3.2})$$

dónde PAR_{INC} es la radiación fotosintéticamente activa incidente dentro del canopeo (afectada por la intercepción de las carpas durante el período de estrés) ($MJ\ m^{-2}\ s^{-1}$), PAR_T es la radiación fotosintéticamente activa transmitida ($MJ\ m^{-2}\ s^{-1}$) a nivel del suelo, y F_{PAR} es la fracción de radiación solar interceptada por el cultivo (adimensional).

Datos climáticos: En ambos experimentos se registraron las temperaturas horarias, la radiación solar incidente global y la humedad relativa del aire a lo largo del ciclo del cultivo en estaciones meteorológicas cercanas a los experimentos de campo. La PAR_{INC} se consideró como el 50% de la radiación solar incidente global (Sinclair y Muchow, 1999). En Valdivia, los datos meteorológicos se obtuvieron de una estación meteorológica automatizada (CR1000, Campbell Scientific, USA) ubicada a 50 m del experimento (<http://agromet.inia.cl/>), mientras que, en Buenos Aires, a partir de una estación meteorológica automatizada (Vantage Pro 2, Davis Instruments Co. Inc.; San Francisco, EE. UU.) ubicada a 20 m.

El cociente fototermal (Q) se calculó durante el período de post-floración de trigo y colza, como la relación entre la radiación solar global (RG) incidente diaria y la temperatura media diaria (T) menos la temperatura base (T_b) de cada cultivo (ecuación 3.3). La T_b utilizada para cada cultivo y fase fenológica se describe en la sección 3.2.1. El Q para el trigo también se calculó considerando una T_b de $4,5^{\circ}C$ (Cuadro S. 3.1), a fin de comparar nuestros resultados con el Q tradicionalmente utilizado cuando se calcula para el período crítico de definición de rendimiento alrededor de la floración (Fischer, 1983). Se consideró el efecto de la atenuación de la radiación debida a la película de polietileno ($\sim 20\%$) y redes negras ($\sim 60\%$) para calcular el Q en los tratamientos correspondientes, descontados del valor de RG .

$$Q = \frac{RG}{T - T_b} \quad (\text{Ec. 3.3})$$

Se calcularon la presión de vapor (PV) y el déficit de presión de vapor (DPV) para el período de tratamiento (ecuaciones 3.4 y 3.5). El Q fue ponderado por el DPV (Q_{DPV}), según Rodríguez y Sadras (2007) y calculado como la relación entre Q y DPV como en la ecuación 3.6.

$$PV = 0.75 \times 610.7 \times e^{\left(\frac{17.4 \times T_{max}}{239 + T_{max}}\right)/1000} + 0.25 \times 610.7 \times e^{\left(\frac{17.4 \times T_{min}}{239 + T_{min}}\right)/1000} \quad (\text{Ec. 3.4})$$

$$DPV = \frac{100 - HR}{100 \times PV} \quad (\text{Ec. 3.5})$$

$$Q_{DPV} = \frac{Q}{DPV} \quad (\text{Ec. 3.6})$$

dónde Tmax y Tmin representan las temperaturas diarias máxima y mínima (°C), respectivamente, y HR es la humedad relativa diaria del aire (%).

Para comparar las condiciones térmicas entre tratamientos y entre localidades, se calculó la carga de calor (°Ch) sumando temperaturas horarias superiores a 30°C a lo largo de los días de los tratamientos HT y S+HT, siguiendo el concepto descrito por Wardlaw *et al.* (2002) y Rondanini *et al.* (2006).

Análisis de datos: Los datos de cada experimento se analizaron por separado mediante ANOVA para evaluar los efectos principales de los tratamientos en cada cultivo y localidad. Se usó una prueba de Tukey (nivel de significancia del 5%) para detectar diferencias significativas entre las medias de los tratamientos. Los análisis estadísticos se realizaron con el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2010). Para cuantificar la magnitud de los efectos de los tratamientos, los valores se expresaron en relación (%) al control. Las respuestas de los cultivos a los tratamientos S, HT y S+HT en relación con el control se utilizaron para categorizar la respuesta como (i) neutral (sin cambio estadísticamente significativo), (ii) sensible (cambio negativo y estadísticamente significativo) o (iii)

resistente para cada cultivo en cada localidad (cambio positivo y estadísticamente significativo).

El análisis de componentes principales (ACP) para cada cultivo se realizó en una matriz de datos con filas que contenía la combinación de localidad y estrés abiótico (n= 32), y columnas que contenían las siguientes variables observadas: rendimiento de grano y sus componentes, calidad de grano, biomasa del cultivo y tasa de crecimiento, eficiencia de fructificación y variables climáticas asociadas a los tratamientos. Se construyeron biplots con los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) utilizando el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2010).

Para determinar los efectos generados por el tratamiento S+HT sobre las variables de cultivo analizadas en trigo y colza, se comparó la sumatoria de los efectos simples (S y HT) con el efecto del estrés combinado (S+HT) según las ecuaciones 3.7 a 3.10. De esta manera, se consideró efecto sinérgico si el efecto combinado supera la suma de los efectos individuales. Por otro lado, el efecto fue calificado como antagónico si el efecto combinado es menor (un estrés influye sobre el otro). Si los efectos son iguales, se consideró aditivo, y si no hubo efecto, se consideró nulo.

$$\text{Cambio relativo (\%)} = ((\text{Media tratamiento estrés} / \text{Media control}) - 1) * 100 \quad (\text{Ec. 3.7})$$

$$\text{Probabilidad} = \text{Cambio relativo (\%)} / 100 \quad (\text{Ec. 3.8})$$

$$\text{Suma de efectos simples} = \text{Prob. (S)} + \text{Prob. (HT)} - \text{Prob. (S*HT)} \quad (\text{Ec. 3.9})$$

$$\text{Efecto del combinado} = \text{Prob. (S+HT)} \quad (\text{Ec.3.10})$$

3.3. Resultados

3.3.1. Variables ambientales y fenología de los cultivos en Valdivia y Buenos Aires

Las variables climáticas registradas en ambas localidades fueron, como era de esperar, contrastantes durante los experimentos (Fig. 1). La radiación solar incidente global (RSI) promedio entre la emergencia y la floración fue 35% mayor en Valdivia ($18,0 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que en Buenos Aires ($13,3 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Una tendencia similar se mantuvo durante el llenado de grano, ya que los valores promedio registrados en Valdivia ($25,1 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) superaron en 19% a la RSI medido en Buenos Aires ($21,1 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) para ambos cultivos (Fig. 3.1 y Cuadro S. 3.2). Las temperaturas también fueron más favorables en Valdivia, donde se registraron temperaturas medias diarias más bajas tanto en el período de pre-antesis ($11,6^{\circ}\text{C}$) como en el de llenado de grano ($15,2^{\circ}\text{C}$) en comparación con Buenos Aires ($13,1^{\circ}\text{C}$ desde la emergencia hasta la floración y $18,8^{\circ}\text{C}$ durante el llenado de grano). Además, las temperaturas mínimas y máximas diarias durante el llenado de grano en Buenos Aires fueron más altas que las de Valdivia, pero la diferencia fue más evidente en las mínimas ($13,8^{\circ}\text{C}$ en Buenos Aires vs. $8,9^{\circ}\text{C}$ en Valdivia, promediado entre cultivos) que en las temperaturas máximas, es decir, $23,9$ y $20,9^{\circ}\text{C}$, respectivamente (Fig. 3.1). Los datos detallados de RSI y las temperaturas de cada cultivo se muestran en la Figura S. 3.1 y el Cuadro S. 3.2.

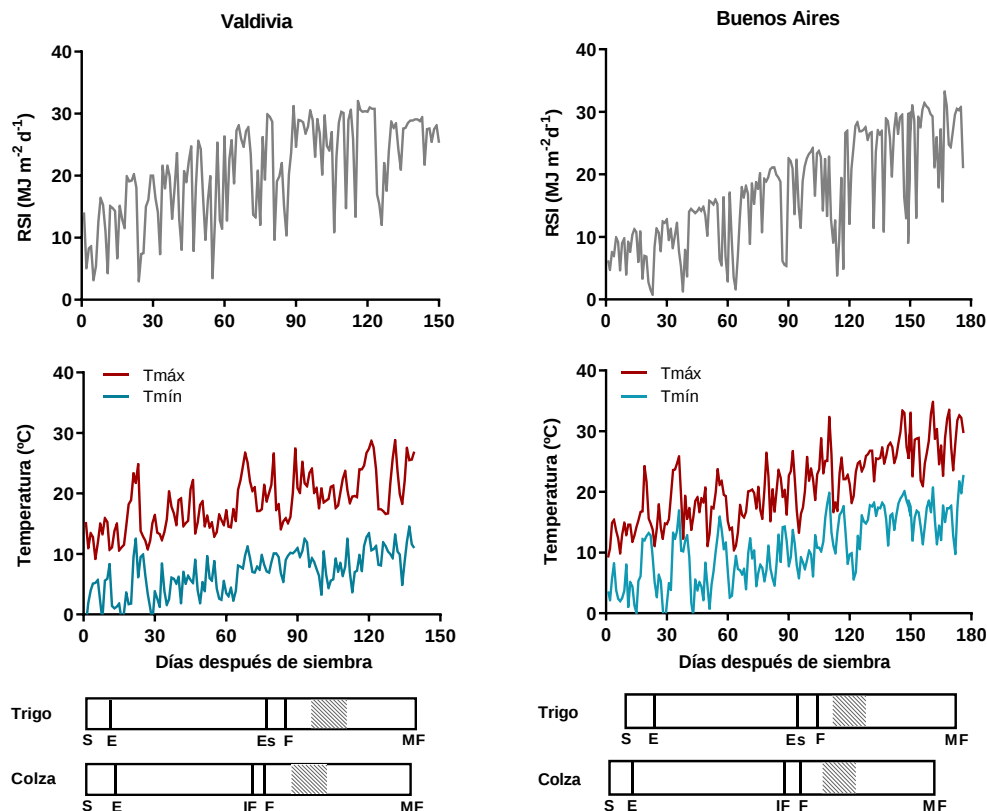


Fig. 3.1. Radiación solar incidente global (RSI) y temperatura del aire diaria (Tmáx: temperatura máxima y Tmín: temperatura mínima) registrada en Valdivia (panel izquierdo) y Buenos Aires (panel derecho) a lo largo de los ciclos de cultivo de trigo y colza. Las barras muestran una representación esquemática de los ciclos de cultivo del trigo y la colza para ambas localidades. El área punteada indica el momento de los tratamientos de sombreado, calor y combinación de calor y sombreado durante la post-floración. S: siembra, E: emergencia, Es: espigazón, IF: inicio de floración, F: floración y MF: madurez fisiológica.

La fenología en el tratamiento control fue bastante similar entre el trigo y la colza en Valdivia, donde la floración en trigo ocurrió el 27 de noviembre (833°C o 73 días después de la emergencia), y en colza el 22 de noviembre (770°C o 68 días después de la emergencia). En Buenos Aires, la floración se registró el 15 de octubre en trigo (1115°C o 82 días después de la emergencia) y el 5 de octubre en colza (1122°C o 87 días después de la emergencia). Por otro lado, en los tratamientos control el momento de MF fue el mismo para ambos cultivos dentro de cada localidad. En Valdivia, MF se alcanzó el 8 de enero (1132°Cd o 116 días para trigo y 1468°C y 115 días para colza después de emergencia),

mientras que en Buenos Aires esa etapa ocurrió el 17 de noviembre (1479°Cd o 116 días para trigo y 1913°Cd o 131 días para colza después de emergencia).

Para tener una imagen completa del ambiente fototermal en ambas localidades, se calculó el Q a lo largo del período de llenado de granos en los tratamientos control de acuerdo con la ecuación 3.3 (ver Materiales y métodos). Se registró un Q más alto en Valdivia en comparación con Buenos Aires tanto para trigo como para colza (Fig. 3.2). Para trigo, el Q promedió 2,4 MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹ en Valdivia y 1,4 MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹ en Buenos Aires, mientras que para colza estos valores fueron 1,7 y 1,2 MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹ en Valdivia y Buenos Aires, respectivamente.

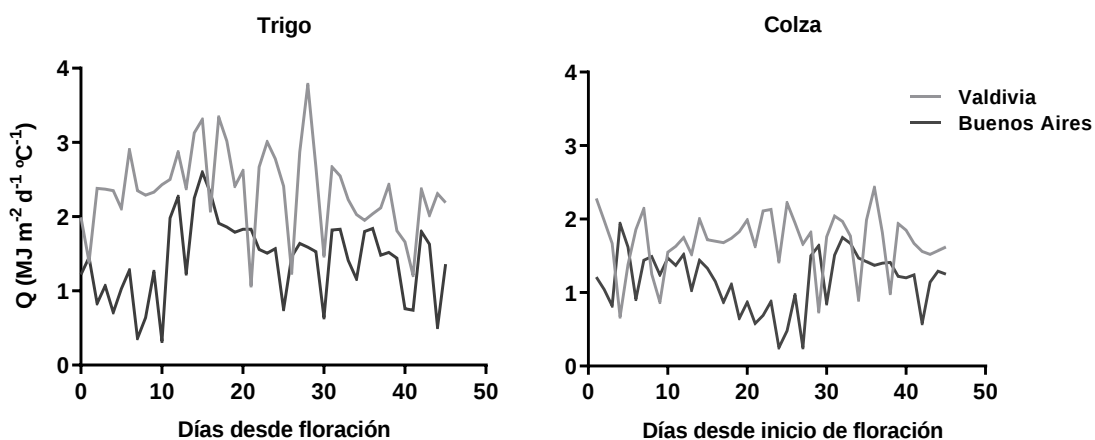


Fig. 3.2. Cociente fototermal (Q) desde floración en trigo (panel izquierdo) o inicio de floración en colza (panel derecho) a madurez fisiológica de los tratamientos control en Valdivia (gris claro) y Buenos Aires (gris oscuro). Q fue calculado considerando una temperatura base de 4.5°C en trigo, y 0°C en colza.

3.3.2. Efecto de los tratamientos de sombreado, térmicos y combinados sobre las condiciones ambientales del cultivo

La temperatura media durante las horas de tratamientos térmico y combinado, promediados entre trigo y colza, se incrementó 4,5°C en HT y S+HT sobre el control en Valdivia, y 4,5°C (HT) y 6,2°C (S+HT) en Buenos Aires. El valor de la temperatura promedio durante el calentamiento (tanto en HT como en S+HT) fue similar entre

localidades para ambos cultivos (Cuadro 3.1), superando los 30°C de temperatura promedio máxima en ambos experimentos. Sin embargo, la temperatura máxima diaria en Buenos Aires fue más alta y variable que en Valdivia, +3,1°C en trigo y +10,7°C en colza, promediados entre HT y S+HT (Cuadro 3.1; Figs. S. 3.2 y S. 3.3). Por ejemplo, la colza en Buenos Aires experimentó temperaturas máximas más altas (~7°C) que el trigo en los tratamientos HT y S+HT, mientras que en Valdivia fueron similares para ambos cultivos. En consecuencia, la carga de calor (>30°C) fue ampliamente mayor en Buenos Aires que en Valdivia, siendo muy vastas las diferencias entre localidades (~250°CCh observado en trigo y ~557°CCh en colza) (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Temperatura media durante el periodo post-floración, temperaturas máximas y medias durante las horas de tratamientos, radiación solar global incidente acumulada (RG), temperatura media diaria, carga de calor (>30°C, °Ch.), cociente fototermal (Q) y cociente fototermal ponderado por déficit de presión de vapor (Q_{DPV}) durante los días de tratamientos en trigo y colza en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Q se calculó con $T_b=8,2^\circ\text{C}$ en trigo y 0°C en colza. C: control; S: sombreo; HT: alta temperatura; S+HT: combinado.

Especie	Expt.	Tratamiento	T media durante post-floración (°C)	Durante las horas de tratamiento		Durante los días de tratamiento			
				T máx (°C)	T media (°C)	RG acumulada (MJ m ⁻²)	T promedio diaria (°C)	Carga de calor (>30 °C) (°C h)	Q_{DPV} (MJ m ⁻² d ⁻¹ °C ⁻¹ kPa ⁻¹)
Trigo	Va	C	16,3	25,8 ± 0,5	23,2 ± 0,4	265 ± 1,3	18,4 ± 0,3	0,0	2,00 ± 0,1
		S	16,2	24,2 ± 0,6	21,6 ± 0,3	135 ± 1,9	17,6 ± 0,3	0,0	1,45 ± 0,1
		HT	16,8	32,7 ± 0,6	28,5 ± 0,5	220 ± 3,7	21,1 ± 0,3	4,4	1,71 ± 0,1
		S+HT	16,8	32,8 ± 0,5	28,3 ± 0,4	120 ± 1,1	21,0 ± 0,3	2,2	0,94 ± 0,0
	BA	C	20,3	26,6 ± 1,2	21,7 ± 1,0	176 ± 0,9	18,1 ± 0,9	1,6	1,47 ± 0,0
		S	20,3	26,9 ± 1,3	21,7 ± 1,1	49 ± 3,3	18,0 ± 1,0	8,3	0,55 ± 0,0
		HT	20,7	34,0 ± 1,8	25,5 ± 1,2	139 ± 1,1	20,0 ± 1,1	173,6	1,23 ± 0,0
		S+HT	20,8	37,8 ± 2,4	27,4 ± 1,3	48 ± 2,2	21,0 ± 1,1	332,5	0,38 ± 0,0
Colza	Va	C	15,9	25,8 ± 0,7	22,5 ± 0,7	278 ± 3,4	19,1 ± 0,3	0,0	1,15 ± 0,0
		S	15,7	24,4 ± 0,7	21,5 ± 0,6	142 ± 2,1	18,5 ± 0,3	0,0	0,78 ± 0,0
		HT	16,5	32,2 ± 0,6	26,1 ± 0,4	225 ± 3,5	22,5 ± 0,2	12,2	0,98 ± 0,0
		S+HT	16,5	32,8 ± 0,6	26,4 ± 0,5	125 ± 2,4	22,6 ± 0,2	16,2	0,56 ± 0,0
	BA	C	19,9	30,8 ± 1,6	23,9 ± 1,1	177 ± 2,2	20,2 ± 1,2	78,8	0,67 ± 0,0
		S	19,8	28,6 ± 1,6	22,3 ± 1,0	48 ± 2,3	19,8 ± 1,1	55,2	0,24 ± 0,0
		HT	20,3	41,9 ± 2,3	29,1 ± 1,4	136 ± 4,2	22,8 ± 1,4	500,5	0,59 ± 0,0
		S+HT	20,5	44,4 ± 2,6	30,5 ± 1,5	45 ± 1,7	23,6 ± 1,5	642,0	0,19 ± 0,1

Al evaluar el impacto del tratamiento de sombreo (S) sobre la temperatura media diaria, se observó que las telas de media sombra redujeron levemente dicha variable en

comparación con el control: 1,3 °C en Valdivia y 0,8 °C en Buenos Aires. En cuanto al RG acumulado durante el período de imposición de los estreses, los tratamientos S y S+HT mostraron una reducción más marcada en Buenos Aires (-73%) que en Valdivia (-48%) para ambos cultivos (Cuadro 3.1). Esta diferencia se atribuye al tipo de malla de sombreo utilizada en cada localidad para simular condiciones nubosas características de cada ambiente: las redes interceptaron el 70% y el 50% de la radiación solar incidente en Buenos Aires y Valdivia, respectivamente (ver Materiales y Métodos).

En ambos cultivos, S y S+HT redujeron el Q con respecto al control, registrándose mayores reducciones en Buenos Aires que en Valdivia, 68,1 y 41,0%, respectivamente (Cuadro 3.1). El HT también afectó negativamente el Q, siendo de manera similar en ambas localidades: 14,9% en Valdivia y 14,2% en Buenos Aires. Los efectos del tratamiento de sombreo en la reducción del Q fueron consistentes, incluso cuando el cociente fue ponderado por DPV (Q_{DPV}) en Valdivia (44,6%) y Buenos Aires (72,7%). En el tratamiento HT, Q_{DPV} tuvo una reducción mayor que Q en relación con el control, siendo 40,5% en Valdivia y 44,7% en Buenos Aires (Cuadro 3.1). Tanto en los cultivos como en las localidades, no se observaron efectos de los tratamientos sobre la duración de las etapas fenológicas (Cuadro S. 3.3).

Los valores de CO₂ evaluados se mantuvieron en el rango de 410 a 480 ppm en trigo y de 380 a 500 ppm en colza en los controles durante los días de tratamiento (datos no mostrados). No hubo cambios significativos en los tratamientos de estrés (S, HT o S+HT) respecto a los controles en ambos cultivos.

3.3.3. Efecto de los tratamientos en trigo

3.3.3.1. Rendimiento, biomasa e índice de cosecha

Como era de esperar, el trigo sin restricciones (tratamiento control) alcanzó rendimientos de grano muy altos en Valdivia ($13,6 \text{ t ha}^{-1}$), 20% más que en Buenos Aires, donde fueron de $10,4 \text{ t ha}^{-1}$ (Cuadro 3.2). Cabe destacar que en Valdivia no se encontró un impacto significativo ($p > 0,05$) de los tratamientos S, HT y S+HT sobre el rendimiento, la biomasa aérea y el IC (Cuadro 3.2). En contraste, en Buenos Aires, el rendimiento se redujo significativamente en comparación con el control cuando se expuso a los tratamientos S, HT y S+HT, mientras que la biomasa no se vio afectada por los tratamientos de estrés, y el IC disminuyó significativamente (37% en comparación con el control) únicamente por el tratamiento S+HT (Cuadro 3.2). Además, se registró una altura final de planta similar en cada localidad entre tratamientos, observándose en trigo una altura ligeramente mayor en Buenos Aires que en Valdivia (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) en relación al control del rendimiento, biomasa, índice de cosecha (IC) y altura final de planta en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Tratamiento	Rendimiento		Biomasa		IC		Altura final	
			(g m^{-2})	rel. (%)	(g m^{-2})	rel. (%)	(%)	rel. (%)	(cm)	rel. (%)
Trigo	Va	C	1357,6 $\pm$ 105,8 a	-	2471 $\pm$ 251 a	-	55,8 $\pm$ 4,1 a	-	85 $\pm$ 1 a	-
		S	1179,8 $\pm$ 58,6 a	-13	2004 $\pm$ 114 a	-18,9	59,0 $\pm$ 1,1 a	5,7	85 $\pm$ 0 a	-0,3
		HT	1457,2 $\pm$ 69,0 a	7,3	2651 $\pm$ 249 a	7,3	56,3 $\pm$ 4,7 a	0,5	85 $\pm$ 1 a	-0,3
		S+HT	1336,7 $\pm$ 35,3 a	-1,5	2149 $\pm$ 71 a	-13,0	62,3 $\pm$ 2,1 a	11,7	84 $\pm$ 1 a	-1,0
	BA	C	1035,1 $\pm$ 136,0 a	-	2287 $\pm$ 300 a	-	48,4 $\pm$ 4,3 a	-	89 $\pm$ 1 a	-
		S	750,2 $\pm$ 43,8 b	-26	2094 $\pm$ 99 a	-8,4	37,3 $\pm$ 2,3 ab	-23,0	88 $\pm$ 1 a	-0,6
		HT	660,9 $\pm$ 67,2 b	-36	1905 $\pm$ 160 a	-16,7	37,3 $\pm$ 2,0 ab	-10	87 $\pm$ 2 a	-1,6
		S+HT	555,5 $\pm$ 38,0 b	-46	1727 $\pm$ 123 a	-20,5	30,6 $\pm$ 0,9 b	-37	88 $\pm$ 2 a	-1,0

Medias $\pm$ SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada experimento ($p < 0,05$).

3.3.3.2. Componentes numéricos del rendimiento y proteína del grano en trigo

Tanto el NG como el P1000 del tratamiento control contribuyeron al mayor rendimiento de grano de trigo registrado en Valdivia sobre Buenos Aires. El NG y P1000 fueron 8,7% y 13,4% respectivamente mayores en Valdivia que en Buenos Aires (Cuadro 3.3). Entre tratamientos, el NG no mostró variaciones significativas entre el control y los estreses, ni en Valdivia ni en Buenos Aires (Cuadro 3.3). Por otro lado, el P1000 fue más sensible a las condiciones de estrés en Buenos Aires, donde S y HT lo redujeron en ~12% respecto del control, mientras que el tratamiento S+HT lo hizo en un 24%. En contraste, en Valdivia no se encontró ningún efecto de los estreses sobre el P1000 (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) en relación al control del número de granos (NG), peso de mil granos (P1000) y concentración de proteína en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Tratamiento	NG		P1000		Proteína	
			(10 ³ m ⁻²)	rel. (%)	(g)	rel. (%)	(%)	rel. (%)
Trigo	Va	C	21,2 ± 1,6 a	-	64,2 ± 2,1 a	-	10,5 ± 0,2 a	-
		S	20,0 ± 1,0 a	-5,7	59,1 ± 0,8 a	-7,9	10,6 ± 0,2 a	0,4
		HT	24,1 ± 1,3 a	13,6	60,6 ± 0,4 a	-5,6	11,0 ± 0,2 a	4,3
		S+HT	22,7 ± 0,5 a	6,9	59,0 ± 1,3 a	-8,0	10,8 ± 0,2 a	2,1
	BA	C	17,2 ± 2,1 a	-	56,6 ± 0,7 a	-	12,8 ± 0,5 a	-
		S	15,6 ± 0,8 a	-9,7	50,0 ± 1,0 b	-11,6	13,1 ± 0,2 a	2,0
		HT	14,8 ± 0,7 a	-14,4	49,7 ± 2,6 b	-12,1	13,0 ± 0,4 a	1,7
		S+HT	13,0 ± 1,1 a	-24,6	42,9 ± 0,9 c	-24,2	13,8 ± 0,7 a	8,0

Medias ± SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada experimento ($p < 0.05$).

La concentración de proteína en grano fue mayor en Buenos Aires en comparación con Valdivia en el tratamiento control (2,3%), pero no se encontró impacto de las condiciones de estrés sobre esta característica en ninguna localidad. Sin embargo, en Buenos Aires hubo un ligero aumento en la proteína del grano para los tratamientos S y S+HT sobre el control.

En Valdivia se observó una mayor contribución de los tallos principales al rendimiento y NG que de macollos, mientras que en Buenos Aires se encontró una contribución más equilibrada de ambas categorías de tallos en todos los tratamientos (Fig. 3.3a, b). El P1000, por el contrario, mostró valores similares entre las categorías de tallo en ambos experimentos (Fig. 3.3c).

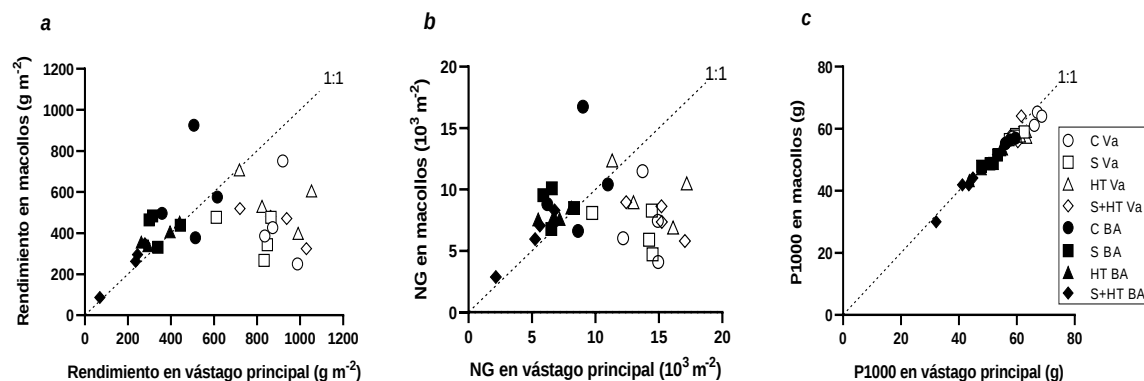


Fig. 3.3. Relación entre la contribución de macollos y de los vástagos principales en trigo al rendimiento, número de granos (NG) y peso de mil granos (P1000) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) en los experimentos realizados en Valdivia (Va, símbolos abiertos) y Buenos Aires (BA, símbolos cerrados). Las líneas punteadas representan la relación 1:1.

3.3.3.3. Eficiencia de fructificación (EF) en trigo

Se observó una mayor EF en planta entera en Valdivia, así como en vástago principal y macollos entre tratamientos en comparación con Buenos Aires. Los tratamientos S, HT y S+HT no afectaron esta característica en ninguna categoría de tallo en Valdivia (Cuadro 3.4). Por el contrario, los tratamientos de estrés impactaron negativamente en la EF de los tallos principales en Buenos Aires, especialmente bajo los tratamientos HT y S+HT.

Cuadro 3.4. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) respecto al control de la eficiencia de fructificación en planta entera, vástago principal y macollos en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Tratamiento	Eficiencia de fructificación					
			Planta entera		Vástago principal		Macollos	
			(grano g chaff ⁻¹)	rel. (%)	(grano g chaff ⁻¹)	rel. (%)	(grano g chaff ⁻¹)	rel. (%)
Trigo	Va	C	76,6 ± 4,9 a	-	75,9 ± 5,2 a	-	78,4 ± 5,8 a	-
		S	84,8 ± 2,4 a	10,8	84,8 ± 2,7 a	11,8	84,4 ± 2,7 a	7,1
		HT	75,1 ± 6,8 a	-1,9	76,2 ± 6,3 a	0,4	73,9 ± 7,4 a	-5,7
		S+HT	82,9 ± 4,5 a	11,1	84,7 ± 4,2 a	9,3	79,9 ± 7,0 a	1,9
	BA	C	59,7 ± 5,9 a	-	61,6 ± 4,7 a	-	58,4 ± 7,0 a	-
		S	46,0 ± 3,4 a	-22,8	45,8 ± 5,1 ab	-25,3	46,4 ± 2,3 a	-20,6
		HT	47,9 ± 3,5 a	-19,7	44,6 ± 3,1 b	-27,5	51,8 ± 6,0 a	-11,4
		S+HT	39,8 ± 3,9 a	-33,3	38,8 ± 5,1 b	-37,0	40,8 ± 2,7 a	-30,1

Medias ± SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada experimento ($p < 0.05$).

3.3.4. Efecto de los tratamientos en colza

3.3.4.1. Rendimiento, biomasa e índice de cosecha

Al igual que ocurrió con el trigo, el mayor rendimiento de grano de colza (para el tratamiento C) se observó en Valdivia, rindiendo un 49% más que en Buenos Aires, es decir, 927 y 455 g m⁻², respectivamente (Cuadro 3.5). El mayor rendimiento alcanzado en Valdivia se debió tanto a la mayor biomasa de brotes (24,3%) como al IC (30,7%). Las plantas fueron ligeramente más cortas (8 cm) en Valdivia que en Buenos Aires (Cuadro 3.5).

En colza, tal como se observó en trigo, no se encontró efecto ($p > 0,05$) de los tratamientos de estrés sobre el rendimiento de grano en Valdivia. Por otro lado, los tratamientos de estrés tuvieron un impacto negativo ($p < 0,05$) en el rendimiento de grano de colza en Buenos Aires, donde el efecto más alto y significativo se registró en el tratamiento S+HT, que redujo el rendimiento de grano decreciente en un 39% en comparación con el control (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.5. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) en relación al control del rendimiento, biomasa, índice de cosecha (IC) y altura final de planta en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT), y combinado (S+HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Tratamiento	Rendimiento			Biomasa			IC			Altura final		
			(g m ⁻²)		rel. (%)	(g m ⁻²)		rel. (%)	(%)		rel. (%)	(cm)		rel. (%)
Colza	Va	C	926,9 ± 48,9 a	-	-	2869 ± 181 a	-	-	32,5 ± 1,6 a	-	-	157 ± 5 a	-	-
		S	791,9 ± 80,4 a	-15	-15	2637 ± 120 a	-10,0	-10,0	29,9 ± 2,1 a	-7,9	-7,9	159 ± 6 a	1,1	1,1
		HT	892,7 ± 80,3 a	-3,7	-3,7	2913 ± 240 a	-11,9	-11,9	30,6 ± 0,7 a	-5,6	-5,6	166 ± 5 a	5,3	5,3
		S+HT	795,6 ± 82,8 a	-14	-14	2782 ± 113 a	-9,5	-9,5	28,4 ± 1,8 a	-13	-13	166 ± 3 a	5,4	5,4
	BA	C	454,7 ± 35,6 a	-	-	2171 ± 153 a	-	-	22,5 ± 0,7 a	-	-	165 ± 1 b	-	-
		S	351,3 ± 28,0 ab	-23	-23	2055 ± 285 a	-5,4	-5,4	17,6 ± 1,5 ab	-22	-22	162 ± 2 b	-2,2	-2,2
		HT	361,2 ± 32,5 ab	-10	-10	1836 ± 134 a	-15,4	-15,4	22,1 ± 1,8 a	-1,7	-1,7	163 ± 1 b	-1,5	-1,5
		S+HT	276,4 ± 23,1 b	-39	-39	1747 ± 44 a	-19,5	-19,5	15,8 ± 1,1 b	-30,0	-30,0	176 ± 2 a	6,7	6,7

Medias ± SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada experimento ($p < 0.05$).

En ambas localidades no se encontró efecto estadístico de los estreses sobre la biomasa aérea, pero el IC disminuyó significativamente en Buenos Aires, solo en el tratamiento S+HT (30% por debajo del control) (Cuadro 3.5). En esta localidad, rendimiento de colza se asoció con IC ($R^2=0.60$; $p=0.0005$) en todos los tratamientos (Fig. S. 3.4). La altura final de la planta solo se vio ligeramente afectada en todos los tratamientos y localidades. Sorprendentemente, la mayor altura de planta se registró en Buenos Aires para el tratamiento S+HT (6,7% sobre el control) (Cuadro 3.5).

3.3.4.2. Componentes numéricos del rendimiento y calidad del grano en colza

El mayor NG se registró en el tratamiento control en Valdivia, 107,3% más NG que en Buenos Aires (Cuadro 3.6). Por otro lado, el P1000 fue menor en Valdivia que en Buenos Aires. En ambas localidades, los tratamientos de estrés redujeron significativamente el NG, hasta un 39,5% (tratamiento S+HT) en Valdivia y un 36,1% (tratamiento S) en Buenos Aires, con respecto a su control correspondiente (Cuadro 3.6).

Se destaca que los tratamientos de estrés, que redujeron NG, incrementaron P1000 entre 12,2 y 42,7% en Valdivia (Cuadro 3.6), donde el impacto más positivo se encontró bajo el estrés combinado (S+HT). Por otro lado, ningún efecto (S y HT) o efecto negativo (S+HT) se encontró sobre el P1000 en Buenos Aires, donde S+HT disminuyó este componente en un 25% con respecto al control (Cuadro 3.6), al igual que el impacto de este tratamiento sobre NG.

Cuadro 3.6. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) respecto al control del número de granos (NG), peso de mil granos (P1000), concentración de aceite y proteína de grano en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S +HT) en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Tratamiento	NG		P1000		Aceite		Proteína	
			(10 ³ m ⁻²)	rel. (%)	(g)	rel. (%)	(%)	rel. (%)	(%)	rel. (%)
Colza	Va	C	313 ± 17 a	-	2,9 ± 0,1 c	-	48,2 ± 0,2 a	-	17,9 ± 0,5 a	-
		S	219 ± 19 b	-31,6	3,6 ± 0,1 ab	24,4	48,2 ± 0,3 a	0,0	18,9 ± 0,3 a	5,5
		HT	270 ± 24 ab	-14,2	3,3 ± 0,1 b	12,2	48,4 ± 0,1 a	0,4	18,8 ± 0,3 a	5,1
		S+HT	194 ± 24 b	-39,5	4,2 ± 0,1 a	42,7	48,1 ± 0,3 a	-0,1	19,6 ± 0,5 a	9,5
	BA	C	151 ± 11 a	-	3,2 ± 0,1 a	-	43,9 ± 0,7 a	-	21,9 ± 0,6 c	-
		S	97 ± 10 b	-36,1	3,7 ± 0,1 a	13,5	40,8 ± 1,1 a	-7,1	24,4 ± 0,7 ab	11,2
		HT	125 ± 15 ab	-17,1	3,2 ± 0,1 a	0,4	43,5 ± 1,5 a	-0,9	22,6 ± 1,2 bc	3,1
		S+HT	116 ± 11 ab	-23,2	2,4 ± 0,3 b	-24,6	40,4 ± 1,0 a	-8,1	25,1 ± 0,8 a	14,7

Medias ± SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada experimento ($p < 0.05$).

En ambos experimentos, la contribución a rendimiento fue mayor en las ramas en comparación con el racimo principal, en concordancia con la contribución de las ramas a NG (Fig. 3.4). El P1000 en ambas categorías de racimos fue similar bajo los tratamientos C, HT, S y S+HT en ambos experimentos. En Valdivia, las ramas lograron mayor P1000 que el racimo principal, mientras que en Buenos Aires ocurrió lo contrario (Fig. 3.4).

Las características de calidad del grano, como las concentraciones de aceite y proteína, mostraron diferencias en los tratamientos control entre las localidades, las concentraciones más altas de aceite y más bajas de proteína se registraron en Valdivia (Cuadro 3.6). En ambos lugares, estas características fueron bastante estables o mejoraron

en condiciones de estrés, y los tratamientos de estrés no tuvieron impacto en las concentraciones de aceite o proteína del grano. El tratamiento HT no tuvo efecto sobre las concentraciones de aceite y proteína, mientras que los tratamientos S y S+HT aumentaron significativamente la proteína del grano (Cuadro 3.6).

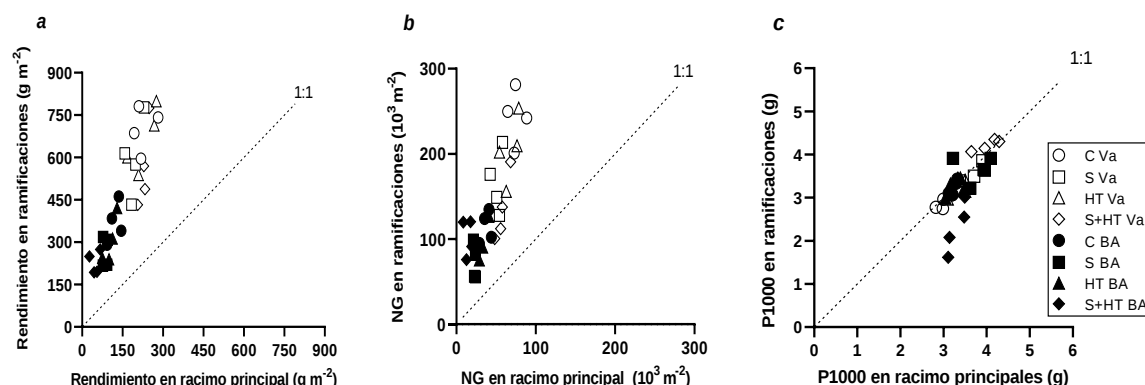


Fig. 3.4. Relación entre la contribución de las ramificaciones y del racimo principal en colza al rendimiento (a), número de granos (NG) (b) y peso de mil granos (P1000) (c) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y eventos combinados (S+HT) en los experimentos realizados en Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Las líneas punteadas representan la relación 1:1.

