



FOTOSÍNTESIS EN LOS ÓRGANOS VERDES DE LA ESPIGA DE TRIGO: ASPECTOS FISIOLÓGICOS Y SU CONTRIBUCIÓN AL LLENADO DE GRANOS

PHOTOSYNTHESIS IN THE GREEN ORGANS OF THE WHEAT EAR: PHYSIOLOGICAL ASPECTS AND ITS CONTRIBUTION TO THE GRAIN FILLING

En homenaje a Enrique Sívori

Eduardo A. Tambussi^{1*}, María L. Maydup¹, Mariana Antonietta¹ & Juan J. Guiamet¹

SUMMARY

Background and aims: The green reproductive organs are photosynthetically active and, in the case of cereals can contribute to crop yield. In wheat and other cereals, this contribution has received greater attention in recent decades. The green parts of the ear possess some advantages over leaves, such as a lower decrease in photosynthetic rate under drought conditions. This improved performance appears to be based on maintaining a better water status, possibly linked to a greater capacity for osmoregulation (osmotic adjustment) and probably due to a lower susceptibility to cavitation in the peduncle. Other attributes (still speculative) could contribute to this strategy of avoiding dehydration in the ear, such as its upright posture (lower energy load during periods of high irradiance). Furthermore, the ear shows greater efficiency in instantaneous water use (photosynthesis/transpiration ratio) compared to leaves. On the other hand, several morphophysiological traits impact the thermal balance of the ear and have implications for yield. The contribution of ear photosynthesis varies depending on the methodology used, germplasm, and experimental conditions, although it is relevant in all cases, and it seems to have increased due to breeding. This review analyzes these aspects of ear physiology and discusses the contributions reported in the scientific literature. Finally, we propose potential outstanding issues and aspects that require further study.

KEY WORDS

Cereals, drought, grain filling, photosynthesis, spike, wheat.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Los órganos verdes de las estructuras reproductivas son fotosintéticamente activos y en el caso de cereales, pueden contribuir al rendimiento del cultivo. En el caso de trigo y otros cereales, esta contribución ha recibido mayor atención en las últimas décadas; las partes verdes de la espiga poseen algunas ventajas respecto a las hojas, tales como mostrar menor reducción de la tasa fotosintética en situaciones de sequía. Este mejor comportamiento parece fundamentarse en el mantenimiento de un mejor estado hídrico, posiblemente vinculado a una mayor capacidad de osmorregulación (ajuste osmótico) y probablemente, por una menor susceptibilidad a la cavitación en el pedúnculo. Otros atributos (aún de carácter especulativo) podrían colaborar a esta estrategia de evitación de la deshidratación en la espiga, tales como su postura vertical (menor carga energética en horarios de alta irradiancia). Asimismo, la espiga muestra una mayor eficiencia del uso del agua instantánea (cociente fotosíntesis/transpiración) comparada a las hojas. Por otro lado, diversos rasgos morfofisiológicos impactan en el balance térmico de la espiga y poseen implicancia en el rendimiento. La contribución de la fotosíntesis de la espiga muestra valores variables según la metodología usada, el germoplasma y las condiciones experimentales, aunque en todos los casos es relevante. En esta revisión se analizan estos aspectos de la fisiología de la espiga, y se discuten las contribuciones reportadas en la literatura científica. Finalmente se proponen posibles temas pendientes y aspectos que deberían ser profundizados.

PALABRAS CLAVE

Cereales, espiga, fotosíntesis, llenado, sequía, trigo.

1. Instituto de Fisiología Vegetal (INFIVE), Universidad Nacional de La Plata- Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), La Plata, Argentina

*eduardo.tambussi @agro.unlp.edu.ar

Citar este artículo

TAMBUSSI, E. A., M. L. MAYDUP, M. ANTONIETTA & J. J. GUIAMET. 2025. Fotosíntesis en los órganos verdes de la espiga de trigo: aspectos fisiológicos y su contribución al llenado de granos. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 60: 285-306.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v60.n3.49484>

Recibido: 14 Jul 2025
Aceptado: 1 Sep 2025
Publicado en línea: 30 Sep 2025
Publicado impreso: 30 Sep 2025
Editor: Federico P. O. Mollard

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

INTRODUCCIÓN

En la gran mayoría de plantas vasculares, las hojas típicas (nomófilos) son las principales fuentes de asimilados para el crecimiento, mantenimiento y ‘llenado’ con sustancias de reserva en estructuras reproductivas (v.g., granos de diversos cultivos). Sin embargo, existen numerosos casos en que otros órganos (no foliares) asumen la función fotosintética tales como los cladodios (de origen caulinar) en la familia Cactaceae y otras familias con morfología convergente (v.g., algunas Euphorbiaceae etc.). Por otra parte, diversas estructuras modificadas (evolutivamente vinculadas a hojas) poseen un papel fotosintético relevante, tal como es el caso de las brácteas (glumas y lemmas), aristas (prolongaciones filiformes de las lemmas; Wilhelm & McMaster, 1996) y el propio pericarpio del grano en espigas de cereales de invierno (v.g., trigos *Triticum* sp, cebada *Hordeum vulgare*; ver Tambussi *et al.*, 2007a). En estos cereales, el llenado de los granos es realizado (considerando la visión más canónica del tema) fundamentalmente por tres fuentes de asimilados: 1. ‘Hoja bandera’, la última hoja que se desarrolla en cada eje caulinar del tallo principal (o de sus ramificaciones, los macollos). 2. Otra fuente de asimilados para el llenado de granos (de tipo secundaria) son los fructanos (polímeros de la fructosa) acumulados en los entrenudos del tallo, los cuales pueden representar un ‘buffer’ importante para sostener el rendimiento en condiciones en que la fotosíntesis foliar se ve comprometida (v.g., episodios de déficit hídrico). Esta fuente de tipo secundaria (asimilados producidos por fotosíntesis de las hojas, traslocados y almacenados como fructanos en células parenquimáticas del tallo) posee gran relevancia como mecanismo amortiguador cuando la fotosíntesis ‘corriente’ (actual) se ve comprometida por factores de estrés (Blum, 1998). 3. La tercera fuente de asimilados durante el llenado de granos es la fotosíntesis de las estructuras verdes de la propia espiga que mencionábamos más arriba; aunque el papel fotosintético de estas estructuras es conocido desde hace décadas (v.g., Blum, 1985, 1986), su relevancia en el llenado (y posiblemente en el rendimiento de cultivo) ha comenzado a profundizarse y esclarecerse más recientemente (Tambussi *et al.*, 2007; Maydup *et al.*, 2010, 2012, 2014; Tambussi *et al.*, 2021). Actualmente existe cierto acuerdo en la disciplina en que la fotosíntesis

de la espiga de trigo y cebada posee relevancia en términos de mantenimiento del rendimiento, en particular en condiciones de estrés. Por ejemplo, existen evidencias directas (aunque de naturaleza correlativa) del rol de la tasa fotosintética de la espiga durante el llenado de granos en diversas líneas/genotipos de trigo sobre el rendimiento, mostrando un alto valor de R^2 entre ambos parámetros (Abbad *et al.*, 2004; Molero *et al.*, 2014). Ahora bien ¿qué rasgos particulares tiene la fotosíntesis de la espiga? Diversos atributos morfológicos, fisiológicos y bioquímicos (algunos de ellos, de naturaleza aún controvertida y que son materia de debate) distinguen a las estructuras verdes de la espiga si lo comparamos a las hojas (en particular, a la ‘hoja bandera’, el órgano por antonomasia más ligado tradicionalmente al llenado de granos en cereales como el trigo).

En primer lugar, para contextualizar adecuadamente el rol fotosintético de la espiga, debemos mencionar las condiciones ambientales en la que transcurre el desarrollo ontogenético (fenología) de los cereales de invierno. Estas especies vegetan desde el otoño o el invierno (fecha de siembra dependiente del tipo de ciclo del cultivar) en condiciones de baja temperatura y de demanda evaporativa en la atmósfera más bien moderada. En cambio, la fase reproductiva propiamente dicha (considerando aquí el período desde espigazón hasta madurez fisiológica) ocurre en condiciones ambientales progresivamente más rigurosas, de mayor temperatura y mayor evapotranspiración potencial a medida que avanza la primavera (meses de octubre-noviembre en Argentina o abril-mayo en regiones del hemisferio norte). Estas condiciones ambientales más ‘estresantes’ que ocurren hacia el final del ciclo y durante el llenado de granos (más aún en climas de tipo Mediterráneo, Araus *et al.*, 2002), pueden afectar el desempeño fotosintético (v.g., cierre estomático por sequía y/o aumento de la fotorrespiración por mayor temperatura) y el crecimiento (v.g., reducción de la turgencia) entre muchos otros aspectos fisiológicos (v.g., Lawlor & Tezara, 2009). Diversos atributos/rasgos de estos órganos fotosintéticos podrían conferir una ventaja comparativa a la espiga como ‘fuente’ para el llenado de granos, y propiciar así el sostenimiento del llenado de granos en estas condiciones ambientales estresantes. Algunos de estos rasgos han sido estudiados intensamente

en la disciplina, mientras que otros han sido sugeridos o escasamente analizados a nivel experimental. Entre estos atributos particulares de la espiga como órgano fotosintético, se pueden enumerar: 1. Cierta resiliencia a la sequía (o más estrictamente, cierto comportamiento de ‘escape’ al desbalance hídrico; ver más abajo en la sección correspondiente) en las brácteas y aristas; por ejemplo, las estructuras verdes de la espiga poseen una morfología e histología de tipo xeromórfica, v.g., mayor porcentaje de tejido esclerenquimático, en particular en las aristas y muestran mayor capacidad de osmorregulación (ver más adelante); 2. La posibilidad de la existencia de metabolismo C_4 en partes de la espiga, lo cual ha sido materia de intenso debate en los últimos años y cuyas evidencias son aún controversiales en la disciplina; 3. Capacidad de reasimilar (*i.e.*, refijar) el CO_2 respirado por los granos (Kriedemann, 1966; Bort *et al.*, 1996); 4. Una mayor proximidad de las estructuras verdes como ‘fuente’ en relación a los ‘destinos’ (*i.e.*, granos) si lo comparamos a las hojas (menor distancia de transporte a nivel floemático). 5. La posición más bien erectófila (vertical) de la espiga (comparada a la postura parcialmente planófila de la hoja bandera), lo cual podría conferir cierta ventaja a nivel de uso de la radiación (mejor aprovechamiento de la luz con el sol con baja inclinación solar, y menor incidencia en horas del mediodía con exceso de irradiancia). De los atributos enumerados, la capacidad de refijación (reasimilación de CO_2 respirado, básicamente por los granos) fue analizada y revisada en detalle previamente (Tambussi *et al.*, 2007), mientras que la discusión sobre la presencia hipotética (y ampliamente debatible) de cierto metabolismo C_4 en la espiga fue revisada en forma pormenorizada en Tambussi *et al.* (2021). En el presente artículo se focalizará en la ‘performance’ fotosintética de la espiga, la eficiencia del uso del agua, así como el grado de contribución al llenado de los granos en diversos escenarios ambientales (en particular, en condiciones de déficit hídrico).

Aunque la revisión se centrará principalmente en las especies de trigo (trigos hexaploide, *Triticum aestivum* ‘trigo panadero’, y trigo tetraploide, *T. turgidum* var. *durum* ‘trigo candeal’) también se harán referencias puntuales a la cebada (*Hordeum vulgare*) y eventualmente a otros cereales con metabolismo fotosintético C_3 .

Estrategias generales de las plantas frente al déficit hídrico

Con el objeto de contextualizar adecuadamente y acordar cierto uso de la terminología con el lector, iniciaremos esta revisión definiendo los tipos de ‘estrategias’ de las plantas frente al déficit hídrico, con especial énfasis en aquellos atributos relevantes en cultivos. En primer lugar, deben mencionarse las respuestas de ‘escape’, que incluyen cambios adaptativos (*i.e.*, modificados evolutivamente o con la presión de selección artificial del mejoramiento) en el ciclo fenológico que determinan que la planta no se enfrenta al estrés, sino que lo elude. En cereales de invierno, una típica estrategia de escape es el adelantamiento (comparando variedades liberadas en diferentes épocas) de la fecha de espigazón y anthesis, lo que conduce a un llenado de los granos más temprano (Araus *et al.*, 2002). Esta fenología elude (o al menos minimiza) el período más estresante de finales de la primavera, donde las condiciones son más rigurosas (v.g., evapotranspiración y temperaturas más altas). El segundo tipo de estrategias es la ‘evitación’, que consiste en adaptaciones (rasgos de la especie o genotipo) o aclimataciones (respuestas del individuo dependientes del ambiente) que promueven el mantenimiento del estado hídrico de los tejidos (*i.e.*, se impide o se minimiza la deshidratación). Esta respuesta puede obtenerse por la disminución de la pérdida de agua (v.g., alto control estomático; v.g., Buckley, 2005) o por aumento de la captación de agua (v.g., sistemas de raíces más profundas v.g., Manschadi *et al.*, 2006, ajuste osmótico, v.g., Chimenti *et al.*, 2006). En cultivos, este tipo de comportamiento de evitación está entre las estrategias más relevantes para el sostenimiento del rendimiento (y no meramente la supervivencia) en condiciones de sequía. Finalmente, el tercer tipo de estrategias lo conforman las respuestas de tolerancia *sensu stricto*. Este término refiere a la capacidad de los tejidos de soportar condiciones de deshidratación y desecación (Contenido Relativo de Agua- RWC o CRA- inferiores a 40 %), cuyo ejemplo extremo son las plantas poiquilohídricas (*i.e.*, reviviscentes; Zhang & Bartels, 2018). Este tipo de adaptaciones, si bien biológicamente relevantes a nivel de mejorar la supervivencia, parecen resultar menos importantes a nivel de su impacto en cultivos. En las secciones siguientes se discutirá el comportamiento de la espiga de cereales C_3 en el contexto que acabamos de describir, analizando el tipo de respuesta frente al déficit hídrico.