3.3.4.3. Eficiencia de fructificación en colza

Al igual que en trigo, en Valdivia se encontró una mayor EF para colza (Cuadro 3.7), lo que concuerda con el mayor NG registrado en esta localidad (Cuadro 3.6; Fig. S. 3.10). En ambos experimentos, los tratamientos control mostraron la mayor EF en el racimo principal en comparación con las ramas (Cuadro 3.7). En todas las categorías de racimos, la EF se vio afectada negativamente por los tratamientos de estrés en Valdivia. En cambio, en Buenos Aires no se encontró un efecto significativo ($p > 0,05$) (Cuadro 3.7).

Cuadro 3.7. Valores medios y cambios relativos (rel. (%)) respecto al control de eficiencia de fructificación en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizado en colza en experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Tratamiento	Eficiencia de fructificación					
			Planta entera		Racimo principal		Ramificaciones	
			(grano g chaff ⁻¹)	rel. (%)	(grano g chaff ⁻¹)	rel. (%)	(grano g chaff ⁻¹)	rel. (%)
Colza	Va	C	240,7 ± 6,7	a -	271,0 ± 5,4	a -	232,6 ± 7,1	a -
		S	182,7 ± 14,4	bc -24,1	197,0 ± 24,0	b -27,3	178,3 ± 11,7	bc -23,4
		HT	224,1 ± 13,8	ab -6,9	242,5 ± 10,3	ab -10,5	215,5 ± 13,8	ab -7,4
		S+HT	166,1 ± 15,1	c -31,0	222,6 ± 7,4	ab -17,9	151,5 ± 16,0	c -34,9
	BA	C	157,4 ± 6,8	a -	186,6 ± 12,6	a -	150,1 ± 5,6	a -
		S	128,1 ± 10,7	a -18,6	145,2 ± 2,0	a -22,2	123,8 ± 12,0	a -17,6
		HT	163,5 ± 17,2	a 3,9	192,3 ± 17,5	a -5,9	153,1 ± 17,1	a 2,0
		S+HT	144,5 ± 15,7	a -8,2	139,4 ± 14,8	a -25,3	147,1 ± 16,5	a -2,0

Medias ± SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada experimento ($p < 0.05$).

3.3.4.4. Análisis del rendimiento y la calidad del grano de trigo y colza en respuesta a las condiciones ambientales debidas a los tratamientos y localidades

El Q ponderado por DPV (Q_{DPV}) fue utilizado durante la aplicación de tratamientos para evaluar el impacto de los tratamientos de estrés y las localidades sobre el rendimiento y sus componentes numéricos para ambos cultivos (Fig. 3.5). El rendimiento en trigo tuvo una asociación positiva significativa con Q_{DPV} en Buenos Aires ($R^2=0,57$; $p=0,0011$), pero no en Valdivia ($R^2=0,02$; $p>0,05$) (Fig. 3.5). De manera similar, el rendimiento en colza tuvo una asociación significativa con Q_{DPV} en Buenos Aires ($R^2=0,55$; $p=0,0010$), pero no en Valdivia ($R^2=0,07$; $p>0,05$). Las relaciones entre los componentes de rendimiento de grano y Q_{DPV} difirieron entre cultivos y localidades. Para NG se observaron relaciones positivas y significativas para trigo en Buenos Aires ($R^2=0,38$; $p=0,0152$) y para colza en ambas localidades ($R^2=0,42$; $p=0,0065$ para Valdivia y $R^2=0,29$; $p=0,0304$ para Buenos Aires) (Fig. 3.5). En cuanto a P1000, se encontraron fuertes asociaciones para trigo en Buenos Aires ($R^2=0,68$; $p=0,0002$) y para colza en Valdivia ($R^2=0,70$; $p<0,0001$) (Fig. 3.5).

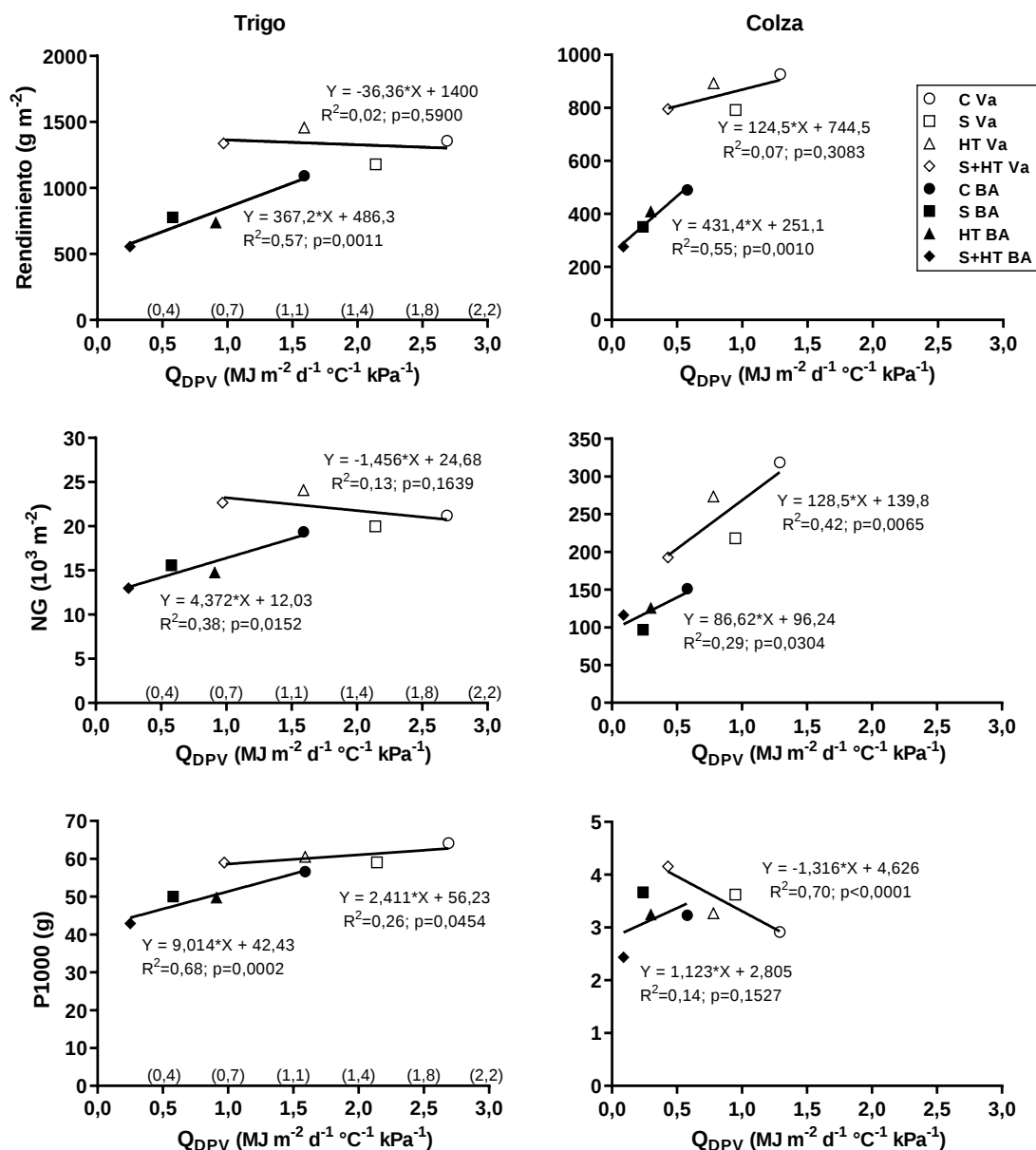


Fig. 3.5. Relación entre rendimiento (panel superior), número de granos (NG; panel central) o peso de mil granos (P1000; panel inferior) y el cociente fototermal corregido por déficit de presión de vapor (Q_{DPV}) durante la imposición de tratamientos en trigo (panel izquierdo) y colza (panel derecho) en Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). El Q_{DPV} se calculó considerando una temperatura base de 8,2°C (valores debajo del eje x) o 4,5°C (valores entre paréntesis encima del eje x) para trigo, y de 0°C para colza. Se ajustaron las regresiones con las 4 repeticiones y se representaron gráficamente las medias.

La carga de calor explicó, en menor grado, el impacto de las localidades en el rendimiento relativo ($R^2=0.61$; Fig. S. 3.5a). La mayor variabilidad y magnitud en los valores de carga térmica se encontró en Buenos Aires, mientras que en Valdivia casi no se observó carga térmica. Con respecto a los componentes de rendimiento, la asociación entre NG relativo y la carga de calor ($R^2=0.42$; Fig. S. 3.5b) fue menor que con el rendimiento relativo, y no se encontró asociación con el P1000 relativo (Fig. S. 3.5c).

No hubo asociación aparente entre las concentraciones de proteína o aceite de grano y P1000 en ninguna localidad (Figs. S. 3.6 y S. 3.7). Si bien no se observó una asociación entre las concentraciones de proteína grano y aceite en grano de colza en Valdivia, en Buenos Aires se observó una relación negativa entre ambas variables ($p<0,0001$) (Fig. S. 3.8).

Se llevó a cabo un enfoque integrado mediante el procedimiento ACP que comprendió las respuestas de los cultivos (e.g. rendimiento y sus componentes numéricos, biomasa, calidad del grano) y variables ambientales (e.g. radiación, temperatura) para trigo (Fig. 3.6 panel superior) y colza (Fig. 3.6 panel inferior). En ambas especies, los componentes CP 1 y CP 2 explicaron ~86-88% de la variación total, el CP 1 discriminó principalmente entre localidades, mientras que el CP 2 tendió a discriminar los tratamientos de estrés (Fig. 3.6).

En trigo, el rendimiento de grano estuvo estrechamente asociado al NG, IC, P1000, EF, RSI acumulada y Q durante los días de tratamientos en CP 1. Estas variables se vincularon positivamente con los tratamientos en Valdivia. La concentración de proteína en grano se asoció negativamente con el rendimiento en CP 1 y se asoció principalmente con los tratamientos de estrés en Buenos Aires (Fig. 3.6 panel superior). Por otro lado, la temperatura media y máxima durante el estrés y la carga de calor se asociaron

positivamente en CP 2 discriminando los tratamientos control y S de HT y S+HT (Fig. 3.6 panel superior).

En colza, el rendimiento se asoció estrechamente con la biomasa aérea, IC, NG y Q en CP 1. Estas variables se relacionaron con los tratamientos HT y S realizados en Valdivia. El P1000 se asoció negativamente con la temperatura media y máxima durante el estrés y la carga de calor en CP 2 (Fig. 3.6 panel inferior). Con respecto a la calidad del grano, la concentración de aceite de grano se asoció estrechamente con el rendimiento de grano y se asoció negativamente con la concentración de proteína de grano (Fig. 3.6 panel inferior).

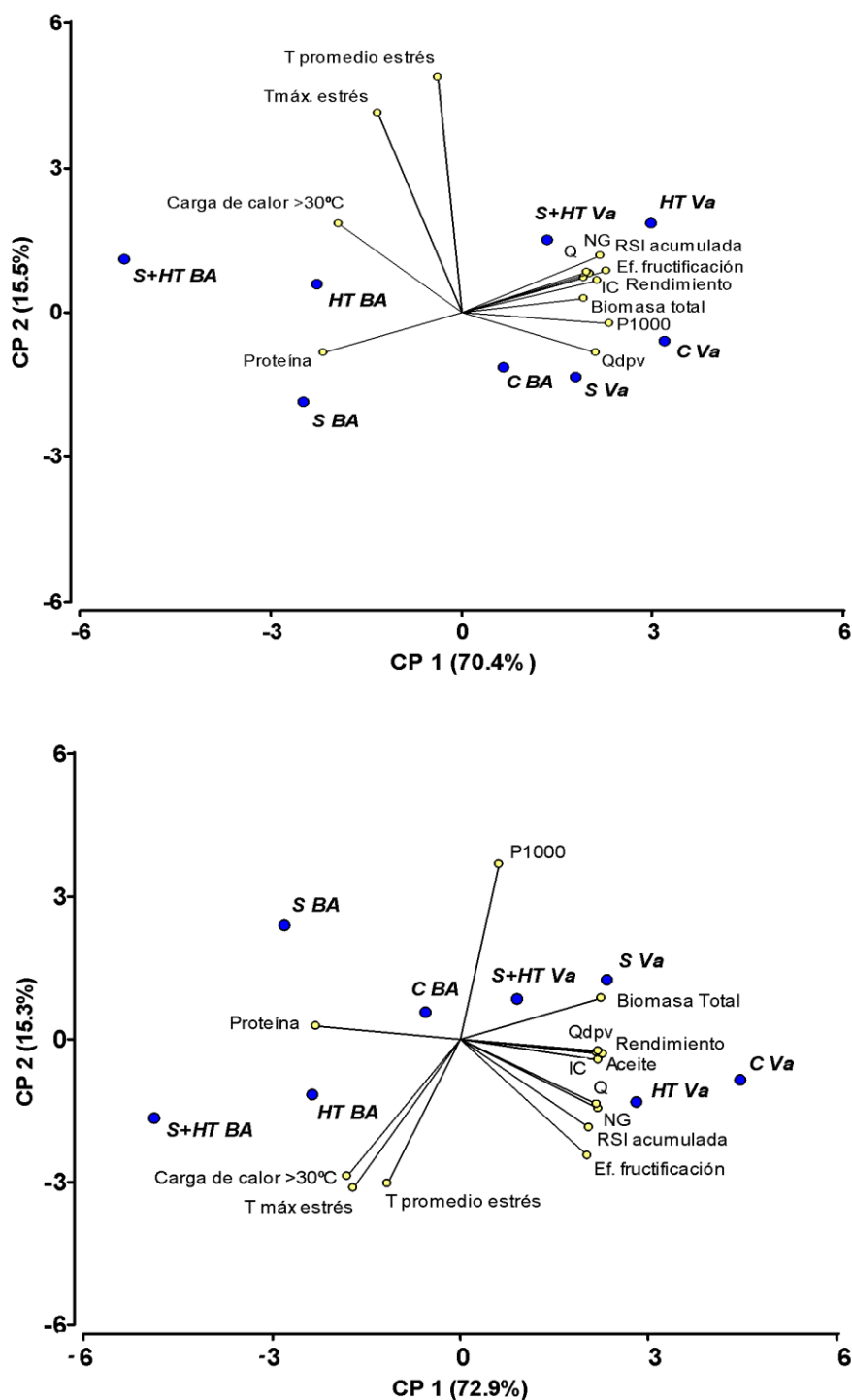


Fig. 3.6: Biplot de los dos primeros componentes principales (CP 1 y CP 2) de las variables ambientales y de cultivo analizadas en trigo (panel superior) y colza (panel inferior) en Valdivia y Buenos Aires. Puntos azules indican tratamientos y localidad (control (C); sombreado (S); alta temperatura (HT); estrés combinado (S+HT); Valdivia (Va); Buenos Aires (BA)). Puntos amarillos con vectores indican las variables analizadas. Abreviaturas: T máx. estrés: temperatura máxima ambiente durante el estrés; T promedio estrés: temperatura promedio ambiente durante el estrés; RSI acumulada: radiación solar incidente acumulada; Ef. fructificación: eficiencia de fructificación.

3.4. Discusión

El objetivo de este capítulo fue evaluar las respuestas de trigo y colza durante la post-floración ante la disminución de la radiación solar, la alta temperatura y su combinación, en dos ambientes contrastantes: uno de alto potencial de rendimiento (Valdivia, Chile), y otro de potencial medio (Buenos Aires, Argentina), ambos sin limitaciones hídricas o nutricionales.

Tal como se esperaba, los tratamientos control confirmaron el contraste en el potencial de rendimiento entre ambientes, ya que ambos cultivos alcanzaron mayores rendimientos en Valdivia, con un incremento del 20% en trigo y del 49% en colza respecto a Buenos Aires. Entre las variables ambientales favorables observadas en Valdivia, se destacan: una elevada radiación solar acumulada en las fases clave del cultivo, temperaturas moderadas tanto antes como después de la floración, un Q (relación entre la radiación solar y la temperatura alrededor de la floración) consistentemente alto (Fischer, 1985; Savin y Slafer, 1995), y suelos profundos, sin impedancias físicas y con alto contenido de materia orgánica (Dörner *et al.*, 2015). Estos resultados concuerdan con las descripciones de alto potencial productivo del sur de Chile señaladas por Mera *et al.* (2015).

Por el contrario, las condiciones ambientales menos favorables en Buenos Aires, particularmente para colza, podrían atribuirse a niveles consistentemente bajos de radiación solar incidente, asociados a una elevada cobertura nuboso (Rivelli *et al.*, 2021), así como a suelos fuertemente arcillosos que limitan el desarrollo normal de las raíces, incluso bajo riego abundante (Liu *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2020). En este contexto, la sensibilidad de los cultivos a los tratamientos de estrés varió entre experimentos. Las temperaturas mensuales registradas durante los experimentos realizados en Valdivia y Buenos Aires fueron consistentes con los datos históricos registrados (1983-2022) en ambas localidades (Cuadro

S. 3.4). Cabe señalar que la duración de los tratamientos, expresada en unidades de tiempo térmico, fue similar entre el control y S, así como entre HT y S+HT en Valdivia y Buenos Aires.

3.4.1. Sensibilidad del rendimiento de grano de trigo y colza bajo sombra en post-floración

El rendimiento y sus componentes numéricos y fisiológicos en trigo no se vieron afectados por el tratamiento S en Valdivia, lo que indica una baja sensibilidad a la reducción de la radiación solar en este ambiente. En contraste, en Buenos Aires el rendimiento de grano y el P1000 se redujeron en un 25,5% y 11,6%, respectivamente, bajo sombreo. Estudios previos en trigo mostraron sensibilidad en el rendimiento y P1000 bajo sombreos durante post-floración. Sin embargo, en trabajos que evaluaron períodos de sombreo más largos que los aplicados en este estudio, también se observó una reducción en el NG, además de una disminución en el P1000 (Savin y Slafer, 1991; Shimoda y Sugikawa, 2019; Maydup *et al.*, 2020). Por otro lado, la falta de efecto del sombreo sobre el rendimiento y sus componentes observados en Valdivia concuerda con otras evidencias donde la reducción de la radiación solar impuesta durante post-floración no modificó significativamente el NG (Fischer, 1985), el P1000 (Slafer y Savin, 1994; Borrás *et al.*, 2004) o ambos componentes del rendimiento de trigo (Caldiz y Sarandón, 1988). La diferente intensidad de sombreo evaluada en Valdivia (50%) y Buenos Aires (70%), teniendo en cuenta los diferentes escenarios de disminución de la radiación solar (Rivelli *et al.*, 2021), podría explicar la diferencia en la sensibilidad observada en el rendimiento y el P1000 del trigo entre ambos ambientes. No obstante, la variación de rendimiento con respecto al control en Buenos Aires (-25,5%) fue casi el doble que la registrada en Valdivia (-13,1%), aunque esta última no fue estadísticamente diferente al control (Cuadro 3.2).

Dado que estos resultados contrastantes, en relación con el tratamiento control, fueron más altos que la diferencia en la reducción de la radiación entre las localidades, es razonable suponer que otras condiciones climáticas durante el llenado de granos también influyeron en la respuesta del P1000 al tratamiento S. En este contexto, el Q_{DPV} explicó parte del cambio relativo de P1000 en comparación con el tratamiento control (Fig. 3.5). Se ha documentado que el crecimiento del grano de trigo no está fuertemente limitado por la fuente de fotoasimilados (Slafer y Savin, 1994; Borrás *et al.*, 2004; Murchie *et al.*, 2022), excepto bajo una fuerte reducción de la fuente (Sandaña *et al.*, 2009; Alonso *et al.*, 2018). En este sentido, el menor Q_{DPV} registrado durante el llenado de grano en Buenos Aires ($0,58 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1} \text{ kPa}^{-1}$) en comparación con Valdivia ($2,14 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1} \text{ kPa}^{-1}$) respalda esta hipótesis (Fig. 3.5).

La concentración de proteína en grano de trigo no fue modificada por el tratamiento S en ninguna de las dos localidades, Valdivia ni Buenos Aires. Estos resultados coinciden parcialmente con los reportados por Shimoda y Sugikawa (2019), quienes observaron aumentos en la concentración de proteína en grano bajo condiciones nubosas, pero no en años despejados, cuando el sombreo fue aplicado en post-floración. La literatura ha demostrado que la concentración de proteína suele aumentar cuando disminuye el peso del grano (Slafer *et al.*, 1994), debido a cambios en la relación almidón/proteína a nivel del grano (Triboi y Triboi-Blondel, 2002). No obstante, aunque el P1000 disminuyó en Buenos Aires bajo sombreo, no se registraron aumentos significativos en la concentración de proteína en nuestros experimentos. Esta falta de respuesta podría explicarse por un aumento en la senescencia foliar, que habría limitado la translocación de nitrógeno hacia los granos, o bien por una menor absorción de nitrógeno después de la antesis (Lim *et al.*, 2007; Kichey *et al.*, 2007; Sultana *et al.*, 2021).

En colza, el tratamiento S no tuvo un efecto significativo sobre el rendimiento en ninguno de los dos experimentos. Sin embargo, los componentes del rendimiento respondieron de manera diferente según la localidad. En Valdivia, en comparación con el control, S redujo el NG en un 31,6% y aumentó el P1000 en un 24,4%, mientras que en Buenos Aires, este tratamiento provocó una reducción del NG en un 36,1%, sin un efecto compensatorio en el P1000. En ambas localidades, la disminución del NG se debió principalmente a un menor número de granos por silicua, y no al número de silicuas (datos no mostrados), lo que coincide con trabajos previos (Kirkegaard *et al.*, 2018). Estudios realizados en ambientes de alto rendimiento como Valdivia mostraron que el peso del grano puede compensar completamente la caída en el NG (Labra *et al.*, 2017) en respuesta a la reducción de la fuente al inicio del llenado de grano. La compensación parcial del P1000 a la disminución del NG también se ha informado en otros experimentos (Zhang y Flottmann, 2018; Kirkegaard *et al.*, 2018), incluido al ambiente de alto rendimiento de Valdivia (Verdejo y Calderini, 2020). Por el contrario, estudios previos realizados en Buenos Aires no encontraron ninguna compensación por parte del P1000 cuando se redujo el NG (Rondanini *et al.*, 2013), lo que sugiere que esta característica es altamente conservadora en este ambiente incluso bajo diferentes condiciones de manejo (Rondanini *et al.*, 2017; Menéndez *et al.*, 2019). Por lo tanto, la compensación de los componentes del rendimiento (NG y P1000) observada en un ambiente de alto rendimiento como Valdivia constituyó una estrategia adecuada en colza cuando el NG se vio afectado negativamente por el estrés (e.g. estrés por sombreo).

En cuanto a la calidad del grano, la concentración de aceite en grano de colza se mantuvo estable en ambas localidades, mientras que la proteína aumentó significativamente un 11,2% solo en Buenos Aires. Esto podría deberse a un efecto de la concentración de

proteína en grano como consecuencia de no haber una compensación total entre los componentes del rendimiento. De acuerdo con estos resultados, estudios previos encontraron una mayor sensibilidad de la proteína en comparación con la concentración de aceite bajo sombreado en colza (Fortescue y Turner, 2007; Labra *et al.*, 2017; Verdejo y Calderini, 2020), aunque también se reportó lo contrario (Kirkegaard *et al.*, 2018). Las alteraciones en la dinámica de acumulación de proteína y aceite en los granos de colza, provocadas por la disminución de la radiación solar y el uso de fuentes alternativas de fotoasimilados (e.g. removilización de reservas del tallo), deben analizarse en detalle en futuros experimentos.

3.4.2. Diferente sensibilidad del rendimiento en trigo y colza al aumento de temperatura

El estrés por calor no afectó el rendimiento ni los componentes numéricos y fisiológicos del trigo en Valdivia. Esto contrasta con estudios previos realizados en esta localidad, donde el rendimiento de grano disminuyó entre 26-30% según el genotipo, en respuesta a tratamientos térmicos aplicados antes que en este estudio (a los 3 días desde la floración) y por un período más prolongado, de 15 días (Lizana y Calderini, 2013). En Buenos Aires, el rendimiento y el P1000 mostraron una alta sensibilidad al tratamiento HT, con reducciones del 35,5% y 12,1%, respectivamente, lo cual coincide con la mayoría de los estudios realizados en trigo bajo condiciones similares (e.g. Wardlaw *et al.*, 1989; Stone y Nicolás, 1994; Wardlaw y Moncur, 1995). Al igual que el tratamiento S, HT no afectó significativamente la concentración de proteína en grano en ninguna de las dos localidades.

En colza, el aumento de la temperatura no modificó el rendimiento en Valdivia ni en Buenos Aires. No obstante, en Valdivia se observó una compensación parcial entre ambos componentes numéricos del rendimiento: el NG se redujo en un 14,2% con respecto al

control, mientras que el P1000 aumentó en un 12,2% en el tratamiento HT. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Pokharel et al. (2021), quienes reportaron efectos negativos tanto en el NG como en el peso del grano frente a un estrés térmico diurno durante post-floración. Las diferencias encontradas entre ambos estudios podrían explicarse por una imposición más temprana del estrés térmico (4 días desde la floración), una mayor duración (7 horas diarias durante 2 semanas) y una mayor intensidad de calor (objetivo 34°C) en el estudio de Pokharel et al. (2021). En cuanto a la calidad del grano, tanto las concentraciones de proteína como de aceite en grano se mantuvieron estables en Valdivia y en Buenos Aires, a diferencia de lo reportado en otros estudios (Aksouh-Harradj *et al.*, 2006; Zhu *et al.*, 2012; Pokharel *et al.*, 2021), lo que podría atribuirse a la falta de impacto del estrés térmico sobre el rendimiento.

El impacto del aumento térmico en los cultivos no solo depende del efecto de la temperatura en sí, sino también de la temperatura de fondo, es decir, la temperatura ambiental sobre la cual se impone el estrés por calor. Por ejemplo, Sadras y Moran (2013) encontraron en la vid que cuanto más cálido es el ambiente, mayor es el impacto del estrés térmico. Asimismo, Stone *et al.* (1995) demostraron que el efecto negativo del golpe de calor sobre el peso del grano en trigo no se mitigaba con temperaturas más frescas posteriores al estrés. En cultivos de grano como el trigo y la colza, la temperatura de fondo podría modular el impacto del estrés térmico en el rendimiento y los rasgos de calidad (García *et al.*, 2015). En Valdivia, la temperatura más fresca, principalmente durante la fase de floración-MF (Cuadro S. 3.2), podría haber atenuado el efecto del estrés por calor en trigo y colza en comparación con Buenos Aires. Además, esta temperatura de fondo más baja podría permitir una respuesta más resiliente de ambos cultivos frente al aumento térmico.

3.4.3. Respuesta contrastante del estrés combinados según el ambiente

El estrés combinado S+HT tuvo un mayor impacto que los estreses individuales (S y HT), aunque la magnitud dependió de la especie y la localidad. En trigo, se encontraron efectos contrastantes entre experimentos: mientras que en Valdivia el rendimiento y sus componentes numéricos no se vieron afectados por el tratamiento S+HT, en Buenos Aires se registró una disminución en el rendimiento del 45,6%. Estas reducciones fueron consecuencia de efectos negativos aditivos en ambos componentes de numéricos del rendimiento, es decir, una caída del 24,6% en el NG y del 24,2% en el P1000 en comparación al control. El comportamiento del trigo en Buenos Aires concuerda con estudios previos que atribuyen la disminución del rendimiento por sombreado o aumento de la temperatura después de floración a la reducción en el peso del grano (Stone, 2001; Wardlaw *et al.*, 1980; Savin y Slaver, 1991). Asimismo, el efecto sinérgico de los estreses combinados sobre el rendimiento y el peso del grano observado en Buenos Aires concuerda con lo reportado por Prasad *et al.* (2011), quienes demostraron que el efecto de alta temperatura más sequía durante el llenado de grano de trigo fue más perjudicial que la suma de los efectos de ambos estreses. Por otro lado, no hemos encontrado evidencia clara que sustente los resultados de trigo bajo S+HT registrados en Valdivia.

Para comprender mejor el efecto de los estreses combinados sobre el rendimiento y sus componentes en trigo y colza, se utilizaron variables ambientales como el Q_{DPV} y la carga de calor durante el período de tratamiento. La asociación entre rendimiento y el Q es ampliamente utilizada en cultivos para explicar la variación en el rendimiento (Fischer, 1985; Dreccer *et al.*, 2018). En ambos cultivos, el rendimiento fue explicado significativamente por el Q_{DPV} ($R^2=0,59$, $p=0,0258$ en trigo y $R^2=0,72$, $p=0,0075$ en colza). Mientras que en términos de componentes de rendimiento, P1000 en trigo y NG en colza se

asociaron con el Q_{DPV} . Por otro lado, la carga de calor ($>30^{\circ}\text{C}$) se calculó con el objetivo de caracterizar la intensidad del estrés por alta temperatura entre cultivos, tratamientos y localidades en diferentes cultivos (Wardlaw *et al.*, 2002; Rondanini *et al.*, 2006). La carga de calor permitió diferenciar los ambientes de Valdivia y Buenos Aires, explicando las variaciones de rendimiento entre tratamientos y localidades mediante una asociación exponencial ($p=0,004$) en trigo y colza (Fig. S 3.5). Además, esta variable ambiental fue principalmente útil para una caracterización cualitativa entre localidades, mostrando mayor variabilidad y magnitud en Buenos Aires, mientras que en Valdivia casi no se detectó.

Se evaluó la EF para explicar el mayor NG obtenido en Valdivia en ambos cultivos, y las diferentes contribuciones observadas del vástago principal y de los macollos en trigo en ambas localidades. En Valdivia, solo el NG en colza mostró asociación con la EF de la planta entera o sus partes (racimo principal y ramificaciones) (Fig. S. 10), pero no en trigo por sus diferentes aportes del NG en el tallo principal y los macollos. Los valores de EF en trigo en los tratamientos de Valdivia (i.e. 75 a 85 grano g chaff^{-1} en planta entera) son similares a los reportados por Pontaroli *et al.* (2021), aunque algo inferiores a los observados por González *et al.* (2014). Sin embargo, estos valores fueron superiores a los obtenidos en Buenos Aires en el presente estudio (i.e. 40 a 60 grano g chaff^{-1} en planta entera). En colza, los valores de EF en Buenos Aires (i.e. 120 a 164 grano g chaff^{-1} en toda la planta) fueron similares a los obtenidos por Rondanini *et al.* (2017) en la misma localidad, pero fueron inferiores a los de Valdivia (i.e. 166 a 241 grano g chaff^{-1} en planta entera).

La calidad del grano de trigo, medida a través de la concentración de proteína, fue altamente conservadora en los tratamientos de estrés, incluido S+HT, en ambas localidades. Un ligero aumento en la concentración de proteína del grano en Buenos Aires (8% en

S+HT) podría estar asociado a un menor rendimiento (Fig. S. 3.6), como se describe en la literatura (Stone y Savin, 1999; Aguirrezábal *et al.*, 2015).

Al igual que en el trigo, los estreses combinados impuestos a la colza mostraron resultados contrastantes entre localidades. En Valdivia, el tratamiento S+HT provocó una severa disminución en el NG (39,5%), pero esto no afectó el rendimiento ($p>0,05$) debido a un incremento del 42,7% en el P1000, que compensó la reducción del NG. Por el contrario, en Buenos Aires se observó una mayor sensibilidad a los estreses combinados, ya que el tratamiento S+HT disminuyó tanto el NG (23,2%) como el P1000 (24,6%), generando una notable reducción del rendimiento (39,2%) e indicando un efecto sinérgico de los estreses individuales en esta localidad. La resiliencia del rendimiento observada en Valdivia, podría atribuirse a la plasticidad del peso del grano en colza, demostrada por la dinámica del contenido de agua durante el llenado de grano (Verdejo y Calderini, 2020), y probablemente, por la superposición de las determinaciones de NG y PG que equilibran las variaciones de estos componentes del rendimiento como en trigo (Calderini *et al.*, 2021), especialmente en condiciones ambientales favorables durante el llenado de grano como las de Valdivia. Los resultados de la Figura S. 3.9 respaldan esta hipótesis.

La concentración de aceite de grano de colza no mostró sensibilidad a los estreses combinados en ambas localidades. De manera similar, la concentración de proteína en grano no se modificó en Valdivia, pero en Buenos Aires aumentó un 14,7%. Al igual que en estudios previos (Rondanini *et al.*, 2014; Labra *et al.*, 2017; Kirkegaard *et al.*, 2018), en Buenos Aires se observó un trade-off entre las concentraciones de proteína y aceite en grano. Por otro lado, la falta de asociación entre estos dos rasgos de calidad en Valdivia podría explicarse por el estrecho rango de variación en la concentración de aceite registrado en esta localidad (Fig. S. 3.8).

3.5. Conclusión

Este capítulo extiende el conocimiento actual de los efectos de la reducción de la radiación, el estrés por calor y su combinación en los rasgos clave de rendimiento y calidad de granos del trigo y la colza en diferentes ambientes. Nuestro estudio muestra diferentes estrategias de sensibilidad y adaptación en trigo y colza para mitigar los efectos del cambio climático. Sin embargo, la sensibilidad y resiliencia del rendimiento del grano en trigo y colza estuvieron mayormente determinadas por el ambiente. El escenario climático combinado de altas temperaturas y menor radiación incidente mostró en un ambiente menos productivo como Buenos Aires, susceptibilidad y baja estabilidad en los rendimientos de trigo (menor peso de granos) y colza (menor número y peso de granos). Mientras que, en un ambiente más productivo como Valdivia, la colza mostró resiliencia ante este estrés combinado (compensaciones en peso y número de grano), y en trigo estabilidad en los componentes de rendimiento. Este tipo de ambiente con alto potencial de rendimiento permitió atenuar los efectos de un posible escenario de cambio climático.

CAPÍTULO 4

Contribución de los CHS al sostenimiento de la productividad en condiciones de estrés térmico y lumínico post-floración

4.1. Introducción

Las reservas de carbohidratos en los cultivos de cereales y oleaginosas proporcionan una importante fuente de asimilados para la removilización durante el llenado de granos en condiciones favorables (Foulkes *et al.*, 2002; Shearman *et al.*, 2005; Bingham *et al.*, 2007) y bajo condiciones de estrés abiótico (Davidson y Chevalier, 1992; Cartelle *et al.*, 2006; Livingston *et al.*, 2009; Zhang y Flottmann, 2016 a). En cuanto a la dinámica de los carbohidratos solubles en tallo, existe una amplia información bibliográfica en trigo (Olien y Clark, 1993; Whaley *et al.*, 2000; Edhaie *et al.*, 2006 a, b; Serrago *et al.*, 2011; Serrago *et al.*, 2013). En el cultivo de trigo, se conocen dos fases en la dinámica de CHS en post-floración: una fase inicial de acumulación de CHS principalmente en tallos, y una segunda fase, llamada removilización o translocación, en la cual estas reservas de CHS se derivan hacia los granos en crecimiento (Ehdaie *et al.*, 2006 a,b; Serrago *et al.*, 2011; Lo Valvo, 2017) (ver Fig. 4.1). En la fase de acumulación, los valores máximos de concentración de CHS en tallo se alcanzan entre los 15 y 20 días post-floración (Ehdaie *et al.*, 2006 a,b), dando lugar posteriormente a la fase de removilización durante el llenado efectivo de granos (i.e. desde los 15 a 20 días post-floración hasta MF) (ver Fig. 4.1). El punto de transición entre ambas fases y la tasa de consumo de CHS dependen de las condiciones ambientales (Serrago *et al.*, 2011; Serrago *et al.*, 2013). En condiciones ambientales restrictivas, la cantidad de CHS almacenados disminuye, lo que adelanta la ocurrencia de la fase de removilización y aumenta la tasa de consumo (Serrago *et al.*, 2011; Lo Valvo 2017). A diferencia de trigo, el conocimiento sobre la dinámica de CHS en colza es limitado y fragmentado. Existen pocos trabajos hasta el momento que lo hayan determinado en genotipos de colza (Zhang y Flottmann, 2016 b) y a lo largo del ciclo (ver Habekotté, 1993), más precisamente desde botón floral (comienzo de elongación del vástago principal)

a MF. Estudios pioneros indican una reducción constante en la concentración de CHS en el tallo durante la etapa de post-floración (Habekotte, 1996), lo que sugiere una dinámica diferente a la de trigo y resalta la necesidad de explorar también las etapas de pre-floración.

El aporte de los CHS a la definición del rendimiento y del PG es dependiente de la especie y de las condiciones ambientales durante el período de removilización. En trigo, se ha demostrado que las reservas de CHS pueden amortiguar caídas de la fotosíntesis en post-floración. Sin embargo, se han informado compensaciones entre las reservas y el número de granos, y entre las reservas y el crecimiento de las raíces (Lopes y Reynolds, 2010; del Pozo *et al.*, 2016; Ovenden *et al.*, 2017). En este sentido, la asociación entre el rendimiento y los CHS no es del todo clara (Sadras *et al.*, 2020); por lo tanto, se requiere mayor investigación para comprender con precisión el papel fisiológico de los CHS de reservas.

Se estima que hasta un 30% del peso final de los granos en trigo puede ser aportado por la removilización de CHS desde los tallos, mientras que contribuirían al rendimiento entre un 10 a 20% en condiciones sin estrés (Shearman *et al.*, 2005; Dreccer *et al.*, 2009), y entre un 30 a 50% en condiciones de estrés severo, como calor o sequía terminal (Foulkes *et al.*, 2010; Dreccer *et al.*, 2014 Ovenden *et al.*, 2017). Por consiguiente, la ocurrencia de estreses influiría tanto en el almacenamiento como en la removilización de CHS del tallo. Se conoce que plantas de trigo bajo estrés hídrico a menudo almacenan menos CHS que plantas no estresadas (i.e. menor disponibilidad de fotosintatos), sin embargo, tienen una mayor contribución relativa de los CHS del tallo al rendimiento que las no estresadas (Davidson y Chevalier, 1992).