Fotosíntesis en la espiga en condiciones de déficit hídrico

Es ampliamente conocido que eventos de déficit hídrico ('sequía') promueven una caída de la actividad fotosintética, causalmente vinculada (al menos inicialmente) al cierre estomático (Lawlor & Tezara, 2009). La fotosíntesis de la espiga de especies de *Triticum* es mantenida (sostenida) en condiciones de sequía si lo comparamos al comportamiento de la hoja bandera. Esto ha sido documentado en diversos trabajos, sea por medidas directas de intercambio de gases y asimilación de CO₂ (v.g., Tambussi *et al.*, 2005; en trigo duro) como con estimaciones mediante *proxys* de la fotosíntesis (rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II, fluorescencia modulada de la clorofila (Tambussi *et al.*, 2005 en trigo duro; Maydup *et al.*, 2014 en trigo panadero)). Similares resultados (*i.e.*, mayor sostenimiento de la fotosíntesis de la espiga en sequía) fueron observados en diversas especies de *Triticum*. Por ejemplo, en *T. boeoticum* (trigo diploide), *T. diccoides* (trigo tetraploide) y *T. aestivum* (hexaploide) sometidos a sequía, la tasa fotosintética neta (An) de la espiga se redujo (comparado al tratamiento 'control', *i.e.*, bien regado) entre un 6 y un 10 % en plantas sufriendo déficit hídrico. Por el contrario, en el mismo escenario, la An de la hoja bandera decreció en un valor cercano al 20 % (Li *et al.*, 2020). Existen algunas evidencias de que existiría variabilidad interespecífica dentro del género *Triticum* en cuanto al comportamiento de la fotosíntesis frente a condiciones de déficit hídrico: esta 'tolerancia' a la sequía en la espiga es más acentuada en trigos de ploidía menor (diploides y tetraploides versus hexaploides; Li *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2020) aunque se ignoran las bases fisiológicas de este comportamiento y tampoco se conoce si existe realmente una relación causal entre ploidía y grado de tolerancia al estrés hídrico.

Ahora bien, ¿cuál es la base mecánica de este mejor comportamiento de los órganos verdes de la espiga en condiciones de sequía? En brácteas y aristas existe mantenimiento del estado hídrico, tal como evidencian parámetros como el contenido relativo de agua (CRA o RWC, *Relative Water Content* en literatura científica internacional) (v.g., Tambussi *et al.*, 2005; Maydup *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2017). En trigo duro, por ejemplo, se observó que las brácteas (glumas) mantuvieron un CRA ca.

81 % y las aristas ca. 86 %, en condiciones en que la hoja bandera registraba valores de CRA menores (ca. 75 %). En trigo panadero, se registraron similares valores de mantenimiento del CRA de las aristas comparado a la hoja bandera (ca. 87 % versus 76 % respectivamente; Maydup *et al.*, 2014). Otros trabajos posteriores reportan resultados similares en cuanto al mejor mantenimiento del CRA en órganos de la espiga (Li *et al.*, 2017 para *T. diccoides*- especie tetraploide- y *T. aestivum*; Ding *et al.*, 2018). Pero, ¿cómo mantienen el balance hídrico (al menos parcialmente) los órganos fotosintéticos de la espiga?: a priori y como fue señalado en Tambussi *et al.*, (2021) una explicación (con evidencias experimentales) es la mayor capacidad de ajuste osmótico (AO) de estos órganos (Morgan, 1980; Tambussi *et al.*, 2005). Más recientemente, esta respuesta diferencial al déficit hídrico entre hojas y órganos verdes de la espiga ha sido reportada también en cebada (Hein *et al.*, 2016). En este trabajo se observó mayor capacidad de AO y un mejor mantenimiento del CRA en aristas y brácteas (comparado a la quinta hoja) en plantas sometidas a sequía por suspensión del riego; también se observó un mantenimiento de la tasa fotosintética en las aristas, aunque solo transitoriamente durante el tratamiento (Hein *et al.*, 2016). O sea, el AO parece estar implicado en esta respuesta de 'evitación de la deshidratación', con la concomitante repercusión a nivel de actividad fotosintética. Sin embargo, algunos aspectos no han sido suficientemente profundizados. Por ejemplo, en Tambussi *et al.*, (2005) se observa que la arista es la estructura con mejor mantenimiento del CRA, a pesar de mostrar un menor valor de AO respecto de otros órganos de la espiga (aunque con mayor capacidad de AO respecto de hojas). Evidentemente, otros rasgos (más allá del AO) que contribuyan a mantener un CRA más alto deberían explicar esta aparente inconsistencia.

Un atributo que podría impactar positivamente sobre el balance hídrico en la espiga podría ser su posición erectófila; la postura vertical, lo cual determina una menor irradiancia en horas del mediodía (y por ende, menor carga energética) en brácteas y aristas podría ser relevante en términos de la pérdida transpiratoria de agua (ver sección sobre el balance térmico en la espiga). Por otro lado, y siempre en el terreno hipotético, la arista por su estructura filiforme (y por ende con una capa

límite presumiblemente menor), podría tener una mayor pérdida convectiva de calor al ambiente. Futuros estudios deberían analizar esta posibilidad.

Recientemente, en un trabajo se reportó que el pedúnculo de trigo panadero posee una mayor resistencia a la cavitación en el xilema en condiciones de sequía (Harrison Day & Brodribb, 2023). En ese estudio, el P_{50} (es decir, el potencial hídrico al cual el 50 % del xilema sufre cavitación) fue sensiblemente mayor en la hoja bandera que en el pedúnculo. En otras palabras, la continuidad de la columna de agua de la solución del xilema se interrumpió a un potencial hídrico mayor en la hoja que en el pedúnculo (el cual suministra agua a la espiga). Además, el pedúnculo mostró una mayor capacidad de recuperación (en comparación con la hoja bandera) después de un período de sequía seguido de rehidratación. Este comportamiento podría ser clave para explicar el mantenimiento del balance hídrico en la espiga (Harrison Day & Brodribb, 2023) y merece ser profundizado. Curiosamente, los autores solo discuten la importancia de su hallazgo en términos de la relevancia del suministro de agua a los granos, sin considerar el impacto en el papel fotosintético de la espiga como ‘fuente’.

En definitiva, ambos atributos descriptos más arriba (*i.e.*, la mayor capacidad de AO y una menor susceptibilidad a la cavitación del xilema del pedúnculo) podrían en conjunto impactar positivamente en el mantenimiento de un mejor estado hídrico (*v.g.*, mayor CRA) en situación de sequía. Si consideramos que el flujo de agua hacia la espiga depende del gradiente de potencial agua, el AO puede permitir el mantenimiento de la turgencia en tejidos de brácteas y aristas en condiciones de déficit hídrico; por otra parte, el mantenimiento de la conductividad hidráulica también podría ser clave en ese escenario.

Más recientemente se reportaron algunos trabajos que buscan dar una visión más completa de la espiga u ‘holística’ (*v.g.*, Vicente *et al.*, 2018), compilando gran número de datos provenientes de diversas metodologías, tales como ‘ómicas’ (transcriptómica, metabolómica), índices espectroradiométricos, entre otros parámetros. Estudios semejantes de transcriptómica y metabolómica se han reportado también en glumas de cebada (Kohl *et al.*, 2015). Aunque la interpretación de estos trabajos es algo compleja (y en algún sentido, oscura), permite

extraer alguna información interesante. Por ejemplo, Martínez-Peña *et al.* (2023) reportan en trigo duro que los órganos fotosintéticos de la espiga tienen un mejor comportamiento frente al déficit hídrico, evaluado en términos de los cambios en diversos metabolitos del carbono (sacarosa, glucosa, fructosa *etc.*). Los metabolitos de la lámina de la hoja bandera, por el contrario, mostraron mayor susceptibilidad al cambio en condiciones de déficit hídrico. Es decir, esto refuerza la idea que los órganos verdes de la espiga son ‘resilientes’ a episodios de sequía (Tambussi *et al.*, 2021).

Aspectos morfo-fisiológicos de los estomas en órganos verdes de la espiga

Con la excepción del pericarpio del grano (el cual posee solo unos pocos estomas restringidos a la zona apical; ver Tambussi *et al.*, 2007a), brácteas (glumas y lemmas) así como las aristas de trigo poseen una densidad estomática comparable (en orden de magnitud, aunque algo menores en general) a la de la hoja bandera (Tambussi *et al.*, 2005; Tambussi *et al.*, 2007a). Sin embargo, en cada órgano existen diferencias según localización puntual (*v.g.*, cara adaxial *vs.* abaxial) y obviamente existe variabilidad a nivel genotípico (*v.g.*, cultivar, Ding *et al.*, 2018). En cuanto a la tipología, los estomas de la espiga son alteriformes (‘gramináceo’ según la terminología de Metcalfe & Chalk, *i.e.*, como toda Poaceae, semejantes a lo observado en hoja bandera; *v.g.*, Lawson & Matthews, 2020) y dispuestos en las secuencias lineales (hileras longitudinales), también típicas de las gramíneas. Ahora bien ¿es normal la fisiología -mecanismo de apertura-cierre- de estos estomas o han perdido su funcionalidad? (debe notarse que en otras estructuras de origen foliar; *v.g.*, pétalos, existen estomas funcionales, al menos en algunas especies; *v.g.*, Huang *et al.*, 2018). Diversas evidencias sugieren que los estomas de brácteas y aristas son funcionales (*i.e.*, su ostiolo no posee tamaño fijo) y responden a diversos factores ambientales. Por ejemplo, la conductancia estomática en la espiga disminuyó (aunque en menor medida que en la hoja bandera, tal como fue mencionado anteriormente) en plantas sometidas a déficit hídrico (Abbad *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2017; Ding *et al.*, 2018) sugiriendo respuesta activa al ABA (aunque no pueden descartarse movimientos de carácter hidropasivo, *v.g.*, Franks & Farquhar, 2007). Esta

respuesta fue de menor magnitud que en la hoja bandera, evidenciado por una menor reducción de la conductancia estomática en plantas estresadas (Abbad *et al.*, 2004; Ding *et al.*, 2018). En otro estudio, también se ha reportado que la composición isotópica del ^{13}C no se modificó sustancialmente (respecto de controles bien regados) en las glumas de plantas sometidas a déficit hídrico (Vicente *et al.*, 2018), lo que sugiere escaso o nulo cambio en la conductancia estomática ante el episodio de estrés. Por otro lado, en plantas con buen estado hídrico la composición isotópica del ^{13}C de la espiga muestra valores mayores que la hoja bandera (*i.e.*, poseen menor discriminación del ^{13}C) (Araus *et al.*, 1993; Li *et al.*, 2017 para *T. diccoides*; Vicente *et al.*, 2018), evidenciando probablemente una restricción (constitutiva) a la difusión de CO_2 (*v.g.*, menor conductancia estomática, restricción a nivel de espacios intercelulares; Araus *et al.*, 1993; véase la sección correspondiente a eficiencia del uso del agua en la espiga).

Más allá de la 'evitación': ¿existe tolerancia al déficit hídrico en los tejidos verdes de la espiga?

La existencia de una verdadera 'tolerancia' (en el sentido de resistencia a la deshidratación de tejidos, tal como fue definido más arriba) en la espiga está nada o pobremente documentada. Por el contrario, hemos discutido anteriormente que la espiga se comporta en realidad como un órgano (o conjunto de órganos) que mantiene el balance hídrico en condiciones de sequía (*i.e.*, tendría una estrategia de 'evitación'). Además, tal como hemos delineado en la Introducción, en vegetales la verdadera tolerancia al déficit hídrico se asocia más a la supervivencia frente a condiciones de deshidratación/desección intensa que al mantenimiento del estado hídrico y de los procesos fisiológicos asociados (*v.g.*, fotosíntesis), tal como sucede en las plantas poiquilohídricas (*v.g.*, Zhang & Bartels, 2018).

Por otra parte, en ciertas ocasiones la supuesta 'tolerancia en la espiga' ha sido abordada con aproximaciones experimentales inadecuadas y cuyos resultados son de interpretación dudosa. Por ejemplo, un artículo reporta una 'tolerancia a la desecación' en la espiga de trigo (Rane *et al.*, 2019) mostrando un mantenimiento del rendimiento cuántico potencial del fotosistema II (estimado a través del parámetro F_v/F_m , índice derivado

de mediciones en oscuridad de la fluorescencia modulada de la clorofila; Baker, 2008). Ese trabajo (Rane *et al.*, 2019) evalúa la caída de F_v/F_m en tratamientos de desecación (órganos cortados, en períodos de horas) y básicamente se observan dos fenómenos: 1. comparado al trigo panadero, el trigo duro muestra una caída menos acentuada de F_v/F_m , tanto la hoja bandera como en la espiga, y 2. en trigo panadero, la caída de F_v/F_m es más grande en la hoja bandera respecto de la espiga y también se observó un aumento de la fluorescencia basal F_0 , lo cual es considerado (junto a la caída de F_v/F_m) un indicio de daño al fotosistema II (Baker, 2008). O sea, el trabajo reporta una supuesta mayor 'tolerancia' a la deshidratación en trigo duro versus trigo panadero, y por lado, mayor tolerancia en la espiga versus la hoja bandera. A pesar de que estos resultados pueden resultar interesantes, deben tomarse con mucha cautela, por diversas razones. En primer lugar, el análisis de órganos cortados y su evaluación de la desecación (en lapsos de horas) es sumamente cuestionable como abordaje experimental. Este tipo de experimentos provoca una pérdida brusca del estado hídrico, lo cual fuerza las condiciones y puede alterar el nivel de daño a nivel tisular. Una prueba de ello es que el parámetro F_v/F_m es un coeficiente que suele cambiar escasamente en plantas sometidas a estrés hídrico en condiciones realistas (*v.g.*, sequía impuesta en forma paulatina y en 'planta entera') (Lawlor & Tezara, 2009). Una caída tan acentuada de F_v/F_m como la observada (cercana a 0,3 en solo 4 horas; Rane *et al.*, 2019) sugiere que se trata de condiciones poco realistas y de un nivel de estrés extremo. De hecho, no se reportan en ese trabajo valores de 'documentación del estado hídrico' de los tejidos (*v.g.*, potencial agua, CRA, sí reportan datos de % de agua y solo en la espiga), lo cual resulta crucial para poder ponderar adecuadamente los resultados en un estudio de este tipo. Si bien este es un ejemplo puntual de la bibliografía, lo describimos aquí con cierto detalle como ejemplo paradigmático de ciertos abordajes cuestionables publicados en la disciplina, y cuyos resultados e interpretaciones no son debidamente ponderados en la literatura científica.

Otro tipo de trabajos intentan dar explicaciones diversas de la 'tolerancia' de la espiga al déficit hídrico. Por ejemplo, un aspecto que ha sido analizado es la mayor capacidad del sistema

antioxidante en la espiga y su posible vinculación al comportamiento de sus estructuras fotosintéticas frente a la sequía (v.g., Lou *et al.*, 2018). El déficit hídrico, debido al cierre estomático (y a la consecuente caída del nivel de CO_2 en el mesófilo), puede provocar la aparición de destinos alternativos de electrones a nivel tilacoidal promoviendo el aumento de especies v.g., reactivas del oxígeno (ROS, del inglés ‘Reactive Oxygen Species’) (v.g., Kerchev & Van Breusegem, 2022). Estas ROS (anión superóxido O_2^- , H_2O_2 , radical hidroxilo) pueden provocar la peroxidación de lípidos (Foyer *et al.*, 1994), carbonilación de proteínas (v.g., Tambussi *et al.*, 2000) entre otros daños a macromoléculas. En décadas pasadas, numerosos trabajos analizaron cambios en el sistema antioxidante foliar en plantas sufriendo déficit hídrico y otro tipo de adversidades ambientales (Kerchev & Van Breusegem, 2022). Un interrogante aún no resuelto es cuán relevante es realmente el daño oxidativo si lo comparamos con otros efectos fisiológicos primarios en condiciones de estrés hídrico (*i.e.*, reducción del crecimiento por pérdida de turgencia, caída de la tasa fotosintética por cierre estomático). En el trabajo de cebada citado anteriormente (Hein *et al.*, 2016), los autores proponen en la espiga una estrategia de ‘evitación’ (‘avoidance’ en el original) relacionada a la mayor capacidad de ajuste osmótico (descrita más arriba), y otra ‘estrategia de tolerancia’ vinculada a la remoción (‘scavenging’) de ROS; sin embargo, en ese artículo no se presenta ninguna evidencia que apoye esta idea (v.g., no se cuantifican antioxidantes no enzimáticos, ni enzimáticos). En otro trabajo (v.g., Bendou *et al.*, 2022) la respuesta antioxidante (además de errática) no muestra relación causal con una supuesta tolerancia al déficit hídrico en la espiga. En trigo panadero se ha observado que las glumas poseen mayor actividad (*vs.* hoja bandera) de la enzima superóxidodismutasa, catalasa y peroxidasa (Kong *et al.*, 2015); por otra parte, las glumas poseen un (levemente) menor estado estacionario ROS en sus tejidos. Paralelamente, las glumas muestran un mayor estado de de-epoxidación del ciclo de las xantófilas (proporción de zeaxantina + anteraxantina respecto al pool total de xantófilas de ciclo) asociado a mayor *non photochemical quenching* (NPQ). Todos estos datos señalan que las glumas poseen una mayor protección a nivel de disipación de energía y de eliminación de ROS (Kong *et al.*, 2015). La real implicancia a nivel

biológico y más aún a nivel de cultivo de estos hallazgos, sin embargo, está lejos de ser clarificada, ya que los análisis son meramente correlativos (o aún, solo ‘asociativos’), no existiendo evidencias de vinculación mecanística con una ‘tolerancia’ de la espiga a estreses ambientales.

En definitiva, si consideramos la fisiología de la espiga en forma integral, es posible que la respuesta antioxidante no sea la causa central de una ‘tolerancia’ al déficit hídrico; el estrés oxidativo podría representar un proceso de carácter secundario y concomitante a otros efectos deletéreos (primarios y más relevantes). Las estrategias de ‘evitación’ de la deshidratación descritas más arriba (menor susceptibilidad a la cavitación del pedúnculo (Harrison Day & Brodribb, 2023, y/o la mayor capacidad de ajuste osmótico; Tambussi *et al.*, 2005; Hein *et al.*, 2016) parecen ser explicaciones más plausibles (y parsimoniosas) para sustentar el mantenimiento de la actividad fotosintética de la espiga en condiciones de sequía.

Integrando el intercambio de gases en la espiga: eficiencia del uso del agua

Antes de iniciar esta sección, vamos a delimitar la terminología de los diferentes usos del concepto de ‘eficiencia del uso del agua’ (EUA) en plantas. En el contexto de este artículo, definiremos a la EUA instantánea ($\text{EUA}_{\text{instant}}$) a nivel de intercambio de gases como el cociente entre la tasa fotosintética neta (A_n) y la tasa transpiratoria, ambas magnitudes medidas simultáneamente por metodología IRGA (‘Infra Red Gas Analyzer’). Alternativamente, nos referiremos a la EUA intrínseca (EUA_{intr}) como el cociente entre A_n y la conductancia estomática (Gs), una forma de expresar la EUA que se focaliza en el intercambio de gases a nivel estomático, prescindiendo de la demanda evaporativa del ambiente (Tambussi *et al.*, 2007b).

La espiga como órgano fotosintético posee una mayor eficiencia del uso del agua instantánea respecto de la hoja bandera, lo cual ha sido cuantificado directamente por metodología IRGA (*i.e.*, tasa fotosintética/tasa transpiratoria, tal como fue definido más arriba) así como estimada indirectamente por discriminación del ^{13}C (Araus *et al.*, 1993). En este trabajo se reporta una mayor $\text{EUA}_{\text{instant}}$ en la espiga (debe tenerse en cuenta que la alta tasa respiratoria de los granos en crecimiento ‘distorsiona’ el valor de A_n medido

en un sistema IRGA, cosa que no sucede en una hoja cuya tasa respiratoria es de menor magnitud). En un trabajo de Abbad *et al.*, (2004) se observó que en condiciones de buena irrigación ('100 % capacidad de maceta') la EUA_{intr} es algo menor en la espiga que en la hoja bandera, aunque la $EUA_{instant}$ es similar en ambos órganos. Por otra parte, en condiciones de déficit hídrico ambos parámetros son mayores en la espiga que en la hoja (ver v.g., Fig. 1 en Abbad *et al.*, 2004). Esto puede explicarse, tal como fue descripto anteriormente, por el hecho de que en la espiga la reducción de la tasa fotosintética en condiciones de déficit hídrico es de menor magnitud que en la hoja.

Tal como fue mencionado anteriormente, otra línea de evidencia que apoya la mayor EUA en órganos de la espiga (respecto hoja bandera) proviene de la discriminación isotópica del ^{13}C ($\Delta^{13}C$) de brácteas y aristas (Araus *et al.*, 1993; Gebbing & Schnyder, 2001; Sánchez-Bragado *et al.*, 2014b; Vicente *et al.*, 2018). En especies con metabolismo C_3 está ampliamente demostrada la correlación negativa entre $\Delta^{13}C$ y la EUA_{inst} , lo cual posee tanto una base mecanística (a través de modelos; Farquhar *et al.*, 1989) como empírica (v.g., Ehdaie *et al.*, 1991). En órganos de la espiga, los valores de $\Delta^{13}C$ son menores respecto de la hoja (v.g., ca. 17 ‰ versus ca. 19 ‰; Araus *et al.*, 1993), indicando una mayor EUA_{inst} , lo cual evidencia probablemente restricción a la difusión de CO_2 (ver más adelante). Debe aclararse que estos datos son provenientes de extractos de azúcares solubles, o sea, esta $\Delta^{13}C$ corresponde a fotosintatos recientes y no meramente a la 'firma isotópica' de carbohidratos estructurales elaborados por otras fuentes. Un factor principal que incide en la discriminación del ^{13}C en especies C_3 es la concentración intercelular de CO_2 (C_i), lo cual es regulado fundamentalmente por la conductancia estomática (Cernusak *et al.*, 2013). Por esta razón, puede especularse que en los tejidos de órganos verdes de la espiga (los cuales presentan menores valores de $\Delta^{13}C$; ver citas bibliográficas más arriba) existe *per se* una restricción a la difusión de gases; Araus *et al.*, 1992 en Triticale, Araus *et al.*, 1993 en trigo duro). En otras palabras, la mayor EUA_{inst} de la espiga (comparada a las hojas) probablemente esté vinculada a un menor C_i en los espacios intercelulares, producto de una menor difusión (v.g., baja conductancia estomática, reducidos espacios intercelulares).

Finalmente puede mencionarse que es dificultoso ponderar adecuadamente la relevancia de la mayor EUA_{inst} de la espiga en su impacto a nivel del canopeo completo. Por un lado, no se conoce la magnitud del gasto transpiratorio total a nivel de órgano en la espiga y su relación al consumo de agua del cultivo. Por otro, no debe confundirse una mayor EUA (intrínseca, instantánea) con una supuesta tolerancia al déficit hídrico. Tal como dijimos más arriba, la mayor EUA en la espiga podría ser debida simplemente a sus propiedades a nivel de restricción a la difusión de gases y no necesariamente un atributo positivamente vinculado a la performance a nivel de cultivo. Futuros estudios deberán profundizar y clarificar estas cuestiones.

Temperatura de la espiga y efectos sobre el rendimiento

En esta sección analizaremos algunas características de la espiga que afectan su balance térmico y su posible relación con el rendimiento en condiciones de altas temperaturas. En primer lugar se discutirán brevemente los efectos de la temperatura sobre el rendimiento, poniendo el foco en el efecto de las altas temperaturas al inicio y al final del periodo reproductivo; en segundo lugar, se analizarán características morfofisiológicas de las espigas (v.g., largo del pedúnculo, presencia de aristas, densidad estomática de las brácteas, contenido de sílice) que podrían tener implicancias en el balance térmico de las mismas.