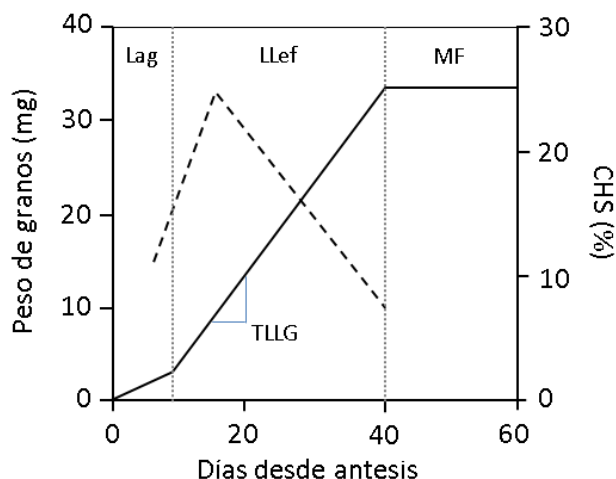


Fig. 4.1. Esquema teórico en trigo mostrando la evolución del peso seco de grano en mg (línea llena) y la concentración de carbohidratos solubles en los tallos (CHS (%), línea discontinua) en función de los días desde antesis en trigo. Lag: fase lag, Llef: llenado efectivo de los granos, MF: madurez fisiológica y TLLG: tasa de llenado de granos. Adaptado de la tesis doctoral de Lo Valvo (2017).

Respecto al peso de granos y su dinámica (Fig. 4.1), eventos de moderadamente altas temperaturas (15-32°C) durante el período de llenado de los granos producen incrementos en la tasa de acumulación de materia seca (Fischer, 1980; Kase y Catsky, 1984), y una menor duración del llenado provocando una reducción en el peso final del grano (Wardlaw y Moncur, 1995; Zahedi y Jenner, 2003; Lizana y Calderini, 2013). En trigo es sabido que, por cada grado de aumento en la temperatura por encima de los 15°C durante el período de llenado de los granos, el peso final del grano se reduce entre un 3% a 5% (Wardlaw y Wrigley, 1994; Lizana y Calderini, 2013). En cuanto a colza, hay trabajos en genotipos de colza invernal que informan contribuciones de los carbohidratos al rendimiento desde 0-10% (Stafford, 1996; Mendham y Salisbury, 1995) hasta un 17,5% bajo condiciones de campo (Quillere y Triboui, 1987), mientras otros mencionan entre el 7 y el 12% variando tratamientos de sombreo y densidad de plantas (Habekotté, 1993). En plantas de colza primaveral creciendo en ambientes contrastantes se observaron variaciones

en el nivel de CHS del tallo en madurez fisiológica (Rondanini *et al.*, 2014; Wassner *et al* 2020).

El objetivo de este capítulo corresponde al objetivo específico 3 de la tesis, y consistió en cuantificar los efectos de estreses abióticos combinados en el período post-floración sobre las dinámicas de carbohidratos y la evolución del peso de los granos en trigo y colza.

Las hipótesis planteadas para el presente capítulo corresponden a las hipótesis específicas 4 y 5 de la tesis, las cuales enuncian: H4) El peso de grano final disminuye ante la combinación de estreses, a través de una menor duración del llenado de granos, por prevalecer el efecto de las altas temperaturas; y H5) Los estreses abióticos combinados aceleran la removilización de carbohidratos solubles del tallo a los granos durante el período de llenado de granos en trigo y colza.

4.2. Materiales y métodos

Experimentos en trigo: en los experimentos de estrés térmico y de sombreado detallados en la sección 3.2.3 del Capítulo 3, se realizaron mediciones de carbohidratos solubles (CHS) en tallo antes y después de los tratamientos, y a cosecha final.

Experimentos en colza: al igual que en trigo, en los experimentos de estrés térmico y de sombreado descritos en la sección 3.2.3 del Capítulo 3 se hicieron mediciones de CHS en tallo antes y después de los tratamientos, y a cosecha final.

4.2.1. Mediciones

Fenología: ídem al experimento de estrés térmico y sombreado (detallado en la sección 3.2.3., Capítulo 3). La duración de las fases fenológicas se registró en días y en unidades de tiempo térmico (°Cd). El tiempo térmico se calculó realizando la sumatoria de

las temperaturas medias diarias descontando la temperatura base de cada cultivo. En trigo, la T_b utilizada durante pre-floración fue de 0°C y en post-floración de 8.2°C , mientras que en colza se utilizó una T_b de 0°C durante todo el ciclo.

Partición de biomasa: en los experimentos de estreses, se realizaron tres muestreos de biomasa aérea durante el ciclo de trigo y colza: previo a la imposición de los tratamientos (cercano a floración en ambos cultivos), posterior a los tratamientos y en MF. La metodología utilizada para llevar a cabo el procesamiento de biomasa en ambos cultivos fue descrita anteriormente en la sección 3.2.3., Capítulo 3. En cada muestreo de biomasa, se separaron los tallos del resto de la biomasa.

En el ensayo de colza de dinámica de CHS, a partir del inicio de elongación del tallo vegetativo (etapa previa a botón floral) hasta MF se cosecharon semanalmente 2 plantas por parcela. En cada muestreo, los órganos vegetativos fueron separados en hoja verde, hoja senescente, tallo vegetativo e inflorescencia de acuerdo a la categoría del vástago (racimo principal o ramificación). Se registró el peso seco de la biomasa luego de su secado en estufa a 60°C por 72 horas.

Seguimiento de peso de grano: el peso individual de los granos se midió desde floración hasta madurez de cosecha en trigo y colza en todos los experimentos llevados a cabo (ver Cuadro 4.1). Para ello, dos veces por semana se muestrearon por parcela 2 espigas pertenecientes al vástago principal en trigo y 5 silicuas extraídas de 2 plantas de colza de la posición central del racimo principal (silicuas número 10 a 14 contadas desde la base del racimo principal). Posteriormente, se contaron los granos y se midió su peso seco luego de su secado en estufa a 60°C durante 72 horas.

Con los datos obtenidos, se estimó la tasa de crecimiento de los granos y la duración de su llenado mediante una función trilineal (ecuación 4.1).

$$y = a + bx \ (x \leq c) + bc + d \ (x - c) \ (c < x < e) + d \ (e - c) \ (x \geq e) \quad (\text{Ec. 4.1})$$

donde y representa el peso del grano (mg), el parámetro a es la ordenada al origen (mg), b es la tasa de llenado del grano (mg día^{-1}) para el período de baja acumulación de materia seca (i.e. la fase lag), c es la duración de la fase lag (día), d es la tasa del período de llenado efectivo del grano (mg día^{-1}), e es la duración del llenado de granos (día), y x es el tiempo después de floración (día).

Mediciones fisiológicas en grano: a MF se determinó el área del grano (mm^2) de trigo y colza a partir de una muestra representativa de granos de cada parcela en los experimentos de Valdivia y Buenos Aires. Para esta medición, se empleó el analizador de granos Marvin (Wittenburg, Alemania) en Valdivia, mientras que en Buenos Aires se utilizó el contador automático de granos Granometer (FAUBA-UTN, Argentina).

Determinación de carbohidratos solubles en agua (CHS) en tallos: en los experimentos de Valdivia y Buenos Aires, se molieron tallos de trigo y colza con el fin de determinar CHS en 3 momentos específicos: previo a la imposición de los tratamientos, luego de los tratamientos y en MF. Para colza en Valdivia no fue posible realizar la determinación para el momento previo al inicio del estrés (por falta de muestra).

La metodología utilizada para determinar los CHS fue el método de Antrona (Yemm y Willis, 1954). Los CHS fueron expresados en términos de concentración y de contenido. La concentración (CHS, %) se determinó como mg glucosa por 100 mg de peso seco de tallo, y el contenido (g m^{-2}) se calculó mediante el producto del peso seco de tallo (g m^{-2}) y la CHS (%).

Para determinar el consumo de reservas de cada tratamiento, se calcularon las siguientes variables: translocación de CHS post-estrés, relación de translocación, biomasa post-floración y translocada a grano, y la contribución de CHS al rendimiento según las

ecuaciones 4.2 a 4.6. Se consideró el momento de fin del estrés como momento apropiado para calcular la translocación de CHS, dado que coincide con el pico de concentración de CHS en el tallo en trigo (Fig. 4.1). Se utilizó el mismo momento en colza a fin de hacer las mediciones comparables.

$$\text{CHS translocados a granos (g m}^{-2}\text{)} = \text{CHS fin estrés (g m}^{-2}\text{)} - \text{CHS a madurez (g m}^{-2}\text{)} \quad (\text{Ec. 4.2})$$

$$\text{Relación de translocación (\%)} = \text{CHS translocados (g m}^{-2}\text{)} / \text{CHS fin estrés (g m}^{-2}\text{)} \times 100 \quad (\text{Ec. 4.3})$$

$$\text{Biomasa post-floración (g m}^{-2}\text{)} = \text{Biomasa MF (g m}^{-2}\text{)} - \text{Biomasa inicio estrés (g m}^{-2}\text{)} \quad (\text{Ec. 4.4})$$

$$\text{Biomasa translocada a granos (g m}^{-2}\text{)} = \text{Biomasa vegetativa inicio estrés (g m}^{-2}\text{)} - \text{Biomasa vegetativa MF (g m}^{-2}\text{)} \quad (\text{Ec. 4.5})$$

Análisis de los datos: dentro de cada cultivo, los efectos de los tratamientos en los experimentos de estrés térmico y sombreado se analizaron mediante ANOVA utilizando el test de Tukey para detectar diferencias significativas entre las medias de las variables analizadas, con 5% de significancia. Para llevar a cabo este análisis se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2020).

La concentración y contenido de CHS en trigo y colza en función del tiempo se analizó mediante ANOVA de medidas repetidas utilizando el test de Bonferroni para la comparación de tratamientos. Este análisis fue realizado con el programa GraphPad Prism versión 6.01.

La evolución de peso de granos en trigo y colza se ajustó con una función trilineal (ver Ec. 4.1) con el programa GraphPad Prism versión 6.01. A partir de esta función, se obtuvieron los parámetros de llenado de granos (tasa y duración de la fase lag y de la fase de llenado de granos) y el peso final de los granos.

4.3. Resultados

4.3.1. Determinación de carbohidratos y peso de granos en trigo bajo estrés térmico y lumínico

La interacción entre los momentos de muestreo (antes y después de los tratamientos, y a la madurez fisiológica) y los tratamientos fue significativa para la concentración y el contenido de CHS en los tallos de trigo en ambas localidades ($p=0,0006$ en Valdivia; $p<0,0001$ en Buenos Aires). En particular, tras la imposición de los estreses, se observaron diferencias significativas en la concentración y el contenido de CHS entre tratamientos en ambas localidades (Fig. 4.2). En Valdivia, la concentración inicial de CHS fue similar en todos los tratamientos (ca. 15%). Al finalizar el periodo de estrés, sólo el tratamiento S tuvo una disminución significativa respecto al control (-8,3%, $p<0,05$). Adicionalmente, los tratamientos que presentaron sombreo (S y S+HT) presentaron valores significativamente menores ($\sim 8,5\%$, $p<0,01$ y $p<0,05$, respectivamente) que el tratamiento HT (Fig. 4.2, panel superior). En cuanto al contenido de CHS, en Valdivia se registraron mayores valores al finalizar el periodo de estrés que en Buenos Aires. Los tratamientos S y S+HT presentaron menores valores absolutos de CHS en tallo al finalizar los estreses ($\sim 34\%$, $p<0,01$ y $p<0,001$, respectivamente) respecto al control. Además, S+HT también presentó un menor contenido de CHS ($\sim 36\%$, $p<0,001$) que HT.

En Buenos Aires, los tratamientos de sombreo mostraron disminuciones significativas en la concentración ($\sim 12,2\%$, S, $p<0,05$; S+HT, $p<0,01$) y en el contenido de CHS ($\sim 55\%$, S y S+HT, $p<0,05$) respecto al control (Fig. 4.2, panel inferior). En cambio, el tratamiento HT no mostró diferencias en concentración de CHS respecto al control, aunque sí en el valor absoluto.

Al comparar los tratamientos, no se observaron variaciones significativas en la tasa ni en la duración de la fase lag en ninguna de las dos localidades, pero sí en la tasa de llenado efectiva y la duración de llenado de granos. En Valdivia, el tratamiento HT mostró una menor duración del llenado en comparación con el tratamiento S (Fig. 4.2 panel superior derecho y Cuadro 4.2). Por otro lado, en Buenos Aires, los tratamientos HT y S+HT presentaron una menor tasa de llenado efectiva respecto al control, mientras que sólo HT difirió en cuanto a la duración de llenado (más de 2 días). En términos de peso de granos final, únicamente el tratamiento S+HT en Buenos Aires presentó una disminución significativa respecto al control, con una reducción del 32% (Fig. 4.2 panel inferior derecho y Cuadro 4.2).

En relación con la dinámica del peso de grano en trigo, el tratamiento control en Valdivia mostró una duración de llenado efectiva de ~44 días (318°Cd) y un peso final de grano de 65 mg (Fig. 4.2 panel superior derecho y Cuadro 4.3). En Buenos Aires, la duración de llenado efectiva fue de ~33 días (364°C), con un peso final de grano de 53 mg (Fig. 4.2 panel inferior derecho y Cuadro 4.2).

La translocación de CHS a granos en el período desde fin de los tratamientos a MF no varió entre los tratamientos en Valdivia. Sin embargo, en Buenos Aires, el tratamiento S+HT presentó una menor movilización de CHS a grano respecto al control (~66%, $p < 0,05$; Cuadro 4.1). A pesar de no haber diferencias en Valdivia, se observó un menor aporte de CHS a granos en los tratamientos sometidos a sombreado respecto a HT y control.

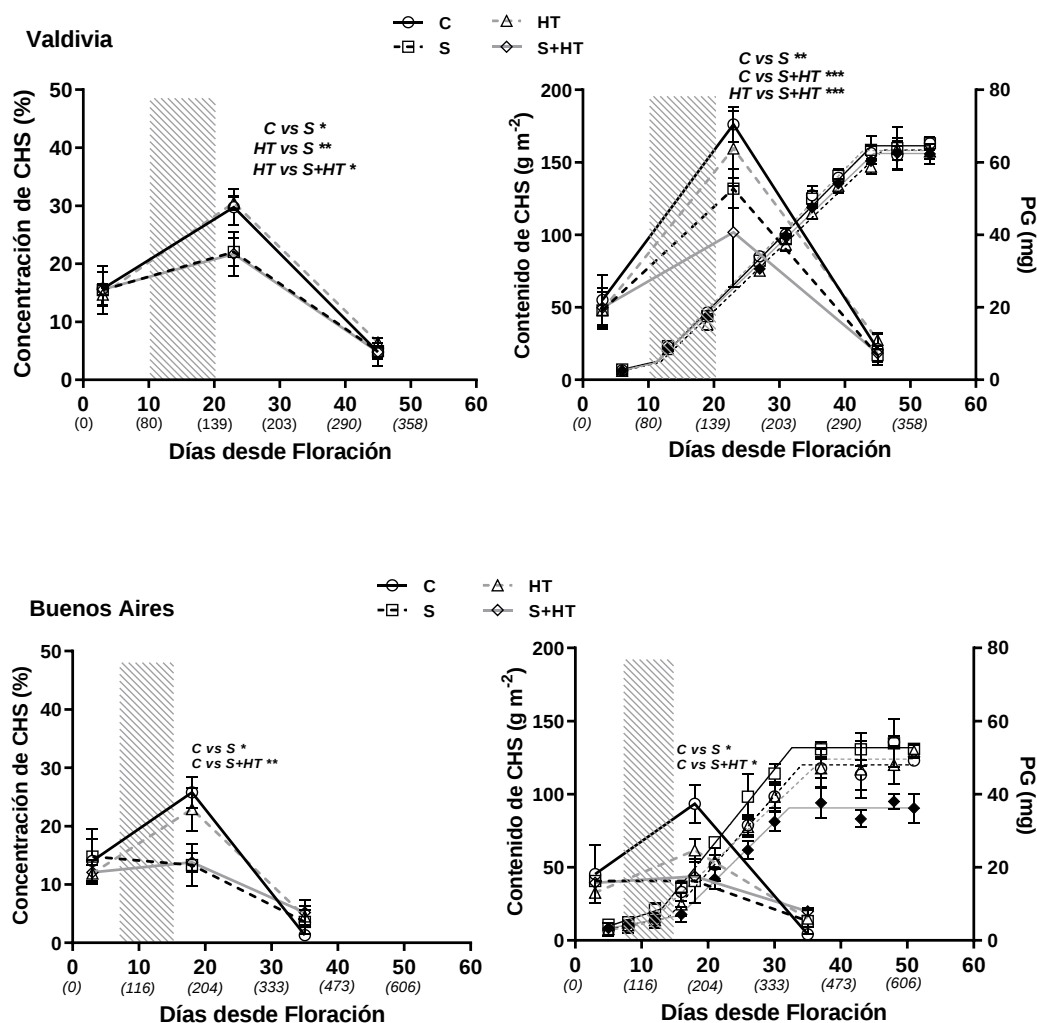


Fig. 4.2. Concentración de carbohidratos solubles en tallo de trigo (CHS (%), panel izquierdo) y su contenido absoluto (g m^{-2} , panel derecho) determinados en 3 momentos (previo y posterior a los tratamientos y en madurez fisiológica) y dinámica del peso del grano (panel derecho) en función de los días desde floración en los experimentos de Valdivia (panel superior) y Buenos Aires (panel inferior). El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT). Momento de imposición de tratamientos en trigo: +10 a +20 días desde anthesis (Valdivia) y +7 a +14 días desde anthesis (Buenos Aires). Los asteriscos señalan diferencias significativas entre tratamientos (* p<0,05; ** p<0,01; *** p<0,001). Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores los °Cd desde floración. Los parámetros de la dinámica del peso de grano se detallan en el Cuadro 4.2.

La relación de translocación refleja qué porcentaje del contenido de CHS observados en el período posterior a los tratamientos fueron translocados a grano. Los resultados obtenidos entre tratamientos fueron similares a los observados en la

translocación de CHS a granos, dónde sólo hubo diferencias del S+HT respecto al control en Buenos Aires (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Contenido absoluto de carbohidratos solubles en tallo (CHS) de trigo al inicio y fin de los tratamientos y a madurez fisiológica (MF), carbohidratos translocados desde fin de tratamientos a madurez fisiológica y la relación de translocación de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

Especie	Expt.	Trat.	Contenido de CHS				Relación de translocación (%)
			Inicio estrés (g m ⁻²)	Fin estrés (g m ⁻²)	MF (g m ⁻²)	Translocados Fin estrés-MF (g m ⁻²)	
Trigo	Va	C	55,1 a	176,1 a	21,2 a	138,0 a	87,2 a
		S	47,8 a	131,8 bc	17,0 a	106,2 a	86,3 a
		HT	42,7 a	159,4 ab	27,7 a	131,7 a	82,2 a
		S+HT	49,6 a	101,6 c	18,3 a	100,9 a	83,8 a
	BA	C	45,3 a	84,3 a	4,2 a	80,2 a	94,6 a
		S	51,0 a	45,8 b	7,6 a	38,2 ab	80,9 ab
		HT	32,7 a	70,8 ab	12,1 a	58,8 ab	82,5 ab
		S+HT	39,5 a	43,7 b	16,3 a	27,4 b	61,5 b

La biomasa aérea al inicio y al final de los tratamientos no varió respecto a los controles en ambas localidades (Cuadro S. 4.1). Respecto a la biomasa final en MF, sólo en Buenos Aires se observaron diferencias entre tratamientos, donde HT y S+HT estuvieron por debajo del control (~24%, $p < 0,05$). En Valdivia, si bien no se detectaron diferencias estadísticas, los tratamientos bajo sombra mostraron menor biomasa final en comparación con HT y el control.

La biomasa acumulada en post-floración no presentó variaciones entre tratamientos en ninguna localidad, al igual que la biomasa translocada a granos, lo cual puede atribuirse a la alta variabilidad entre repeticiones (Cuadro S. 4.1).

El área de la cara mayor del grano guardó una relación significativa y positiva con el PG final en trigo en ambos experimentos (Valdivia: $p = 0.0418$, $R^2 = 0.26$; Buenos Aires:

$p=0.0001$, $R^2=0.66$) (Fig. S. 4.1). En los tratamientos control, el área de los granos resultó significativamente mayor respecto al de los tratamientos S+HT, tanto en Valdivia como en Buenos Aires (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Parámetros de la dinámica del peso de grano (PG) y área de la cara mayor del grano (mm^2) en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia y Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada localidad ($p<0,05$).

Especie	Expt.	Tratamiento	Fase lag		Llenado efectivo		Llenado de granos		Área del grano (mm^2)
			Tasa (mg día^{-1})	Duración (día)	Tasa (mg día^{-1})	Duración (día)	Duración total (día)	PG final (mg)	
Trigo	Va	C	0,50 a	12,4 a	1,85 a	31,8 a	44,1 ab	64,8 a	22,0 a
		S	0,52 a	13,3 a	1,76 a	32,4 a	45,6 a	63,4 a	20,8 ab
		HT	0,41 a	10,8 a	1,82 a	32,5 a	43,3 b	63,6 a	21,0 ab
		S+HT	0,41 a	11,3 a	1,75 a	32,9 a	44,2 ab	62,4 a	20,2 b
	BA	C	0,36 a	12,9 a	2,25 a	19,8 ab	32,7 a	52,7 a	18,2 a
		S	0,35 a	14,0 a	2,05 ab	20,8 ab	34,7 a	49,2 a	16,3 ab
		HT	0,26 a	12,1 a	1,91 ab	22,8 a	34,9 a	49,7 a	16,2 ab
		S+HT	0,32 a	15,6 a	1,78 b	16,5 b	32,1 a	36,0 b	14,0 b

4.3.2. Determinación de carbohidratos y peso de granos en colza bajo estrés térmico y lumínico

La interacción entre los momentos de muestreo y los tratamientos no resultó significativa para la concentración ni el contenido de CHS en los tallos de colza en ambas localidades ($p>0,1$). En Valdivia, la concentración de CHS en colza no presentó diferencias significativas entre tratamientos tras la imposición de los estreses ni a MF. No obstante, el contenido de CHS después de los estreses sí presentó diferencias ($p<0,05$), donde S+HT fue significativamente menor a los tratamientos control y S (Fig. 4.3, panel superior).

En Buenos Aires, tanto la concentración como el contenido de CHS en colza no presentaron diferencias significativas entre tratamientos después de los estreses ni a MF (Fig. 4.3, panel inferior). Por otro lado, al comparar los resultados obtenidos entre localidades, se evidenció una marcada diferencia a favor de Valdivia en términos de concentración y contenido de CHS post estrés en todos los tratamientos. Así, Valdivia

presentó una mayor concentración (+7,9%) y contenido (+12%) de CHS respecto de Buenos Aires.

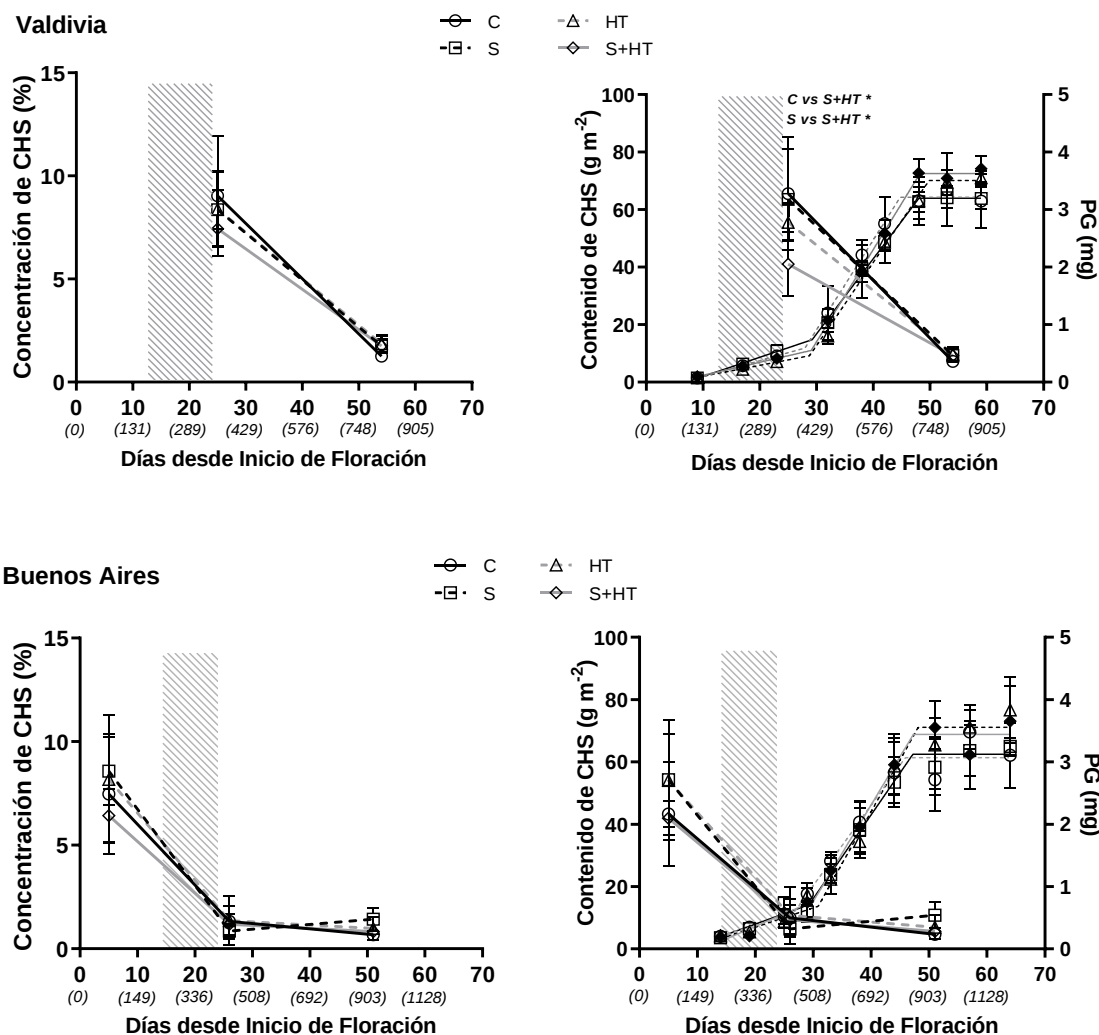


Fig. 4.3. Concentración de carbohidratos solubles en tallo de colza (CHS %, panel izquierdo) y su contenido absoluto (g m^{-2} , panel derecho) determinados en 3 momentos (previo y posterior a los tratamientos de estrés y en madurez fisiológica) y dinámica del peso del grano (panel derecho) en función de los días desde floración en los ensayos de Valdivia (panel superior) y Buenos Aires (panel inferior). El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT). Momento de imposición de tratamientos en colza: +14 hasta +24 días desde IF. Los asteriscos señalan diferencias significativas entre tratamientos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd. Los parámetros de la dinámica del peso de grano se detallan en el Cuadro 4.4.

El contenido de CHS a MF no presentó diferencias significativas entre tratamientos en ambas localidades. Sin embargo, la tendencia mostró que los tratamientos bajo estrés se encontraron levemente por encima de los controles (Cuadro 4.3). En Valdivia, el contenido promedio de CHS a madurez rondó los 8,9 g m⁻² mientras que en Buenos Aires fue de 5,3 g m⁻².

La translocación de CHS a granos en el período desde fin de los tratamientos a MF no varió entre tratamientos en ninguna localidad (Cuadro 4.3). Sin embargo, es de destacar la diferencia observada a favor de Valdivia en cuanto a los CHS translocados respecto de Buenos Aires.

En cuanto a la relación de translocación, sólo se observaron diferencias entre tratamientos en Valdivia, donde S+HT tuvo un ~12% menos respecto al control ($p < 0,05$, Cuadro 4.3). Al igual que con el contenido de CHS translocados, la relación de translocación observada en Valdivia fue superior a la de Buenos Aires.

Cuadro 4.3. Contenido absoluto de carbohidratos solubles en tallo (CHS) de colza al inicio y fin de los tratamientos y a madurez fisiológica (MF), carbohidratos translocados desde la finalización de los tratamientos a madurez fisiológica y la relación de translocación de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

Especie	Expt.	Trat.	Contenido de CHS				Relación de translocación (%)
			Inicio estrés (g m ²)	Fin estrés (g m ²)	MF (g m ²)	Translocados Fin estrés-MF (g m ²)	
Colza	Va	C	-	65,5 a	7,2 a	58,3 a	88,3 a
		S	-	63,5 a	9,3 a	54,2 a	84,3 ab
		HT	-	55,6 ab	9,8 a	45,8 a	82,6 ab
		S+HT	-	41,1 b	9,2 a	31,8 a	76,7 b
	BA	C	43,4 a	10,8 a	4,8 a	5,4 a	42,3 a
		S	54,2 a	12,6 a	5,5 a	7,1 a	43,3 a
		HT	53,9 a	12,3 a	5,6 a	6,7 a	42,2 a
		S+HT	42,0 a	9,2 a	5,4 a	3,7 a	30,9 a

En cuanto a la biomasa aérea determinada en los diferentes momentos, sólo se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en el muestreo de fin de estrés en Valdivia. Aquí el tratamiento S+HT obtuvo un 44% menos de biomasa que el control ($p < 0,05$).

Respecto a la biomasa post-floración, pese a no haber diferencias entre tratamientos se destacan los mayores valores obtenidos en los controles en contraste a los menores valores observados en el tratamiento S+HT en ambas localidades (Cuadro S. 4.2). Además, no se encontraron diferencias en la biomasa translocada a granos, sin embargo, se observó que la translocación fue negativa en todos los tratamientos de ambas localidades, es decir que no ha ocurrido removilización de biomasa a los granos sino acumulación en tallos.

En lo que respecta a la dinámica del peso de grano de colza (posición número 10 a 14 contado desde la base del vástago principal), se observaron diferencias entre los tratamientos evaluados en ambas localidades. En Valdivia, los tratamientos control presentaron una duración del llenado de granos de ~47 días (720°Cd) y un peso final de grano de 3,2 mg (Cuadro 4.4). Por el lado de Buenos Aires, se encontraron valores similares: duración del llenado de ~47 días (840°Cd) y un peso final de grano de 3,1 mg (Cuadro 4.4).

En cuanto a diferencias entre tratamientos, se encontraron variaciones significativas únicamente en la tasa de la fase lag en Valdivia, en la cual, los tratamientos S y S+HT presentaron una tasa significativamente menor en comparación con el control ($p < 0,05$). No se observaron diferencias significativas en la duración de la fase lag ni en la tasa de llenado efectiva o duración del llenado de granos entre tratamientos (Cuadro 4.4). Por otro lado, en Buenos Aires, solo se observaron diferencias significativas entre tratamientos en el peso final de grano, donde el tratamiento S presentó un aumento significativo del 19% respecto a

los tratamientos control y HT. No se encontraron diferencias significativas en la tasa y duración de la fase lag ni en la tasa de llenado efectiva y duración del llenado de granos entre tratamientos (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. Parámetros de la dinámica del peso de grano (PG) y área del grano (mm^2) en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia y Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada localidad ($p < 0,05$).

Especie	Expt.	Tratamiento	Fase lag		Llenado efectivo		Llenado de granos		Área del grano (mm^2)
			Tasa (mg día^{-1})	Duración (día)	Tasa (mg día^{-1})	Duración (día)	Duración total (día)	PG final (mg)	
Colza	Va	C	0,04 a	30,5 a	0,16 a	16,4 a	46,8 a	3,22 a	2,4 b
		S	0,02 c	28,5 a	0,14 a	21,7 a	50,2 a	3,49 a	2,6 b
		HT	0,02 ab	26,7 a	0,14 a	20,3 a	47,0 a	3,30 a	2,6 b
		S+HT	0,02 bc	28,9 a	0,16 a	20,0 a	48,9 a	3,71 a	3,0 a
	BA	C	0,030 a	29,1 a	0,16 a	17,8 a	46,9 a	3,11 b	2,4 a
		S	0,029 a	28,6 a	0,14 a	25,0 a	53,6 a	3,83 a	2,6 a
		HT	0,034 a	27,7 a	0,14 a	19,9 a	47,5 a	3,12 b	2,4 a
		S+HT	0,014 a	26,1 a	0,15 a	24,0 a	50,0 a	3,67 ab	2,1 a

Respecto al área de los granos, sólo en Valdivia se observaron diferencias significativas entre tratamientos, donde S+HT superó en promedio en $0,5 \text{ mm}^2$ al resto de los tratamientos (Cuadro 4.4). Por otro lado, se observó una relación lineal significativa entre el área de grano y el PG sólo en Valdivia ($R^2 = 0.43$; $p = 0.006$) (Fig. S. 4.1).

4.4. Discusión

Los resultados de este capítulo evaluaron inicialmente el contenido y la concentración de CHS en tallo y la dinámica de peso de grano en trigo y colza afectados por los tratamientos de estrés (S, HT y S+HT) en los ensayos realizados en Valdivia y Buenos Aires.

4.4.1. Carbohidratos en tallo y dinámica de peso de grano en trigo

Se conoce que la concentración máxima de CHS del tallo en trigo se alcanza algunos días después de floración (15 a 20 días), y a partir de entonces disminuye su

concentración de forma continua durante el período de llenado de granos, dando lugar a la removilización de CHS al grano (Olien y Clark, 1993; Whaley *et al.*, 2000; Serrago *et al.*, 2011; Serrago *et al.*, 2013). La medición de CHS realizada en esta tesis durante el fin de los estreses térmico y lumínico, se realizó en un momento ontogénico en trigo coincidente con el valor máximo de CHS en tallo, considerando la bibliografía citada más arriba. Según Serrago *et al.* (2011), bajo condiciones ambientales restrictivas, la cantidad de CHS almacenados puede verse afectada causando un adelantamiento de la fase de removilización y aumentando la tasa de consumo. En nuestros resultados, si bien no se pudo determinar si hubo un retraso o adelantamiento de la removilización a causa de los estreses debido a los momentos de nuestros muestreos, se observaron patrones similares tanto en Valdivia como en Buenos Aires luego de los tratamientos (punto de máxima acumulación de CHS), donde los tratamientos sometidos a sombreado (S y S+HT) contaron con menores reservas en tallo que los tratamientos control y HT (Fig. 4.2). Algunos trabajos que evaluaron estrés hídrico observaron que los patrones de acumulación de CHS en trigo estuvieron asociados a la disponibilidad hídrica (Dreccer *et al.*, 2009; Goggin y Setter, 2004). En relación con esto, Dreccer *et al.* (2009) encontraron que genotipos sometidos a déficit hídrico mostraron la mayor concentración de CHS previo a antesis ($\sim 200^{\circ}\text{Cd}$ antes de antesis), mientras que aquellos que no tuvieron estrés, el pico de CHS tuvo lugar durante el llenado de granos. En línea con esto, otro trabajo también encontró resultados similares, donde en situaciones de secano la máxima concentración de CHS tuvo lugar anticipadamente (1 semana antes de antesis) que bajo riego (2 semanas después de antesis) (Goggin y Setter, 2004).

Los tratamientos de sombreado (S y S+HT) si bien afectaron la acumulación de CHS en tallo (Fig. 4.2), sólo el tratamiento S+HT en Buenos Aires mostró reducciones en los CHS translocados a grano y en la relación de translocación respecto al control, lo que

explicó en parte el menor peso de grano final obtenido en este tratamiento (Cuadro S. 4.1). En concordancia con esto, algunos estudios han demostrado que ante la ocurrencia de un evento de estrés hídrico la translocación de azúcares del tallo al grano no presenta mejoras (Rawson *et al.*, 1977). Además, es común observar que las plantas bajo este tipo de estrés acumulan menos CHS en los granos en comparación con las plantas no afectadas, debido a una menor acumulación de CHS en los tallos y probablemente a una reducida disponibilidad de fotosintatos (Davidson y Chevalier, 1992). Un trabajo más reciente (Zhang *et al.*, 2023) evidenció variaciones en la cantidad (7,8 a 303,4 g m⁻²) y en la tasa de CHS translocados en trigo (60 al 90%) en respuesta a aumentos en el contenido inicial de agua en el suelo (seco a húmedo). En esta tesis, la cantidad de CHS obtenida está dentro de ese rango, observando un mínimo de 27 g m⁻² (S+HT, Buenos Aires) y un máximo de 138 g m⁻² (control, Valdivia), resaltando los mayores valores de CHS en este último ambiente más productivo. En cuanto a la relación de translocación obtenida, los valores hallados fueron bastante similares a los encontrados por Zhang *et al.* (2023), dónde se observó un mínimo de 61,5% (S+HT) y un máximo de 94% (control) en Buenos Aires.

En resumen, estos diferentes tipos de estreses observados, ya sea hídrico o térmico y sombreo, mostraron una magnitud similar de removilización de reservas hacia los granos. Se debe considerar que toda la biomasa y CHS de tallo translocados a los granos en crecimiento han tenido pérdidas de materia seca por respiración de las plantas durante el llenado del grano, pero las mismas no han sido cuantificadas (Alvarez Prado *et al.*, 2023). En relación con esto, estudios anteriores han demostrado que los niveles de sacarosa en los granos no se reducen significativamente con temperaturas moderadamente altas, aunque temperaturas muy altas aumentan las tasas de respiración del grano (Chowdhury y Wardlaw, 1978). Asimismo, la respiración de mantenimiento de capítulos de girasol

sometidos a moderadamente altas temperaturas no aumentó significativamente (Ploschuk y Hall, 1997)

No se determinó la contribución de los CHS del tallo al rendimiento en trigo debido a que solo se contaba con tres puntos de muestreo. En relación con esto, Davidson y Chevalier (1992) concluyeron que la contribución de los CHS del tallo al rendimiento en trigo puede ser mayor en plantas expuestas a estrés hídrico en comparación con aquellas que no experimentaron dicho estrés.

La relación fuente/destino fue analizada considerando el PG y NG en el capítulo anterior (Capítulo 3). En relación con la dinámica de PG, se observó una alta estabilidad en el PG final frente a los tratamientos impuestos en trigo en Valdivia, de manera similar a lo sucedido con el P1000 (resultados mostrados en la sección 3.2, Capítulo 3). Por otro lado, una mayor variabilidad en el PG fue hallada en Buenos Aires entre tratamientos (caída significativa en S+HT), lo que se correspondió con lo observado en el P1000. Esta caída en el PG, se debió a una menor tasa y duración del llenado de granos, el cual fue vinculado a un menor tamaño o área de grano logrado (Cuadro S. 4.1). Este tratamiento de S+HT mantuvo, a su vez, una baja cantidad de CHS desde el período de fin de estrés hacia madurez, lo que pudo haber comprometido la translocación de reservas al grano.

Un punto clave que ha quedado por analizar en trigo es hasta dónde puede mantener el cultivo su baja limitación por fuente durante el período de llenado de los granos en condiciones de estrés post-floración. Este tema será tratado y discutido en el capítulo siguiente de la presente tesis (Capítulo 5).