Aunque el efecto adverso de las altas temperaturas sobre el rendimiento de trigo es un tema que escapa al alcance de este artículo, pueden mencionarse algunas cuestiones fundamentales. Por un lado, debe diferenciarse las temperaturas crónicamente altas (T^o media de crecimiento entre 18 °C-25 °C y máximas diurnas de 32 °C durante el llenado de granos) de eventos puntuales de altas temperaturas ($T^o > 32$ °C) (Wardlaw, 1994; Wardlaw & Wrigley, 1994). Las temperaturas elevadas en términos generales modifican la tasa de desarrollo y crecimiento de las plantas afectando negativamente al rendimiento (Reynolds *et al.*, 1994; Araus, 2002), normalmente asociado a una reducción en el índice de área foliar y duración del área verde. Los últimos componentes del rendimiento afectados por la temperatura son el número de granos por espiga y el peso de grano individual (Warrington *et al.*,

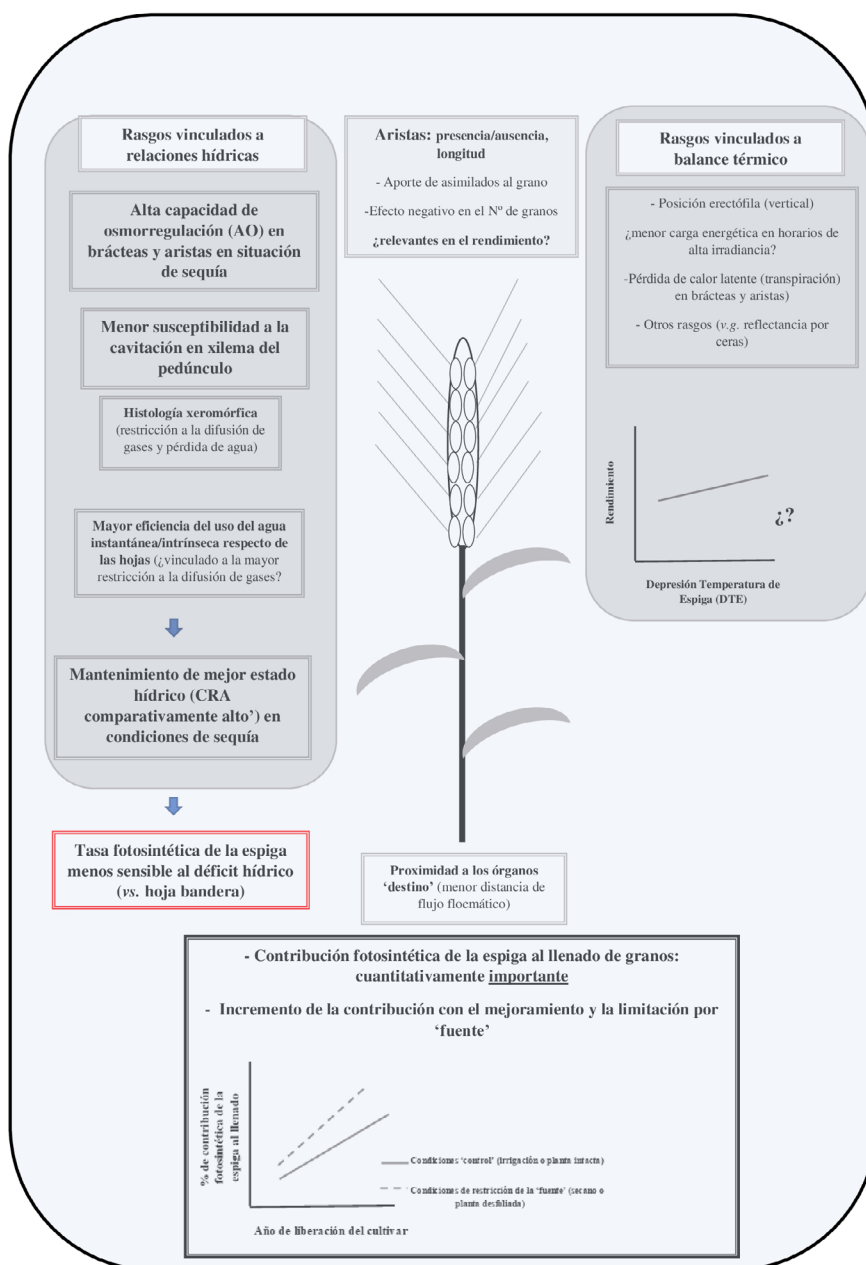


Fig. 1. Esquema conceptual que sintetiza algunas de las ideas discutidas en esta revisión, en particular: (I) La 'estrategia de evitación' frente a la deshidratación en brácteas (glumas, lemmas) y aristas ante la sequía (rasgos vinculados a relaciones hídricas y su impacto en la fotosíntesis bajo condiciones de sequía). (II) Atributos vinculados al balance térmico de la espiga y su posible relación con el rendimiento. (III) Aumento de la contribución fotosintética de la espiga con el mejoramiento (*i.e.*, contribución *versus* año de liberación de cultivares, en estudios retrospectivos) y el incremento de esta contribución cuando hay restricción de la 'fuente' (*v.g.*, plantas desfoliadas, cultivo en secano). No se incluyen aspectos de la fisiología de la espiga no revisados en este artículo, tales como la capacidad de refijación (re-asimilación de CO₂ respirado; véase Tambussi *et al.*, 2007a), y la hipotética/debatida existencia de metabolismo C₄ (revisado en Tambussi *et al.*, 2021).

1977). Este efecto produce una disminución en el peso de los granos (con el concomitante deterioro del rendimiento; esta disminución puede oscilar entre un 3 a un 5 % por cada grado por encima de una temperatura media de 25 °C (Wardlaw & Wrigley, 1994; Savin, 2010). Por lo tanto, el estudio de la temperatura del canopeo y de la espiga es un tema relevante en términos de determinación del rendimiento de cereales de invierno y más aún en el contexto del cambio climático (Asseng *et al.*, 2015).

En estudios en la tolerancia al estrés por altas temperaturas, frecuentemente se analiza a nivel de dosel, en particular la diferencia de temperatura del canopeo y la del aire ('Depresión de la Temperatura del Canopeo'; CTD) (Reynolds *et al.*, 1994; Rebetzke *et al.*, 2013) siendo muy escasos los trabajos en que se analiza la temperatura de órganos puntuales, en particular la espiga (Panozzo *et al.*, 1999; Ayeneh *et al.*, 2002). En forma análoga a la CTD, la 'Depresión de la Temperatura de la Espiga' (DTE) muestra una correlación positiva (*i.e.*, espigas con menor temperatura) con el rendimiento de grano (Ayeneh *et al.*, 2002).

Para analizar los atributos que afectan el balance térmico de la espiga podemos distinguir en primer lugar rasgos morfológicos de las espigas (presencia/ ausencia y largo de las aristas, densidad y tamaño de estomas, disposición/ángulo de inserción, contenido de cera, o sílice). Por otro lado, están los rasgos presumiblemente fisiológicos involucrados en el balance térmico en particular aquellos vinculados a la tasa transpiratoria y a la concomitante pérdida de calor latente (*v.g.*, regulación y sensibilidad estomática al ABA).

Existen pocos estudios que analicen el rol de las aristas en la termorregulación de las espigas (Panozzo *et al.*, 1999; Maydup *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2017), aunque su impacto es contradictorio según diferentes estudios. Por un lado, la DTE ha sido asociada principalmente a la presencia de aristas (Olugbemi & Bush, 1987; Ayeneh *et al.*, 2002). El efecto de las aristas sobre la DTE depende de las condiciones hídricas y del momento del día (Olugbemi & Bush, 1987; Ayeneh *et al.*, 2002). Durante las horas de la mañana y la tarde la presencia de aristas reduciría la T° de la espiga mientras que en las horas cercanas al mediodía la presencia de aristas produciría el efecto contrario. Una observación análoga fue realizada por Hatfield *et al.* (1984) donde registraron un

efecto refrigerante de la presencia de espigas aristadas sobre el canopeo en las horas de la mañana y de la tarde, y el efecto opuesto en las horas del mediodía. En Panozzo *et al.* (1999) muestran que la presencia de aristas elevó la temperatura de las espigas, lo cual es consistente con lo hallado por Maydup *et al.* (2014) en experimentos de des-aristado. En el trabajo de Panozzo *et al.* (1999) sugieren que cuando la temperatura del aire superó los 40 °C, la presencia de aristas tuvo un efecto refrigerante. En definitiva, el impacto de las aristas sobre la temperatura de la espiga no es clara, y las diferencias entre diversos estudios podrían deberse tanto a la metodología utilizada (termografía de la superficie vs. termopares insertados en el interior de la espiga; Maydup *et al.*, 2014) y/o al germoplasma analizado. Estos resultados contradictorios (al menos en apariencia) del efecto de las aristas sobre la temperatura de la espiga (refrigerando o incrementando) podrían también explicar, al menos parcialmente, los disímiles efectos de las aristas sobre el rendimiento (ver sección correspondiente).

Respecto de la longitud del pedúnculo, en el trabajo de Ayeneh *et al.* (2002) el 45 % de la variabilidad registrada en DTE fue explicada por la longitud del mismo. En nuestro grupo de trabajo no hemos encontrado una relación entre este parámetro y temperatura de la espiga (Maydup y Tambussi, datos no publicados).

La presencia de ceras epicuticulares ha sido relacionada con resistencia a altas temperaturas por su propiedad de aumentar la reflectancia ($\approx$ albedo) de la radiación. Las ceras epicuticulares correlacionan positivamente con el rendimiento y negativamente con la temperatura de las hojas (Mohammed *et al.*, 2018). Por otro lado, Mondal *et al.*, (2015) muestran que el cultivar con mayor cantidad de ceras muestra menores temperaturas de hojas y de espiga.

Un atributo que no ha recibido atención es la longitud del raquis de las espigas y su efecto sobre la distribución de espiguillas. Puede hipotetizarse que una mayor o menor densidad de las espiguillas podría impactar en la tasa transpiratoria (*v.g.*, modificando la capa límite y la intercepción de radiación), por lo que este rasgo merecería ser estudiado.

Tal como fue descripto en otra sección del presente artículo, los estomas de las aristas son funcionales y responden a la luz (Simkin *et al.*,

2020). La regulación estomática puede ser otra variable afectando la tasa transpiratoria y en espigas se ha demostrado la menor sensibilidad a aplicaciones de ABA comparadas con las hojas (Xu e Ishii, 1990); esto mantendría una mayor apertura estomática, transpiración y tasa fotosintética, tornándose ventajoso en condiciones de estrés hídrico moderado (ver sección correspondiente donde se discute este tema). La variabilidad en estas características afecta la capacidad refrigerante de la transpiración en las espigas (Ntakirutimana *et al.*, 2020).

Un prerequisite para que una característica que aporte tolerancia a las altas temperaturas pueda ser utilizable en programas de mejora genética es que exista variabilidad genética y heredabilidad (Reynolds *et al.*, 1994). La variabilidad genética de algunas de las características (DTE) acá mencionadas ha sido demostrada (Pradeep, 2019). Por otro lado, la heredabilidad de estas características es un aspecto escasamente analizado y en la mayoría de las características estudiadas (largo de aristas, densidad estomática, sensibilidad al ABA, capacidad de refijación) puede presentar interacción con el ambiente, lo cual ha sido pobremente estudiado.

La depresión de la temperatura de la espiga (DTE) podrá impactar favorablemente sobre el rendimiento no sólo a través de procesos asociados al balance de carbono sino también a través de atenuar el impacto directo del aumento de la temperatura sobre la fisiología reproductiva y la fenología del cultivo. La ocurrencia puntual de temperaturas extremas (v.g., $>32^{\circ}\text{C}$, Cossani & Reynolds, 2012) impactará directamente sobre la fisiología reproductiva, provocando cambios irreversibles en el potencial de rendimiento. En cambio, el efecto acumulativo de temperaturas altas acelerará el desarrollo fenológico, reduciendo la duración del período reproductivo.

Durante el desarrollo floral, el estrés térmico puede generar esterilidad en óvulos y polen y dehiscencia de anteras, mientras que en anthesis reduce la translocación de asimilados a la espiga y con esto, el número de granos y peso de grano potencial (Zahra *et al.*, 2021 y referencias allí citadas; Ullah *et al.*, 2022). Una vez definido el número de granos, la ocurrencia de altas temperaturas al inicio del llenado reduce el número de células del endosperma (Blum, 1998) así como la actividad

de la enzima almidón sintasa soluble (v.g., Zahra *et al.*, 2021), lo que impacta directamente sobre el tamaño potencial de grano y su tasa de llenado (Liu *et al.*, 2011; Ullah *et al.*, 2022). Incluso a lo largo de todo el período de llenado (hasta 38 días después de anthesis) se registran efectos de las temperaturas elevadas (v.g., 40°C) sobre la concentración de almidón (Liu *et al.*, 2011).

Estos efectos deletéreos de las altas temperaturas durante la etapa reproductiva podrían estar atenuados en genotipos con mayor capacidad de disipar temperatura a nivel del cuerpo de la espiga. En genotipos obtenidos de líneas recombinantes de élite, se ha reportado una variación de hasta $0,6^{\circ}\text{C}$ en la temperatura de la espiga previo a la liberación del polen y maduración de estigmas, que podría contribuir a la resistencia a estrés térmico incluso cuando la DTE sea moderada (v.g., $1,5\text{-}2,0^{\circ}\text{C}$ en Steinmeyer *et al.*, 2013). La DTE en estadios intermedios del llenado puede ser considerable y presenta variación genotípica, alcanzando hasta 5°C y 2°C por debajo de la temperatura del aire en condiciones de buena disponibilidad hídrica y secano, respectivamente (Kashiwagi *et al.*, 2021).

Más allá de que las temperaturas nocturnas parecen ser de relevancia en el trigo (v.g., García *et al.*, 2015; un tema que escapa al alcance de este artículo) las evidencias respaldan un rol principal de las temperaturas diurnas de la espiga sobre el desarrollo fenológico. Manteniendo constante la temperatura del canopeo y manipulando sólo la de la espiga (de 15 a 25°C), Ford *et al.* (1976) reportaron una anticipación de la senescencia de la espiga y una caída del 27% en su peso a madurez. En contraposición, una aceleración de la senescencia del canopeo mediante tratamientos químicos o defoliación aplicados a partir de floración no modificó la duración del llenado (Nicolas & Turner, 1993). En conjunto, estas evidencias sugieren que la DTE podría atenuar el impacto de las altas temperaturas sobre la duración del ciclo del cultivo.

La DTE podría prolongar la duración del período crítico y/o del llenado de granos, con efectos positivos sobre el rendimiento. Sin embargo, la mayoría de las evidencias al respecto son indirectas. Pradeep (2019) realizó mediciones de la temperatura de la espiga durante el llenado de granos en 29 cultivares de trigo en India, donde el rendimiento de la espiga principal se redujo significativamente por cada $^{\circ}\text{C}$ de aumento en la temperatura de la espiga

durante el llenado. Si bien no es posible con estos datos saber si la DTE también contribuyó a atenuar temperaturas extremas, las temperaturas máximas en antesis no superaron los 30°C (Pradeep, 2019), sugiriendo mayormente efectos de la DTE sobre la fenología. Kashiwagi *et al.* (2021), analizaron la variabilidad genotípica en la DTE en condiciones de riego y secano durante dos campañas. En este trabajo, la DTE contribuyó significativamente a prolongar la duración del ciclo a través de ambientes y condiciones hídricas.

Finalmente existen trabajos que muestran que la presencia de aristas contribuye a la estabilidad del rendimiento en ambientes expuestos a altas temperaturas (DeWitt *et al.*, 2023) o de bajo potencial (Rebetzke *et al.*, 2016); aunque de estos reportes podría especularse que las aristas están impactando en la DTE, son evidencias indirectas dado que la temperatura no fue analizada en esos trabajos.

En definitiva, las evidencias reunidas hasta aquí: (i) reportan características y procesos de la espiga que pueden contribuir a un mejor balance térmico; y (ii) apoyan que esta regulación de la temperatura de la espiga podría impactar sobre el rendimiento en ambientes expuestos a temperaturas relativamente altas.

Contribución fotosintética de la espiga al llenado de granos

Si bien la fotosíntesis de la espiga ha sido cuantificada y caracterizada tal como discutimos en secciones precedentes, su real contribución al peso total del grano (uno de los componentes numéricos del rendimiento en cereales) es algo más incierta en términos cuantitativos. El consenso actual es que esta contribución es importante (Sanchez-Bragado *et al.*, 2020; Tambussi *et al.*, 2021) aunque existe mucha disparidad en términos porcentuales (fundamentalmente, respecto de otras fuentes como son la hoja bandera y la removilización de reservas en el tallo). Esta disparidad puede provenir de tres aspectos básicos: 1. metodología empleada para la cuantificación de la contribución; 2. germoplasma analizado (v.g., cultivar, línea, raza geográfica etc.) y 3. condiciones ambientales de los experimentos.

Entre las aproximaciones metodológicas que han sido utilizadas para estimar la contribución fotosintética de la espiga (descriptas en detalle en Tambussi *et al.*, 2021) se pueden mencionar

brevemente: 1. Sombreo de la espiga durante el llenado, sea con papel de aluminio (v.g., Araus *et al.* 1993; Maydup *et al.*, 2010, 2012; Wang *et al.*, 2016) o bien con tela (Molero *et al.*, 2020), y cuantificación del peso de granos comparando con el peso de granos de espigas no sombreadas (ver Maydup *et al.*, 2012); 2. Canopeos sombreados (mallas espectralmente neutras) con espigas emergiendo (*i.e.*, sin sombreado) y comparación del peso de granos con canopeos totalmente sombreados y canopeos control sin ningún tipo de sombreado (metodología originalmente desarrollada por Maydup *et al.*, 2010 y posteriormente utilizada por Serrago *et al.*, 2013); 3. reducción de la fotosíntesis de los tejidos verdes de la espiga con aplicaciones (por asperjado localizado, previniendo no afectar a la hoja bandera) con inhibidores del fotosistema II (y por ende del transporte de electrones a nivel tilacoidal) tal como el DCMU (3-(3,4-diclorofenil)-1,1-dimetilurea) o ‘Diurón’ (Maydup *et al.*, 2010; Sanchez-Bragado *et al.*, 2014a). 4. Técnicas basadas en abundancia natural de ^{13}C , comparando la firma isotópica del grano, con la de órganos de la espiga y de la solución floemática a nivel del pedúnculo (ver Sanchez-Bragado *et al.*, 2014b; ver discusión en Tambussi *et al.*, 2021).

Algunos valores porcentuales de contribución de la espiga provenientes de diversas fuentes bibliográficas son mostrados en la Tabla 1. Algunas generalizaciones que pueden realizarse a partir de estas observaciones son: 1. Existe variabilidad genotípica en el grado de contribución de la espiga (Maydup *et al.*, 2010, 2012; Molero *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2016). 2. En términos históricos (análisis retrospectivos), la contribución parece haber aumentado a lo largo del mejoramiento, aunque esta generalización hay que tomarla con cautela ya que solo dos estudios se han realizado en este aspecto (en germoplasma argentino, Maydup *et al.*, 2012 y en germoplasma chino, Wang *et al.*, 2016). Según uno de estos estudios (Maydup *et al.*, 2012), los alelos de enanismo con consiguientes modificaciones (v.g., reducción en el peso de los tallos, aumento del número de granos en la espiga) podrían estar implicados en este incremento en la contribución fotosintética de la espiga. 3. El grado de contribución se incrementa en casos de reducción experimental de la ‘fuente’, sea por defoliación artificial (Maydup *et al.*, 2010, 2012) o por estrés ambiental (v.g., déficit

Tabla 1. Algunos estudios de las últimas décadas donde se analizó la contribución de la espiga de cereales (principalmente trigo, aunque se incluye algún dato de cebada) al llenado de granos en diversas condiciones experimentales (*v.g.*, secano *vs.* riego, plantas intactas *vs.* defoliación, *input* de manejo), diferente germoplasma (*v.g.*, cultivares con aristas largas *vs.* aristas cortas, cultivares antiguos *vs.* modernos, cultivares *vs.* 'landraces') y con diferentes metodologías de cuantificación de la contribución (*v.g.*, sombreo de espiga, sombreo de canopeo, inhibición con DCMU, estimación con el isótopo ¹³C). Abreviatura= E: Escala (campo, semicontrolado) y condiciones ambientales

% de contribución fotosintética de la espiga	Metodología de cuantificación	País	E	Observaciones	Fuente bibliográfica
cv. Premium11 5 % (riego) y 6 % (secano)	Sombreo de espiga	Arg.	Campo.	cv. Huempan con aristas más largas respecto Premium11 (<i>T. aestivum</i>)	Maydup <i>et al.</i> , 2010
cv. Huempan 32 % (riego) y 28 % (secano)			Riego y secano		
ca. 14 % cv. <i>Biolinta 3000</i> (riego y secano)	Sombreo de espiga	Arg.	Campo	cv. Escudo con aristas más largas respecto de cv. Biolinta 3000.	Maydup <i>et al.</i> , 2010
34 % cv. Escudo ca. (riego) and 39 % (secano)			Riego y secano	(<i>T. aestivum</i>)	
14 % (cv. Arriero) <i>T. aestivum</i>	Inhibición DCMU	Arg.	Semicontrolado (macetas)	<i>T. aestivum</i>	Maydup <i>et al.</i> , 2010
			Riego (sin estrés)		
Desde ca. 10 % (cultivares antiguos) a ca. 35 % en cultivares modernos (y aún mayor contribución con manipulación de la fuente por defoliación)	Sombreo de espiga	Arg.	Campo. Secano, con/sin defoliación	- Análisis retrospectivo (serie histórica de cultivares liberados desde 1920 a 2008) y líneas con/sin alelos de enanismo. <i>T. aestivum</i> . - Se observa correlación negativa entre peso de tallos y contribución de la espiga. - Alelos de enanismo posiblemente implicados en la diferente contribución	Maydup <i>et al.</i> , 2012
33 % (cultivares antiguos a ca. 50 % en cultivares modernos (riego)	Sombreo de espiga	China	Campo	Análisis retrospectivo (serie histórica de cultivares liberados entre 1980 y ca. 2012) <i>T. aestivum</i>	Wang <i>et al.</i> , 2016
35 % (cultivares antiguos a ca. 60 % en cultivares modernos (secano)			Riego <i>vs.</i> secano		
ca. 31 % (promedio 6 genotipos)	Inhibición DCMU	México	Campo	Se compara la contribución de la espiga con diferentes metodologías, en cultivares de <i>T. aestivum</i> (CIMMYT)	Sanchez-Bragado <i>et al.</i> , 2014 ^a
ca. 39 % (promedio de 6 genotipos)	Sombreo de canopeo	México	Campo Secano	Idem anterior	Sanchez-Bragado <i>et al.</i> , 2014 ^a
Desde ca. 50 % (cultivares modernos) a ca. 95 % (algunas 'landraces' (= 'variedades locales')	Discriminación de ¹³ C	España	Campo	Se analizan 9 cultivares y 4 variedades locales de <i>Triticum turgidum</i> L. var. <i>durum</i> . Se observa correlación negativa entre índice de cosecha y contribución de la espiga	Sanchez-Bragado <i>et al.</i> , 2014 ^b
No fue calculada. Las diferencias de rendimiento entre 'canopeo totalmente sombreado' <i>vs.</i> sombreado solo en las hojas', muestran diferencias importantes (i.e. contribución relevante de la espiga)	Sombreo de canopeo	España	Campo Alto <i>vs.</i> Bajo 'input' de manejo	Respuesta del rendimiento en trigo duro y cebada como en Maydup <i>et al.</i> (2010). Contribución de la espiga mayor en condiciones de 'alto input'	Serrago <i>et al.</i> 2013

hídrico, Maydup *et al.*, 2010; Maydup *et al.*, 2014 para el caso de la contribución de aristas; Wang *et al.*, 2016). 4. Curiosamente, los valores porcentuales más altos de contribución fotosintética de la espiga son hallados en trabajos donde se usa la técnica de ‘firma isotópica’ del ^{13}C , lo que podría reflejar un sesgo metodológico (aunque podría deberse también a que el germoplasma utilizado es diferente a otros estudios). Algunos valores reportados en la bibliografía (Sanchez-Bragado *et al.*, 2014, a,b) son sorprendentemente altos (ca. 90 % en algún genotipo), lo cual significaría que otras fuentes de asimilados son de menor importancia en esos casos. Esto resulta *a priori*, sorprendente y debería ser investigado en el futuro para su esclarecimiento.

Una cuestión que no puede soslayarse es que las tres primeras metodologías enumeradas más arriba son de carácter ‘invasivo’ o ‘intrusivo’ (Sanchez Bragado *et al.*, 2014a), y pueden conducir a ciertos sesgos en la medición (o incluso, no pueden descartarse ‘artefactos’ de técnica) o compensaciones entre órganos. Por ejemplo, la eliminación de una ‘fuente’ por sombreo puede conducir a compensaciones por aumento de la tasa fotosintética de otras fuentes de asimilados. Es decir, es posible que en las condiciones basales de una planta intacta las contribuciones relativas de los diversos órganos difieran con respecto a situaciones donde se manipulan otras fuentes de asimilados. De confirmarse en el futuro las altas contribuciones de la espiga reportadas en trabajos utilizando la metodología de ^{13}C (Sanchez-Bragado *et al.*, 2014b) podría significar que otras metodologías calificadas como ‘invasivas’ estarían incluso subestimando la cuantificación de este parámetro. Por ende, más estudios se requieren para dilucidar estas incertezas en el tema.

Abbad *et al.* (2004) reportaron uno de los trabajos más completos que establecen una correlación entre tasa fotosintética de la espiga (IRGA) y rendimiento en condiciones de riego y déficit hídrico (experimentos en maceta en condiciones semicontroladas en invernadero). En este trabajo se evaluaron diversos cultivares de trigo duro con diferentes niveles de disponibilidad de agua en el sustrato; claramente, la correlación entre la tasa fotosintética de la espiga (de cada cultivar) versus el rendimiento por planta fue más alta que en el caso de la fotosíntesis de la hoja bandera. Esto refuerza las ideas antes mencionadas, enfatizando

el rol fotosintético de los órganos verdes de la espiga en condiciones de déficit hídrico.

Aspectos fisiológicos de las aristas: ¿son realmente relevantes en la contribución al llenado y al rendimiento?

En trigo, la presencia (espigas ‘aristadas’) o ausencia (espigas ‘múticas’) de aristas ha sido sujeta a la domesticación y selección a lo largo de siglos; actualmente, solo el trigo hexaploide (*T. aestivum*) incluye cultivares múticos (Sanchez-Bragado *et al.*, 2023); en el germoplasma sembrado en Argentina, por ejemplo, la gran mayoría de los cultivares de trigo panadero son aristados (Tambussi, observación personal). La presencia de aristas ha sido tradicionalmente reportada como un atributo positivo (incluso parte del ideotipo) en trigo (Fischer, 2001), aunque su rol e impacto a nivel fisiológico y en términos de rendimiento agronómico es aún poco claro y ha sido debatido por años (ver citas bibliográficas más abajo).