4.4.2. Carbohidratos en tallo y dinámica de peso de grano en colza

En el ensayo de colza bajo estrés térmico y lumínico, sólo el tratamiento S+HT en Valdivia difirió en el contenido de reservas en tallo luego del estrés, registrando valores más bajos. Como consecuencia, la relación de translocación a los granos fue significativamente menor respecto al control. No obstante, este menor aporte de reservas de CHS junto con la ausencia de translocación de biomasa a granos (Cuadro S. 4.2) no se tradujo en una reducción en el peso de los granos, sino más bien mostró una tendencia a incrementar respecto al control, al igual que el área de grano, aunque sin diferencias estadísticas en ambas variables. Esto sugiere que el incremento en el peso de los granos se debió a un menor NG (destinos) en este tratamiento y no a una mayor translocación de reservas a granos, lo que indica una mejor partición de la biomasa hacia estructuras reproductivas (PG).

Los valores de concentración de CHS en MF no difirieron entre tratamientos, y estuvieron en línea con los obtenidos en nuestro experimento de dinámica de CHS en colza, y con los reportados por Wassner *et al.* (2020), fluctuando entre 1,3 a 1,9% en Valdivia y entre 0,7 a 1,4% en Buenos Aires. Asimismo, el momento de ocurrencia del estrés puede influir en la dinámica de los CHS. En este sentido, Bouchereau *et al.* (1996) no observaron efectos sobre la acumulación total de CHS al aplicar estrés hídrico durante la floración de colza, pero sí un ligero aumento cuando el estrés ocurrió durante el crecimiento vegetativo.

En ambas localidades hubo tendencia a incrementar el PG final con los tratamientos de sombreado (S y S+HT), siendo esto significativo en Buenos Aires para el tratamiento S. En Valdivia, este comportamiento fue similar a lo observado con el P1000 (ver sección 3.2, Capítulo 3), donde el estrés más restrictivo tuvo el valor más alto (contrariamente a lo observado en el NG, ver sección 3.2, Capítulo 3), dando lugar a una aparente resiliencia en

el rendimiento de este cultivo en este tipo de ambiente. En Buenos Aires, a diferencia del PG, el P1000 fue significativamente menor en el tratamiento S+HT. Esto puede deberse al origen donde se tomaron las muestras: para calcular el P1000 se consideraron los granos de todas las silicuas tanto del racimo principal como las de las ramificaciones, mientras que para el PG se consideraron sólo las silicuas de la posición central del racimo principal (silicuas de la posición 10 a 14 contadas desde la base). De esta manera, se esperaría un peso de granos mayor en aquellos que provengan del racimo principal que de las ramas. Por ello, es importante considerar que la muestra para PG final no representaría completamente la dinámica del peso promedio de los granos de toda la planta.

4.5. Conclusión

El contenido y la concentración de los CHS en los tallos de trigo y colza en la etapa de post-floración estuvieron influenciados por el tipo de ambiente y el estrés aplicado. La mayor contribución de reservas al rendimiento se observó en el ambiente más productivo (Valdivia), donde el mayor rendimiento potencial y las condiciones ambientales favorables permitieron una acumulación superior de reservas en comparación al ambiente de menor potencial productivo (Buenos Aires). Con relación al tipo de estrés, los tratamientos de sombreado (S y S+HT) redujeron significativamente los niveles de reservas en ambos ambientes. En Valdivia, tanto la translocación de CHS hacia el grano como los parámetros del peso de grano mostraron una mayor estabilidad, a diferencia de Buenos Aires, donde la variabilidad entre tratamientos fue más pronunciada. El tratamiento S+HT fue el que más penalizó la translocación de reservas a los granos, principalmente en trigo en Buenos Aires. El análisis considera que el control y los tratamientos de sombreado y de incremento térmico presentaron valores similares de balance entre respiración y fotosíntesis.

CAPÍTULO 5

Impacto del estrés térmico y lumínico post-floración sobre los cambios en las relaciones F/D sobre el peso de grano en trigo y colza

5.1. Introducción

Una parte importante del impacto de los estreses abióticos durante la etapa de post-floración sobre el rendimiento y la calidad de los granos está condicionada por la diferente limitación por fuente (i.e. área foliar, carbohidratos solubles en tallo, área de silicuas en colza, tasa fotosintética) y destinos (i.e. granos en crecimiento) en cada cultivo, y el peso potencial que pueden lograr los destinos (i.e. capacidad intrínseca de los granos para acumular materia seca; definición según Bremner y Rawson, 1978). El balance entre el tamaño de la fuente y de los destinos determina lo que se conoce como relación fuente/destino (F:D) del cultivo (Wardlaw y Moncur, 1976; Rajcan y Tollenaar, 1999; Borrás *et al.*, 2004, Bingham *et al.*, 2007; Zhang y Flottmann, 2018).

En cultivos con crecimiento determinado como trigo, la definición del número y del peso de granos son dos procesos con una superposición en el tiempo focalizada en el período comprendido entre el estado de vaina engrosada y 7 días después de floración (Calderini *et al.*, 2021; Vicentin *et al.*, 2024), y, por lo tanto, habría poca competencia directa por los asimilados entre la determinación de ambos componentes del rendimiento (Hay y Kirby, 1991; Slafer y Savin, 1994). En general, a lo largo de varias décadas, en trigo no se ha observado una marcada limitación por fuente durante el período de llenado efectivo de los granos (i.e. disminuciones en la magnitud de los fotoasimilados no generan reducciones significativas en el PG; Slafer y Savin, 1994; Borrás *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2010; González *et al.*, 2014) sino por destinos (i.e. aumentos en la magnitud de los fotoasimilados no generan un aumento en el PG; Borrill *et al.*, 2015). Sin embargo, en algunas situaciones se observa cierta co-limitación por fuente y por destinos durante el llenado; en particular, ello ha sido observado en genotipos de trigo moderno de alto

rendimiento potencial (Acreche y Slafer, 2009; Sandaña *et al.*, 2009; González *et al.*, 2014; Asseng *et al.*, 2017; Alonso *et al.*, 2018; Zhang *et al.*, 2019; Arata *et al.*, 2023).

Por otro lado, en cultivos de crecimiento indeterminado como colza, existe una gran superposición entre las etapas de determinación del número y peso de granos en post-floración, por lo que hay una fuerte competencia por los fotoasimilados entre órganos diferentes (hojas, flores, ramas, silicuas y granos en crecimiento). A pesar de esta complejidad, hay trabajos que describen que el rendimiento en colza se encuentra limitado por fuente o bien co-limitado por fuente y por destinos durante el período de post-floración (Iglesias y Miralles, 2014; Zhang y Flottmann, 2018; Kirkegaard *et al.*, 2018).

La relación F:D puede modificarse frente a episodios de estrés abiótico que afecten el número de granos cuajados en distintas jerarquías en la planta (vástago principal, ramas, macollos), la capacidad de generar fotoasimilados durante el período de llenado de los granos, y la capacidad de movilizar carbohidratos solubles almacenados en los tallos en pre-floración. En trigo, episodios de estrés por alta temperatura y baja radiación durante la etapa reproductiva pueden afectar la captura y conversión de luz durante el período crítico y el llenado temprano de los granos, dependiendo de su magnitud y efecto sobre la duración del período crítico (García *et al.*, 2015). Un punto pendiente de análisis en trigo es hasta dónde mantiene el cultivo su baja limitación por fuente para el llenado de los granos en condiciones de estrés post-floración y en ambientes de alta productividad. En colza, bajas densidades de siembra permiten mayor crecimiento de estructuras vegetativas (Habekotte, 1993), y estimulan la aparición de ramas de segundo y tercer orden (Menéndez *et al.*, 2017) aumentando el área verde de silicuas, lo cual podría mejorar la tasa de crecimiento (i.e. mayor fuente), y disminuir la caída del PG ante la posible ocurrencia de un estrés. De esta manera, el grado de limitación por fuente o destinos, provocado por estreses abióticos

combinados en distintos momentos del período reproductivo, podría afectar diferencialmente el peso potencial de los granos de cada cultivo. El impacto de una disminución en la magnitud de la fuente sobre el peso del grano depende de la capacidad de removilización de reservas (o carbohidratos solubles en tallo) que posea el cultivo. Hasta el momento, ha sido poco descripta la dinámica de CHS en etapas pre y post-floración en colza primavera.

El objetivo de este capítulo corresponde al objetivo específico 4 de la tesis, y consistió en caracterizar los cambios en la relación fuente/destino durante el período de llenado de los granos en trigo y colza, como posible estrategia de mitigación del efecto del estrés abiótico en post-floración.

5.2. Materiales y métodos

Para alcanzar el objetivo mencionado, se realizaron diferentes ensayos experimentales a lo largo de tres años, que incluyeron: los experimentos en trigo y colza sometidos a estreses abióticos combinados (ídem al Capítulo 3), dicho ensayo en trigo en Buenos Aires al cual se aplicaron tratamientos de F:D, y un ensayo independiente en Buenos Aires en un grupo de genotipos de colza (Cuadro 5.1).

Cuadro 5.1. Detalles de ensayos experimentales realizados teniendo en cuenta la especie, genotipo utilizado, localidad y año.

Especie	Genotipo	Experimentos a campo	Localidad		
			Valdivia	Buenos Aires	
			2019-2020	2020	2021
Trigo	Weebill	Estrés térmico y sombreado	X	X	
	Weebill	Estrés térmico y sombreado + F:D		X	
Colza	Solar CL	Estrés térmico y sombreado	X	X	
	Diamond, Nuola 300, Macacha	Dinámica de CHS			X

A continuación, se detalla la metodología utilizada en los ensayos de trigo y colza cuyo fin fue la determinación de la sensibilidad a cambios en la relación F:D y la dinámica de carbohidratos de reserva en tallo en el caso de colza.

Experimentos en trigo: en el experimento de trigo en Buenos Aires se realizaron manipulaciones en la relación fuente/destino (F:D) en todas las parcelas luego del cuaje de granos (~7 días desde antesis) y 3 días previos a la imposición de los tratamientos de estrés (C, S, HT y S+HT). Para llevar a cabo esto, se procedió a desespigillar el 50% las espigas en forma longitudinal (aumento en la relación F:D) y a remover la totalidad de las hojas del cultivo excepto la hoja bandera de cada vástago (disminución en la relación F:D), con el fin de analizar la respuesta del peso del grano en trigo a los cambios en las relaciones F:D bajo cada tipo de estrés abiótico. Estos tratamientos se realizaron sobre las plantas ubicadas en 50 cm lineales de cada parcela principal, tanto en el vástago principal como en los macollos de cada planta. De esta manera, se llevaron a cabo 3 tipos de manipulaciones en la relación F:D; testigo sin manipulación en la relación F:D (SM), deshojado (DH) y desespiguillado (DE), siguiendo un diseño de parcelas divididas con cuatro repeticiones. La parcela principal correspondió al factor tratamiento de estrés (control, sombreado, alta temperatura y combinado), y la subparcela al factor de tratamiento de F/D (sin manipular, desespiguillado y deshojado).

A su vez, y ante el escaso conocimiento acerca de la dinámica de CHS en colza primaveral, en el año 2021 se llevó a cabo un experimento a campo en Buenos Aires (FAUBA, 34° 35'S, 58° 29'W, 26 m.s.n.m.), con el fin de evaluar la concentración de CHS en tallo a lo largo del ciclo de cultivo en colza. Para ello, se utilizaron 3 genotipos de diferente duración de ciclo; los híbridos Nuola 300 y Diamond, y la variedad Macacha INTA, los cuales fueron sembrados en bandejas speedling a principios de junio y

trasplantados a campo un mes después a una densidad de 55 plantas por m^{-2} . Las parcelas consistieron en 7 hileras, de 2,8 m de largo y 0,20 m de separación entre surcos. Los tratamientos consistieron en tres genotipos de colza, dispuestos en un diseño completamente al azar con tres repeticiones, sumando un total de nueve parcelas. Inicialmente, el suelo contenía 15 kg N ha^{-1} y estaba bien provisto de fósforo (P). Para alcanzar el objetivo de 80 kg N ha^{-1} total en el suelo, se aplicaron 65 kg N ha^{-1} adicionales. La fertilización fue fraccionada; durante el estado de roseta de cuatro hojas verdaderas se aplicó con 20 kg N ha^{-1} , 8 kg P ha^{-1} , 16 kg K ha^{-1} (fertilizante triple 15), y durante la etapa de botón floral se agregó un adicional de 45 kg N ha^{-1} (fertilizante urea). A lo largo del ciclo, el cultivo se mantuvo libre de plagas y enfermedades, mediante control químico, y libre de malezas mediante control mecánico. El ensayo se mantuvo sin limitaciones hídricas mediante riego por goteo para complementar las lluvias.

5.2.1. Mediciones

Fenología: ídem al experimento de estrés térmico y sombreado (detallado en la sección 3.2.3., Capítulo 3). La duración de las fases fenológicas se registró en días y en unidades de tiempo térmico ($^{\circ}\text{Cd}$). El tiempo térmico se calculó realizando la sumatoria de las temperaturas medias diarias descontando la temperatura base de cada cultivo. En trigo, la T_b utilizada durante pre-floración fue de 0°C y en post-floración de 8.2°C , mientras que en colza se utilizó una T_b de 0°C durante todo el ciclo.

Partición de biomasa: en los experimentos de estreses, la metodología utilizada para llevar a cabo el procesamiento de biomasa en ambos cultivos fue descrita anteriormente en la sección 3.2.3., Capítulo 3.

En el ensayo de manipulación en la relación F:D en trigo, se realizó un muestreo de biomasa aérea a MF cosechando 2 plantas en cada una de las manipulaciones F:D. Una vez cosechadas, se categorizaron por tipo de vástago (principal o macollo), y luego se partitionaron según el tipo de órgano vegetativo: espigas, tallos y hojas senescentes. Se registró el peso seco de la biomasa utilizando balanzas electrónicas (Mettler Toledo, PJ3600, Greifensee, Suiza), luego de su secado en estufa a 60°C durante 72 horas.

En el ensayo de colza de dinámica de CHS, a partir del inicio de elongación del tallo vegetativo (etapa previa a botón floral) hasta MF se cosecharon semanalmente 2 plantas por parcela. En cada muestreo, los órganos vegetativos fueron separados en hoja verde, hoja senescente, tallo vegetativo e inflorescencia de acuerdo con la categoría del vástago (racimo principal o ramificación). Se registró el peso seco de la biomasa luego de su secado en estufa a 60°C por 72 horas.

Rendimiento y composición del grano: en trigo, en MF se determinó el rendimiento y sus componentes numéricos en 2 plantas por parcela para cada tratamiento de F:D, siguiendo la metodología descrita en el experimento de estrés térmico y sombreado en trigo (sección 3.2.3., Capítulo 3).

En colza, en MF se muestrearon las plantas a lo largo de 1 m lineal para determinar la biomasa final y los componentes de rendimiento siguiendo la misma metodología que la citada en el experimento de estrés térmico y sombreado en colza (sección 3.2.3., Capítulo 3).

El procedimiento para la determinación de la concentración de proteína en grano en ambas especies, y de aceite en colza, fue descrito en la sección 3.2.3., Capítulo 3.

Seguimiento del peso de grano: para determinar el peso individual de los granos de trigo y colza se siguió la metodología ya descrita en el capítulo anterior (sección 4.2.1., Capítulo 4).

Determinación de carbohidratos solubles en agua (CHS) en tallos: en el experimento de manipulación de la relación F:D en trigo, se evaluaron CHS a MF en 2 plantas seleccionadas de los tratamientos DE, DH y SM. En el ensayo de colza para ver dinámica de CHS en tallo, se determinaron los CHS en cada uno de los muestreos de biomasa semanales realizados desde elongación del tallo vegetativo hasta MF. En ambos experimentos, se siguió la metodología de determinación de CHS descrita anteriormente en la sección 4.2.1., Capítulo 4.

Para determinar el consumo de reservas de cada tratamiento, se calculó la translocación de CHS post-estrés (ecuación 4.2), y la contribución de CHS al rendimiento (ecuación 5.1).

$$\text{Contribución CHS al rinde (\%)} = \text{CHS translocados (g m}^{-2}\text{)} \times 100 / \text{Rendimiento (g m}^{-2}\text{)} \quad (\text{Ec. 5.1})$$

Determinación de la relación fuente/destino post-floración: Para cuantificar la fuente de fotoasimilados post-floración, se consideró la variación de biomasa entre MF y floración (según Gambín *et al.*, 2006 y Hisse *et al.*, 2019 en maíz; Arata *et al.*, 2023 en trigo), y a su vez, como indicador del tamaño de los destinos se utilizó el NG (a MF). Ambas variables se asociaron según la ecuación 5.2.

$$\text{Relación fuente/destino} = \text{Biomasa post-floración (g m}^{-2}\text{)} / \text{NG} \quad (\text{Ec. 5.2})$$

Datos climáticos: los datos registrados fueron descriptos anteriormente en la sección 4.2.1, Capítulo 4.

Análisis de los datos: Dentro de cada cultivo, los efectos de los tratamientos en los experimentos de estrés térmico y sombreado se analizaron mediante ANOVA utilizando el test de Tukey para detectar diferencias significativas entre las medias de las variables

analizadas, con 5% de significancia. Para llevar a cabo este análisis se utilizó el software InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2020).

La evolución de peso de granos en trigo y colza se ajustó con una función trilineal (ver Ec. 4.1) con el programa GraphPad Prism versión 6.01. A partir de esta función, se obtuvieron las variables de llenado de granos (tasa y duración de la fase lag y de la fase de llenado de granos) y el peso final de los granos.

5.3. Resultados

5.3.1. Relación fuente/destino post-floración en trigo y colza sometidos a estrés

En el experimento de trigo realizado en Valdivia, se observó una relación significativa ($p=0.0096$) entre el rendimiento y la F:D post-floración, la cual resultó lineal y positiva (Fig. 5.1). Por otro lado, si bien en Buenos Aires no hubo relación entre variables se observó una mayor amplitud en la F:D generada por los tratamientos, explorando un mayor rango respecto a los tratamientos de Valdivia. Respecto al PG y a la proteína en grano no se hallaron relaciones significativas en ambos experimentos, resaltando la estabilidad de ambos atributos en Valdivia (Fig. 5.1).

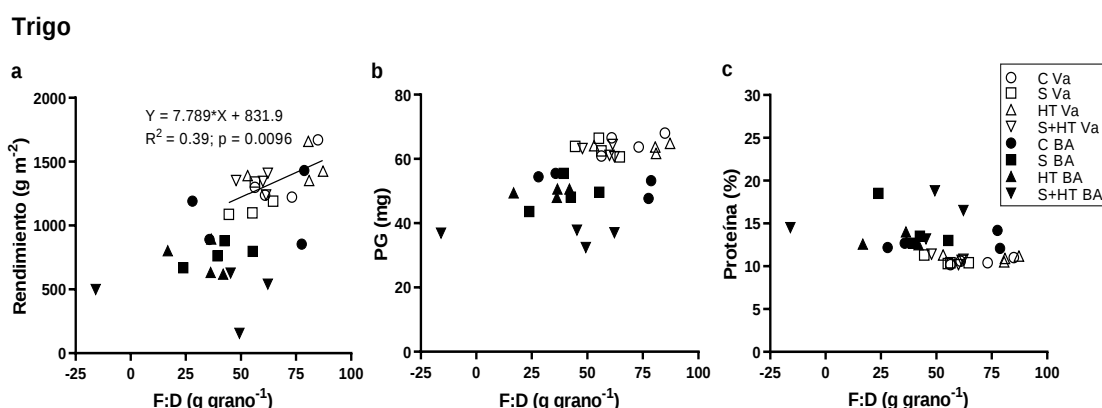


Fig. 5.1. Relaciones entre a) rendimiento, b) peso de granos (PG) y c) concentración de proteína en grano, y la relación fuente/destino post-floración (F:D) en trigo en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). En (a), la línea llena representa el análisis de regresión para Valdivia.

En colza, no se hallaron relaciones significativas de las variables de rendimiento y calidad de grano con las relaciones F:D en ambos experimentos (Fig. 5.2). Al igual que en trigo, un mayor rango de valores de F:D fue explorado en los tratamientos de Buenos Aires respecto de Valdivia.

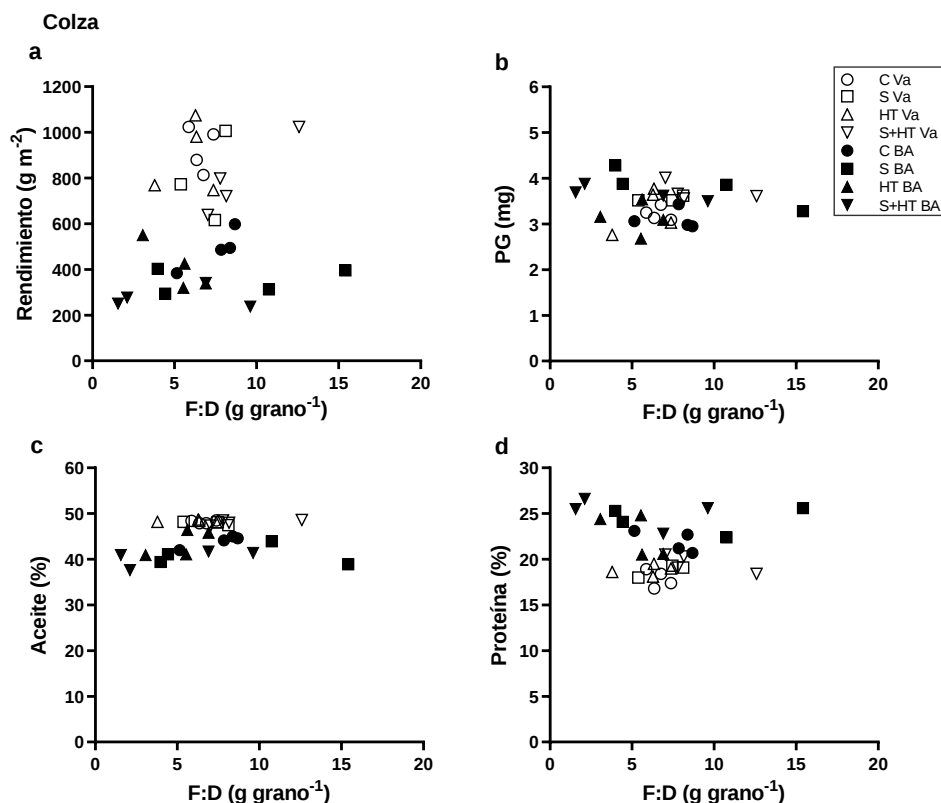


Fig. 5.2. Relaciones entre a) rendimiento, b) peso de granos (PG), c) concentración de aceite en grano, d) concentración de proteína en grano, y la relación fuente/destino post-floración (F:D) en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S +HT) en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

5.3.2. Determinación de carbohidratos del tallo y peso de grano en trigo bajo estrés y distintas relaciones fuente/destino en Buenos Aires

El PG (granos del vástago principal) fue modificado significativamente por los tratamientos de estrés y por la relación F:D ($p=0,0001$ y $p=0,006$, respectivamente), sin encontrarse interacción (tratamiento x F:D; $p=0,973$) entre estas fuentes de variación (Cuadro 5.2, Cuadro S. 5.1).

Cuadro 5.2. Efecto simple de los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) y de las distintas relaciones fuente/destino (F:D): sin manipular (SM), desespiguillado (DE) y deshojado (DH), y de su interacción (tratamiento x F:D) sobre el peso de mil granos (P1000) del experimento en Buenos Aires. Medias $\pm$ SEM. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0.05$).

Efecto simple			Interacción		
Fuente de variación		P1000 (g)	Tratamiento	F:D	P1000 (g)
Tratamiento	C	50,6 $\pm$ 1,6 a	C	SM	52,4 $\pm$ 0,9 a
				DE	52,7 $\pm$ 1,6 a
				DH	46,7 $\pm$ 2,6 abc
	S	47,2 $\pm$ 1,7 a	S	SM	51,5 $\pm$ 2,3 a
				DE	49,6 $\pm$ 3,6 ab
F:D	HT	44,6 $\pm$ 1,6 a		DH	42,6 $\pm$ 3,1 abcd
	S+HT	33,0 $\pm$ 1,8 b	HT	SM	46,1 $\pm$ 4,6 abc
				DE	47,0 $\pm$ 4,7 abc
				DH	41,4 $\pm$ 0,8 abcd
	SM	46,6 $\pm$ 1,5 a	S+HT	SM	36,2 $\pm$ 2,3 bcd
	DE	46,5 $\pm$ 1,5 a		DE	33,7 $\pm$ 3,4 cd
	DH	40,2 $\pm$ 1,4 b		DH	30,1 $\pm$ 0,4 d

Las distintas manipulaciones en las relaciones F:D impuestas en trigo (control sin manipular, desespiguillado y deshojado) no generaron diferencias significativas en la concentración de CHS a madurez en cada uno de los tratamientos de estrés (C, S, HT y S+HT) llevados a cabo en el experimento de Buenos Aires (Fig. 5.3). Además, para el momento de finalización del estrés se observó un efecto depresor en los tratamientos con sombreado (S y S+HT) que no fue morigerado por el aumento en la F:D causado por el tratamiento DE. En cuanto a la tasa de removilización, se observaron variaciones significativas ($p < 0,05$) dentro del tratamiento C y del HT. En el primero, DH tuvo una caída más leve en la tasa respecto a la condición SM, y en cuanto al tratamiento HT, DH también cayó más levemente respecto a la condición SM y DE.

En cuanto al contenido de CHS en madurez fisiológica, únicamente la condición DH de F:D difirió ($p < 0,05$) de aquel sin manipular en el tratamiento control (Fig. 5.4). No

se observaron diferencias significativas en las tasas de removilización entre condiciones F:D para cada tratamiento.

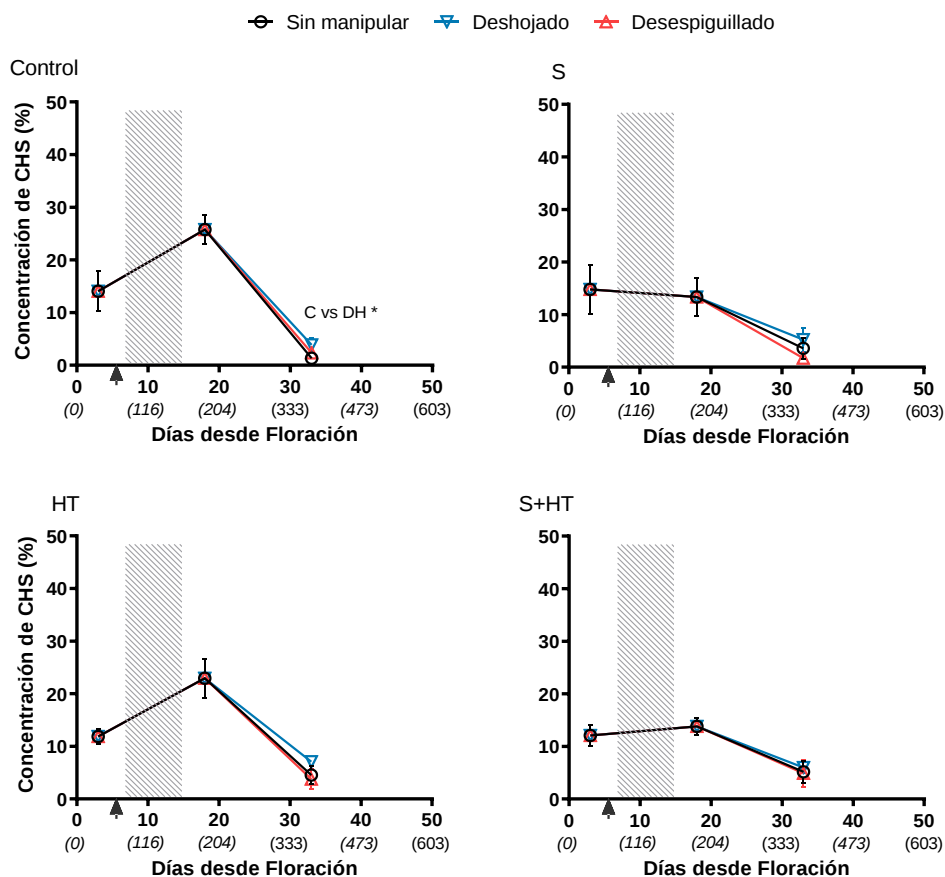


Fig. 5.3. Concentración de carbohidratos solubles en tallo de trigo (CHS, %) determinados en 3 momentos (previo y posterior a los tratamientos y en madurez fisiológica) para distintas relaciones fuente/destino (control, deshojado (DH) y desespiguillado (DE)) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) en el ensayo de Buenos Aires 2020. El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos y la flecha sobre el eje X el momento de deshojado y desespiguillado. Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd.

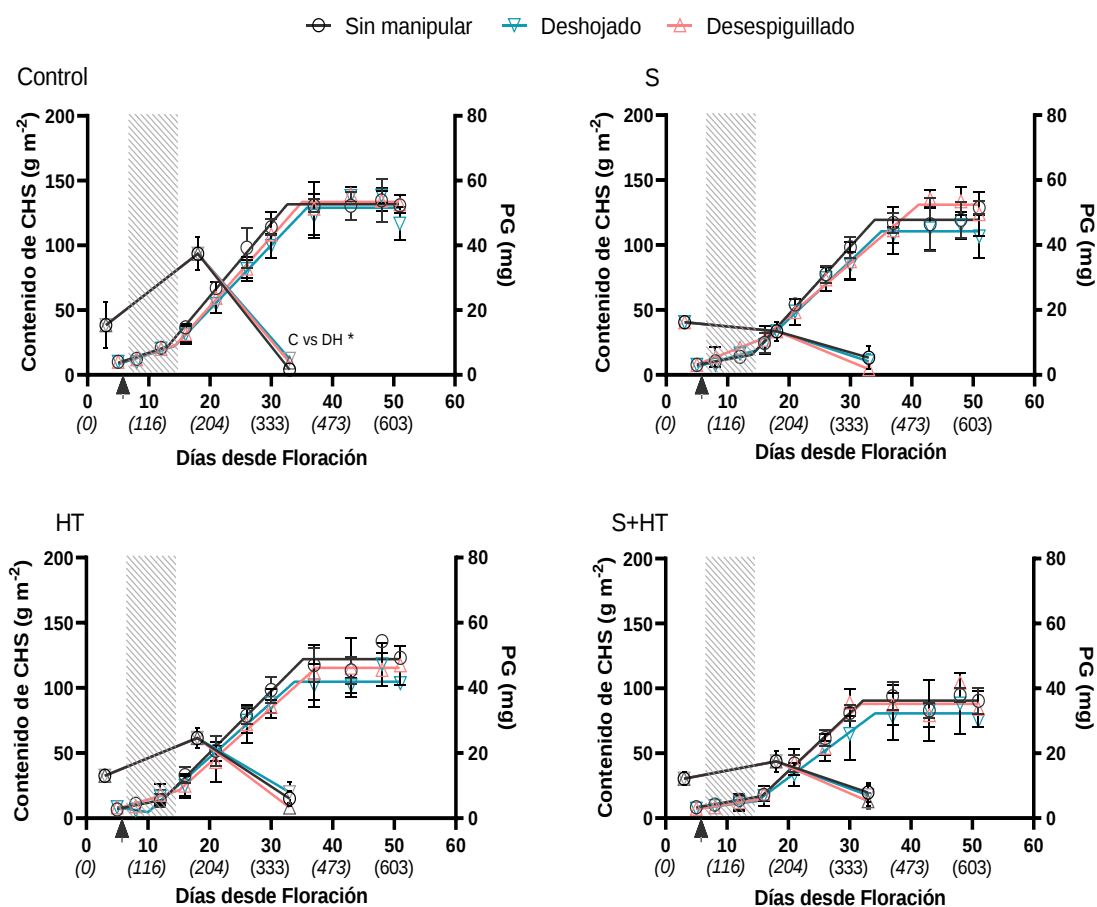


Fig. 5.4. Contenido de carbohidratos solubles en tallo de trigo (CHS, g m^{-2}) y dinámica de peso de grano para distintas relaciones fuente/destino (control, deshojado (DH) y desespiguillado (DE)) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) en el ensayo de Buenos Aires 2020. El área sombreada indica el período de imposición de los tratamientos y la flecha sobre el eje X el momento de deshojado y desespiguillado. Los asteriscos señalan las diferencias significativas entre tratamientos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$). Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en $^{\circ}\text{Cd}$.

En las distintas relaciones F:D llevadas a cabo en los tratamientos de estrés en trigo se pueden observar los valores de las variables de la dinámica del peso de grano correspondiente a espigas del vástago principal (Cuadro 5.3). En lo que respecta a la fase lag, no hubo cambios significativos de las manipulaciones en F:D para cada tratamiento de estrés. En cambio, en el período de llenado efectivo se observaron diferencias significativas sólo en el tratamiento S, donde ambas manipulaciones de F:D (DH y DE) tuvieron una menor tasa de llenado y DE tuvo una mayor duración respecto a la condición sin manipular

(Cuadro 5.3). En cuanto a la duración total del llenado de granos, también hubo diferencias significativas únicamente dentro del tratamiento S, donde DE tuvo 6 días más de duración que el SM y DH. En términos de PG final, las manipulaciones de F:D dentro los tratamientos S y HT tuvieron variaciones; dónde en S, DE tuvo un 16% más de peso en comparación a DH, y en el tratamiento HT, DH tuvo un 14% menos de peso que el control.

Cuadro 5.3. Parámetros de la dinámica del peso de grano (PG) en trigo en las distintas relaciones fuente/destino en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) realizados en el ensayo de Buenos Aires. Letras distintas indican diferencias significativas dentro de cada tratamiento ($p < 0,05$).

Tratamiento	F:D	Fase lag		Llenado efectivo		PG final (mg)
		Tasa (mg día ⁻¹)	Duración (día)	Tasa (mg día ⁻¹)	Duración (día)	
C	SM	0,38 a	13,0 a	2,28 a	32,8 a	52,7 a
	DE	0,18 a	11,7 a	1,95 a	37,1 a	54,1 a
	DH	0,13 a	11,6 a	1,78 a	38,0 a	52,4 a
S	SM	0,35 a	14,0 a	2,05 a	34,8 b	48,8 ab
	DE	0,68 a	15,7 a	1,68 b	41,2 a	52,6 a
	DH	0,08 a	12,6 a	1,73 b	35,5 b	44,2 b
HT	SM	0,15 a	11,3 a	1,78 a	36,9 a	49,8 a
	DE	0,26 a	13,1 a	1,81 a	38,7 a	46,2 ab
	DH	0,22 a	14,5 a	1,55 a	35,6 a	43,0 b
S+HT	SM	0,08 a	12,5 a	1,67 a	32,5 a	36,0 a
	DE	0,13 a	13,4 a	1,56 a	33,2 a	34,9 a
	DH	0,02 a	14,6 a	1,49 a	34,4 a	32,4 a

5.3.3. Experimento en colza primaveral para determinar dinámica de carbohidratos

5.1.1.1. Variables ambientales y fenología

La marcha de la radiación solar global y de las temperaturas máximas y mínimas diarias a lo largo del ciclo de colza se observa en la Figura 5.5. La temperatura media diaria en el cultivar Diamond fue de 10,8°C en la etapa pre-floración y de 15,7°C en la etapa post-floración. En cuanto a los cultivares Nuola y Macacha, la misma fue de 11,5°C y 17,2°C para la etapa pre-floración y post-floración, respectivamente (Fig. 5.5). Dentro del ciclo de

los cultivos, eventos de temperaturas máximas por encima del umbral de 30°C fueron observadas en 5 días consecutivos durante el llenado de granos en Nuola y Macacha, y en la culminación del ciclo en Diamond.

En cuanto a la RSI explorada por Diamond, esta varió entre 8,8 y 15,8 $\text{Mj m}^{-2} \text{d}^{-1}$ para las etapas de pre y post-floración, y entre 9,5 y 17,1 $\text{Mj m}^{-2} \text{d}^{-1}$ para las respectivas etapas en los cultivares Nuola y Macacha (Fig. 5.5).

La duración de la etapa emergencia a floración fue similar en los cultivares Nuola y Macacha (1008 y 1065°Cd, respectivamente) y algo más precoz en Diamond (781°Cd). El ciclo total a MF en los cultivares fue 1960°Cd en Diamond, 2231°Cd en Nuola y 2293°Cd en Macacha.

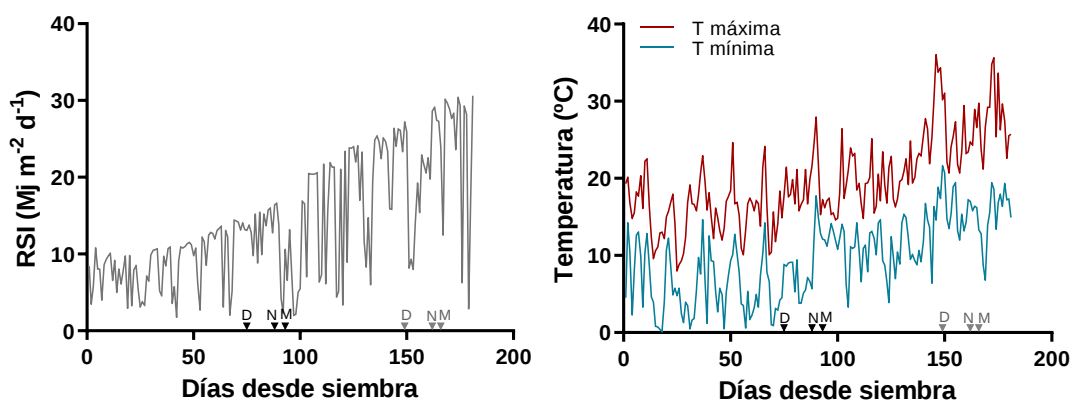


Fig. 5.5. Radiación solar global incidente (RSI, panel izquierdo) y temperatura máxima y mínima diaria (panel derecho) durante el ciclo de los cultivares de colza. Las letras sobre el eje X hacen referencia a los cultivares Diamond (D), Nuola (N) y Macacha (M) e indican los períodos de floración (color negro) y de madurez fisiológica (color gris).

5.1.1.2. Dinámica de carbohidratos del tallo y peso de grano

En colza, la dinámica de la concentración de carbohidratos solubles (CHS) dependió del genotipo. Los cultivares Nuola y Macacha mostraron un patrón similar, alcanzando un valor máximo de CHS del 24%, mientras que en Diamond fue del 17%. Los máximos

valores de CHS se alcanzaron en un momento similar para los tres genotipos, ocurriendo entre los diez días previos al inicio de la floración y el inicio de esta etapa (Fig. 5.6).