Por un lado, está bastante bien establecido que la presencia de aristas incrementa la intercepción de radiación por la espiga (v.g., Johnson *et al.*, 1975 en cebada; Hosseini *et al.*, 2012); en línea con lo anterior, la tasa fotosintética neta de la espiga (a nivel de órgano) en presencia de aristas es sustancialmente más grande (v.g., Johnson *et al.*, 1975 y Jiang *et al.*, 2006 en cebada; Tambussi *et al.*, 2007a; Sanchez-Bragado *et al.*, 2020). Al menos en trigo panadero, la actividad fotosintética a nivel tilacoidal (estimada como liberación de oxígeno expresada por unidad de clorofila) parece, sin embargo, ser menor en las aristas que en la hoja bandera (Lu *et al.*, 2004; Li *et al.*, 2006) durante parte del llenado. En estadios finales del llenado de granos (estado ‘pastoso’), la actividad fotosintética de las aristas supera claramente a la hoja bandera (probablemente asociado a senescencia en la hoja). En Maydup *et al.* (2014) la tasa de transporte de electrones de la arista (ETR, medido por fluorescencia modulada de la clorofila) es menor que la hoja bandera (y que el cuerpo de la espiga) durante todo el período de llenado, básicamente explicado por una menor irradiancia recibida (ver Figura 1 en Maydup *et al.*, 2014). Por otra parte, otros estudios muestran que las aristas pueden comenzar su senescencia (desmantelamiento del aparato fotosintético) hacia mitad del llenado, tal como lo sugiere la caída del

parámetro de fluorescencia F_v/F_m (rendimiento cuántico máximo del FSII; ver figura 6 en Lu y Lu, 2004). El patrón y *timing* de la senescencia de las aristas, lo cual podría ser variable tanto genotípica (entre cultivares) como fenotípicamente (entre condiciones ambientales) debería ser estudiado con más detalle; diferencias en el comienzo y la tasa de senescencia de las aristas (y la concomitante caída de la actividad fotosintética) podrían explicar buena parte de las discrepancias entre diversos estudios, con diferente germoplasma utilizado y variadas condiciones experimentales.

Dada su posición en la espiga (relativamente lejanas a los granos), se ha hipotetizado que las aristas estarían más probablemente vinculadas a la fijación de CO_2 atmosférico y no a refijación (como uno podría especular en el caso de órganos muy próximos a los granos, tales como glumas y lemmas; Tambussi *et al.*, 2007a). Las aristas poseen una alta densidad de estomas (o al menos comparable a la hoja bandera; v.g., Tambussi *et al.*, 2005) por lo que el intercambio gaseoso con la atmósfera circundante es factible; sin embargo, experimentos de marcaje con $^{13}\text{CO}_2$ llevados a cabo por nuestro grupo de trabajo parecen sugerir que las aristas podrían también refijar CO_2 respirado por los granos (Maydup, Antonietta y Tambussi, datos no publicados). Esto debería esclarecerse en trabajos futuros.

En cuanto a su comportamiento frente a la sequía, las aristas son las estructuras que mantienen un mejor estado hídrico (*i.e.*, CRA más alto; Tambussi *et al.*, 2007a en trigo duro; Maydup *et al.*, 2014 en trigo panadero) incluso comparadas a las brácteas. Tal como fue mencionado en otra sección, el AO no parece explicar completamente este comportamiento en el caso de las aristas; si bien el AO es superior a la hoja bandera, no es significativamente diferente a glumas y lemmas (Tambussi *et al.*, 2005): su estructura xeromórfica (alta presencia de tejido esclerenquimático; Tambussi *et al.*, 2007a; Li *et al.*, 2010) y su posición vertical (menor carga energética en horas del mediodía), son atributos que podrían estar relacionados (al menos parcialmente) a este mantenimiento del balance hídrico en condiciones de estrés por sequía.

Más allá de estos aspectos fisiológicos antes mencionados, el impacto de las aristas en la contribución al llenado y al rendimiento final ha sido (y lo es actualmente) materia de debate

(v.g., Tambussi *et al.*, 2021; Sanchez-Bragado *et al.*, 2020, 2023). Estudios en que se analizó el impacto del desaristado (eliminación por corte de las aristas) sobre el peso total de granos muestran una contribución al llenado del orden del *ca.* 10 % (dependiendo de genotipo y condiciones; v.g., Maydup *et al.*, 2014). Por otra parte, trabajos analizando líneas cuasi isogénicas de trigo (NILs, del inglés *Near Isogenic Lines*, es decir genotipos que se diferencian puntualmente en un solo sector del genoma, con/sin aristas) muestran efectos positivos (Patterson *et al.*, 1962), neutros (ver citas en Tambussi *et al.*, 2021) o incluso adversos (Patterson *et al.*, 1962; McKenzie, 1972) en las líneas aristadas. Un estudio más reciente analiza 45 NILs, mostrando que no existe una ventaja clara en términos de rendimiento de líneas aristadas versus míticas (*i.e.*, sin aristas) aun considerando un amplio rango de condiciones ambientales (Rebetzke *et al.*, 2016). Tal como mencionamos en la sección relacionada al ‘balance térmico de la espiga’, De Witt *et al.* (2023) reportan que genotipos con aristas presentan desventajas en clima templado, pero que en ambientes de altas T° muestran ligeras ventajas.

Existen evidencias de que la presencia de aristas tiene dos efectos contrapuestos en el rendimiento: por un lado, las aristas conducen a un mayor peso promedio de grano, pero por otro, conducen a un menor número de granos (probablemente, por competencia de asimilados en el período de formación de la espiga y de determinación del número granos; Bort *et al.*, 1994 para cebada; Guo & Schnurbusch, 2016 en trigo panadero). Sanchez-Bragado *et al.* (2020), también utilizando NILs reportan similares resultados para trigo duro (es decir, ausencia de ventaja de la presencia de aristas sobre el rendimiento o ventaja marginal); estos autores sugieren que el efecto positivo de la presencia de aristas sobre el peso del grano podría no ser explicado por el mero aporte de asimilados, sino debido a una consecuencia secundaria, derivada de la reducción del número de granos; sin embargo, esto no sería apoyado por los experimentos de desaristado, donde se observa una reducción del peso del grano, obviamente sin cambios apreciables en el número (Maydup *et al.*, 2010). En una revisión posterior, Sanchez-Bragado *et al.* (2023) analizando numerosas NILs concluyen que la diferencia entre las isolíneas aristadas (*versus* sus contrapartes míticas) fue en promedio de +1,28%, +5,68 % y -

3,19 %, en términos de rendimiento, peso medio de grano y número de granos, respectivamente. Esto confirma el ‘trade-off’ que ejercen las aristas en el peso y número de granos, oscureciendo en parte su impacto en el rendimiento final. Sin embargo, estos efectos son dependientes de cada grupo de NILs en particular (Rebetzke *et al.*, 2016), es decir que el background genético es clave en el efecto de las aristas sobre el rendimiento.

En cebada (con aristas proporcionalmente largas, comparadas a *Triticum*) ha sido reportado que el aporte fotosintético al llenado de granos es menor que el de la penúltima hoja (la hoja bandera suele ser de menor tamaño en esta especie); la correlación entre actividad fotosintética y rendimiento fue solo significativa para el caso de la penúltima hoja, no existiendo correlación para el caso de las aristas (Hosseini *et al.*, 2012). Por otro lado, estos autores sugieren que las aristas podrían tener un doble rol, por un lado, aportando asimilados para el grano y por otro, regulando el tamaño de los destinos a través de la transpiración y el concomitante influjo de citocininas. Estas hormonas promueven una mayor fuerza de destinos, lo que ha sido evidenciado a partir de experimentos de asperjado con bencilaminopurina, una citocinina sintética (Hosseini *et al.*, 2008). Sin embargo, no hay evidencias directas de este rol de las aristas (¿propiciando la llegada de hormona a los granos?), tema que merecería ser profundizado. Es interesante señalar que la presencia de aristas incrementa la conductividad hidráulica total de la espiga, al menos en un cultivar de trigo panadero de aristas largas (Maydup *et al.*, 2014); por esta razón puede resultar interesante explorar el rol de la corriente transpiratoria de las aristas sobre la fisiología de la espiga (¿traslado de hormonas?).

Resumiendo, a nivel fisiológico las aristas pueden ejercer diversos efectos sobre la espiga, algunos de los cuales están ampliamente documentados a nivel experimental y otros que no hemos mencionado aún (de carácter hipotético; ver más abajo): 1. Aporte fotosintético de asimilados a los granos (v.g., Bort *et al.*, 1994 en cebada; Maydup *et al.*, 2014 en trigo panadero). 2. Efecto negativo sobre el número de granos (¿competencia por asimilados en términos de ‘costos’ durante el desarrollo?; v.g., Bort *et al.*, 1994 en cebada; Rebetzke *et al.*, 2016 en trigo). 3. Impacto en la temperatura del cuerpo de la espiga, con reportes que muestran

mayor o menor temperatura en líneas aristadas (comparadas a las líneas míticas) y no estando claro la explicación de estas discrepancias (las cuales podrían deberse al germoplasma analizado, la metodología utilizada o las condiciones puntuales de los experimentos; ver discusión de este tema en la sección correspondiente). 4. Aporte de citocininas a través de la corriente transpiratoria (hipotético, sin evidencia experimental directa). 5. También se ha sugerido que las aristas podrían captar (pasivamente) humedad de la niebla y del rocío (Sanchez-Bragado *et al.*, 2020 y citas en ese trabajo).

Por otra parte, y a pesar de los claros efectos sobre la fotosíntesis de la espiga a nivel de órgano (ver más arriba), algunos estudios recientes encuentran que las aristas tendrían una importancia menor o marginal en términos de rendimiento (tanto en trigo como en cebada), aún en casos de limitación por fuente (Sanchez-Bragado *et al.*, 2020) o en amplio rango de condiciones (Rebetzke *et al.*, 2016). Algunas cuestiones pueden ser señaladas, sin embargo. En primer lugar, si bien el uso de NILs aparenta ser una aproximación más adecuada y no invasiva (por ejemplo, si la comparamos con experimentos de eliminación de las aristas por corte), el efecto negativo que las aristas poseen sobre el número de granos puede oscurecer el rol positivo de éstas en el llenado. Por otro lado, un aspecto que no puede soslayarse es que la contribución de las aristas al llenado es relativamente baja (v.g., del orden del 10 %) pero que se integra (i.e., se suma) al resto del aporte fotosintético total de la espiga. Es posible que ciertas discrepancias entre la literatura científica se deban (además de al germoplasma y a las condiciones ambientales) a que el error experimental pueda oscurecer el rol positivo de las aristas en términos del impacto en el rendimiento final (i.e., cuando se está analizando una contribución relativamente pequeña, pero no despreciable por separado): es posible que diversos aportes fotosintéticos ‘apilados’ (i.e., contribución de glumas, lemmas, aristas y pericarpio) sean más fácilmente cuantificados como conjunto (aporte total de los órganos verdes de la espiga) y en menor medida como contribuciones parciales.

En definitiva, dilucidar el rol de las aristas en términos de su impacto en el rendimiento en trigo y cebada es relevante, y más aun considerando la

existencia de fenotipos evidentes y discernibles (presencia/ausencia, *i.e.*, cultivares con espigas aristadas versus místicas), siendo uno de los atributos morfológicos más fácilmente seleccionables por los ‘breeders’ en programas de mejoramiento.

CONCLUSIONES

Algunas de las ideas que hemos discutido en la presente revisión son sintetizadas en la Figura 1, entre las que podemos señalar:

Los órganos verdes de la espiga de cereales C_3 (glumas, lemmas, aristas) contribuyen significativamente al llenado de granos, aún en condiciones de buena irrigación, existiendo variabilidad genotípica (*i.e.*, cultivares, líneas, ‘landraces’) en el grado de contribución.

La espiga posee una mayor eficiencia del uso del agua respecto a la lámina foliar, evaluada tanto a nivel instantáneo (*i.e.*, mediciones de intercambio de gases por IRGA) como integrada en el tiempo ($\Delta^{13}C$). Sin embargo, el impacto sobre el uso del agua a nivel de cultivo no ha sido explorado.

En condiciones de estrés hídrico, la actividad fotosintética de la espiga es menos sensible (*i.e.*, menor reducción) comparado a las hojas. Esta menor sensibilidad de la fotosíntesis de la espiga a la sequía parece explicarse por el mantenimiento de un mejor estado hídrico de brácteas y aristas, lo que podría vincularse (al menos parcialmente) a su mayor capacidad de ajuste osmótico y/o menor susceptibilidad a la cavitación en el xilema del pedúnculo. Este es un tema que merece ser profundizado en el futuro.

Las aristas podrían ejercer efectos fisiológicos diversos, algunos de los cuales son contrapuestos (*v.g.*, aporte de asimilados al llenado vs. disminución del número de granos etc.). Las aristas, a pesar de ser una parte cuantitativamente importante de la asimilación total de la espiga (analizada a nivel de intercambio de gases por IRGA), podrían tener un rol menos claro (¿marginal?) en el rendimiento en trigo (aunque esto es dependiente del *background* genético de las isolíneas estudiadas).