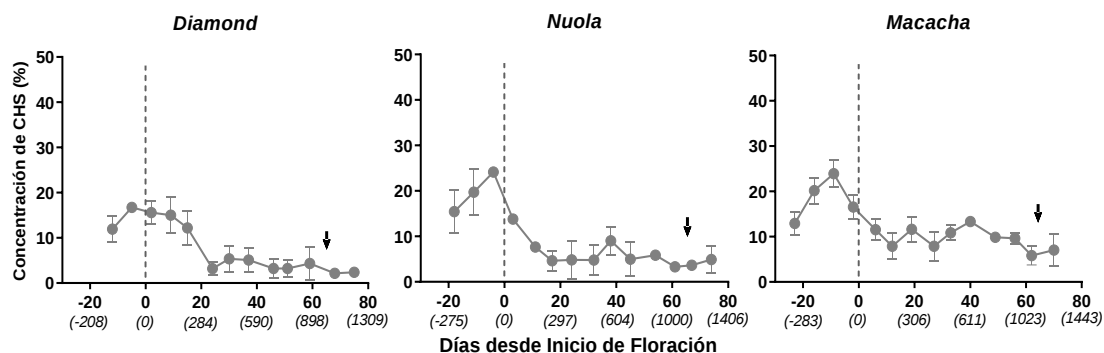


Fig. 5.6. Dinámica de la concentración de carbohidratos solubles en tallo (CHS; %) en 3 genotipos de colza (Diamond, Nuola, Macacha) en función de los días desde inicio de floración. Las barras indican el desvío estándar. La línea punteada indica el día de inicio de floración (día 0), y la flecha el momento de madurez fisiológica. Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd.

En todos los genotipos, CHS (%) cayó abruptamente dentro de los 20 días post-floración durante el crecimiento de las silicuas (momento coincidente con la senescencia de hojas y con la caída en la intercepción de radiación) y luego descendió suavemente durante el periodo de llenado efectivo de los granos (Fig. 5.6).

No se observaron diferencias significativas en los rendimientos de los 3 genotipos de colza, obteniéndose un valor medio de $\sim 300 \text{ g m}^{-2}$ (Cuadro 5.4). A pesar de esto, la tendencia de los valores registró a Diamond con el mayor rendimiento y a Macacha con el menor (80 g m^{-2} por debajo). En cuanto a los componentes numéricos, se encontraron diferencias en el NG entre genotipos, en el cual Macacha obtuvo un 47% menos respecto a los otros dos. Si bien no se registraron variaciones significativas en cuanto al P1000 granos, Macacha tendió a ser ligeramente mayor (Cuadro 5.4). El peso unitario de granos resultó ser similar al observado para P1000 en los genotipos Diamond y Macacha (peso unitario de

3.52 y 3.86 mg, respectivamente), mientras que en Nuola fue superior a este (peso unitario de 3.83 mg) (Fig. 5.7).

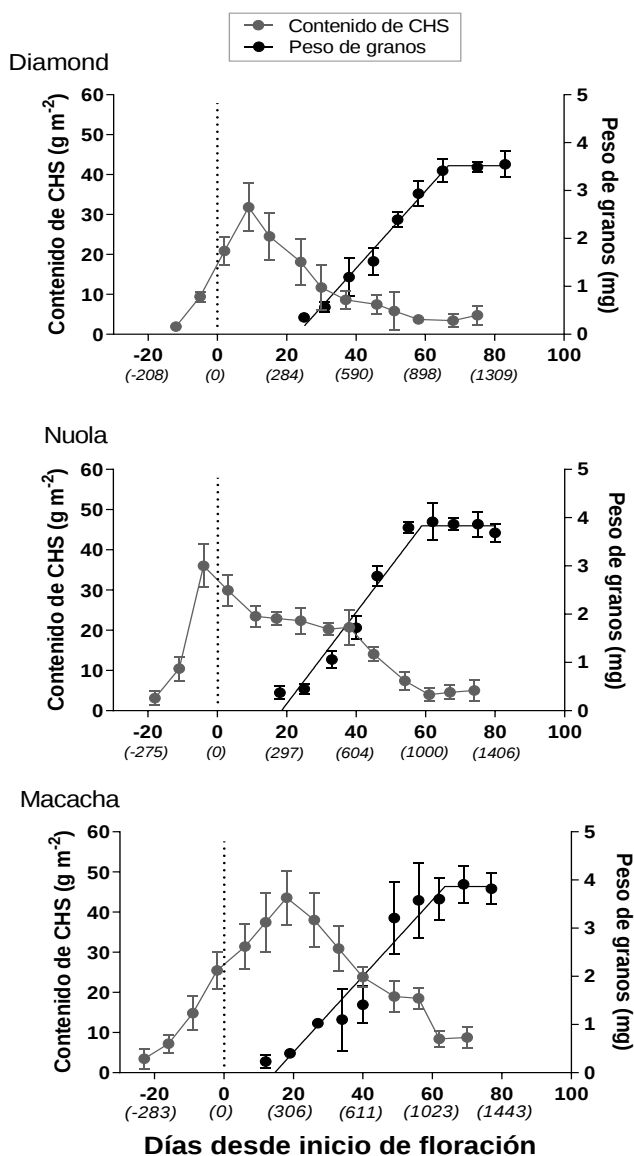


Fig. 5.7. Dinámica del contenido absoluto de carbohidratos solubles en tallo (CHS; g m⁻²) y del peso de grano en 3 genotipos de colza (Diamond, Nuola 300, Macacha) en función de los días desde inicio de floración. Las barras indican el desvío estándar, y la línea punteada indica el día de inicio de floración (día 0), y la flecha el momento de madurez fisiológica. Debajo de los días en el eje X se agregaron entre paréntesis valores en °Cd.

Los máximos valores de contenido de CHS se obtuvieron algo más retrasado en el tiempo que la concentración de CHS (Fig. 5.7 y Cuadro 5.4). En el caso de Nuola, el valor máximo de CHS se alcanzó 4 días previos al inicio de floración mientras que en Macacha y

Diamond unos 8 y 18 días post-floración (Fig. 5.7). Estos máximos valores de CHS fueron significativamente diferentes entre genotipos, destacándose Macacha (44 g m^{-2}) por encima de Diamond y Nuola (36 y 32 g m^{-2} , respectivamente). Por otro lado, si bien los valores obtenidos de CHS en MF no difirieron entre genotipos, la tendencia de los valores mostró a Macacha (8.6 g m^{-2}) por arriba de Diamond y Nuola (3.4 y 3.9 g m^{-2} , respectivamente) (Fig. 5.7 y Cuadro 5.4).

Cuadro 5.4. Valores medios de rendimiento, número de granos (NG) y peso de mil granos (P1000) junto con el contenido de CHS máximo, en madurez fisiológica, translocados a granos y su contribución al rendimiento. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

Especie	Genotipo	Rendimiento (g m^{-2})	NG (10^3 m^{-2})	P1000 (g)	Contenido de CHS			
					Pico máximo (g m^{-2})	MF (g m^{-2})	Translocado a grano (g m^{-2})	Contribución al rendimiento (%)
Colza	Diamond	325,7 a	89,8 a	3,62 a	31,8 b	3,4 a	28,4 a	8,7 b
	Nuola	307,6 a	84,3 a	3,58 a	36,0 ab	3,9 a	32,1 a	10,6 b
	Macacha	253,5 a	51,7 b	3,96 a	43,5 a	8,6 a	35,1 a	17,1 a

Los CHS translocados a grano fueron similares entre genotipos comprendiendo valores de entre 28 g m^{-2} a 35 g m^{-2} (Cuadro 5.4). En cuanto a la contribución de CHS al rendimiento, los genotipos Diamond y Nuola presentaron magnitudes semejantes, siendo de 8,7 y 10,6%, respectivamente, mientras que por otro lado Macacha se destacó significativamente sobre estos, contribuyendo al rendimiento con 17,1% de CHS (Cuadro 5.4).

5.4. Discusión

En los resultados de este capítulo se relacionaron las variables de rendimiento, peso de grano y calidad de granos (concentración de proteína y aceite) con las relaciones fuente/destino post-floración determinadas en trigo y colza en cada uno de los tratamientos de estrés de Valdivia y Buenos Aires. Posteriormente, se evaluó el contenido y la

concentración de CHS en tallo y la dinámica de peso de grano en trigo manipulando la relación fuente/destino en Buenos Aires. Finalmente, como respuesta a la poca bibliografía actualizada, y a fin de relacionar con los resultados de CHS obtenidos en los tratamientos de estrés en colza, se determinó la evolución de CHS a lo largo del ciclo en 3 genotipos primaverales.

5.4.1. Fuente/destino en trigo y colza

Se debe considerar que para el cálculo de F/D se utilizó como fuente de fotoasimilados a la biomasa post-floración, es decir la biomasa en MF descontada la biomasa en floración (Arata *et al.* 2023), mientras que en el cálculo de translocación de CHS se utilizó la biomasa de fin de estrés en lugar de la de floración. Esto se debe a que principalmente coincide con el pico de concentración de CHS en el tallo en trigo (máxima acumulación, Fig. 4.1), el cual tuvo lugar en el muestreo de fin de estrés. Se utilizó el mismo momento en colza a fin de hacer las mediciones comparables.

Las relaciones F:D post-floración determinadas para cada estrés no difirieron estadísticamente entre tratamientos en ambos experimentos. La asociación positiva y significativa ($R^2 = 0,39$; $p = 0,0096$) hallada en el rendimiento de trigo (originada en la variabilidad a nivel de parcela individual) ante aumentos en las relaciones F:D post-floración en Valdivia (Fig. 5.1), podría indicar que la fuente no fue limitante para la producción de rendimiento en grano. Esto podría dar una idea preliminar que será profundizada al analizar las respuestas de DH y DE en la sección siguiente. En comparación a trigo, no hubo una asociación significativa entre variables en colza. De hecho, se observó una tendencia opuesta, donde a mayor F:D tiende a decaer el rendimiento.

5.4.2. Carbohidratos en tallo y dinámica de peso de grano en trigo ante manipulación de la relación fuente/destino

Las manipulaciones en las relaciones F/D impuestas en trigo (testigo sin manipular, deshojado y desespiguillado), luego del cuaje de granos y previo a los tratamientos de estrés, modificaron significativamente el P1000 sin haber interacción con los estreses. A partir de estos resultados, se puede decir que no hubo una marcada limitación por fuente durante el llenado de los granos, i.e. disminuciones en la magnitud de los fotoasimilados no generaron reducciones significativas en el PG (Slafer y Savin, 1994; Borrás *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2010; González *et al.*, 2014), sino por destinos, i.e. aumentos en la magnitud de los fotoasimilados no generaron un aumento en el PG (Borrill *et al.*, 2015).

5.4.3. Dinámica de carbohidratos de reserva en tallo durante el ciclo de colza

En la presente tesis se determinó la dinámica de la concentración de CHS (%) en colza a lo largo de su ciclo en 3 genotipos. El pico máximo de CHS (%) en los genotipos Nuola y Macacha ocurrió algunos días previos al inicio de floración, mientras que en Diamond tuvo lugar alrededor de esta etapa (Fig. 4.9). El diferente momento de ocurrencia del pico de CHS (%), puede asociarse a un mayor largo de ciclo de cultivo de Nuola y Macacha (1080 y 1099°Cd, respectivamente) en comparación a Diamond (1010°Cd) cuyo ciclo es más corto. En términos de contenido de CHS (g m^{-2}), hubo un desfase del valor máximo de CHS (Fig. 4.10) respecto al observado en la concentración (Fig. 4.9). Esto se debe a que el contenido de CHS va en línea con la evolución del crecimiento de la biomasa vegetativa (i.e. tallo).

La concentración de CHS en el tallo en MF de los genotipos de colza estudiados han sido similares a los encontrados por Wassner *et al.* (2020). En ese trabajo, varios genotipos de colza primaveral fueron expuestos a alta temperatura y/o sombreo, y a distintas

densidades de siembra. Los valores de CHS en tallo obtenidos oscilaron entre 1 a 3% en MF sin variaciones entre densidades, pero con diferencias significativas al aplicar estrés térmico y sombreo combinado (Wassner *et al.*, 2020). Por otro lado, nuestros resultados mostraron un rango de valores ligeramente más amplio en MF, fluctuando entre 1 a 5% según el genotipo (Fig. 4.9). Pese a la poca información bibliográfica, un trabajo pionero sobre dinámica de CHS en colza, descubrió que las reservas de CHS se acumulaban hasta los 400 a 600°Cd después de inicio de la floración, alcanzando valores máximos de 90 a 110 g m⁻² bajo condiciones de baja y alta densidad, y de 40 g m⁻² bajo condiciones de sombreo (Habekotté, 1993). En un trabajo precursor a este citado, se registró un aumento exponencial desde 5 hasta un máximo de 50 g m⁻² de CHS en tallos durante la floración (Quillere y Triboi, 1987). En nuestros resultados, los momentos en que los genotipos alcanzaron el máximo contenido de CHS difieren de aquel determinado por Habekotté (1993), teniendo lugar alrededor de inicio de floración (e.g. Nuola) hasta aproximadamente 300°Cd posterior a esta etapa (e.g. Macacha, ensayo 2021). En cuanto a los máximos valores de contenido de CHS obtenidos (rango de 32 a 44 g m⁻² según el genotipo), estos resultaron ser menores a los encontrados por Quillere y Triboi (1987) así como los hallados por Habekotté (1993) al evaluar densidades contrastantes, pero semejantes en la condición de sombreo.

En un estudio de Li *et al.* (2017), se evaluó la evolución del área de las silicuas y su tasa fotosintética a lo largo del período de post-floración, en el que los autores observaron que los valores máximos se alcanzaban a partir de 3 semanas desde floración aproximadamente. Este período coincide con el momento en el cual obtuvimos los máximos contenidos de CHS en Diamond y Macacha. Ambas variables, tanto el área de silicuas como su fotosíntesis, cuantifican la disponibilidad de fuente de asimilados post-

floración en colza, de manera semejante a la determinación de CHS analizados en nuestros resultados.

La contribución de los CHS al rendimiento obtenido en Macacha (17,1%) fue similar a la encontrada por Quillere y Triboi (1987), i.e. 17,5%, en una variedad de colza invernal (Jet Neuf). Por otro lado, las contribuciones al rinde en Diamond y Nuola (8,7 y 10,6%, respectivamente), estuvieron dentro del rango de 7 a 12% hallado por Habekotté (1993) en el genotipo Jet Neuf, dónde la menor contribución tuvo lugar en tratamientos de sombreo, y la mayor al quitar ramas laterales durante floración. Según Zhang y Flottmann (2016 b), en condiciones de estrés hídrico el rendimiento aumentó con el incremento en la cantidad de CHS removilizados. En relación a esto último, la contribución de los CHS al rendimiento fue mayor en el año de sequía (10-22%, 2010) que en el año de precipitaciones medias (3-9%, 2009).

La contribución de los CHS del tallo al rendimiento sólo fue determinada en el ensayo de colza de dinámica de CHS (sección 4.3.4), debido a que, por la cantidad de muestreos realizados, se puede observar claramente un pico de reservas. En el ensayo de estreses abióticos esta determinación no se realizó debido a la limitación de puntos de muestreos (previo y posterior a los tratamientos y a MF), por lo que consecuentemente el pico de CHS que se observa en la Figura 4.3 podría no ser el indicado.

En cuanto a la evolución del peso de grano, se debe considerar que los granos muestreados provienen de silicuas ubicadas en la sección central del racimo principal (silicuas número 10 a 14). Por lo tanto, esto no representaría en su totalidad la evolución del peso de granos promedio de toda la planta. Por otro lado, también se debe tener en cuenta que para el cálculo del P1000 se consideraron los granos de todas las silicuas tanto del racimo principal como las de las ramificaciones. Esto explica por qué en ocasiones difiere

del valor del PG unitario, el cual como fue mencionado arriba, sólo considera la sección central del racimo principal (peso de granos mayor que aquellos que provengan de las ramificaciones). Esta diferencia se observó en los genotipos Diamond, Macacha y Nuola, dónde en los dos primeros el PG unitario supera al determinado por P1000, mientras que lo opuesto sucede en Nuola dónde no hubo una prevalencia en peso de grano según el tipo de vástago. Para definir diferencias en la sensibilidad a los estreses sería apropiado seguir la dinámica de PG unitario en distintas jerarquías (racimo principal y ramas de distinto orden) de manera similar a lo realizado por Menéndez *et al.* (2019) y Verdejo y Calderini (2020).

5.5. Conclusión

En trigo, sólo en Valdivia se observó una relación significativa positiva entre el rendimiento y la F:D post-floración. En Buenos Aires, aunque no se encontró una relación clara, se exploró un mayor rango de F:D post-floración. La manipulación de F:D en trigo afectó el peso de mil granos (P1000), pero no la concentración de carbohidratos solubles (CHS) a madurez. En colza, no hubo relaciones significativas entre el rendimiento y la F:D en ninguno de los experimentos. La dinámica de CHS en colza dependió del genotipo, donde Macacha mostró mayores contenidos de CHS y una mayor contribución al rendimiento comparado con Diamond y Nuola. No hubo diferencias significativas en el rendimiento entre los genotipos, aunque Macacha mostró un menor número de granos y mayor peso unitario de granos. En general, las respuestas al manejo de F:D y la dinámica de CHS variaron según el genotipo, el ambiente y el tipo de estrés, lo que sugiere la necesidad de considerar estrategias de manejo específicas para optimizar el rendimiento y la calidad del grano. El análisis de la dinámica de carbohidratos en colza es un tema a profundizar para entender mejor el rol de la variabilidad ambiental en su regulación.

CAPÍTULO 6

Discusión general

6.1. Introducción

El cambio climático está incrementando la frecuencia e intensidad de los estreses abióticos, lo que amenaza significativamente el rendimiento de los cultivos y, en consecuencia, el suministro global de alimentos (Bashir *et al.*, 2019; Kopecká *et al.*, 2023). Entre los estreses puntuales de breve duración más estudiados se encuentran las temperaturas extremas, la sequía y el anegamiento, siendo estos dos últimos de duración variable, según el tipo de suelo, su capacidad de retención, el consumo del cultivo y la demanda atmosférica. (Suzuki *et al.*, 2014). Sin embargo, en condiciones de campo, los cultivos suelen enfrentarse a una combinación de estos estreses, lo que incrementa la complejidad del sistema. Esto se debe a que los factores de estrés no actúan de manera aislada, sino que sus interacciones pueden generar efectos aditivos (i.e. efecto combinado igual a la suma de los efectos individuales), sinérgicos (i.e. el efecto combinado supera a la suma de los efectos individuales), antagónicos (i.e. efecto combinado menor a la suma de los efectos individuales) o neutros (i.e. sin respuesta) sobre el crecimiento y la productividad de los cultivos. La variabilidad entre especies, que se cultivan en una misma región y estación, añade un componente adicional de dificultad para identificar y cuantificar tanto el impacto combinado como el individual de cada factor de estrés. En condiciones de campo en cultivos de grano, frecuentemente coexisten estreses como la salinidad y la sequía (Paul *et al.*, 2019; Ma *et al.*, 2020), la salinidad y el anegamiento (Mahmood *et al.*, 2021; Hussain *et al.*, 2022), o la alta temperatura y la sequía (Nasser *et al.*, 2020; Coughlan de Perez *et al.*, 2023), lo que puede tener un impacto severo en el rendimiento de los cultivos, especialmente cuando ocurren en etapas sensibles de pre y post-floración (Steg, 2018; Masson-Delmotte *et al.*, 2021; Zandalinas *et al.*, 2021; von der Gathen *et al.*, 2021; van Houtan *et al.*, 2021; Rivero *et al.*, 2022). Dado que la radiación

solar incidente es un recurso clave para la producción de fotoasimilados, su disminución, ya sea por fluctuaciones en la actividad solar o por cambios atmosféricos como la nubosidad o la contaminación, impacta directamente en el crecimiento de los cultivos. En este sentido, diversos estudios (Stanhill y Cohen, 2001; Yang *et al.*, 2013) han documentado reducciones en la radiación solar incidente en distintas regiones del mundo, atribuidas tanto al fenómeno de atenuación solar (“solar dimming”) como al aumento de la nubosidad, lo que reduce la radiación interceptada por los cultivos y, en consecuencia, la producción de biomasa. La cuantificación del estrés lumínico en regiones cultivadas ha sido menos estudiada, en comparación con otros estreses abióticos, a pesar de que frecuentemente se utilizan niveles de sombreado en estudios de ecofisiología de cultivos.

Investigaciones recientes han confirmado que eventos de estrés térmico y lumínicos pueden ocurrir simultáneamente en el Cono Sur de Sudamérica, evidenciando un aumento de la temperatura diurna y una disminución de la radiación solar incidente durante los últimos 30 a 50 años (Rivelli *et al.*, 2021). La región entre los 23° y 40° de latitud sur abarca 300 millones de ha, donde se cultivan ampliamente el trigo y la colza (~8,5 millones de ha). En esta área, las temperaturas máximas diarias del aire superiores a 30°C y los eventos de nubosidad, que reducen la radiación solar incidente, mostraron una probabilidad creciente de ocurrencia de noviembre a diciembre (Rivelli *et al.*, 2021). Ambos eventos simultáneos tendrían un impacto negativo durante el período de post-floración de estos cultivos, una etapa de crecimiento clave para la determinación del rendimiento de grano (trigo: Fischer, 1985; Savin y Slafer, 1991; Calderini *et al.*, 2001; colza: Kirkegaard *et al.*, 2018).

Esta tesis abordó la ocurrencia combinada de eventos de altas temperaturas y reducción de la radiación incidente durante el llenado de granos de trigo y colza en la

Región del Cono Sur de Sudamérica. El impacto de este escenario climático combinado sobre el rendimiento y la calidad de los granos era hasta el momento desconocido. Por ello, el objetivo principal de esta tesis fue analizar las limitantes impuestas por los estreses abióticos combinados de alta temperatura y baja radiación incidente durante el período post-floración en cultivos de trigo y colza, y evaluar su efecto en el rendimiento y la calidad de los granos. Además, se propuso identificar mecanismos de mitigación del estrés y la capacidad de recuperación post-estrés, que pueden expresarse en ambientes productivos de dos localidades contrastantes como Buenos Aires y Valdivia.

En los ensayos se utilizó un único genotipo de trigo y colza trabajando dentro de cada especie con un material representativo en fenología y en potencial de rendimiento respecto a otros genotipos comerciales disponibles. A su vez, se priorizó utilizar un genotipo cuyo ciclo se ajuste a la estación de crecimiento de Buenos Aires y Valdivia. Un punto de interés a futuro es analizar el rol de la variabilidad genotípica en respuesta al conjunto de tratamientos o, considerando los antecedentes provistos por la presente tesis, en respuesta a un estrés en particular (S, HT, S+HT) dado el desafío que impone incrementar el número de unidades experimentales tanto en costos como en complejidad logística.

En este capítulo, se retomarán los principales hallazgos de la tesis para construir un esquema general, discutiendo cómo estos resultados contribuyen al avance del conocimiento y sus posibles aplicaciones. Finalmente, se plantean nuevos interrogantes surgidos a partir de esta investigación y se sugieren futuras líneas de estudio.

6.2. Contraste de hipótesis

En una primera instancia de la tesis, se evaluó la probabilidad de ocurrencia de fenómenos climáticos caracterizados por eventos combinados de alta temperatura diurna y

nubosidad en la región del Cono Sur de Sudamérica (Argentina, Brasil, Uruguay y Chile). Este análisis formó parte del primer objetivo específico, el cual consistió en analizar la frecuencia de ocurrencia de estrés térmico y/o lumínico en regiones productivas de trigo y colza del Cono Sur, a partir de indicadores de temperatura máxima diaria mayor a 30°C ($T > 30^{\circ}\text{C}$), temperatura máxima diaria 5°C mayor que el promedio histórico ($T + 5^{\circ}\text{C}$) y de radiación incidente diaria 50% menor que el promedio histórico (R50%). La hipótesis 1 asociada a este objetivo, enunciaba que *en las áreas productivas de trigo y colza del Cono Sur de Sudamérica la probabilidad de ocurrencia de estreses térmicos y lumínicos combinados incrementa durante el período de post-floración (i.e. mayor a un 50%), asociada a la elevada frecuencia de golpes de calor en latitudes bajas y elevada nubosidad en latitudes altas*. Los resultados del Capítulo 2 llevaron a rechazar parcialmente esta hipótesis, ya que esto dependió del tipo de indicador de evento de alta temperatura al que se haga referencia. El indicador $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50%, aunque se incrementó conforme avanza la primavera (y, por ende, el período post-floración), superando incluso el 50% de probabilidad en algunas localidades, no siguió un patrón geográfico latitudinal consistente en cuanto al incremento de riesgo, sino que fue variable. Contrariamente a lo esperado, el otro indicador térmico mostró un comportamiento distinto. La probabilidad de $T + 5^{\circ}\text{C}$ más R50% tendió a decrecer en la mayoría de las localidades conforme avanzaba la primavera (Fig. 2.2 panel central, Capítulo 2). Por otro lado, si bien los eventos de temperaturas por encima de 30°C aumentaron de septiembre a diciembre en las latitudes bajas, esto no ocurrió con $T + 5^{\circ}\text{C}$, que se mantuvo relativamente estable en ese período (Fig. 2.2 panel izquierdo, Capítulo 2). En cuanto a los eventos de nubosidad, la mayor probabilidad se alcanzó en localidades ubicadas a menores latitudes (área norte) (Fig. 2.2 panel derecho, Capítulo 2).

Al confirmar la ocurrencia de ambos eventos combinados en la mayoría de las localidades analizadas en el Cono Sur, surgió la necesidad de investigar mediante experimentos a campo los efectos que provocaría sobre la productividad y calidad de los granos de cultivos templados como trigo y colza. El tratamiento aplicado en los experimentos se centró en el indicador $T > 30^{\circ}\text{C}$ más R50% ya que tiene mayor probabilidad de ocurrencia en la localidades estudiadas del Cono Sur y tiene lugar durante el período de llenado de granos de trigo y colza. Las consecuencias de este estrés combinado podrían variar según el tipo de ambiente elegido dentro del Cono Sur, con foco en Valdivia (alto potencial) y Buenos Aires (medio-bajo potencial). Para responder a estas incógnitas, se estableció en el Capítulo 3 el objetivo específico 2, el cual consistió en evaluar los efectos del estrés térmico y lumínico, tanto individualmente como combinados, durante el período post-floración sobre el número y tamaño de los granos de trigo y colza, como condicionantes de su rendimiento y calidad comercial. Asociado a este objetivo, se formularon las hipótesis 2 y 3. La hipótesis 2 establece que *el rendimiento de trigo y colza en condiciones de alta productividad (i.e. Valdivia) es menos afectado por los estreses térmico y lumínico que en condiciones de menor productividad (i.e. Buenos Aires), dada la mayor resiliencia de ambas especies en ambientes fríos*). Esta hipótesis fue aceptada, ya que los rendimientos de trigo y colza en Valdivia resultaron ser más estables frente al estrés térmico y lumínico, en contraste con Buenos Aires donde fueron más sensibles. Esto, como se discutió en el Capítulo 3, puede deberse a las ventajas que otorgó el ambiente valdiviano a estos cultivos templados para enfrentar estos tipos de estrés abióticos. Por lo tanto, a favor de Valdivia encontramos una mayor relación fuente/destino post-floración en trigo, una alta compensación peso/número de granos en colza, una mayor magnitud de carbohidratos de reserva en tallo post-estrés en ambos cultivos y una temperatura de fondo post-floración

más templada respecto de Buenos Aires. Estos hallazgos también apoyan la idea de una creciente relevancia agrícola en zonas de mayor latitud (como Valdivia) frente al cambio climático, como muestran trabajos de corrimiento de la frontera agrícola en el hemisferio Norte (King *et al.*, 2018) y relocalización de áreas cultivadas como estrategia para reducir impactos ambientales en escenarios climáticos del presente siglo (Sloat *et al.*, 2020; Beyer *et al.*, 2022).

La hipótesis 3, también asociada al objetivo específico 2, postula que *la combinación de estrés térmico y lumínico incrementa la concentración de proteína en grano en ambas especies, y disminuye la concentración de aceite en colza como consecuencia de reducciones en el rendimiento*. Los resultados de este capítulo llevaron a rechazar parcialmente esta hipótesis. Si bien hubo tendencia a aumentar la proteína de trigo y colza en detrimento del rendimiento por el estrés combinado en ambas localidades, este incremento fue de escasa magnitud (trigo: 1% en Buenos Aires y 0,3% en Valdivia, y colza: 3,2% en Buenos Aires y 1,7% en Valdivia) y solo fue significativo en colza en Buenos Aires. En cuanto al aceite en colza, este fue bastante estable en ambas localidades y no hubo diferencias significativas a causa de los tratamientos. Así, el estrés combinado aumentó ligeramente los niveles de proteína (a través de un efecto de concentración del N en el grano discutido en el Capítulo 3) y no modificó la concentración de aceite del grano, pero su efecto detrimental sobre el rendimiento generó una reducción del rendimiento en proteína y del rendimiento en aceite.

Posteriormente, surgieron otras preguntas que formaron parte de los objetivos específicos 3 y 4 (Capítulo 4), relacionadas con el sostenimiento del llenado de granos y las variaciones en la relación fuente/destino producto del impacto de los estreses. A partir de estos interrogantes estuvieron asociadas las hipótesis 4 y 5. La hipótesis 4 (*el peso de grano*

final disminuye ante la combinación de estreses, a través de una menor duración del llenado de granos, por prevalecer el efecto de las altas temperatura) se rechaza parcialmente, ya que, por el lado de trigo, el PG final sólo fue alterado por el tratamiento combinado (S+HT) en el experimento de Buenos Aires. Esta disminución en el PG no se debió a un acortamiento en la duración del llenado de granos sino a una menor de tasa de llenado. Por otro lado, en colza el PG final no se vio afectado por el tratamiento S+HT ni en Valdivia ni en Buenos Aires. En cuanto a la hipótesis 5 (*los estreses abióticos combinados aceleran la removilización de carbohidratos solubles del tallo a los granos durante el período de llenado de granos en trigo y colza*) se rechaza parcialmente, ya que no hubo diferencias en el contenido o concentración de CHS en el cultivo de colza en Buenos Aires. Por otro lado, el contenido de CHS post-estrés del tratamiento S+HT fue significativamente menor en trigo en ambos ensayos, mientras que esto ocurrió en colza en Valdivia. El menor contenido de CHS post-estrés respecto al control pudo ser causa de una menor acumulación total de CHS o de una removilización anticipada de reservas. Para determinarlo, se requieren nuevos experimentos que estudien la dinámica de CHS con mayor intensidad de muestreos a lo largo de todo el periodo post-floración.

En síntesis, los efectos del estrés combinado sobre el rendimiento y la calidad de los granos, en comparación con los efectos de cada estrés individual, dependieron de la especie y la localidad. En cuanto al rendimiento, se observó un efecto sinérgico en colza en el experimento de Buenos Aires, donde el efecto del tratamiento combinado superó la suma de los efectos individuales. En términos de calidad de granos, este mismo efecto sinérgico se observó en ambos cultivos en el experimento de Buenos Aires para la variable concentración de proteína en grano. Estos resultados permitieron rechazar parcialmente la hipótesis general de la tesis que enuncia: “La ocurrencia de un evento de estrés combinado

térmico y lumínico durante la etapa temprana de post-floración en trigo y colza reduce el rendimiento y la calidad de granos en mayor medida que la suma de cada estrés individual”. Un aspecto a tener en cuenta en los resultados es el diferente nivel de sombreo impuesto en ambas localidades (50% en Valdivia y 70% en Buenos Aires) asemejando los distintos patrones de nubosidad encontrados en ambas localidades durante la post-floración de trigo y colza (Rivelli *et al.*, 2021).

El análisis de experimentos previos realizados en 2012 y 2013 en Buenos Aires (Rivelli *et al.*, 2023), evaluaron estreses combinados de sombreo y/o alta temperatura con distinta duración (9 y 37 días) y momentos de aplicación (inicial y tardío en post-floración) en colza, y mostraron una drástica reducción del rendimiento por el sombreo (caídas del 40 al 90% respecto del control). Por otro lado, la combinación de sombreo y alta temperatura en estreses de larga duración exhibió efectos sinérgicos sobre el rendimiento y la concentración de aceite, mientras que los efectos antagónicos se observaron principalmente en los estreses de corta duración, siendo el calor el estrés dominante. El efecto sinérgico obtenido en el rendimiento de colza en el tratamiento de larga duración coincidió con los hallazgos de esta tesis en el experimento de Buenos Aires, discrepando del ensayo de Valdivia, cuyo efecto fue aditivo (Fig. 5.1). En cuanto a calidad de grano en colza, los resultados de esta tesis difirieron del trabajo citado, ya que el efecto del estrés combinado sobre la concentración de aceite en granos resultó ser nulo tanto en Valdivia como en Buenos Aires. Las causas de la mayor estabilidad del aceite en el grano podrían deberse al genotipo utilizado en esta tesis, comparado con el genotipo utilizado en el trabajo citado, y al nivel de temperatura alcanzado, que fue muy alta en el estrés de corta duración en el trabajo citado, comparado con los niveles de estrés térmico aplicados en esta tesis.

6.3. Avances logrados

A partir de los resultados descritos en los diferentes capítulos de esta tesis, se elaboró un esquema conceptual (Fig. 5.1) que integra y sintetiza los efectos del estrés combinado (sinérgico, antagónico, aditivo o nulo) causado por altas temperaturas y baja radiación incidente sobre las principales variables que determinan el rendimiento y calidad del cultivo en trigo y colza.

Los efectos del tratamiento combinado difirieron según la variable evaluada en cada cultivo y localidad (Fig. 5.1). En el caso del rendimiento en grano, se observaron efectos antagónicos (barra celeste) en ambos ambientes para trigo, mientras que en colza el efecto fue antagónico en Valdivia y sinérgico (barra rosada) en Buenos Aires. Al analizar las variables particulares que conforman el rendimiento y la calidad, se observaron algunas respuestas consistentes entre ambos ambientes.

En trigo se observaron efectos sinérgicos (i.e. efecto combinado supera a la suma de los efectos individuales) en variables como el índice de cosecha (IC) y el área de grano, mientras que se identificaron efectos antagónicos (i.e. efecto combinado menor a la suma de los efectos individuales) en la biomasa post-estrés, el crecimiento post-floración y la tasa de llenado de granos, tanto en el ambiente valdiviano como en el pampeano. En colza, se manifestaron efectos antagónicos en variables como el crecimiento post-floración, la biomasa a madurez, el número de granos, la eficiencia de fructificación, y tanto la tasa como la duración del llenado de granos, también de forma consistente en ambos ambientes.

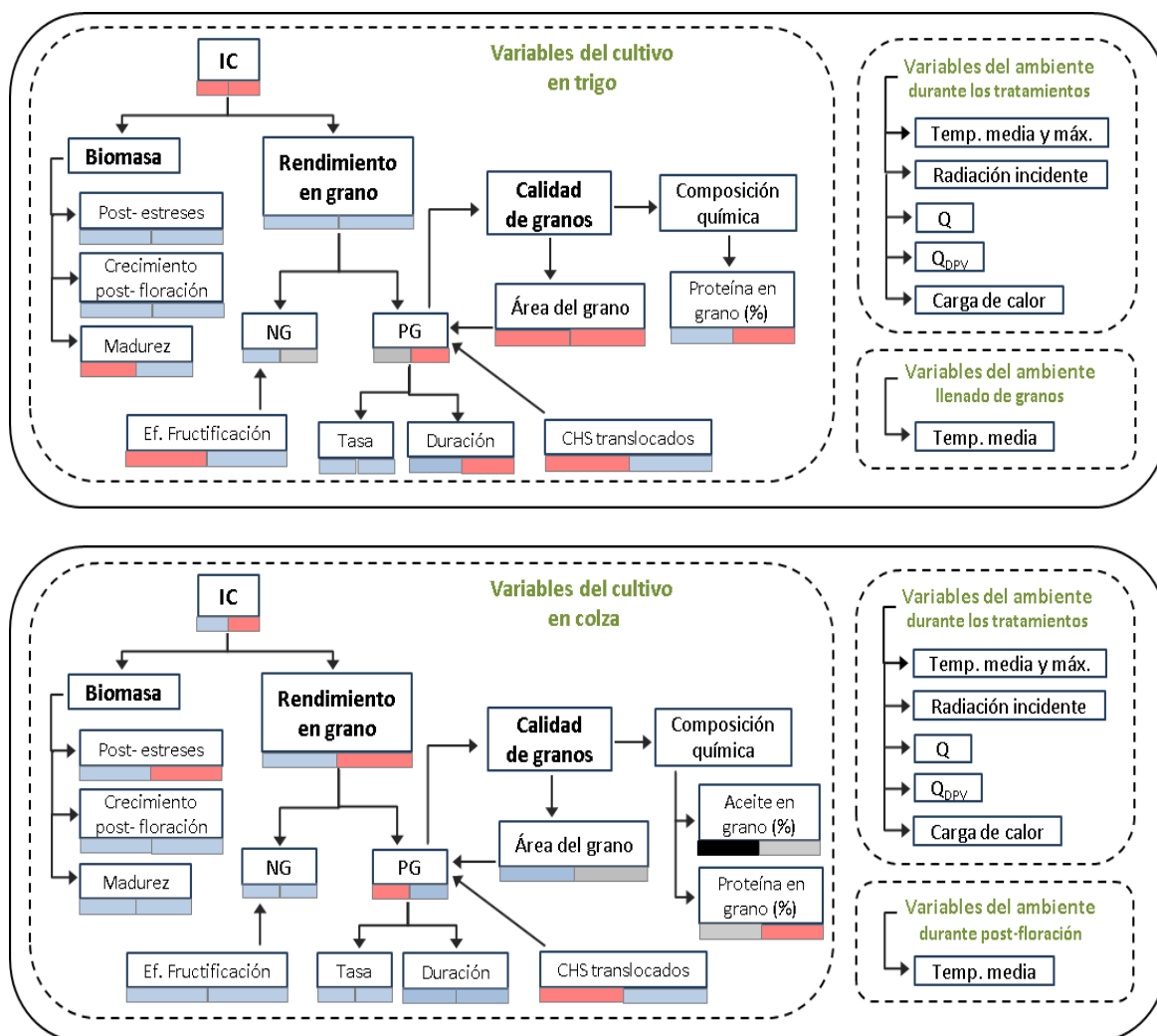


Fig. 6.1. Esquema conceptual donde se señalan las relaciones entre las variables de cultivo (componentes fisiológicos y numéricos del rendimiento y la calidad de granos), y las variables del ambiente durante la imposición de los tratamientos de alta temperatura y baja radiación en el período de post-floración en trigo (esquema superior) y colza (esquema inferior). Los colores de las barras debajo de las variables de cultivo indican los tipos de efectos causados por los estreses: sinérgico (rosado), antagónico (celeste), aditivo (gris) o neutro (negro), para los experimentos de Valdivia (barra izquierda) y Buenos Aires (barra derecha).

Por otro lado, se observaron diferencias en las respuestas entre Valdivia y Buenos Aires para algunas variables respuesta. En trigo, estas diferencias incluyeron biomasa a madurez, proteína en grano, duración del llenado, CHS translocados y eficiencia de fructificación. En colza, las discrepancias entre ambientes se evidenciaron en el IC, la biomasa post-estrés, el rendimiento, el PG y los CHS translocados a granos (Fig. 5.1).

6.4. Posibles estrategias de adaptación frente a eventos combinados de alta temperatura y reducción de la radiación en el Cono Sur de Sudamérica

Existen múltiples estrategias de adaptación frente al cambio climático, que incluyen la relocalización de cultivos, la aplicación de riego, el mejoramiento genético enfocado en la resistencia a múltiples tipos de estrés, entre otros (Lobell *et al.*, 2011; Howden *et al.*, 2007). Muchas de estas estrategias tienen altos costos y requieren importantes consensos para ser implementadas en el mediano plazo. En el corto plazo, considerando una región cultivada en condiciones de secano, las principales prácticas de manejo sobre las cuales pueden decidir los agricultores son la elección del genotipo, la fecha de siembra, la densidad de siembra, el espaciamiento entre hileras, las cuales determinan la estructura del cultivo.

Entre los atributos considerados al elegir el genotipo se encuentran generalmente el potencial de rendimiento y la calidad del grano, la duración del ciclo, la resistencia o tolerancia a adversidades bióticas, el comportamiento a temperaturas extremas y la resistencia a la sequía. Es crucial seleccionar un cultivar con la duración de ciclo adecuada para escapar del estrés en el momento más crítico para la determinación del rendimiento.

El desarrollo de cultivares de trigo termo-tolerantes utilizando métodos transgénicos y de mejoramiento molecular o convencional muestra un gran potencial. La identificación, desarrollo y promoción de cultivares de trigo tolerantes al calor, junto con estrategias de manejo adecuadas, son esenciales para minimizar los impactos negativos del estrés térmico (Langridge y Reynolds, 2021; Yavad *et al.*, 2022). Estos enfoques incluyen el uso de marcadores moleculares para seleccionar características específicas que confieren resistencia al calor, mejorando así la eficiencia y velocidad del proceso de mejoramiento. La integración de tecnologías avanzadas en los programas de mejoramiento puede

proporcionar soluciones más rápidas y adaptables para enfrentar los desafíos del cambio climático.

La senescencia tardía o permanencia verde (*stay green*) también se considera un rasgo crítico para la mejora genética, con un papel clave en la tolerancia de las plantas al estrés abiótico (Farooq *et al.*, 2011). En general, los rasgos de *stay green* son prometedores para identificar y desarrollar cultivares de trigo termo-tolerantes, teniendo así el potencial de sostener la productividad del trigo bajo la amenaza de heat shock (Bita y Gerats, 2013).

Dada la contribución de los CHS de reserva en tallo al rendimiento final ante situaciones de estrés, esta variable puede ser utilizada como rasgo de mejora para aumentar o mantener los rendimientos frente a un estrés combinado de estas características. En los últimos años, el desarrollo genético ha incorporado la selección de cultivos con mayor acumulación de CHS en el tallo como una estrategia clave para mejorar la adaptación a entornos adversos. Debido a la variabilidad genética que existe en la acumulación de CHS en el tallo en anthesis, el mejoramiento genético se presenta como una opción viable para incrementar la cantidad de CHS, dada su alta heredabilidad (Ruuska *et al.*, 2006; Dreccer *et al.*, 2009, 2014). Sin embargo, esta acumulación está influenciada por una regulación genética compleja y multifactorial (Rebetzke *et al.*, 2008). La mayor disponibilidad de CHS en el tallo resultará un atributo cada vez más útil en la medida que el número de granos por unidad de superficie continúe motorizando la ganancia genética y el peso potencial del grano aumente en los cultivos, superando el compromiso entre número y peso de granos. Aumentos del tamaño potencial del grano están asociados, entre otras causas, al crecimiento en etapas iniciales, el cual resulta favorecido por la acción de expansinas, tanto en trigo como en colza (Calderini *et al.*, 2021; Krishnamurthy *et al.*, 2014).

Las fechas de siembra exponen a los cultivos a distintas condiciones fototermales, lo cual afecta la duración del ciclo y la capacidad de capturar radiación solar, determinando así la producción de biomasa y el rendimiento (Fischer, 1985). Para evitar el estrés combinado durante el momento del llenado de granos en trigo o colza, se podría optar por adelantar la fecha de siembra. Sin embargo, esta estrategia conlleva un mayor riesgo de heladas durante la floración y el llenado de granos, lo que podría causar fuertes caídas en el rendimiento. Esta caída del rendimiento podría ser mayor en trigo que en colza, considerando que ésta tiene una floración más extendida y mayor capacidad de compensación del número de granos a través de la ramificación floral y el peso de grano (Labra *et al.*, 2017; Zhang y Flottmann, 2018; Kirkegaard *et al.*, 2018). Esta consideración es importante a la hora de elegir la fecha de siembra. Esta decisión depende de la localidad que se considere, ya que las fechas de última helada y la magnitud de su desvío varían, ocurriendo más temprano hacia latitudes altas y más tarde hacia latitudes bajas. Es importante destacar que, si bien a nivel general de la Región Pampeana, el período libre de heladas ha tendido a alargarse en las últimas décadas (Fernández-Long *et al.*, 2013; García *et al.*, 2018), existe una gran variabilidad a nivel regional y en algunas regiones, como en el Sudoeste de la Región Pampeana, no se observaron cambios en la duración del período libre de heladas (Fernández-Long *et al.*, 2013; García *et al.*, 2018). Por lo tanto, un adelanto de la fecha media de última helada como consecuencia del nuevo escenario térmico (mayor período libre de heladas), permitiría adelantar la fecha de siembra con el objetivo de ubicar el período crítico en mejores condiciones fototermales. Por otro lado, retrasos en la siembra llevaría a reducciones en el rendimiento debido a una menor calidad del ambiente fototermal durante el período crítico (Stapper y Fischer, 1990), y a una mayor probabilidad de ocurrencia de eventos combinados de alta temperatura y nubosidad.

La densidad de siembra es una práctica de manejo orientada a maximizar la utilización de los recursos por parte del cultivo y a reducir los efectos adversos de factores abióticos y bióticos, buscando aumentar el rendimiento y la calidad de los granos. Tanto el trigo como la colza son cultivos con gran plasticidad, capaces de compensar bajas densidades mediante estructuras reproductivas potenciales, como espigas de macollos en trigo o silicuas provenientes de ramificaciones en colza. Bajas densidades de siembra en colza permiten un mayor crecimiento de estructuras vegetativas (Habekotte, 1993), y estimulan la aparición de ramas de segundo y tercer orden (Menéndez *et al.*, 2017), lo que mejora la capacidad de las plantas de enfrentar eventos restrictivos como un estrés combinado. Esto generaría un incremento en el área verde de silicuas, mejorando la tasa de crecimiento (i.e. mayor fuente), y contrarrestando la posible caída del peso de granos durante el período de post-floración.

Algunos estudios han analizado cómo la disponibilidad de nitrógeno en trigo modifica el efecto del estrés térmico (Altenbach *et al.*, 2003; Zahedi *et al.*, 2004, Dupont *et al.*, 2006). Altenbach *et al.* (2003) hallaron que la concentración de proteína en el grano aumenta con el suministro de nitrógeno, siendo mayor (37%) con baja disponibilidad de nitrógeno que con alta (11%). Posteriormente, Zahedi *et al.* (2004) y Dupont *et al.*, (2006) concluyeron que la disponibilidad de nitrógeno puede modificar el efecto de las altas temperaturas sobre la deposición de proteínas en el grano de trigo. Resultados similares se observaron en cebada, donde la respuesta del peso y la calidad de los granos a temperaturas moderadamente altas varía según la disponibilidad de nitrógeno y la relación F:D (Passarella *et al.*, 2008). Estudios recientes en ambientes pampeanos se han enfocado en los cambios en la relación F:D y la fertilización en trigo, encontrando variabilidad entre genotipos en la estabilidad del peso del grano y una amplificación de las respuestas ante

cambios en la relación F:D en los cultivos fertilizados (Arata *et al.*, 2023). En consecuencia, estos estudios han concluido que la respuesta del peso de los granos a altas temperaturas está influenciada por la disponibilidad de nitrógeno y la relación F:D durante el período de llenado de granos. Sin embargo, ante estrés por temperaturas nocturnas elevadas, la fertilización nitrogenada no redujo los efectos negativos sobre el peso de los granos (Giménez *et al.*, 2021). En colza son escasos los estudios de fertilización como herramienta para reducir el impacto del estrés térmico, siendo un área de vacancia de conocimiento. En colza, son escasos los estudios que evalúan la fertilización como estrategia para mitigar el estrés térmico, en parte porque el exceso de nitrógeno penaliza la concentración de aceite (Triboi y Triboi-Blondel, 2003) y aumenta el riesgo de vuelco bajo estrés térmico (Wu *et al.*, 2020; 2021).

6.5. Consideraciones para investigaciones futuras

Las limitaciones climáticas impuestas por factores como altas temperaturas diurnas y reducción de la radiación solar incidente (e.g. nubosidad) son probables de ocurrir en el Cono Sur de Sudamérica, lo que afecta significativamente el rendimiento de los cultivos de grano, especialmente aquellos invierno-primaverales, como el trigo y la colza. Existe una necesidad urgente de desarrollar variedades de cultivos de grano que muestren una mayor resistencia y/o resiliencia a estos estreses combinados. Para lograr esto, es crucial comprender cómo responden las plantas al doble desafío del incremento térmico y restricción de la radiación. Un aspecto crucial que aún requiere mayor comprensión es la identificación de las causas y los mecanismos que explican la resiliencia en el peso de los granos observada en los experimentos, especialmente en colza en Valdivia, como una compensación frente a la disminución en el número de granos. Profundizar en estos

procesos podría aportar información valiosa sobre la capacidad de los cultivos para mantener el rendimiento en condiciones adversas. Cabe mencionar que este estudio utilizó un solo cultivar de trigo y de colza; por lo tanto, investigaciones futuras deberían considerar la variabilidad genética para identificar genotipos con mecanismos específicos de resiliencia.

La identificación de genes implicados en ambos procesos es fundamental (Zandalinas y Mittler, 2022; Zhang Zhu *et al.*, 2022). En los últimos años, la mejora genética del trigo ha centrado su enfoque en potenciar la acumulación de carbohidratos solubles en el tallo, especialmente durante la fase de antesis, como una estrategia clave para mejorar la adaptación a condiciones ambientales desfavorables (Ehdaie *et al.*, 2006 b; Rebetzke *et al.*, 2008). A pesar de la evidente variabilidad genética en la acumulación de estos carbohidratos, considerada un rasgo altamente heredable (Ruuska *et al.*, 2006), su compleja regulación poligénica ha planteado desafíos significativos (Rebetzke *et al.*, 2008). Algunos estudios (Foulkes *et al.*, 2007; Sadras y Lawson, 2011) han mostrado que las variedades modernas de trigo presentan una mayor capacidad de almacenar carbohidratos solubles que las antiguas. La caracterización detallada del germoplasma en respuesta a distintos tipos de estrés surge como un elemento clave para identificar cultivares con una alta capacidad de almacenar y movilizar estos carbohidratos durante situaciones de estrés biótico y abiótico post-antesis.

Por otra parte, la regulación epigenética de la acumulación y movilización de carbohidratos solubles (CHS) es un área de investigación emergente, especialmente bajo condiciones de estrés abiótico. Se ha propuesto que modificaciones como la metilación del ADN y las modificaciones de histonas desempeñan un papel clave en la capacidad de las plantas para responder más eficientemente a estos estreses (Sahu *et al.*, 2013; Kornberg &

Lorch, 1999; Zhang *et al.*, 2020). Estas modificaciones epigenéticas podrían mejorar la resiliencia de las plantas, al influir en la expresión génica y facilitar respuestas adaptativas más efectivas (Bhadouriya *et al.*, 2021; Waititu, 2020). Aunque aún poco explorado, este campo podría abrir nuevas oportunidades para desarrollar cultivos más robustos mediante la manipulación del epigenoma (Bouzroud *et al.*, 2020).

La integración de estos enfoques genéticos, fisiológicos y epigenéticos en la investigación agrícola es esencial para lograr avances significativos en la mejora de cultivos de grano como trigo y colza frente a condiciones climáticas cada vez más desafiantes. Esto no solo permitirá el desarrollo de variedades más resilientes, sino también la adopción de estrategias agronómicas más eficientes, que contribuyan a la sostenibilidad y seguridad alimentaria en el Cono Sur y otras regiones afectadas por el cambio climático.

REFERENCIAS

- Abakumova GM, Feigelson EM, Bussak V, Stadnik VV (1996)** Evaluation of long-term changes in radiation, cloudiness and surface temperature on the territory of the former Soviet Union. *J. Climate* 9: 1319-1327. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1996\)009<1319:EOLTCI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1996)009<1319:EOLTCI>2.0.CO;2).
- Abbate PE, Andrade FH, Culot JP, Bindraban PS (1997)** Grain yield in wheat: Effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Res.*, 54, 245-257.
- Abbate PE, Andrade FH, Lázaro L, Bariffi JH, Berardocco HG, Inza VH, Maturano F (1998)** Grain yield increase in recent argentine wheat cultivars. *Crop Sci.*, 38, 1203-1209.
- Abdulraheem MI, Xiong Y, Moshood AY, Cadenas-Pliego G, Zhang H, Hu J (2024)** Mechanisms of plant epigenetic regulation in response to plant stress: Recent discoveries and implications. *Plants* 13, 163. <https://doi.org/10.3390/plants13020163>.
- Abeledo LG, Savin R, Slafer GA (2008)** Wheat productivity in the Mediterranean Ebro Valley: analyzing the gap between attainable and potential yield with a simulation model. *Eur. J. Agron.* 28, 541-550.2. ISSN: 1161-0301.
- Acreche MM, Slafer GA (2006)** Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. 98, 52-59. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.12.005>.
- Acreche MM, Slafer GA (2009)** Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005. *Field Crops Res.* 110, 98-105. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.07.006>
- Acreche MM, Briceño-Félix G, Sánchez JAM, Slafer GA (2009)** Radiation interception and use efficiency as affected by breeding in Mediterranean wheat. *Field Crops Res.* 110, 91-97. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.07.005>.
- Aguirrezábal L, Martre P, Pereyra-Irujo G, Echarte MM, Izquierdo N (2015)** Improving grain quality: ecophysiological and modeling tools to develop management and breeding strategies. In: Sadras, V.O., Calderini, D.F. (Eds.), *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy*, (2nd Edition). Academic Press, Elsevier, San Diego, pp. 423-465.
- Aksouh NM, Jacobs BC, Stoddard FL, Mailer RJ (2001)** Response of canola to different heat stress. *Aust. J. Agric. Res.* 52, 817-824. <https://doi.org/10.1071/AR00120>.
- Aksouh NM, Campbell LC, Mailer RJ (2006)** Canola response to high and moderately high temperature stresses during seed maturation. *Can. J. Plant Sci.* 86, 967-980. <https://doi.org/10.4141/P05-130>.
- Aksoy B (1997)** Variations and trends in global solar radiation for Turkey, *Theor. Appl. Climatol.* 58, 71-77. <https://doi.org/10.1007/BF00867433>.
- Alberio C, Izquierdo NG, Galella T, Zuñil S, Reid R, Zambelli A, Aguirrezábal LA (2016).** A new sunflower high oleic mutation confers stable oil grain fatty acid composition across environments. *Eur. J Agron.* 73, 25-33. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.10.003>.
- Alexander LV, Zhang X, Peterson TC, Caesar J, Gleason B, Klein Tank AM, Haylock M, Collins D, Trewin B, Rahimzadeh F, Tagipour A (2006)** Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation. *J. Geophys. Res. Atmos.* 16, 111. <https://doi.org/10.1029/2005JD006290>.
- Alonso M, Abbate P, Mirabella N, Merlos F, Panelo J, Pontaroli A (2018)** Analysis of sink/source relations in bread wheat recombinant inbred lines and commercial cultivars under a high yield potential environment. *Eur. J. Agron.* 93, 82-87. <http://dx.doi.org/10.1016/j.eja.2017.11.007>.
- Altenbach SB, DuPont FM, Kothari KM, Chan R, Johnson EL, Lieu D (2003)** Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. *J. Cereal Sci.* 37, 9-20.
- Alvarez Prado S, Giménez VD, Ciancio N, Alzueta I, Serrago RA, Miralles DJ (2023)** Grain growth and development in wheat (*Triticum aestivum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L.): Coordination between water content and source/sink ratio. *Field Crops Res.* 302, 109100. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109100>.
- Andrade JF, Satorre E (2015)** Single and double crop systems in the Argentine Pampas: environmental determinants of annual grain yield. *Field Crops Res.* 177, 137-147. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.03.008>
- Angadi SV, Cutforth HW, Miller PR, McConkey BG, Entz MH, Brandt SA, Volkmar KM (2000)** Response of three Brassica species to high temperature stress during reproductive growth. *Can. J. Plant Sci.* 80, 693-701. <https://doi.org/10.4141/P99-152>.

- Angström A (1924)** Solar terrestrial radiation. Q. J. R. Meteorol. Soc. 50, 121-126. <https://doi.org/10.1002/qj.49705021008>.
- Angus JF, Moncur MW (1977)** Water stress and phenology in wheat. Aust. J. Agric. Res. 28, 177-181. <https://doi.org/10.1071/AR9770177>.
- Arata FA, Lázaro L, Tranquilli GE, Arrigoni AC, Martínez M, Rondanini DP (2023)** How does post-flowering source/sink manipulation affect grain weight and commercial quality in Argentinean bread wheat genotypes with different baking aptitude? Field Crops Res. 301, 109030. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2023.109030>.
- Arnoud F (1989)** Colza, sélection, variétés. Cahier technique CETIOM, Paris, France. 28 pp.
- Asseng S, Foster IAN, Turner NC (2011)** The impact of temperature variability on wheat yields. Glob. Change Biol. 17, 997-1012. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02262.x>.
- Asseng S, Ewert F, Martre P, et al (2015)** Rising temperatures reduce global wheat production. Nature Clim. Change 5, 143-147. <https://doi.org/10.1038/nclimate2470>.
- Asseng S, Kassie BT, Labra MH, Amador C, Calderini DF (2017)** Simulating the impact of source-sink manipulations in wheat. Field Crops Res. 202, 47-56. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.031>.
- Atlantica Sementes.** Catálogos de canola disponibles en: <http://www.atlanticasementes.com.br/produtos/canola/canola-nuola-300/>. Último acceso Diciembre 2020.
- Barberis A (2014)** Evolución y perspectiva mundial y nacional de la producción y el comercio de trigo. Estación Experimental Agropecuaria, Manfredi, Córdoba, Argentina.
- Barros V, Castañeda E, Doyle M (2000)** Precipitation trends in Southern South America, east of the Andes: an indication of climate variability. En: Southern Hemisphere Paleo- and Neoclimates: Key Sites, Methods, Data and Models. Springer 187-208.
- Barros V, Bejarán R (2005)** Adaptación al cambio climático en argentina: ¿Dónde estamos? CIMA (CONICET). Departamento de Ciencias de la Atmósfera y los Océanos, UBA. Disponible en: <http://www.cima.fcen.uba.ar/~lcr/wp/intruccion.pdf>.
- Barros VR, Boninsegna JA, Camilloni IA, Chidiak M, Magrín GO, Rusticucci M (2015)** Climate change in Argentina: Trends, projections, impacts and adaptation. Wiley Interdisciplinary Reviews: Clim. Change 6, 151-169. <https://doi.org/10.1002/wcc.316>.
- Barry RG, Chorley RJ (2003)** Atmosphere Weather & Climate. Routledge editor (Eighth edition). London and New York. 421 p.
- Bartoszczek K, Matuszkob D, Sorokac J (2020)** Relationships between cloudiness, aerosol optical thickness, and sunshine duration in Poland. Atmos. Res. 245: 105097. <https://doi.org/10.1016/j.atmosres.2020.105097>.
- Bashir K, Matsui A, Rasheed S, Seki M (2019)** Recent Advances in the Characterization of Plant Transcriptomes in Response to Drought, Salinity, Heat, and Cold Stress. F1000 Research 8, 658. <https://doi.org/10.12688/f1000research.18424.1>.
- Baux A, Colbach N, Allirand JM, Jullien A, Ney B, Pellet D (2013)** Insights into temperature effects on the fatty acid composition of oilseed rape varieties. Europ. J. Agron. 49, 12-19.
- Ben Mariem S, Soba D, Zhou B, Loladze I, Morales F, Aranjuelo I (2021)** Climate Change, crop yields, and grain quality of C3 cereals: a meta-analysis of [CO₂], temperature, and drought effects. Plants 10, 1052. <https://doi.org/10.3390/plants10061052>.
- Berry PM, Spink JH (2006)** A physiological analysis of oilseed rape yields: past and future. J. Agric. Sci. Camb. 144, 381-392.
- Beyer RM, Hua F, Martin PA, Manica A, Rademacher T (2022)** Relocating croplands could drastically reduce the environmental impacts of global food production. Commun Earth Environ. 3, 49. <https://doi.org/10.1038/s43247-022-00360-6>.
- Bhadouriya SL, Mehrotra S, Basantani MK, Loake GJ and Mehrotra R (2021)** Role of Chromatin Architecture in Plant Stress Responses: An Update. Front. Plant Sci. 11:603380. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.603380>.
- Bingham IJ, Blake J, Foulkes MJ, Spink J (2007)** Is barley yield in the UK sink limited? I. Post-anthesis radiation interception, radiation-use efficiency and source-sink balance. Field Crops Res. 101, 198-211. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.11.005>.
- Birun A, Shekari F, Hassanpouraghdam MB, Khorshidi MB, Esfandyari E (2011)** Effects of water deficit stress on yield, yield components and phenology of canola (*Brassica napus* L.) at different growth stages. J. Food, Agric. Environ. 9, 506-509.

- Bitá CE, Gerats T (2013)** Plant Tolerance to High Temperature in a Changing Environment: Scientific Fundamentals and Production of Heat Stress-Tolerant Crops. *Front. Plant Sci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00273>.
- Borrás L, Slafer GA, Otegui ME (2004)** Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>.
- Bouchereau A, Clossais-Besnard N, Bensaoud A, Leport L, Renard M (1996)** Water stress effects on rapeseed quality. *Eur. J. Agron.* 5, 19-30. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(96\)02005-9](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(96)02005-9).
- Bray EA, Bailey-Serres J, Weretilnyk E (2000)** Responses to abiotic stress. *Biochem. Mol. Biol. Plants.* (Edited by B.B. Buchanan, W. Gruissem, and R.L. Jones). A. S P. B. pp 1158-1203.
- Bremner PM, Rawson HM (1978)** The weights of individual grains of the wheat ear in relation to their growth potential, the supply of assimilate and interaction between grains. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 61-72. <https://doi.org/10.1071/PP9780061>.
- Brocklehurst PA, Moss JP, Williams W (1978)** Effects of irradiance and water supply on grain development in wheat. *Ann. Appl. Biol.* 90, 265-276. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1978.tb02635.x>.
- Brown JKM, Beeby R, Penfield S (2019)** Yield instability of winter oilseed rape modulated by early winter temperature. *Scientific Reports* 9, 6953. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43461-7>
- Calderini DF, Dreccer MF, Slafer GA (1997)** Consequences of breeding on biomass, radiation interception and radiation-use efficiency in wheat. *Field Crops Res.* 52, 271-281. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)03465-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)03465-X).
- Calderini DF, Abeledo LG, Savin R, Slafer SA (1999)** Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *J. Agric. Sci. (Camb.)* 13, 453-459. <https://doi.org/10.1017/S0021859699006504>.
- Calderini DF, Savin R, Abeledo LG, Reynolds M, Slafer GA (2001)** The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119, 199-204. <https://doi.org/10.1023/A:1017597923568>.
- Calderini DF, Castillo FM, Arenas MA, et al. (2021)** Overcoming the trade-off between grain weight and number in wheat by the ectopic expression of expansin in developing seeds leads to increased yield potential. *New Phytol.* 230, 629-640. <https://doi.org/10.1111/nph.17048>.
- Caldiz D, Sarandón SJ (1988)** Influence of shading during different periods upon ear development, grain yield and its components in two wheat cultivars. *Agronomie* 8, 327-332. <https://doi.org/10.1051/agro:19880407>.
- Canvin D (1965)** The effect of temperature on the oil content and fatty acid composition of the oils from several oil seed crops. *Can. J. Exp. Bot.* 43: 63-69. <http://dx.doi.org/10.1139/b65-008>.
- Cárcova J., Abeledo G.L., Pereira M.L. (2004)** Análisis de la generación del rendimiento: crecimiento, partición y componentes (Capítulo 6: Crecimiento). Libro producción de granos, bases funcionales para su manejo. Editorial Facultad de Agronomía, 2004, 783p; ISBN 950-29-0713-2.
- Cartelle J, Pedró A, Savin R, Slafer GA (2006)** Grain weight responses to post-anthesis spikelet-trimming in an old and a modern wheat under Mediterranean conditions. *Eur. J. Agron.* 25, 365-371. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.07.004>
- Chowdhury SI, Wardlaw IF (1978)** The effect of temperature on kernel development in cereals. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 205-223. <https://doi.org/10.1071/AR9780205>.
- Conde C., Saldaña-Zorrilla S.O. (2007).** Cambio climático en América Latina y el Caribe: Impactos, vulnerabilidad y adaptación. *Revista Ambiente y Desarrollo* 23 (2): 23-30, Santiago de Chile.
- Coolen S., Van Pelt J.A., Van Wees S.C.M., Pieterse C.M.J. (2019).** Mining the natural genetic variation in *Arabidopsis thaliana* for adaptation to sequential abiotic and biotic stresses. *Planta.* 249: 1087-1105. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-3065-9>.
- Coughlan de Perez E, Ganapathi H, Masukwedza GIT, Griffin T, Kelder T (2023)** Potential for surprising heat and drought events in wheat-producing regions of USA and China. *npj Clim. Atmos. Sci.* 6, 56. <https://doi.org/10.1038/s41612-023-00361-y>.
- CRONOS©** Facultad de Agronomía de la UBA. CRONOS©. Último acceso Diciembre 2020. <http://cronos.agro.uba.ar/>
- Dai A (2013)** Increasing drought under global warming in observations and models. *Nat. Clim. Change.* 3, 52-58. <https://doi.org/10.1038/nclimate1811>.
- Davidson DJ, Chevalier PM (1992)** Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat. *Crop Sci.* 32, 186-190. <https://doi.org/10.2135/cropsci1992.0011183X003200010038x>.

- de San Celedonio RP, Abeledo LG, Brihet JM, Miralles DJ (2015)** Waterlogging affects leaf and tillering dynamics in wheat and barley. *J. Agron. Crop Sci.* 202, 409-4250. <https://doi.org/10.1111/jac.12151>.
- Díaz-Torres JJ, Hernández-Mena L, Murillo-Tovar MA, López-López A, Suárez-Placencia C, Aviña-Rodríguez E, Barradas-Gimate A, Ojeda-Castillo V (2017)** Assessment of the modulation effect of rainfall on solar radiation availability at the Earth's surface. *Meteorol. Appl.* 24: 180-190. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.06.0396>.
- del Pozo A, Yáñez A, Matus IA, Tapia G, Castillo D, Sanchez-Jardón L, Araus JL (2016)** physiological traits associated with wheat yield potential and performance under water-stress in a Mediterranean environment. *Front. Plant Sci.* 7:987. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00987>.
- Diepenbrock W (2000)** Yields analysis of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): a review. *Field Crops Res.* 67, 35-49. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00082-4](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00082-4).
- Diffenbaugh NS, Singh D, Mankin JS, et al. (2017)** Quantifying the influence of global warming on unprecedented extreme climate events. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, 4881-4886. <https://doi.org/10.1073/pnas.1618082114>.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW (2010)** InfoStat Profesional. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Donald AC, Gail AW, Burnside OC (1986)** Effect of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) straw mulch level on weed control. *Weed Sci.* 34: 110-114. <https://doi.org/10.1017/S0043174500026564>.
- Dong B, Yang H, Liu H, Qiao Y, Zhang M, Wang Y, Xie Z, Liu M (2018)** Effects of Shading Stress on Grain Number, Yield, and Photosynthesis during Early Reproductive Growth in Wheat. *Crop Sci.* 58, 1-16. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.06.0396>.
- Djanaguiraman M, Prasad PVV (2010)** Ethylene production under high temperature stress causes premature leaf senescence in soybean. *Funct. Plant Biol.* 37, 1071-1084. <https://doi.org/10.1071/FP10089>.
- Dörner J, Huertas J, Cuevas JG, Leiva C, Paulino L, Arumí JL (2015)** Water content dynamics in a volcanic ash soil slope in southern Chile. *J. Soil Sci. Plant Nutr.* 178, 693-702. <https://doi.org/10.1002/jpln.201500112>.
- Dreccer MF, Schapendonk AHCM, Slafer GA, Rabbinge R (2000)** Comparative response of wheat and oilseed rape to nitrogen supply: absorption and utilisation efficiency of radiation and nitrogen during the reproductive stages determining yield. *Plant Soil* 220, 189-205. <https://doi.org/10.1023/A:1004757124939>.
- Dreccer MF, van Herwaarden AF, Chapman SC (2009).** Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Res.* 112, 43-54. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.02.006>.
- Dreccer MF, Barnes LR, Meder R (2014).** Quantitative dynamics of stem water soluble carbohydrates in wheat can be monitored in the field using hyperspectral reflectance. *Field Crops Res.* 159, 70-80. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.01.001>.
- Dreccer MF, Fainges J, Whish JPM, Ogbonnaya FC (2018)** Comparison of sensitive stages of wheat, barley, canola, chickpea and field pea to temperature and water stress across Australia. *Agric. For. Meteorol.* 248, 275-294. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.10.006>.
- Dupont FM, Hurlkman WJ, Vensel WH, Tanaka C, Kothari KM, Chung OK, Altenbach SB (2006)** Protein accumulation and composition in wheat grains: effects of mineral nutrients and high temperature. *Eur. J. Agron.* 25, 96-107. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.04.003>.
- Easterling D, Horton B, Jones P, Peterson T, Karl T, Parker D, Salinger M, Razuvayev V, Plummer N, Jamason P, Holland C (1997)** Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Sci.* 277: 364-367. <https://doi.org/10.1126/science.277.5324.364>.
- Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG (2006 a)** Genotypic Variation for Stem Reserves and Mobilization in Wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Sci.* 46, 735-746. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.04-0033>.
- Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG (2006 b)** Genotypic Variation for Stem Reserves and Mobilization in Wheat: II. Postanthesis Changes in Internode Water-Soluble Carbohydrates. *Crop Sci.*, 46, 2093-2103. <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.01.0013>.
- Evans LT (1978)** The influence of irradiance before and after anthesis on grain yield and its components in microcrops of wheat grown in a constant daylength and temperature regime. *Field Crops Res.* 1, 5-19. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(78\)90003-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(78)90003-5).
- FAO (2015)** Climate change and food systems: global assessments and implications for food security and trade. Food Agriculture Organization of the United Nations (FAO). <http://www.fao.org/3/a-i4332e.pdf>.
Último acceso Octubre 2020.

- FAO (2018)** The future of food and agriculture-alternative pathways to 2050. Summary Version; FAO: Rome, Italy, 2018; 60p.
- FAO (2020)** FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/es/#data>. Último acceso Diciembre 2020.
- FAO (2022)** FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/es/#data>. Último acceso Noviembre 2022.
- FAO (2024)** FAOSTAT. <http://www.fao.org/faostat/es/#data>. Último acceso Marzo 2024.
- Farooq M, Bramley H, Palta JA, Siddique KHM (2011)** Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30, 491-507. <https://doi.org/10.1080/07352689.2011.615687>.
- Fernandez-Long ME, Müller GV, Beltran A, Scarpati O (2013)** Long-term and recent changes in temperature-based agroclimatic indices in Argentina. *Int. J. Clim.* 33, 1673-1686. <https://doi.org/10.1002/joc.3541>
- Feron S, Cordero RR, Damiani A, et al. (2019)** Observations and Projections of Heat Waves in South America. *Sci. Rep.* 9: 8173. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44614-4>.
- Ferris R, Ellis RH, Wheeler TR, Hadley P (1998)** Effect of high temperature stress at anthesis on grain yield and biomass of field-grown crops of wheat. *Ann. Bot.* 82, 631-639. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0740>.
- Fischer RA (1975)** Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Sci.* 15: 607-613.
- Fischer RA, Maurer R (1978)** Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 897-912. <http://dx.doi.org/10.1071/AR9780897>.
- Fischer RA, Stockman YM (1980)** Kernel number-per spike in wheat (*Triticum aestivum* L.). Responses to preanthesis shading. *Aust. J. Plant Physiol.* 7, 169-180. <https://doi.org/10.1071/PP9800169>.
- Fischer RA (1983)** Wheat. In: Smith WH, Banta, SJ (Eds.) Symposium on potential productivity of field crops under different environments. International Rice Research Institute 129-153.
- Fischer RA (1985)** Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105, 447-461. <https://doi.org/10.1017/S0021859600056495>.
- Fischer RA (2007)** Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *J. Agric. Sci.* 145: 99-113. <https://doi.org/10.1017/S0021859607006843>.
- Fischer RA, Byerlee D, Edmeades GO (2014)** Crop yields and global food security: will yield increase continue to feed the world? In: ACIAR Monograph Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra. (<https://aciar.gov.au/publication/mn158>).
- Fortescue JA, Turner DW (2007)** Changes in seed size and oil accumulation in *Brassica napus* L. by manipulating the source-sink ratio and excluding light from the developing siliques. *Aust. J. Agric. Res.* 58, 413-424. <https://doi.org/10.1071/AR06249>.
- Foulkes M, Scott R, Sylvester-Bradley R (2002)** The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK conditions: formation of grain yield. *J. Agric. Sci.* 138, 153-169. <https://doi.org/10.1017/S0021859601001836>.
- Foulkes MJ, Slafer GA, Davies WJ, Berry PM, Sylvester-Bradley R, Martre P, Calderini DC, Griffiths S, Reynolds MP (2010)** Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62, 469-486. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq300>.
- Gambín BL, Borrás L, Otegui ME (2006)** Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Res.* 95, 316-326. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.04.002>.
- García GA, Dreccer MF, Miralles DJ, Serrago RA (2015)** High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: A field study. *Glob. Change Biol.* 21: 4153-4164. <https://doi.org/10.1111/gcb.13009>.
- García GA, Serrago RA, Dreccer MF, Miralles DJ (2016)** Post-anthesis warm nights reduce grain weight in field-grown wheat and barley. *Field Crops Res.* 195: 50-59. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.06.002>.
- García GA, Miralles DJ, Serrago RA, Alzueta I, Huth N, Dreccer MF (2018)** Warm nights in the Argentine Pampas: modelling its impact on wheat and barley yield shows yield reductions. *Agric. Syst.* 162, 259-268. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2017.12.009>.
- Garnett A (1939)** Diffused light and sunlight in relation to relief and settlement in high latitudes. *Scott. Geogr. J.* 55, 271-284. <https://doi.org/10.1080/00369223908735134>.
- Garreaud RD, Vuille M, Compagnucci R, Marengo J (2009)** Present-day South American climate. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 281, 180-195. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.10.032>.
- Garreaud RD, Boisier JP, Rondanelli R, Montecinos A, Sepúlveda HH, Veloso-Aguila D (2019)** The central Chile mega drought (2010-2018): a climate dynamics perspective. *Int. J. Climatol.* 40, 421-439. <https://doi.org/10.1002/joc.6219>.

- Gazzano I, Achkar M, Diaz I (2019)** Agricultural Transformations in the Southern Cone of Latin America: Agricultural Intensification and Decrease of the Aboveground Net Primary Production, Uruguay's Case. Sustainability 11: 7011. <https://doi.org/10.3390/su11247011>.
- Gilgen H, Wild M, Ohmura A (1998)** Means and trends of shortwave irradiance at the surface estimated from Global Energy Balance Archive Data. J. Climate 11, 2042-2061. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(1998\)011<2042:MATOSI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(1998)011<2042:MATOSI>2.0.CO;2).
- Giménez V, Miralles D, García G, Serrago R (2021)** Can crop management reduce the negative effects of warm nights on wheat yield? Field Crop Res. 261, 108010. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.108010>.
- Giorgi F (2003)** Variability and trends of sub-continental scale surface climate in the twentieth century. Part I: Observations. Clim. Dyn. 18: 675-691. <https://doi.org/10.1007/s00382-001-0204-x>.
- Goggin DE, Setter TL (2004)** Fructosyltransferase activity and fructan accumulation during development in wheat exposed to terminal drought. Funct. Plant Biol. 31, 11-21. <https://doi.org/10.1071/FP03123>.
- Gómez NV, Miralles DJ (2006)** Colza. En: de la Fuente, E. B., A. Gil, P. I. Giménez, A.G. Kantolic, M. López Pereira, E.L. Ploschuk, D.M. Sorlino, M. P. Vilariño, D.F. Wassner y L.B. Windauer. 2006. Cultivos industriales. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires. Páginas 183-216.
- González FG, Aldabe ML, Terrile II, Rondanini DP (2014)** Grain weight response to different post-flowering source-sink ratios in modern high-yielding Argentinean wheats differing in spike fruiting efficiency. Crop Sci. 54, 284-296. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0157>.
- González-Navarro OE, Griffiths S, Molero G, Reynolds MP, Slafer GA (2015)** Dynamics of floret development determining differences in spike fertility in an elite population of wheat. Field Crops Res. 172, 21-31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.12.001>.
- Guarino GH (2011)**. Respuesta del rendimiento y la calidad de grano de colza-canola primaveral (*Brassica napus*) ante cambios en el nivel de radiación incidente post-floración. Tesis de grado, Facultad de Agronomía, UBA, 49 p.
- Habekotte B (1993)** Quantitative analysis of pod formation, seed set and seed filling in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) under field conditions. Field Crops Res. 35, 21-33. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90133-8](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90133-8).
- Habekotte B (1996)** Winter oilseed rape analysis of yield formation and crop type design for higher yield potential. Ph.D. Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, the Netherlands. <https://core.ac.uk/download/pdf/29331777.pdf>.
- Halford NG (2009)** New insights on the effects of heat stress on crops. J. Exper. Bot. 60, 4215-4216.
- Hall AE (2001)** Crop Responses to Environment. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.
- Hansen J, Sato M, Ruedy R (2012)** Perception of climate change. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 109, E2415-E2423. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205276109>.
- Harding SA, Guikema JA, Paulsen GM (1990)** Photosynthetic decline from high temperature during maturation of wheat I: Interaction with senescence process. Plant Physiol. 92: 648-653. <https://doi.org/10.1104/pp.92.3.648>.
- Hatfield JL, Boote KJ, Kimball BA, Ziska LH, Izaurralde RC, Ort DR, Thomson AM, Wolfe D (2011)** Climate Impacts on Agriculture: Implications for Crop Production. Agron. J., 103, 351-370. <https://doi.org/10.2134/agronj2010.0303>.
- Harwood J.L. (1996)**. Recent advances in the biosynthesis of plant fatty acids. Biochem, Biophys. Acta 1031: 7-56.
- Hawker J.S., Jenner C.F. (1993)**. High-temperature affects the activity of enzymes in the committed pathway of starch synthesis in developing wheat endosperm. Aust. J. Plant Physiol. 20: 197-209.
- Healey KD, Hammer GL, Rickert KG, Bang MP (1998)** Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. Aust. J. Agric. Res. 49, 665-672. <https://doi.org/10.1071/A97100>.
- Hernández-Espinoza N, Mondala S, Autrique E, Gonzalez-Santoyo H, Crossa J, Huerta-Espino J, Prakash Singh R, Guzmán C (2018)** Milling, processing and end-use quality traits of CIMMYT spring bread wheat germplasm under drought and heat stress. Field Crops Res. 215: 104-112. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fcr.2017.10.003>
- Hernández Vieyra I (2010)** Respuestas del rendimiento y calidad del grano a breves períodos de baja radiación post-floración en canola (*Brassica napus* L.). Tesis de grado, Facultad de Agronomía, UBA, 51 p.
- Herrera J, Calderini DF (2020)** Pericarp growth dynamics associate with final grain weight in wheat under contrasting plant densities and increased night temperature. Ann. Bot. 126, 1063-1076. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa131>.