A lo largo de este artículo, hemos puntualizado algunos aspectos que merecen ser explorados y profundizados en el futuro. Además de dos temas que no han sido tratados en el presente trabajo (capacidad de refijación/reasimilación

de CO_2 respirado, y el discutido -y altamente controversial- metabolismo C_4 en la espiga; ver Tambussi *et al.*, 2007a, 2021) es relevante dilucidar la contribución real de la fotosíntesis de la espiga al llenado de granos, tanto a nivel de variabilidad genotípica (germoplasma, cultivares, ‘landraces’ etc.), condiciones ambientales (*v.g.*, sequía, altas temperaturas) y puntualmente, posibles discrepancias (cuantitativas) entre las metodologías para su estimación. Por otra parte, se requieren estudios más profundos de las relaciones hídricas de la espiga, en particular el análisis de la naturaleza y real significado de diversos atributos (*v.g.*, ajuste osmótico de brácteas, rasgos xeromórficos) en el mecanismo de evitación a la sequía y su impacto en el rendimiento en condiciones adversas. Por ejemplo, se desconoce la base mecanística (genética, bioquímica) de la mayor capacidad de ajuste osmótico en las brácteas versus la hoja bandera. Finalmente, el rol de rasgos morfofisiológicos (*v.g.*, densidad estomática, presencia de ceras/ sílice, comportamiento estomático, pérdida de calor latente por la tasa transpiratoria etc.) modulando el balance térmico de la espiga (con su posible impacto en el llenado de granos y en el rendimiento) es un campo de investigación relativamente poco explorado y que merece mayor atención. Futuros estudios deberán abordar estos temas para avanzar en el conocimiento de la ecofisiología de la espiga.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

EAT, MLM, MA y JJG participaron en la conceptualización general del artículo; EAT confeccionó el borrador del manuscrito (MLM y MA redactaron la sección ‘Temperatura de la espiga y efectos sobre el rendimiento’); EAT elaboró la Tabla y la Figura. JJG, revisión general y EAT realizó la edición general del trabajo.

AGRADECIMIENTOS

EAT es Investigador Independiente Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) y Profesor Adjunto Cátedra Fisiología Vegetal Fac. Cs. Agrarias y Forestales (FCAyF) (Univ. Nac. de La Plata, UNLP). MLM y MA son Investigadores Asistente

y Adjunta (respectivamente) de CONICET y Ayudantes Diplomados Cátedra Fisiología Vegetal Fac. Cs. Naturales y Museo (FCNyM, UNLP); JJG es Investigador Superior CONICET y Profesor Titular Fisiología Vegetal (FCAyF, UNLP) y de Fisiología Vegetal FCNyM (UNLP). Este artículo cuenta con el apoyo financiero de ‘Subsidios a Proyectos de Investigación y Desarrollo acreditados por la UNLP’ Nro. EO008 (MLM).

BIBLIOGRAFÍA

- ABBAD, H., S. A. EL JAAFARI, J. BORT & J. L. ARAUS. 2004. Comparative relationship of the flag leaf and the ear photosynthesis with the biomass and grain yield of durum wheat under a range of water conditions and different genotypes. *Agronomie* 24: 19-28. <http://dx.doi.org/10.1051/agro:2003056>
- ARAUS, J. L., P. SANTIVERI, D. BOSCH-SERRA, C. ROYO & I. ROMAGOSA. 1992. Carbon isotope ratios in ear parts of Triticale. *Plant Physiol.* 100: 1033-1035. <https://doi.org/10.1104/pp.100.2.1033>
- ARAUS, J. L., H.R. BROWN, A. FEBRERO, J. BORT & M. D. SERRET. 1993. Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO₂ to differences in grain mass in durum wheat. *Plant Cell and Environ.* 16: 383-392. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00884.x>
- ARAUS, J. L., G. A. SLAFER, M. P. REYNOLDS & C. ROYO. 2002. Plant Breeding and Drought in C₃ Cereals: What Should We Breed For? *Ann. Bot.* 89: 925-940. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf049>
- ASSENG, S., F. EWERT, P. MARTRE, R. P. RÖTTER... & Y. ZHU. 2015. Rising temperatures reduce global wheat production. *Nat. Clim. Change* 5: 143-147. <https://doi.org/10.1038/nclimate2470>
- AYENEH, A., M. VAN GINKEL, M. P. REYNOLDS & K. AMMAR. 2002. Comparison of leaf, spike, peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. *Field Crops Res.* 79: 173-184. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00138-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00138-7)
- BAKER, N. R. 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59: 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- BENDOU, O., I. GUTIÉRREZ-FERNÁNDEZ, E.L. MARCOS-BARBERO, N. BUENO-RAMOS, ... & J. B. ARELLANO. 2022. Physiological and antioxidant response to different water deficit regimes of flag leaves and ears of wheat grown under combined elevated CO₂ and high temperature. *Plants* 11: 2384. <https://doi.org/10.3390/plants11182384>
- BLUM, A. 1985. Photosynthesis and transpiration in leaves and ears of wheat and barley varieties. *J. Exp. Bot.* 36: 432-440. <https://doi.org/10.1093/jxb/36.3.432>
- BLUM, A. 1986. The effects of heat stress on wheat leaf and ear photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 37: 111-118. <https://doi.org/10.1093/jxb/37.1.111>
- BLUM, A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica* 100: 77-83. <https://doi.org/10.1023/A:1018303922482>
- BORT, J., A. FEBRERO, T. AMARO & J. L. ARAUS. 1994. Role of awns in ear water use efficiency and grain weight in barley. *Agronomie* 14: 133-139. <https://hal.science/hal-00885620v1>
- BORT, J., R. H. BROWN & J. L. ARAUS. 1996. Refixation of respiratory CO₂ in the ears of C₃ cereals. *J. Exp. Bot.* 47: 1567-1575. <https://doi.org/10.1093/jxb/47.10.1567>
- BUCKLEY, T. N. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytol.* 168: 275-292. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01543.x>
- CERNUSAK, L. A., N. UBIERNA, K. WINTER, J. A. M. HOLTUM, ... & G. D. FARQUHAR. 2013. Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. *New Phytol.* 200: 950-965. <https://doi.org/10.1111/nph.12423>
- CHIMENTI, C. A., M. MARCANTONIO & A. J. HALL. 2006. Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field Crops Res.* 95: 305-315. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.04.003>
- COSSANI, C. M. & M. P. REYNOLDS. 2012. Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant Physiol.* 160: 1710-1718. <https://doi.org/10.1104/pp.112.207753>
- DEWITT, N., J. LYERLY, M. GUEDIRA, J. B. HOLLAND, ... & G. BROWN-GUEDIRA G. 2023. Bearded or smooth? Awns improve yield when wheat experiences heat stress during grain fill in the southeastern United States. *J. Exp. Bot.* 74: 6749-6759. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad318>
- DING, H., D. LIU, X. LIU, Y. LI, J., ... & G. WANG. 2018. Photosynthetic and stomatal traits of spike and flag leaf of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under water deficit. *Photosynthetica* 56: 687-697. <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0718-z>

- EHDAIE, B., A. E. HALL, G. D. FARQUHAR, H. T. NGUYEN & J. G. WAINES. 1991. Water-Use Efficiency and Carbon Isotope Discrimination in Wheat. *Crop Sci.* 31:1282-1288. <https://doi.org/10.2135/cropsci1991.0011183X003100050040x>
- FARQUHAR, G. D., I. J. R. EHLERINGER & K. T. HUBICK. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 503- 537.
- FISCHER, R. A. 2001. Selection traits for improving yield potential. 2001. En: REYNOLDS, M. P., J. I. ORTIZ- MONASTERIO & A. MC NAB (eds.), *Application of Physiology in Wheat Breeding*, pp. 148-159. CIMMYT, México DF.
- FOYER, CH. H., M. LELANDIS & K. J. KUNERT. 1994. Photooxidative stress in plants. *Physiol. Plant.* 92: 696-717. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1994.tb03042.x>
- FORD, M. A., I. PEARMAN & G. N. THORNE. 1976. Effects of variation in ear temperature on growth and yield of spring wheat. *Ann. Appl. Biol.* 82: 317-333. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb00567.x>
- FRANKS, P. F. & G. D. FARQUHAR. 2007. The Mechanical Diversity of Stomata and Its Significance in Gas-Exchange Control. *Plant Physiol.* 143: 78-87. www.plantphysiol.org/cgi/doi/10.1104/pp.106.089367.
- GARCÍA, G. A., M. F. DRECCER, D. J. MIRALLES & R. A. SERRAGO. 2015. High night temperatures during grain number determination reduce wheat and barley grain yield: a field study. *Glob. Chang. Biol.* 21: 4153-4164. <https://doi.org/10.1111/gcb.13009>
- GEBBING, T. & H. SCHNYDER. 2001. ¹³C labelling kinetics of sucrose in glumes indicates significant refixation of respiratory CO₂ in the wheat ear. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 1047-1053. <https://doi.org/10.1071/PP01072>
- GUO, Z. & T. SCHNURBUSCH. 2016. Costs and benefits of awns. *J. Exp. Bot.* 67: 2533-2535. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw140>.
- HATFIELD, J. L., P. J. PINTER, E. CHASSERAY, C. E. EZRA, ... & R. D. JACKSON. 1984. Effects of panicles on infrared thermometer measurements of canopy temperature in wheat. *Agric. For. Meteorol.* 32: 97-105. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(84\)90080-7](https://doi.org/10.1016/0168-1923(84)90080-7).
- HARRISON DAY, B. L. & T. J. BRODRIBB. 2023. Resistant xylem from roots to peduncles sustains reproductive water supply after drought-induced cavitation of wheat leaves. *Ann. Bot.* 131: 839-850. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad048>.
- HEIN, J. A., M. E. SHERRARD, K. P. MANFREDI & T. ABEBE. 2016. The fifth leaf and spike organs of barley (*Hordeum vulgare* L.) display different physiological and metabolic responses to drought stress. *BMC Plant Biol.* 16:248. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0922-1>.
- HOSSEINI, S. M., K. POUSTINI & A. AHMADI. 2008. Effects of foliar application of BAP on source and sink strength in four six-rowed barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars. *Plant Growth Regul.* 54:231-239. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9245-4>
- HOSSEINI, S. M., K. POUSTINI, K. H. M. SIDDIQUE & J. P. PALTA. 2012. Photosynthesis of barley awns does not play a significant role in grain yield under terminal drought. *Crop Pasture Sci.* 63: 489-499. <http://dx.doi.org/10.1071/CP11256>
- HUANG, X., S. LIN, S. HE, X. LIN, ... & H. LI. 2018. Characterization of stomata on floral organs and scapes of cut ‘Real’ gerberas and their involvement in postharvest water loss. *Postharvest Biol. Technol.* 142: 39-45. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.04.001>
- JIANG, Q. Z., D. ROCHE, S. DURHAM & D. HOLE. 2006. Awn contribution to gas exchanges of barley ears. *Photosynthetica* 44: 536-541. <https://doi.org/10.1007/s11099-006-0067-9>
- JOHNSON, R. R., C. M. WILLMER & D. M. MOSS. 1975. Role of awns in photosynthesis, respiration, and transpiration of barley spikes. *Crop Sci.* 15: 217-221. <https://doi.org/10.2135/cropsci1975.0011183X001500020023x>
- KASHIWAGI, J., Y. YOSHIOKA, S. NAKAYAMA, Y. INOUE, ... & T. NAKASHIMA. 2021. Potential importance of the ear as a post-anthesis carbon source to improve drought tolerance in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agron. Crop Sci.* 207: 936-945. <https://doi.org/10.1111/jac.12541>.
- KERCHEV, P. I. & F. VAN BREUSEGEM. 2022. Improving oxidative stress resilience in plants. *Plant J.* 109: 359-372. <https://doi.org/10.1111/tpj.15493>
- KOHL, S., J. HOLLMANN, A. ERBAN, J. KOPKA, ... & H. WEBER. 2015. Metabolic and transcriptional transitions in barley glumes reveal a role as transitory resource buffers during endosperm filling. *J. Exp. Bot.* 66:1397-1411. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru492>
- KONG, L., M. SUN, Y. XIE, F. WANG & Z. ZHAO. 2015. Photochemical and antioxidative responses of the glume and flag leaf to seasonal senescence in wheat. *Front. Plant Sci.* 6:358. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00358>