- Hisse IR, D'Andrea KE, Otegui ME (2019)** Source-sink relations and kernel weight in maize inbred lines and hybrids: Responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Research*, 230, 151-159. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.10.011>.
- Horwitz W, Senzel A, Reynolds H (1975)** Official methods of analysis, 12th Edition. Association of Official Analytical Chemists, Washington DC, USA.
- Howden, M, Soussana JF, Tubiello FN, Chhetri N, Dunlop M, Meinke H (2007)** Adapting agriculture to climate change. *PNAS*. 104, 19691-19696. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701890104>.
- Huirong M, Dong J, Jian C (2012)** Effects of shading on metabolism of fructan in winter wheat stem. (In Chinese, with English abstract.) *J. Nanjing Agric. Univ.* 35, 1–6.
- Hussain J, Khaliq T, Ahmad A, Akhtar J (2018)** Performance of four crop model for simulations of wheat phenology, leaf growth, biomass and yield across planting dates. *PLoS ONE* 13: e0197546. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197546>.
- Hussain S, Mehmood U, Ashraf U, Naseer MA (2022)** Combined salinity and waterlogging stress in plants: Limitations and tolerance mechanisms. In *Climate Change and Crop Stress*; Academic Press: Cambridge, MA, USA, pp. 95–112.
- Iglesias FM, Miralles DJ, (2014)** Changes in seed weight in response to different sources: sink ratio in oilseed rape. *Int. J. Agril. Res. Innov. & Tech.* 4, 44-52. <https://doi.org/10.3329/ijarit.v4i1.21091>.
- Iglesias FM (2006)** Limitación por fuente en colza 00, diferencias genotípicas y ambientales. Tesis para optar al grado de Magíster de la UBA, 80 p.
- Ihsan MZ, El-Nakhlawy FS, Ismail SM, Fahad Sand, Daur I (2016)** Wheat phenological development and growth studies as affected by drought and late season high temperature stress under arid environment. *Front. Plant Sci.* 7, 795. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00795>.
- INIA (Instituto de Investigaciones Agropecuarias).** Available on: http://www.inia.org.uy/convenio_inase_inia/Evaluacion_CI/Ano2017/PubTrigoLargoPeriodo2017_FINAL.pdf. Último acceso Diciembre 2020.
- IPCC (2014).** Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- IPCC (2018)** Global warming of 1.5°C. Special Report, Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jenner CF, Ugalde TD, Aspinall D (1991)** The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 18, 211-226. <https://doi.org/10.1071/PP9910211>.
- Jimenez N, Oliver JE (2005)** South America, Climate of. In: Oliver J.E. (eds) *Encyclopedia of World Climatology*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht.
- Kase M, Catsky J (1984)** Maintenance and growth components of dark respiration rate in leaves of C3 and C4 plants as affected by leaf temperature. *Biol. Plant.* 26: 461-470. <https://doi.org/10.1007/BF02909600>.
- Kichey T, Hirel B, Heumez E, Dubois F, Le Gouis J (2007)** In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers. *Field Crops Res.* 102, 22-32. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.01.002>.
- King M, Altdorff D, Li P, Galagedara L, Holden J, Unc A (2018)** Northward shift of the agricultural climate zone under 21st-century global climate change. *Sci. Rep.* 8, 7904. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26321-8>.
- Kirkegaard JA, Sprague SJ, Hamblin PJ, Graham JM, Lilley JM (2012)** Refining crop and livestock management for dual-purpose spring canola. *Crop Pasture Sci.* 63, 429-443. <https://doi.org/10.1071/CP12163>.
- Kirkegaard JA, Lilley JM, Brill RD, Ware AH, Walela CK (2018)** The critical period for yield and quality determination in canola (*Brassica napus* L.) *Field Crops Res.* 222, 180-188. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.03.018>.
- Kopecká R, Kameniarová M, Cerný M, Brzobohatý B, Novák J (2023)** Abiotic Stress in Crop Production. *Int. J. Mol. Sci.*, 24, 6603. <https://doi.org/10.3390/ijms24076603>.
- Kornberg RD, Lorch Y (1999)** Twenty-five years of the nucleosome, fundamental particle of the eukaryote chromosome. *Cell*, 98(3), 285-294. [https://doi.org/10.1016/s0092-8674\(00\)81958-3](https://doi.org/10.1016/s0092-8674(00)81958-3)
- Krishnamurthy P, Hong JQ, Kim JA, Jeong M, Lee Y, Lee SI (2014)** Genome-wide analysis of the expansin gene superfamily reveals Brassica rapa-specific evolutionary dynamics upon whole genome triplication. <https://doi.org/10.1007/s00438-014-0935-0>.
- Labra M, Struik PC, Evers JB, Calderini DF (2017)** Plasticity of seed weight compensates reductions in seed number of oilseed rape in response to shading at flowering. *Eur. J. Agron.* 84, 113-124. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.12.011>.

- Lake L, Godoy-Kutchartt DE, Calderini DF, Verrell A, Sadras VO (2019)** Yield determination and the critical period of faba bean (*Vicia faba* L.) Field Crops Res. 241, 107575. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107575>.
- Langridge P, Reynolds M (2021)** Breeding for drought and heat tolerance in wheat. Theor. Appl. Genet. 134, 1753-1769. <https://doi.org/10.1007/s00122-021-03795-1>.
- Leterme P (1988)** Croissance et développement du colza d'hiver: Les principales & apes. In: Cetiom (Ed.), Colza, Physiologie et élaboration du rendement. Supplment 'a Informations Techniques, 103, CETIOM, Paris, pp. 23-33.
- Li M, Naeem MS, Ali S, Zhang L, Liu L, Ma N, Zhang C (2017)** Leaf Senescence, Root Morphology, and Seed Yield of Winter Oilseed Rape (*Brassica napus* L.) at Varying Plant Densities. Biomed Res Int. 8581072. <https://doi.org/10.1155/2017/8581072>.
- Liepert BG (2002)** Observed reductions of surface solar radiation at sites in the United States and worldwide from 1961 to 1990. Geophys Res Lett 29:1421. <https://doi.org/10.1029/2002GL014910>.
- Lim PO, Kim HJ, Nam HG (2007)** Leaf senescence. Annu. Rev. Plant Biol. 58, 115-136. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105316>.
- Linacre E, Geerts B (1997)** Climates and weather explained: An Introduction from Southern Perspective. Routledge editor (First edition). Lincoln, United Kingdom. 464 p.
- Lilley JM, Bell LW, Kirkegaard JA (2015)** Optimising grain yield and grazing potential of crops across Australia's high-rainfall zone: a simulation analysis. 2. Canola. Crop Pasture Sci. 66, 349-364. <https://doi.org/10.1071/CP14240>.
- Lilley JM, Flohr BM, Whish JPM, Farre I, Kirkegaard JA (2019)** Defining optimal sowing and flowering periods for canola in Australia. Field Crops Res. 235, 118-128. <https://doi.org/10.1071/CP20226>.
- Liu L, Gan Y, Bueckert R, Van Rees K (2011)** Rooting systems of oilseed and pulse crops. II. Vertical distribution patterns across the soil profile. Field Crops Res. 122, 248-25. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.04.003>.
- Liu B, Asseng S, Liu L, Tang L, Cao W, Zhu Y (2016)** Testing the responses of four wheat crop models to heat stress at anthesis and grain filling. Glob. Change Biol. 22: 1890-1903. <https://doi.org/10.1111/gcb.13212>.
- Liu B, Liu L, Asseng S, Zhang D, Ma W, Tang L, Cao W, Zhu Y (2020)** Modelling the effects of post-heading heat stress on biomass partitioning, and grain number and weight of wheat. J. Exp. Bot. 71, 6015-6031. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa31>.
- Livingston DP, Hinch DK, Heyer AG (2009)** Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. Cell. Mol. Life Sci. 66, 2007-2023. <https://doi.org/10.1007/s00018-009-0002-x>.
- Lizana XC, Calderini DF (2013)** Yield and grain quality of wheat in response to increased temperatures at key periods for grain number and grain weight determination: considerations for the climatic change scenarios of Chile. J. Agric. Sci. 151, 209-221. <https://doi.org/10.1017/S0021859612000639>.
- Lobell DB, Schlenker W, Costa-Robert J (2011)** Climate trends and global crop production since 1980. Science 333, 616-620. <https://doi.org/10.1126/science.1204531>.
- Lopes MS, Reynolds MP (2010)** Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. Funct. Plant Biol. 37, 147-156. <https://doi.org/10.1071/FP09121>.
- Lo Valvo P (2017)** Cambios en la productividad y en la respuesta a enfermedades foliares de cultivares de trigo liberados entre 1918 y 2011 en Argentina. Tesis de doctorado en Ciencias Agropecuarias, Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano, Facultad Agronomía Universidad de Buenos Aires, Argentina. 22 pp.
- Ma Y, Días MC, Freitas H. (2020)** Drought and Salinity Stress Responses and Microbe-Induced Tolerance in Plants. Front. Plant Sci., Sec. Technical Advances in Plant Science Vol. 11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.591911>.
- Magrin GO (2015)** Estudios del cambio climático en América Latina. Adaptación al cambio climático en América Latina y el Caribe. <https://repositorio.cepal.org/handle/11362/39842>. Último acceso Febrero 2023.
- Mahalingam R (2015)** Combined stresses in plants: physiological, molecular, and biochemical aspects. Springer edition. ISBN 978-3-319-07898-4, 264 p.
- Mahmood U, Hussain S, Hussain S, Ali B, Ashraf U, Zamir S, Al-Robai SA, Alzahrani FO, Hano C, El-Esawi MA (2021)** Morpho-physio-biochemical and molecular responses of maize hybrids to salinity and waterlogging during stress and recovery phase. Plants 10, 1345.
- Marengo J, Chou SC, Torres R, Giarolla A, Alves L, Lyra A (2014)** Climate Change in Central and South America: Recent Trends, Future Projections, and Impacts on Regional Agriculture. CCAFS Working Paper

- no. 73. CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS). Copenhagen, Denmark.
- Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A, et al. (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, 2.
- Matuszko D, Stanislaw W (2015)** Relationship between sunshine duration and air temperature. *Int. J. Climatol.* 3653, 3640-3653. <https://doi.org/10.1002/joc.4238>.
- Maydup ML, Antonietta M, Rouillet N, Cano MG, Guamet JJ, Tambussi EA (2020)** Methodological aspects and impact on grain weight of source reduction through shade meshes during grain filling of bread wheat. *Crop Pasture Sci.* 71, 739-751. <https://doi.org/10.1071/CP18565>.
- Meehl GA, Tebaldi C (2004)** More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. *Science* 305, 994-997. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1098704>.
- Mendham NJ, Salisbury PA (1995)** Physiology: crop development, growth and yield. In *Brassica Oilseeds: Production and Utilization* (Eds D. S. Kimber & D. I. McGregor), pp. 11–63. Oxford, UK: CAB International.
- Menéndez YC, Botto JF, Gomez NV, Miralles DJ, Rondanini DP (2019)** Physiological maturity as a function of seed and pod water concentration in spring rapeseed (*Brassica napus* L.). *Field Crops Res.* 231, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2018.11.002>.
- Menéndez YC, Sanchez DH, Snowdon RJ, Rondanini DP, Botto JF (2021)** Unraveling the impact on agronomic traits of the genetic architecture underlying plant-density responses in canola. *J. Exp. Bot.* 72, 5426-5441. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab191>.
- Mera M, Lizana CX, Calderini DF (2015)** Chapter 6: Cropping systems in environments with high yield potential of southern Chile. In: *Crop Physiology (Second Edition)*, Sadras VO and Calderini DF (Eds). 111-140 p. Academic Press, New York.
- Miralles DJ, González FG, Abeledo LG, Serrago RA, Alzueta I, García GA, de San Caledonio RP, Lo Valvo PJ (2014)** Manual de trigo y cebada para el Cono Sur. Procesos fisiológicos y bases de manejo. 1º ed., Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina.
- Morrison MJ (1993)** Heat stress during reproduction in summer rape. *Canad. J. Bot.* 71, 303-308. <https://doi.org/10.1139/b93-031>.
- Murchie EH, Reynolds M, Slafer GA, et al. (2023)** A ‘Wiring Diagram’ for source-strength traits impacting wheat yield potential. *J. Exp. Bot.* 74, 72-90. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac415>.
- Nabloussi A, Bahri H, Lakbir M, Moukane H, Kajji A, Fechtali ME (2019)** Assessment of a set of rapeseed (*Brassica napus* L.) varieties under waterlogging stress at different plant growth stages. *OCL* 26-36. <https://doi.org/10.1051/ocl/2019033>.
- Nasser LM, Badu-Apraku B, Gracen VE, Mafouasson HN (2020)** Combining ability of early-maturing yellow maize inbreds under combined drought and heat stress and well-watered environments. *Agronomy* 10, 1585.
- Nicolas ME, Gleadow RM, Dalling MJ (1984)** Effects of Drought and High Temperature on Grain Growth in Wheat. *Aust J Plant Physiol* 11, 553-566. <https://doi.org/10.1071/PP9840553>.
- Norris J R, Wild M (2007)** Trends in aerosol radiative effects over Europe inferred from observed cloud cover, solar ‘dimming’, and solar ‘brightening’. *J. Geophys. Res.* 112, D08214. <https://doi.org/10.1029/2006JD007794>.
- Olien CR, Clark JL (1993)** Changes in soluble carbohydrate composition of barley, wheat, and rye during winter. *Agron. J.* 85, 21-29. <https://doi.org/10.2134/agronj1993.00021962008500010005x>.
- Omran MA (2000)** Analysis of solar radiation over Egypt. *Theor. Appl. Climatol.* 67: 225-240. <https://doi.org/10.1007/s007040070011>.
- Ovenden B, Milgate A, Wade LJ, Rebetzke GJ, Holland JB (2017)** Genome-Wide Associations for Water-Soluble Carbohydrate Concentration and Relative Maturity in Wheat Using SNP and DArT Marker Arrays. *GSA.* 7, 2821-2830. <https://doi.org/10.1534/g3.117.039842>.
- Pan D, Graneri J, Bettucci L (2009)** Correlation of rainfall and levels of deoxynivalenol in wheat from Uruguay, 1997–2003. *Food Additives and Contaminants* 2, 162-165. <https://doi.org/10.1080/02652030903213886>.
- Pasarella VS, Savin R, Slafer GA (2008)** Are temperature effects on weight and quality of barley grains modified by resource availability? *Aust. J. Agric. Res.* 59: 510-516. <https://doi.org/10.1071/AR06325>

- Paul K, Pauk J, Kondic-Spika A, Grausgruber H, Allahverdiyev T, Sass L, Vass I (2019)** Co-occurrence of mild salinity and drought synergistically enhances biomass and grain retardation in wheat. *Front. Plant Sci.* 10, 501.
- Paulsen GM (1994)** High temperature responses of crop plants. In: *Physiology and Determination of Crop Yield*. pp. 365–389. Boote, K. J., Bennet, I. M., Sinclair, T. R., and Paulsen, G. M., Eds., American Society of Agronomy, Madison, WI.
- Peltonen-Sainio P, Kangas A, Salo Y, Jauhiainen L (2007)** Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Res.* 100: 179-188. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.07.002>
- Pengue WA (2015)** Dinámicas y perspectivas de la agricultura actual en latinoamérica. Bolivia, Argentina, Paraguay y Uruguay. In collaboration with Andrea Rodríguez and Elba Stanich. Fundación Heinrich Böll Cono Sur. 213 p.
- Pokharel M, Stamm M, Hein NT, Jagadish SVK (2021)** Heat stress affects floral morphology, silique set and seed quality in chamber and field grown winter canola. *J. Agron. Crop Sci.* 207, 465-480. <https://doi.org/10.1111/jac.12481>.
- Pontaroli AC, Alonso MP, Mirabella NE, Panelo JS, Franco MF, Vanzetti LS, Lorenzo M (2021)** Increasing grain yield in bread wheat (*Triticum aestivum*) by selection for high spike fertility index. *Plant Breed.* 140, 575-584. <https://doi.org/10.1101/2020.10.30.361782>.
- Posch BC, Kariyawasam BC, Bramley H, Coast O, Richards RA, Reynolds MP, Trethowan R, Atkin OK (2019)** Exploring high temperature responses of photosynthesis and respiration to improve heat tolerance in wheat. *J. Exp. Bot.* 70, 5051–5069. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz257>.
- Power HC, Mills DM (2005)** Solar radiation climate change over South Africa and an assessment of the radiative impact of volcanic eruptions. *Int. J. Climatol.* 25, 295-318. <https://doi.org/10.1002/joc.1134>.
- Ploschuk EL, Hall AJ (1997)** Maintenance respiration coefficient for sunflower grains is less than that for the entire capitulum. *Field Crops Res.* 49, 147-157. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01035-0](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01035-0).
- Prasad PVV, Pisipati SR, Momčilović I, Ristic Z (2011)** Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 197, 430-441. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2011.00477.x>.
- Qian B, Jing Q, Bélanger G, Shang J, Huffman T, Liu J, Hoogenboom G (2018)** Simulated canola yield responses to climate change and adaptation in Canada. *Agron. J.* 110, 133-146. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.02.0076>.
- Quillere I, Tribol AM (1987)** Dynamique des réserves carbonée chez le colza d'hiver: impacts sur la croissance. 7e Congrès International sur le Colza Pologne, 11-14 Mai 1987.
- Quintana J, Aceituno P (2012)** Changes in the rainfall regime along the extratropical west coast of South America (Chile): 30-43 °S. *Atmósfera* 25, 1-22.
- Raichijk C (2011)** Observed trends in sunshine duration over South America. *Int. J. Climatol.* 32, 669-680. <https://doi.org/10.1002/joc.2296>.
- Rawson H, Bagga A, Bremner P (1977)** Aspects of adaptation by wheat and barley to soil moisture deficits. *Funct. Plant Biol.* 4, 389-401. <https://doi.org/10.1071/PP9770389>.
- Ray DK, West PC, Clark M, Gerber JS, Prishchepov AV, Chatterjee S (2019)** Climate change has likely already affected global food production. *PLoS ONE* 14(5): e0217148. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217148>.
- Rebetzke GJ, van Herwaarden AF, Jenkins C, Weiss M, Lewis D, Ruuska S, Tabe L, Fettell NA, Richards RA (2008)** Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 59, 891.
- Reed WW (1929)** Monthly weather review climatological: data for southern South America. Supplement No. 32. U.S. Government Printing Office Editor. United States, Washington D.C. 23p.
- Ren GY, Guo J, Xu MZ, Chu ZY (2005)** Climate changes of China's mainland over the past half century. *Acta Meteorol. Sin.* 63, 942-956. <https://doi.org/10.3354/cr01067>.
- Rezaei EE, Webber H, Gaiser T, Naab J, Ewert F (2015)** Heat stress in cereals: Mechanism and modelling. *Eur. J. Agron.* 64, 98-113. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.10.003>.
- Rivelli GM, Fernández Long ME, Abeledo LG, Calderini DF, Miralles DJ, Rondanini DP (2021)** Assessment of heat stress and cloudiness probabilities in post-flowering of spring wheat and canola in the Southern Cone of South America. *Theor. Appl. Climatol.* 145, 1485-1502. <https://doi.org/10.1007/s00704-021-03694-x>.

- Rivelli GM, Gómez NV, Mantese AI, Miralles DJ, Abeledo GL, Rondanini DP (2023)** Photothermal Quotient Describes the Combined Effects of Heat and Shade Stresses on Canola Seed Productivity. *Seeds* 2, 149-164. <https://doi.org/10.3390/seeds2010012>.
- Rodríguez D, Sadras VO (2007)** The limit to wheat water-use efficiency in eastern Australia. I. Gradients in the radiation environment and atmospheric demand. *Aust. J. Agric. Res.* 58, 287-302. <http://dx.doi.org/10.1071/AR06135>.
- Rojas O, Vrieling A, Rembold F (2011)** Assessing drought probability for agricultural areas in Africa with coarse resolution remote sensing imagery. *Remote Sens. Environ.* 115, 343-352. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.09.006>.
- Rondanini D, Mantese A, Savin R, Hall AJ (2006)** Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: Effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Res.* 96, 48-62. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.05.006>.
- Rondanini D, Vilariño M, Roberts E, Polosa M, Botto J (2014)** Physiological responses of spring rapeseed (*Brassica napus* L.) to red/far-red ratios and irradiance during pre and post flowering stages. *Physiol. Plant.* 152, 784-794. <https://doi.org/10.1111/ppl.12227>.
- Rondanini DP, Menéndez YC, Gomez NV, Miralles DJ, Botto JF (2017)** Vegetative plasticity and floral branching compensate low plant density in modern spring rapeseed. *Field Crops Res.* 210, 104-113. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.05.021>.
- Rondanini DP, Borrás L, Savin R (2018)** Encyclopedia of Sustainability Science and Technology. 2nd Edition. ISBN 978-1-4939-2493-6.
- Russak V (1990)** Trends of solar radiation, cloudiness and atmospheric transparency during recent decades in Estonia. *Tellus Ser B* 42, 206-210. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0889.1990.t01-1-00006.x>.
- Ruuska SA, Rebetzke GJ, van Herwaarden, AF, Richards RA, Fettel NA, Tabe L, Jenkins CLD (2006)** Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Funct. Plant Biol.* 33, 799-809. <https://doi.org/10.1071/FP06062>.
- Rusticucci M, Renom M (2007)** Variability and trends in indices of quality- controlled daily temperature extremes in Uruguay. *Int. J. Climatol.* 28, 1083-1095. <https://doi.org/10.1002/joc.1607>.
- Sadras VO, Lawson C (2011)** Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Crop and Pasture Sci.* 62, 533-549. <https://doi.org/10.1071/CP11060>.
- Sadras VO, Moran MA (2013)** Nonlinear effects of elevated temperature on grapevine phenology. *Agric. For. Meteorol.* 173, 107-115. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.10.003>.
- Sadras V, Calderini D (2014)** Crop Physiology 2nd Edition. Applications for Genetic Improvement and Agronomy Book. ISBN: 978-0-12-417104-6.
- Sadras VO, Fereres E, Borrás L, Garzo E, Moreno A, Araus, JL, Fereres A (2020)** Aphid Resistance: An Overlooked Ecological Dimension of Nonstructural Carbohydrates in Cereals. *Front. Plant Sci.*, 11, 937. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00937>.
- Sadras VO, Calderini DF (2021)** Crop physiology: Case histories for major crops, 1st Edition. Academic Press. ISBN 978-0-12-819194-1.
- Sahu PP, Pandey G, Sharma N, Puranik S, Muthamilarasan M, Prasad M (2013)** Epigenetic mechanisms of plant stress responses and adaptation. *Plant cell reports*, 32, 1151-1159. <https://doi.org/10.1007/s00299-013-1462-x>
- Sandaña P, Harcha CI, Calderini DF (2009)** Sensitivity of yield and grain nitrogen concentration of wheat, lupin and pea to source reduction during grain filling. A comparative survey under high yielding conditions. *Field Crops Res.* 114, 233-243. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.08.003>.
- Savin R, Slafer GA (1991)** Shading effects on the yield of an Argentinian wheat cultivar. *J. Agric. Sci.* 116, 1-7. <https://doi.org/10.1017/S0021859600076085>.
- Savin R, Slafer GA (1995)** Grain Size and Yield in Wheat: Predicted Responses to Carbon Dioxide and Temperature. *Field Crops Res.* 41, 181-200. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)00106-7](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)00106-7).
- Serrago RC, Bancal MO, Miralles DJ (2011)** Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 120, 352-359. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.11.004>.
- Serrago RA, Alzueta I, Savin R, Slafer GA (2013)** Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Res.* 150, 42-51. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.05.016>.
- Shearman VJ, Sylvester-Bradley R, Scott RK, Foulkes MJ (2005)** Physiological Processes Associated with Wheat Yield Progress in the UK. *Crop Sci.* 45, 175-185. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0175a>.

- Shekari FB (2001)** Drought Effects on Phenology, Water Relations, Growth, Yield and Product Quality of Rape Seed (*Brassica napus* L.). PhD. thesis, University of Tabriz, 180 p.
- Shimoda S, Sugikawa Y (2019)** Grain-filling response of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) to post-anthesis shading in a humid climate. *J. Agron. Crop Sci.* 206, 90-100. <https://doi.org/10.1111/jac.12370>.
- Sial MA, Arain MA, Khanzada Shamadad, Naqvi MH, Dahot MU, Nizamani NA (2005)** Yield and quality parameters of wheat genotypes as affected by sowing dates and high temperature stress. *Pak. J. Bot.* 37:575. [http://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/37\(3\)/PJB37\(3\)575.pdf](http://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/37(3)/PJB37(3)575.pdf).
- Sillmann J, Kharin VV, Zwiers FW, Zhang X, Brunaugh D (2013)** Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 2. Future climate projections, *J. Geophys. Res. Atmos.* 118, 2473-2493. <https://doi.org/10.1002/jgrd.50188>.
- Sinclair TR, Muchow RC (1999)** Radiation use efficiency. *Adv. Agron.* 65, 215-265. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2006.04.014>.
- Singh M, Rathore SS, Raja P (2014)** Physiological and stress studies of different rapeseed-mustard genotypes under terminal heat stress. *J. Genet. Eng. Biotechnol.* 5, 133-42. Corpus ID: 34000498.
- Slafer GA, Savin R (1991)** Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *J. Exp. Bot.* 42, 1077-1082. <https://doi.org/10.1093/jxb/42.8.1077>.
- Slafer GA, Savin R (1994)** Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Res.* 37, 39-49. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)90080-9](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)90080-9).
- Slafer GA, Satorre EH, Andrade FH (1994)** Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: GA Slafer (ed.), *York Genetic Improvement of Field Crops*, Marcel Dekker, Inc., New York. pp. 1-68.
- Slafer GA, Savin R, Pinochet D, Calderini DF (2021)** Wheat. In *Crop Physiology: Case Histories for Major Crops*. V.O. Sadras and D.F. Calderini (Editors). Academic Press, Elsevier. 99-163.
- Sloat LL, Davis SJ, Gerber JS, Moore FC, Ray DK, West PC, Nathaniel D. Mueller (2020)** Climate adaptation by crop migration. *Nat. Commun.* 11, 1243. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-15076-4>.
- Sofield I, Wardlaw IF, Evans LT, Zee SY (1977)** Nitrogen, phosphorus and water contents during grain development and maturation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 4, 799-810. <https://doi.org/10.1071/PP9770799>.
- Stafford JA (1996)** The effects of prochloraz on the growth and yield of oilseed rape (Doctoral dissertation, University of Nottingham). <https://eprints.nottingham.ac.uk/12535/1/309593.pdf>.
- Stanhill G, Cohen S (2001)** Global dimming: a review of the evidence for a widespread and significant reduction in global radiation with discussion of its probable causes and possible agricultural consequences. *Agric. For. Meteorol.* 107: 255-278. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(00\)00241-0](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(00)00241-0).
- Stapper M, Fischer RA (1990)** Genotype, sowing date and plant spacing influence on high-yielding irrigated wheat in Southern New South Wales. II. Growth, yield and nitrogen use. *Aust. J. Agric. Res.* 41, 1021-1041. <https://doi.org/10.1071/AR9901021>.
- Stone PJ, Savin R, Wardlaw I, Nicolas ME (1995)** The Influence of recovery temperature on the effects of a brief heat shock on wheat: I. grain growth. *Funct. Plant Biol.* 22, 945-954. <https://doi.org/10.1071/PP9950945>.
- Stone PJ, Nicolas ME (1994)** Wheat cultivars vary widely in their responses of grain yield and quality to short periods of post-anthesis heat stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 21, 887-900. <https://doi.org/10.1071/PP9940887>.
- Stone PJ, Nicolas, ME (1998)** The effect of duration of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance: Grain growth and fractional protein accumulation. *Funct. Plant Biol.* 25, 13-20. <https://doi.org/10.1071/PP96114>.
- Stone PJ, Savin R (1999)** Grain quality and its physiological determinants. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. Food Product Press, New York, USA, pp. 85-120.
- Stone PJ (2001)** The effects of heat stress on cereal yield and quality. In: Basra, A.S. (ed.), *Crop responses and adaptations to temperature stress*. Food Products Press, New York, USA, pp. 243-291.
- Sultana N, Islam S, Juhasz A, Ma W (2021)** Senescence, nutrient remobilization, and yield in wheat and barley. *J. Exp. Bot.* 65, 3783-3798. <https://doi.org/10.1016/j.jc.2021.01.004>.
- Suzuki N, Rivero RS, Shulaev S, Blumwald E, Mittler R (2014)** Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytol.* 203, 32-43. <https://doi.org/10.1111/nph.12797>

- Tahir ISA, Nakata N, Ali A M, Mustafa HM, Saad ASI, Takata K, Ishikawa N, Abadia OS (2006)** Genotypic and temperature effects on wheat grain yield and quality in a hot irrigated environment. *Plant Breed* 125, 323-330. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01236.x>.
- Tashiro T, Wardlaw IF (1989)** A comparison of the effects of high temperature on grain development in wheat and rice. *Ann Bot.* 64: 59-65. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087808>.
- Terrile II, Miralles DJ, González FG (2017)** Fruiting efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.): Trait response to different growing conditions and its relation to spike dry weight at anthesis and grain weight at harvest. *Field Crops Res.* 201: 86-96. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.026>.
- Tommey A, Evans E (1992)** The influence of pre-floral growth and development, dry matter distribution and seed yield in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Ann. Appl. Biol.* 121, 687-696. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1992.tb03477.x>.
- Tsukaguchi T, Kawamitsu Y, Takeda H, Suzuki K, Egawa Y (2003)** Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in contrasting snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties in heat tolerance. *Plant. Prod. Sci.* 6, 24-27. <https://doi.org/10.1626/pps.6.24>.
- Triboi-Blondel A, Renard M (1999)** Effects of temperature and water stress on fatty acid composition of rapeseed oil. *Proc. 10th Int. Rapeseed Congress.* Canberra, Australia.
- Triboi E, Triboi-Blondel A (2002)** Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem-invited paper. *Eur. J. Agron.* 16, 163-186. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(01\)00146-0](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(01)00146-0).
- van Ittersum MK, Rabbinge R (1997)** Concepts in production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combinations. *Field Crops Res.* 52, 197-208. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00037-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00037-3).
- Verdejo J, Calderini DF (2020)** Plasticity of seed weight in winter and spring rapeseed is higher in a narrow but different window after flowering. *Field Crops Res.* 250, 107777. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107777>.
- Vincent LA, Peterson TC, Barros VR, et al (2005)** Observed trends in indices of daily temperature extremes in South America 1960–2000. *J. Clim.* 18, 5011–5023. <https://doi.org/10.1175/JCLI3589.1>.
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, Foolad MR, Khair A (2007)** Heat tolerance in plants: An overview. *Environ. Exp. Bot.* 61: 199-223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>.
- Waititu JK, Zhang C, Liu J, Wang H (2020)** Plant non-coding RNAs: origin, biogenesis, mode of action and their roles in abiotic stress. *Int. J. Mol. Sci.* 21, 8401. <https://doi.org/10.3390/ijms21218401>.
- Wang Y, Yang Y, Zhao N, Liu C, Wang Q (2012)** The magnitude of the effect of air pollution on sunshine hours in China. *J. Geophys. Res. Atmos.* 117, D00V14. <https://doi.org/10.1029/2011JD016753>.
- Wang C, Yang J, Chen W, Zhao X, Wang Z (2023)** Contribution of the leaf and silique photosynthesis to the seeds yield and quality of oilseed rape (*Brassica napus* L.) in reproductive stage. *Sci Rep.* 13, 4721. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-31872-6>.
- Wardlaw IF, Sofield I, Cartwright PM (1980)** Factors limiting the rate of dry matter accumulation in the grain of wheat grown at high temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 7, 387-400. <https://doi.org/10.1071/PP9800387>.
- Wardlaw IF, Dawson IA, Munibi P, Fewster R (1989)** The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. I. Survey procedures and general response patterns. *Aust. J. Agric. Res.* 40, 1-13. <https://doi.org/10.1071/AR9890001>.
- Wardlaw IF, Wrigley CW (1994)** Heat tolerance in temperate cereals: an overview. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 695-703. <https://doi.org/10.1071/PP9940695>.
- Wardlaw IF, Moncur L (1995)** The response of wheat to high temperature following anthesis. I. The rate and duration of kernel filling. *Aust. J. Plant Physiol.* 22, 391-397. <https://doi.org/10.1071/PP9950391>.
- Wardlaw I, Blumenthal C, Larroque O, Wrigley C (2002)** Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Funct. Plant Biol.* 29, 25–34. <https://doi.org/10.1071/PP00147>.
- Wassner D, Gagliardi Reolon MB, Gómez NV; López Cesar; Rondanini DP (2020)** Rapeseed stubble as resource for bioenergy and biorefineries. Effect of genotype and cultivation conditions on chaff and stalk biomass and quality. *Agronomía y Ambiente, Buenos Aires* 40, 88-99.
- Wild M (2009)** Global dimming and brightening: A review. *J. Geophys. Res.-Atmos.* 114: D00D16. <https://doi.org/10.1029/2008JD011470>.
- WMO (2008)** World Meteorological Organization statement on the status of the global climate in 2008. https://library.wmo.int/doc_num.php?explnum_id=3461. Último acceso Diciembre 2020.

- Wu W, Shah F, Duncan R W, Ma B L (2020)** Grain yield, root growth habit and lodging of eight oilseed rape genotypes in response to a short period of heat stress during flowering. *Agric. For. Meteorol.* 285, 107954. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.107954>.
- Wu W, Duncan RW, Ma BL (2021)** Crop lodging, pod fertility and yield formation in canola under varying degrees of short-term heat stress during flowering. *J. Agron. Crop Sci.* 207, 77-781. <https://doi.org/10.1111/jac.12510>.
- Xu Q, Paulsen AQ, Guikema JA, Paulsen GM (1995)** Functional and ultrastructural injury to photosynthesis in wheat by high temperature during maturation. *Environ. Exp. Bot.* 35, 43-54. [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(94\)00030-9](https://doi.org/10.1016/0098-8472(94)00030-9).
- Yadav MR, Choudhary M, Singh J, et al. (2002)** Impacts, tolerance, adaptation, and mitigation of heat stress on wheat under changing climates. *Int. J. Mol. Sci.* 23, 2838. <https://doi.org/10.3390/ijms23052838>.
- Yamakawa H, Hakata M (2010)** Atlas of rice grain filling-related metabolism under high temperature: joint analysis of metabolome and transcriptome demonstrated inhibition of starch accumulation and induction of amino-acid accumulation. *Plant Cell Physiol.* 51, 795-809. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq122>.
- Yang X, Asseng S, Fook Wong MT, Yue Q, Li J, Liu E (2013)** Quantifying the interactive impacts of global dimming and warming on wheat yield and water use in China. *Agric. For. Meteorol.* 182-183, 342-351. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.07.006>.
- Yemm EW, Willis AJ (1954)** The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57, 508-514. <https://doi.org/10.1042/bj0570508>.
- Yin X, Guo W, Spiertz JH (2009)** A quantitative approach to characterize sink-source relationships during grain filling in contrasting wheat genotypes. *Field Crops Res.* 114, 119-126. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.07.013>.
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF (1974)** A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14, 415-421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>.
- Zahedi M, Jenner C (2003)** Analysis of effects in wheat of high temperature on grain filling attributes estimated from mathematical models of grain filling. *J. Agric. Sci.* 140, 321-331. <https://doi.org/10.1017/S0021859603003411>.
- Zandalinas SI, Fritsch FB, Mittler R (2021)** Global Warming, Climate Change, and Environmental Pollution: Recipe for a Multifactorial Stress Combination Disaster. *Trends Plant Sci* 26, 588-599 <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.02.011>
- Zandalinas SI, Mittler R (2022)** Plant responses to multifactorial stress combination. *New Phytol.* 234, 1103-1535. <https://doi.org/10.1111/nph.18087>
- Zhang H, Flottmann S (2016 a)** Seed yield of canola (*Brassica napus* L.) is determined primarily by biomass in a high-yielding environment. *Crop Pasture Sci.* 67, 369-380. <https://doi.org/10.1071/CP15236>.
- Zhang H, Flottmann S (2016 b)** Genotypic variation in the accumulation of water-soluble carbohydrate in canola and its potential contribution to seed yield indifferent environments. *Field Crop Res.* 196, 124-133. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.06.014>.
- Zhang H, Flottmann S (2018)** Source-sink manipulations indicate seed yield in canola is limited by source availability. *Eur. J. Agron.* 96, 70-76. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.03.005>.
- Zhang H, Lang Z, Zhu JK (2018)** Dynamics and function of DNA methylation in plants. *Nat Rev Mol Cell Biol.* 19, 489-506. <https://doi.org/10.1038/s41580-018-0016-z>
- Zhang H, Richards R, Riffkin P, Berger J, Christy B, O'Leary G, Acuña TB, Merry A (2019)** Wheat grain number and yield: The relative importance of physiological traits and source-sink balance in southern Australia. *Eur. J. Agron.* 110:125935. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.125935>.
- Zhang H, Zhu J, Gong Z, Zhu JK (2022)** Abiotic Stress Responses in Plants. *Nature Reviews. Genetics*, 23, 104-119. <https://doi.org/10.1038/s41576-021-00413-0>.
- Zhang R, Zhang C, Lei T, Xu J, Zhang P, Hu C, Sadras V, Yang X, Zhang S (2023)** Dynamics of structural dry matter, water soluble carbohydrates and leaf senescence mediate the response of winter wheat yield to soil cover and water availability. *Agronomy* 13, 336. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020336>
- Zheng J, Zhao H, Hu W, Zhao X, Zhao Y (2013)** Effect of heat and high irradiation stress on Deg1 protease and D1 protein in wheat chloroplasts and the regulating role of salicylic acid. *Acta Ecol. Sin.* 33, 2930-2935. <https://doi.org/10.5846/stxb201202130182>.
- Zhu Y, Cao Z, Xu F, et al. (2012)** Analysis of gene expression profiles of two near-isogenic lines differing at a QTL region affecting oil content at high temperatures during seed maturation in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 124, 515-531. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1725-2>.

ANEXO

Capítulo 2: material suplementario

Cuadro S. 2.1. Fechas calendario tomadas como referencia de la ocurrencia de floración y madurez de trigo y colza, y duración en días calendario entre ambos eventos para las 33 estaciones meteorológicas analizadas. Estaciones ordenadas por latitud de norte a sur.

Área	Latitud (° S)	Longitud (° W)	Localidad	País	Fecha de floración	Fecha de madurez	Duración floración-madurez (días)
Norte	23.30	51.16	Londrina	Brasil	28-sep	09-nov	42
(de 23.30	24.85	65.48	Salta	Argentina	06-oct	18-nov	43
a 29.88° S)	25.39	51.46	Guarapuava	Brasil	28-sep	09-nov	42
	27.78	64.26	Santiago del Estero	Argentina	06-oct	18-nov	43
	28.21	52.40	Passo Fundo	Brasil	01-oct	14-nov	44
	29.18	59.70	Reconquista	Argentina	08-oct	20-nov	43
	29.88	61.95	Ceres	Argentina	08-oct	20-nov	43
Centro	31.27	57.93	Salto Grande	Uruguay	14-oct	21-nov	38
(de 31.27	31.70	60.82	Sauce Viejo	Argentina	13-oct	22-nov	40
a 34.55° S)	31.72	55.98	Tacuarembó	Uruguay	18-oct	22-nov	35
	32.69	62.10	Marcos Juárez	Argentina	23-oct	24-nov	32
	32.92	60.78	Rosario	Argentina	23-oct	24-nov	32
	33.00	58.62	Gualeduaychú	Argentina	27-oct	28-nov	32
	33.12	64.23	Río Cuarto	Argentina	19-oct	22-nov	34
	33.74	61.96	Venado Tuerto	Argentina	30-oct	30-nov	31
	34.13	63.37	Laboulaye	Argentina	02-nov	03-dic	31
	34.32	57.72	La Estanzuela	Uruguay	06-nov	07-dic	31
	34.55	60.92	Junín	Argentina	16-nov	18-dic	32
Sur	35.70	63.75	General Pico	Argentina	10-nov	12-dic	32
(de 35.70	35.97	62.73	Trenque Lauquen	Argentina	11-nov	24-dic	43
a 39.64° S)	36.01	59.09	Las Flores	Argentina	13-nov	25-dic	42
	36.23	61.12	Bolívar	Argentina	13-nov	24-dic	41
	36.57	64.27	Santa Rosa	Argentina	12-nov	20-dic	38
	36.60	72.10	Chillán	Chile	21-nov	27-dic	36
	36.77	59.85	Azul	Argentina	16-nov	20-dic	34
	36.89	60.32	Olavarría	Argentina	17-nov	21-dic	34
	37.23	59.25	Tandil	Argentina	18-nov	24-dic	36
	37.43	61.88	Coronel Suárez	Argentina	24-nov	26-dic	32
	37.60	62.38	Pigüé	Argentina	24-nov	27-dic	33
	37.93	57.58	Mar del Plata	Argentina	16-nov	17-dic	31
	38.33	60.25	Tres Arroyos	Argentina	12-nov	22-dic	40
	38.73	62.17	Bahía Blanca	Argentina	14-nov	21-dic	37
	39.64	73.08	Pichoy	Chile	20-nov	05-ene	46

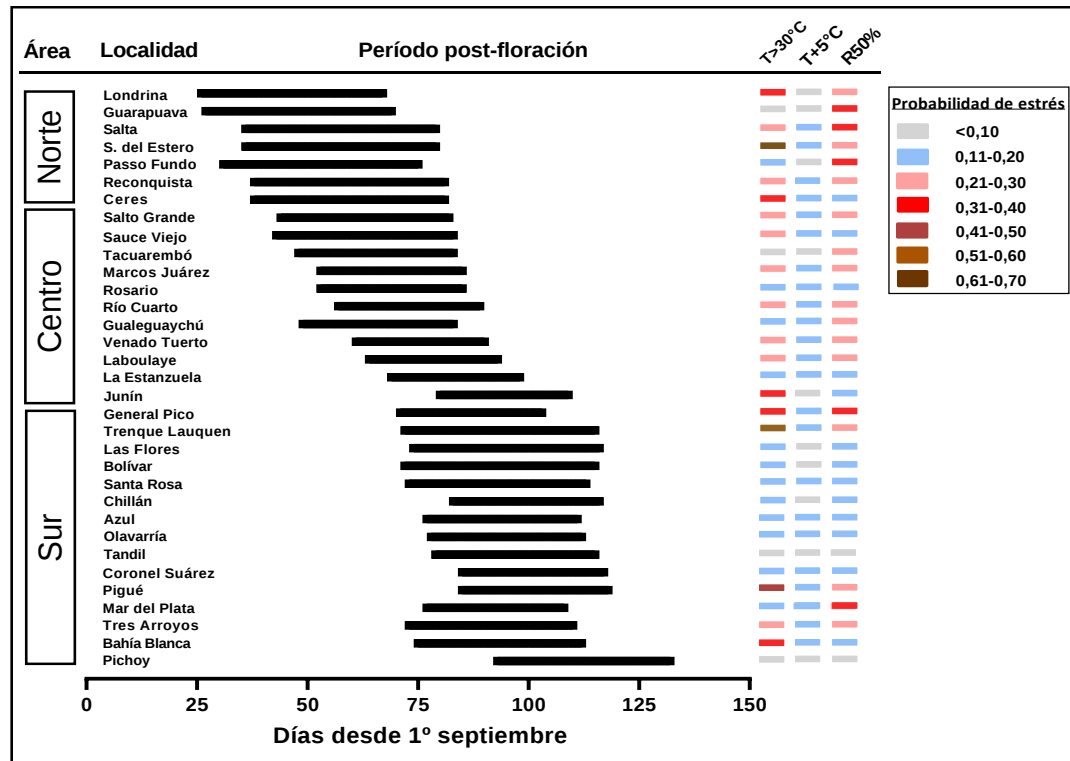


Fig. S. 2.1. Representación de la probabilidad diaria promedio de ocurrencia de $T > 30^{\circ}\text{C}$, $T + 5^{\circ}\text{C}$ y $R50\%$ a lo largo del periodo típico post-floración (desde floración hasta MF) en trigo y colza en las 33 localidades analizadas del Cono Sur, ordenadas de norte a sur. A la derecha, se indica la probabilidad promedio de cada evento mediante una escala de colores de claro a oscuro según su magnitud.

Capítulo 3: material suplementario

Cuadro S. 3.1. Cociente fototermal (Q) y cociente fototermal ponderado por el déficit de presión de vapor (Q_{VPD}) durante los días de imposición de tratamiento en trigo calculado según temperatura base (T_b) de $4,5^{\circ}\text{C}$ y $8,2^{\circ}\text{C}$ en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Trat.	$T_b \ 4.5^{\circ}\text{C}$		$T_b \ 8.2^{\circ}\text{C}$	
			Q ($\text{MJ m}^{-2} \ ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$)	Q_{VPD} ($\text{MJ m}^{-2} \ ^{\circ}\text{Cd}^{-1} \ \text{kPa}^{-1}$)	Q ($\text{MJ m}^{-2} \ ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$)	Q_{VPD} ($\text{MJ m}^{-2} \ ^{\circ}\text{Cd}^{-1} \ \text{kPa}^{-1}$)
Trigo	Va	C	1.47 ± 0.06	1.96 ± 0.14	2.00 ± 0.14	2.69 ± 0.19
		S	1.03 ± 0.05	1.52 ± 0.13	1.45 ± 0.02	2.14 ± 0.03
		HT	1.32 ± 0.06	1.22 ± 0.08	1.71 ± 0.03	1.59 ± 0.03
		S+HT	0.73 ± 0.03	0.67 ± 0.04	0.94 ± 0.09	0.97 ± 0.08
	BA	C	1.04 ± 0.18	1.12 ± 0.09	1.47 ± 0.01	1.59 ± 0.01
		S	0.38 ± 0.07	0.40 ± 0.04	0.55 ± 0.04	0.58 ± 0.04
		HT	0.91 ± 0.15	0.67 ± 0.05	1.23 ± 0.01	0.91 ± 0.01
		S+HT	0.29 ± 0.05	0.18 ± 0.02	0.38 ± 0.02	0.25 ± 0.01

Medias $\pm$ SEM.

Cuadro S. 3.2. Radiación solar global incidente diaria (RG), temperatura media, máxima y mínima (Tmedia, Tmáx y Tmín, respectivamente) durante la etapa de emergencia a floración y de floración a madurez de trigo y colza en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Especie	Expt.	Emergencia-Floración				Floración-Madurez			
		RG (MJ m ⁻²)	Tmedia (°C)	Tmáx (°C)	Tmín (°C)	RG (MJ m ⁻²)	Tmedia (°C)	Tmáx (°C)	Tmín (°C)
Trigo	Va	18,0	11,3	16,9	5,5	25,4	15,3	21,0	8,9
	BA	14,3	13,5	18,8	8,1	21,0	19,1	24,0	14,3
Colza	Va	18,0	11,8	17,1	5,5	24,8	15,0	20,7	8,8
	BA	12,2	12,7	17,7	7,6	21,1	18,5	23,7	13,2

Cuadro S. 3.3. Duración de las fases fenológicas en tiempo térmico (°Cd) desde emergencia a madurez fisiológica en trigo y colza en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). E: emergencia, Es: espigazón, IF: inicio de floración, F: floración y MF: madurez fisiológica.

Expt.	Tratamiento	Trigo				Colza			
		E-Es	Es-F	F-MF	E-MF	E-IF	IF-F	F-MF	E-MF
Va	C	754.2	78.4	298.9	1131.5	706.5	72.3	690.1	1468.9
	S	754.2	78.4	331.9	1164.5	706.5	72.3	710.9	1489.7
	HT	754.2	78.4	367.2	1199.8	706.5	72.3	750.9	1529.7
	S+HT	754.2	78.4	366.1	1198.7	706.5	72.3	751.9	1530.7
BA	C	995.8	119.6	377.7	1493.1	1021.0	101.4	802.1	1924.5
	S	995.8	119.6	376.5	1491.9	1021.0	101.4	813.6	1936.0
	HT	995.8	119.6	396.3	1511.7	1021.0	101.4	843.6	1966.0
	S+HT	995.8	119.6	403.3	1518.7	1021.0	101.4	851.8	1974.2

Cuadro S. 3.4. Comparación de las temperaturas máxima, mínima y media registradas durante los experimentos realizados en Valdivia (2019-2020) y Buenos Aires (2020), en relación con la serie climática histórica de cada localidad (1983-2022).

Experimento	Período	Mes	Temperatura		
			Máxima	Mínima	Media
Valdivia	Serie climática (1983–2022)	Septiembre	12,9	4,2	8,0
		Octubre	15,1	5,4	9,8
		Noviembre	17,7	6,8	11,9
		Diciembre	20,8	8,4	14,4
		Enero	23,6	9,4	16,1
	Experimento (2019–2020)	Septiembre	12,6	3,8	7,6
		Octubre	14,7	4,9	9,3
		Noviembre	17,6	7,1	12,0
		Diciembre	22,0	8,3	14,7
		Enero	25,1	9,9	17,0
Buenos Aires	Serie climática (1983–2022)	Julio	15,1	4,7	9,3
		Agosto	17,4	6,0	11,2
		Septiembre	19,6	7,6	13,2
		Octubre	22,9	10,7	16,6
		Noviembre	26,3	13,4	19,9
	Experimento (2020)	Julio	14,5	3,7	8,5
		Agosto	18,9	5,7	11,9
		Septiembre	19,3	6,2	12,3
		Octubre	23,2	10,4	16,5
		Noviembre	23,2	14,4	21,0

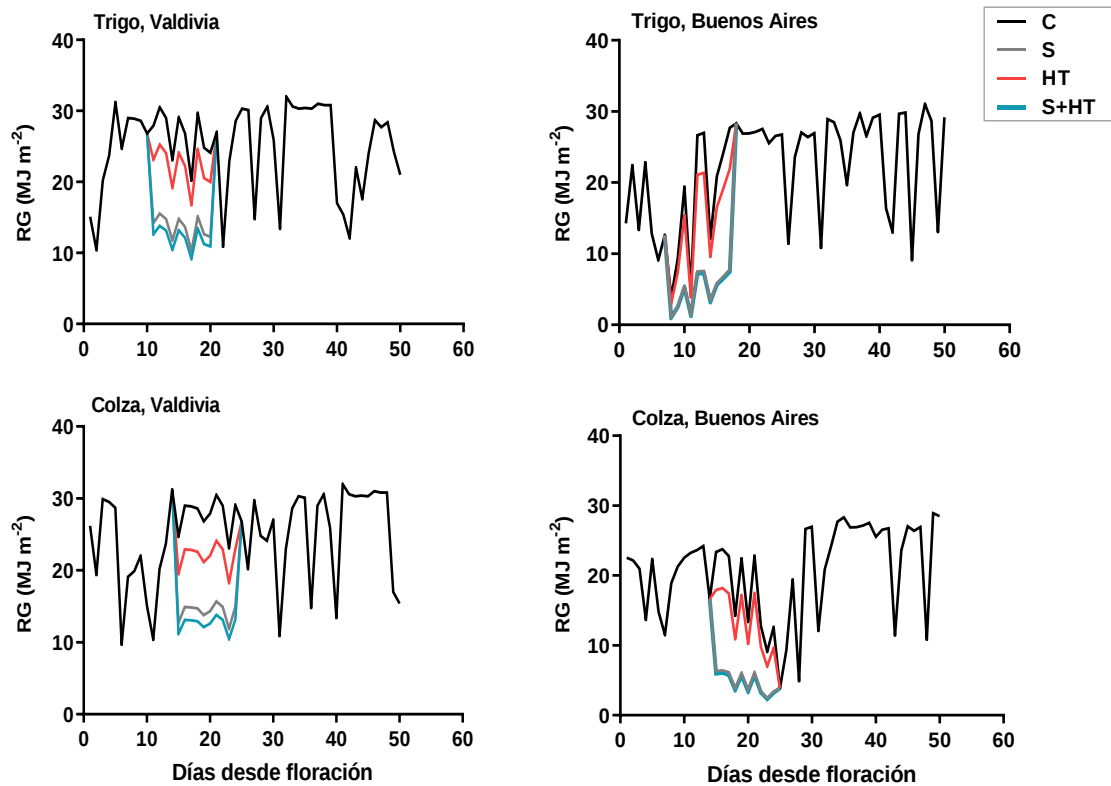


Fig. S. 3.1. Radiación solar global incidente (RG) durante el período posterior a la floración en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicado a trigo (panel superior) y colza (panel inferior) en los experimentos de Valdivia y Buenos Aires.

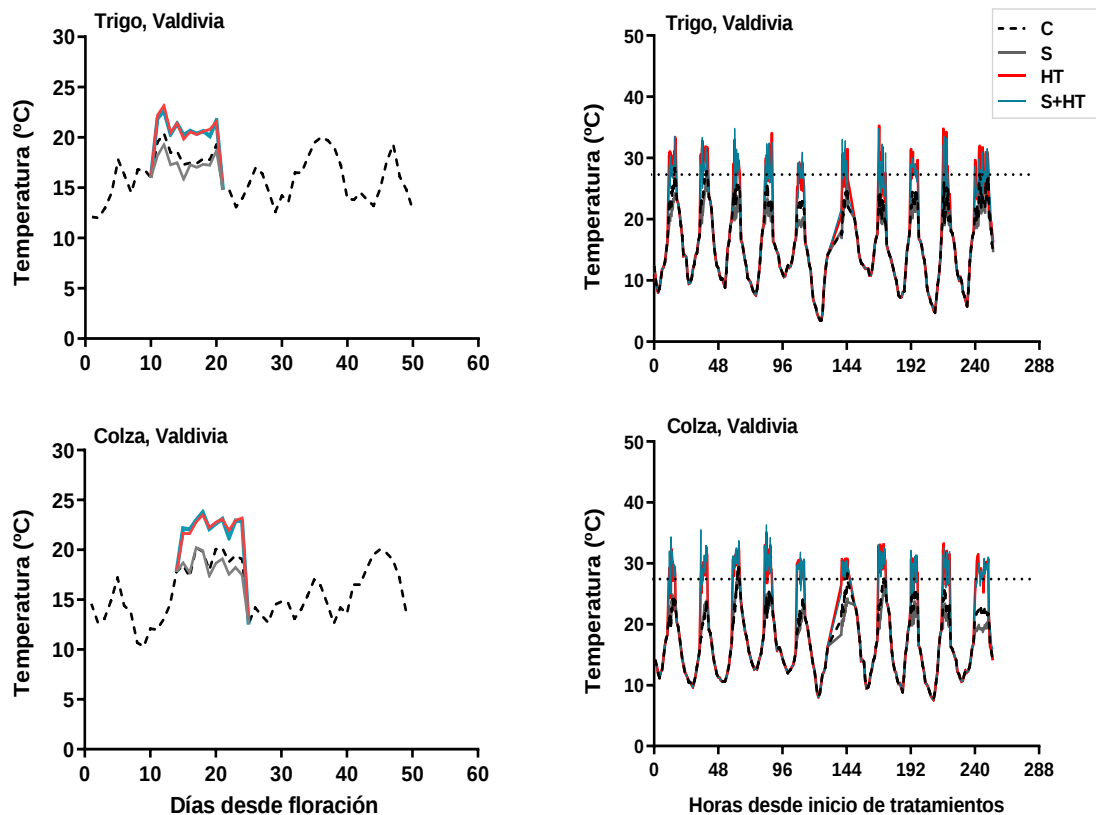


Fig. S. 3.2. Temperatura media diaria durante el período de post-floración (panel izquierdo) y temperatura del aire dentro de las carpas durante las horas de tratamiento (panel derecho) en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados a trigo y colza en el experimento de Valdivia. La línea punteada en el panel derecho representa el umbral de temperatura de 30 °C.

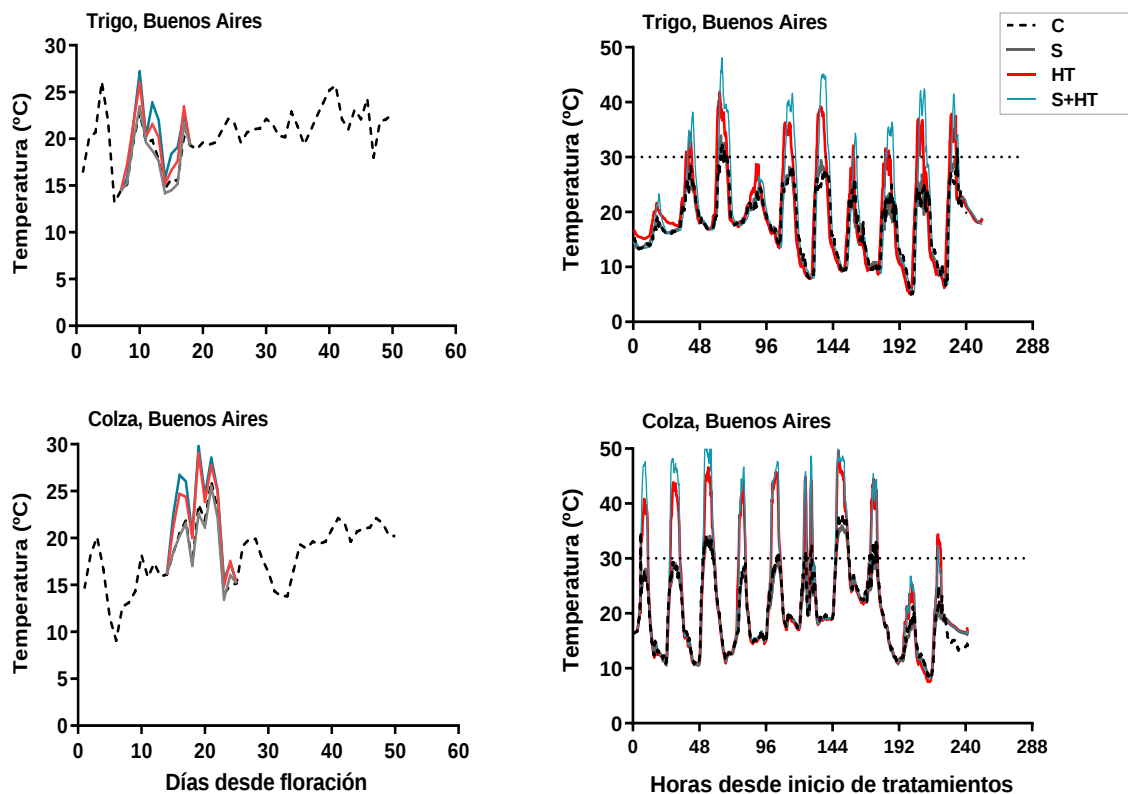


Fig. S. 3.3. Temperatura media diaria durante el período de post-floración (panel izquierdo) y temperatura del aire dentro de las carpas durante las horas de tratamiento (panel derecho) en control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados a trigo y colza en el experimento de Buenos Aires. La línea punteada en el panel derecho representa el umbral de temperatura de 30°C.

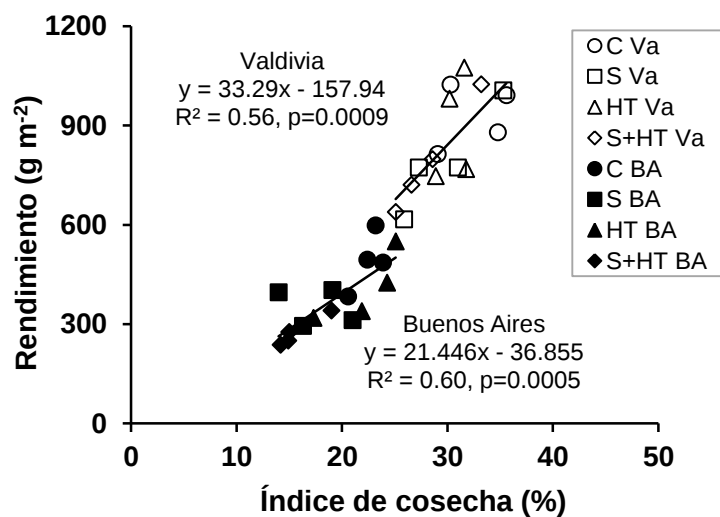


Fig. S. 3.4. Relación entre el rendimiento y el índice de cosecha en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en colza durante la post-floración en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

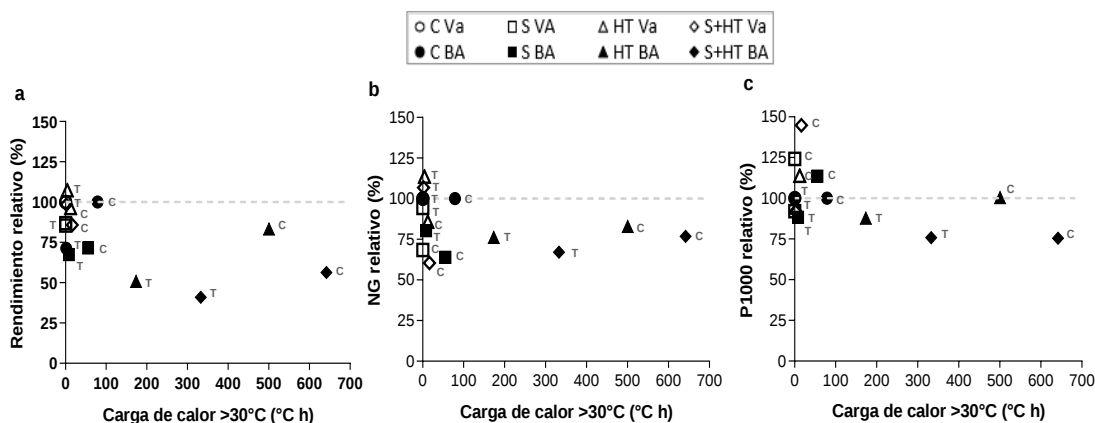


Fig. S. 3.5. Relación entre rendimiento relativo (a), número de grano (NG; b) o peso de mil granos (P1000; c) y la carga de calor en tratamiento control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en trigo y colza en Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Valores relativizados según los tratamientos control de Valdivia y Buenos Aires. T: trigo y C: colza.

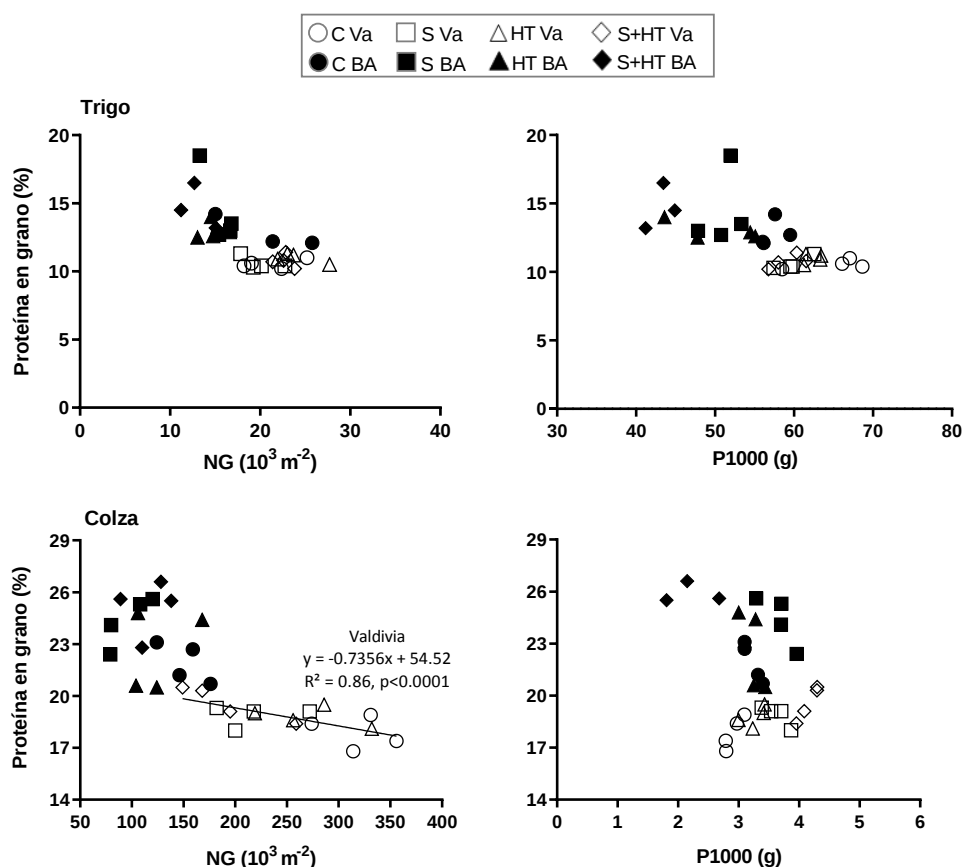


Fig. S. 3.6. Relaciones entre la concentración de proteína en grano y el número de granos (NG) o el peso de mil granos (P1000) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en trigo (panel superior) y colza (panel inferior) durante la post-floración en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

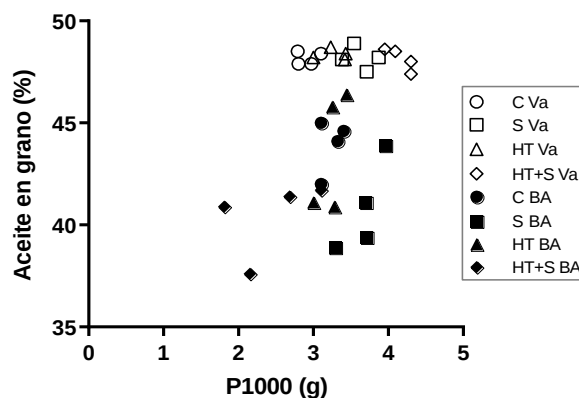


Fig. S. 3.7. Relación entre la concentración de aceite en grano de colza y el peso de mil granos (P1000) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

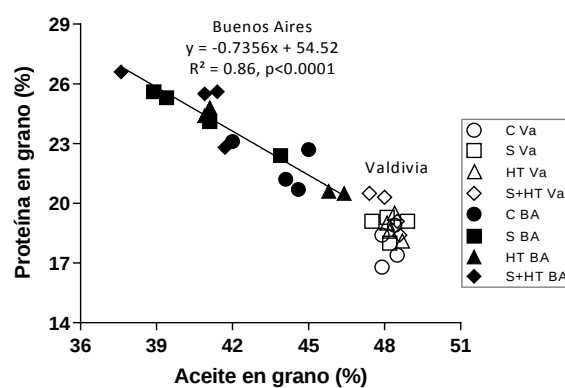


Fig. S. 3.8. Relación entre la concentración de proteína y la concentración de aceite en grano de colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

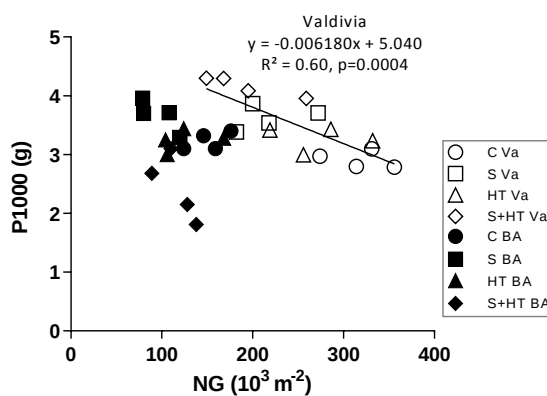


Fig. S. 3.9. Relación entre el peso de mil granos (P1000) y el número de granos (NG) en colza en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT), y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

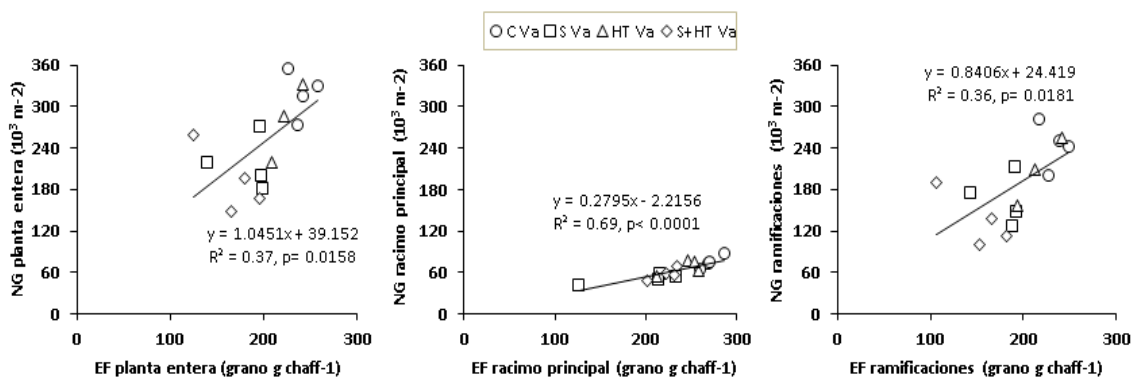


Fig. S. 3.10. Relación entre el número de granos (NG) y la eficiencia de fructificación (EF) en colza en planta entera (panel izquierdo), racimo principal (panel central) y ramificaciones (panel derecho) en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT), y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA).

Capítulo 4: material suplementario

Cuadro S. 4.1. Contenido absoluto de biomasa aérea de trigo en distintos momentos (inicio y fin de tratamientos, madurez y durante post-floración), y biomasa translocada a granos para los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

Especie	Expt.	Trat.	Biomasa aérea				Translocada a granos (g m ²)
			Inicio estrés (g m ²)	Fin estrés (g m ²)	MF (g m ²)	Post-floración (g m ²)	
Trigo	Va	C	997,3 a	1653,3 a	2470,5 a	1250,3 a	-115,7 a
		S	894,3 a	1748,8 a	2004,0 a	1215,0 a	70,0 a
		HT	826,5 a	1909,5 a	2651,3 a	1499,5 a	-367,6 a
		S+HT	839,5 a	1859,8 a	2149,5 a	1309,8 a	27,0 a
	BA	C	1203,3 a	1584,5 a	2287,5 a	769,3 a	7,7 a
		S	1453,6 a	1246,9 a	2094,3 ab	640,7 a	137,4 a
		HT	1271,7 a	1545,8 a	1754,6 b	482,9 a	254,1 a
		S+HT	1341,2 a	1423,8 a	1726,9 b	573,6 a	69,8 a

Cuadro S. 4.2. Contenido absoluto de biomasa aérea de colza en distintos momentos (inicio y fin de tratamientos, madurez y durante post-floración), y biomasa translocada a granos para los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y combinado (S+HT) realizados en los experimentos (Expt.) de Valdivia (Va) y Buenos Aires (BA). Dentro de cada columna y localidad, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0,05$).

Especie	Expt.	Trat.	Biomasa aérea				Translocada a granos (g m ⁻²)
			Inicio estrés (g m ⁻²)	Fin estrés (g m ⁻²)	MF (g m ⁻²)	Post-floración (g m ⁻²)	
Colza	Va	C	803,4 a	2573,6 a	2905,0 a	1928,4 a	-1022,9 a
		S	947,8 a	2040,5 ab	2609,2 a	1544,9 a	-366,8 a
		HT	937,2 a	1889,3 ab	2557,1 a	1619,9 a	-727,2 a
		S+HT	817,7 a	1441,8 b	2615,7 a	1311,2 a	-591,7 a
	BA	C	1162,5 a	2155,3 a	2323,8 a	1161,3 a	-670,8 a
		S	1383,4 a	1886,3 a	2254,7 a	871,3 a	-520,1 a
		HT	1480,0 a	2092,9 a	2108,7 a	628,7 a	-220,3 a
		S+HT	1382,9 a	1653,6 a	1907,1 a	524,3 a	-247,9 a

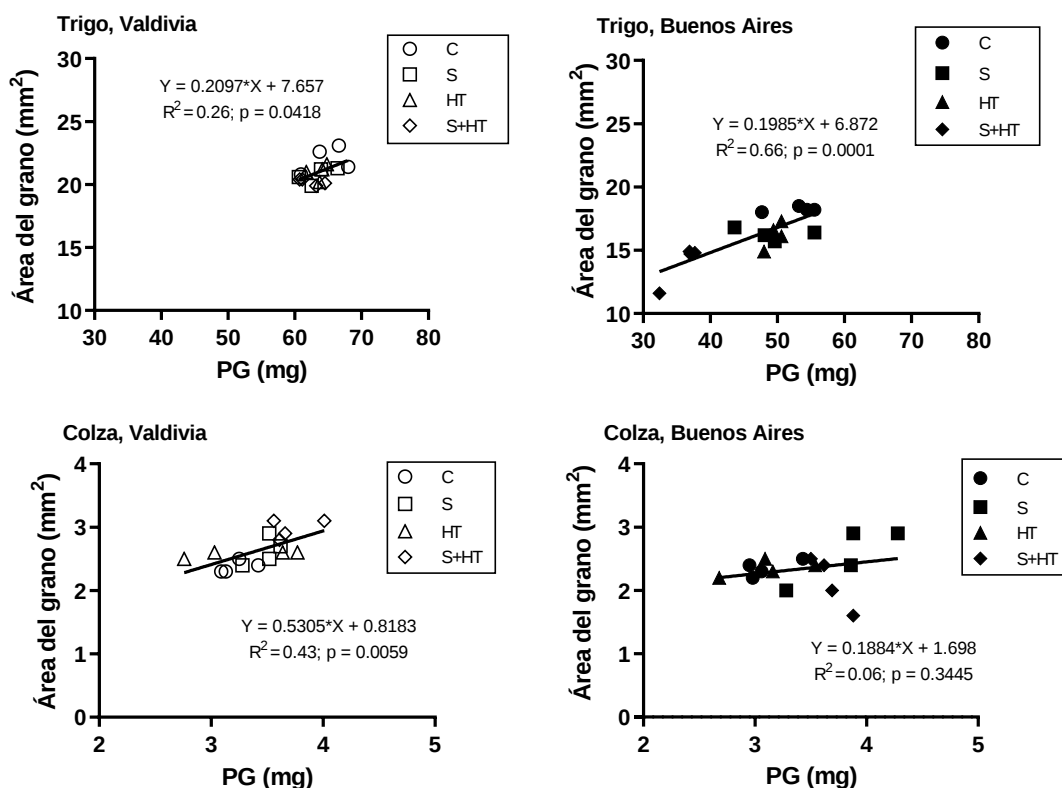


Fig. S. 4.1. Relación entre el área del grano y el peso de grano a madurez en los tratamientos control (C), sombreado (S), alta temperatura (HT) y estrés combinado (S+HT) aplicados en los experimentos de Valdivia (panel izquierdo, símbolos blancos) y Buenos Aires (panel derecho, símbolos negros) en trigo (panel superior) y colza (panel inferior).

Capítulo 5: material suplementario

Cuadro S. 5.1. Cuadro ANOVA de parcelas divididas con los efectos del tratamiento de estrés (control, sombreado, alta temperatura y combinado), la manipulación de F/D (sin manipular, desespiguillado y deshojado) y su interacción.

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo I)					
Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p-valor
Modelo	2427	23	105,52	4,37	0,0009
Rep	49,3	3	16,42	0,68	0,5751
Tratamiento	1808	3	602,51	25,3	0,0001
Tratamiento*Rep	214	9	23,82	0,99	0,482
F:D	327	2	163,52	6,77	0,006
Tratamiento*F:D	28,9	6	4,81	0,2	0,973
Error	459	19	24,15		
Total	2886	42			