- KRIEDEMANN, P. 1966. The photosynthetic activity of the wheat ear. *Ann. Bot.* 30: 349-363.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084081>
- LAWLOR, D. W. & W. TEZARA. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Ann. Bot.* 103: 561-579. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn244>.
- LAWSON, T. & J. MATTHEWS. 2020. Guard Cell Metabolism and Stomatal Function. *Annu. Rev. Plant Biol.* 71:273-302. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100251>
- LI, X., H. WANG, H. LI, L. ZHANG, ... & J. LIN. 2006. Awns play a dominant role in carbohydrate production during the grain-filling stages in wheat (*Triticum aestivum*). *Physiol. Plant.* 127: 701-709. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00679.x>
- LI, X., D. BIN & W. HONG-GANG. 2010. Awn anatomy of common wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives. *Caryol.* 63: 391-397.
<https://doi.org/10.1080/00087114.2010.10589751>
- LI, Y., H. LI, Y. LI & S. ZHANG. 2017. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *Crop J.* 5: 231-239.
<https://doi.org/10.1016/j.cj.2017.01.001>
- LI, Y., H. LI, S. ZHANG & Y. WANG. 2020. Ear photosynthetic anatomy effect on wheat yield and water use efficiency. *Agron. J.* 112:1778-1793. <https://doi.org/10.1002/agj2.20154>
- LIU, P., W. GUO, Z. JIANG, H. PU, ... & C.R. LITTLE. 2011. Effects of high temperature after anthesis on starch granules in grains of wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agric. Sci.* 149: 159-169. <https://doi.org/10.1017/S0021859610001024>.
- LOU L., X. LI, J. CHEN, Y. LI, ... & J. LV. 2018. Photosynthetic and ascorbate-glutathione metabolism in the flag leaves as compared to spikes under drought stress of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plos ONE* 13: e0194625.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194625>
- LU Q. & C. LU. 2004. Photosynthetic pigment composition and photosystem II photochemistry of wheat ears. *Plant Physiol. Biochem.* 42: 395-402. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2004.02.008>
- MARTÍNEZ-PEÑA, R., O. VERGARA-DÍAZ, A. SCHLERETH, M. HÖHNE, ... & R. VICENTE. 2023. Analysis of durum wheat photosynthetic organs during grain filling reveals the ear as a water stress-tolerant organ and the peduncle as the largest pool of primary metabolites. *Planta* 257:81.
<https://doi.org/10.1007/s00425-023-04115-1>
- MCKENZIE, H. 1972. Adverse influence of awn on yield of wheat. *Can. J. Plant Sci.* 52: 81-87.
<https://doi.org/10.4141/cjps72-010>
- MANSCHADI, A. M., J. CHRISTOPHER, P. DEVOIL & G.L. HAMMER. 2006. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Funct. Plant Biol.* 33: 823-837 h
<https://doi.org/10.1071/FP06055>
- MAYDUP, M. L., M. ANTONIETTA, J. J. GUIAMET, C. GRACIANO, ... & E. A. TAMBUSI. 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 119: 48-58.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.014>
- MAYDUP, M. L., M. ANTONIETTA, J. J. GUIAMET & E. A. TAMBUSI. 2012. The contribution of green parts of the ear to grain filling in old and modern cultivars of bread wheat (*Triticum aestivum* L.): evidence for genetic gains over the past century. *Field Crops Res.* 134: 208-215.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.06.008>
- MAYDUP, M. L., M. ANTONIETTA, C. GRACIANO, J. J. GUIAMET & E. A. TAMBUSI. 2014. The contribution of the awns of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) to grain filling: Responses to water deficit and the effects of awns on ear temperature and hydraulic conductance. *Field Crops Res.* 167: 102-111. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.07.012>.
- MOHAMMED, S., T. D. HUGGINS, F. BEECHER, C. CHICK, ... & D. B. HAYS. 2018. The role of leaf epicuticular wax in the adaptation of wheat (*Triticum aestivum* L.) to high temperatures and moisture deficit conditions. *Crop Sci.* 58: 679-689.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2017.07.0454>
- MOLERO, G., S. SUKUMARAN & M. P. REYNOLDS. 2014. Spike photosynthesis contribution to grain yield and identification of molecular markers: A potential trait for breeding programs? En: REYNOLDS M., G. MOLERO, E. QUILLIGAN, M. LISTMAN & H. BRAUN (eds.), *Proceedings of the 4th International Workshop of the Wheat Yield Consortium*. pp. 175- 186. CIMMYT, México DF.
- MONDAL, S., R. E. MASON, T. HUGGINS & D.B. HAYS. 2015. QTL on wheat (*Triticum aestivum* L.) chromosomes 1B, 3D and 5A are associated with constitutive production of leaf cuticular wax and may contribute to lower leaf temperatures under heat

- stress. *Euphytica* 201: 123-130.
<https://doi.org/10.1007/s10681-014-1193-2>
- MORGAN, J. M. 1980. Osmotic adjustment in the spikelets and leaves of wheat. *J. Exp. Bot.* 31: 655-665. <https://doi.org/10.1093/jxb/31.2.655>
- NTAKIRUTIMANA, F. & W. XIE. 2020. Unveiling the actual functions of awns in grasses: From yield potential to quality traits. *Int. J. Mol. Sci.* 21: 1-13. MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/ijms21207593>
- NICOLAS, M. E. & N.C. TURNER. 1993. Use of chemical desiccants and senescing agents to select wheat lines maintaining stable grain size during post-anthesis drought. *Field Crops Res.* 31: 155-171. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90058-U](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90058-U)
- OLUGBEMI, L. B. & M. G. BUSH. 1987. The influence of temperature on the contribution of awns to yield in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 14: 299 - 310. <https://doi.org/10.1071/PP9870299>
- PANOZZO, J. F., H. A. EAGLES, R. J. CAWOOD & M. WOOTTON. 1999. Wheat spike temperatures in relation to varying environmental conditions. *Aust. J. Agric. Res.* 50: 997-1006. <https://doi.org/10.1071/AR98142>
- PATTERSON, F. L., L. E. COMPTON, R. M. CALDWELL & J. F. SCHAFER. 1962. Effects of Awns on Yield, Test Weight and Kernel Weight of Soft Red Winter Wheats. *Crop Sci.* 2: 199-200. <https://doi.org/10.2135/cropsci1962.0011183X000200030006x>
- PRADEEP, S. D. 2019. *Contribution of ear and related physiological traits for thermotolerance in wheat*. Tesis Doctoral. Division of Plant Physiology ICAR-INDIAN Agricultural Research Institute, N Delhi, India.
- RANE, J., D. SHARMA, S. EKATPURE, I. AHER, ... & N. P. SINGH. 2019. Relative tolerance of photosystem II in spike, leaf, and stem of bread and durum wheat under desiccation. *Photosynthetica* 57: 1100-1108. <https://DOI:10.32615/ps.2019.111>
- REBETZKE, G. J., A.R. RATTEY, G.D. FARQUHAR, R.A. RICHARDS & A.T. G. CONDON. 2013. Genomic regions for canopy temperature and their genetic association with stomatal conductance and grain yield in wheat. *Funct. Plant Biol.* 40: 14-33. <https://doi.org/10.1071/FP12184>
- REBETZKE, G. J., D. G. BONNETT & M. P. REYNOLDS. 2016. Awns reduce grain number to increase grain size and harvestable yield in irrigated and rainfed spring wheat. *J. Exp. Bot.* 67: 2573-2586. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw081>
- REYNOLDS, M. P., M. BALOTA, M. I. B. DELGADO, I. AMANI & R. A. FISCHER. 1994. Physiological and Morphological Traits Associated With Spring Wheat Yield Under Hot, Irrigated Conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 717 - 730. <https://doi.org/10.1071/PP9940717>
- SANCHEZ-BRAGADO, R., G. MOLERO, M. P. REYNOLDS & J.L.ARAUS. 2014a. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: A comparison of different methodologies for evaluation. En: REYNOLDS, M., G. MOLERO, E. QUILLIGAN, M. LISTMAN & H. BRAUN (eds.), *'Proceedings of the 4th International Workshop of the Wheat Yield Consortium'*. CENEB, CIMMYT, Cd. Obregón, Mexico.
- SANCHEZ-BRAGADO R., A. ELAZAB, B. ZHOU, M.D. SERRET, ... & J. L. ARAUS. 2014b. Contribution of the ear and the flag leaf to grain filling in durum wheat inferred from the carbon isotope signature: Genotypic and growing conditions effects. *J. Integr. Plant Biol.* 56: 444-454. <https://doi.org/10.1111/jipb.12106>
- SANCHEZ-BRAGADO R., J. W. KIMA, C. RIVERA-AMADO, G. MOLERO, ... & G. A. SLAFER. 2020. Are awns truly relevant for wheat yields? A study of performance of awned/awnless isogenic lines and their response to source-sink manipulations. *Field Crops Res.* 254: 107827. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2020.107827>
- SANCHEZ-BRAGADO, R., G. MOLERO, J. L. ARAUS & G. A. SLAFER. 2023. Awned versus awnless wheat spikes: does it matter? *Trends Plant Sci.* 28: 330-343. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2022.10.010>
- SAVIN, R. 2010. Estrés térmico y calidad en cereales de invierno. En: MIRALLES, D. J, L. N. AGUIRREZABAL, M. E. OTEGUI, M. E. KRUK & N. IZQUIERDO (eds), *'Avances en ecofisiología de cultivos de grano'*. pp. 203-210. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- SIMKIN, A. J., M. FARALLI, S. RAMAMOORTHY & T. LAWSON. 2020. Photosynthesis in non-foliar tissues: implications for yield. *Plant J.* 101: 1001-1015. <https://doi.org/10.1111/tbj.14633>
- STEINMEYER, F. T., M. LUKAC, M. P. REYNOLDS & H. E. JONES. 2013. Quantifying the relationship between temperature regulation in the ear and floret development stage in wheat (*Triticum aestivum* L.) under heat and drought stress. *Funct. Plant Biol.* 40: 700-707. <https://doi.org/10.1071/FP12362>

- TAMBUSSI, E. A., C. G. BARTOLI, J. BELTRANO, J. J. GUIAMET & J. L. ARAUS. 2000. Oxidative damage to thylakoid proteins in water-stressed leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol. Plant.* 108: 398-404. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2000.t01-1-100409.x>
- TAMBUSSI, E. A., S. NOGUÉS & J. L. ARAUS. 2005. Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta* 221: 446-458. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1455-7>
- TAMBUSSI, E. A., J. BORT, J. J. GUIAMET, S. NOGUÉS & J. L. ARAUS. 2007a. The photosynthetic role of ears in C₃ cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Crit. Rev. Plant Sci.* 26: 1-16. <https://doi.org/10.1080/07352680601147901>
- TAMBUSSI, E. A., J. BORT & J. L. ARAUS. 2007b. Water use efficiency in C₃ cereals under Mediterranean conditions: a review of physiological aspects. *Ann. App. Biol.* 150: 307-321. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2007.00143.x>
- TAMBUSSI, E. A., M. L. MAYDUP, C. A. CARRIÓN, J. J. GUIAMET & J. L. ARAUS. 2021. Ear photosynthesis in C₃ cereals and its contribution to grain yield: methodologies, controversies, and perspectives. *J. Exp. Bot.* 72: 3956-3970. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab125>
- ULLAH, A., F. NADEEM, A. NAWAZ, K. H. SIDDIQUE & M. FAROOQ. 2022. Heat stress effects on the reproductive physiology and yield of wheat. *J. Agron. Crop Sci.* 208: 1-17. <https://doi.org/10.1111/jac.12572>
- VICENTE, R., O. VERGARA-DÍAZ, S. MEDINA, F. CHAIRI, ... & J. L. ARAUS. 2018. Durum wheat ears perform better than the flag leaves under water stress: Gene expression and physiological evidence. *Environ. Exp. Bot.* 153: 271-285. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.06.004>
- WANG, Y., W. XI, Z. WANG, B. WANG, ... & Y. ZHANG. 2016. Contribution of ear photosynthesis to grain yield under rainfed and irrigation conditions for winter wheat cultivars released in the past 30 years in North China Plain. *Journal of Integr. Agric.* 15: 2247-2256. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61408-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61408-9)
- WARDLAW, I. F. 1994. The Effect of High Temperature on Kernel Development in Wheat: Variability Related to Pre-heading and Post-anthesis Conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 731-739. <https://doi.org/10.1071/PP9940731>
- WARDLAW, I. F. & C. W. WRIGLEY. 1994. Heat Tolerance in Temperate Cereals: An Overview. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 695-703. <https://doi.org/10.1071/PP9940695>
- WARRINGTON, I. J., R. L. DUNSTONE & L. M. GREEN. 1977. Temperature effects at three development stages on the yield of the wheat ear. *Aust. J. Agric. Res.* 28: 11-27. <https://doi.org/10.1071/AR9770011>
- WILHELM, W. W. & G. S. MCMASTER. 1996. Spikelets and floret naming scheme for grasses with a spike inflorescence. *Crop. Sci.* 36: 1071-1073. <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X0036000400044x>
- XU, H. L. & R. ISHII. 1990. Effects of water deficit on photosynthesis in wheat. *Japan J. Crop Sci.* 1: 158-161. <https://doi.org/10.1626/jcs.59.384>
- ZAHRA, N., A. WAHID, M. B. HAFEEZ, A. ULLAH, ... & M. FAROOQ. 2021. Grain development in wheat under combined heat and drought stress: Plant responses and management. *Environ. Exp. Bot.* 188: 104517. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104517>
- ZHANG, Q. & D. BARTELS. 2018. Molecular responses to dehydration and desiccation in desiccation-tolerant angiosperm plants. *J. Exp. Bot.* 69: 3211-3222. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx489>