

CAPÍTULO 3

Trigo: crecimiento y desarrollo: etapa reproductiva y llenado del grano

María Rosa Simón

Etapa reproductiva temprana

Luego de la etapa de pre-siembra, germinación, nacimiento, emergencia y pre-macollaje hasta la cuarta hoja, desarrollada en el capítulo anterior, continua lo que hemos descripto como segunda etapa, que es el macollaje. Dentro de esta etapa se produce la diferenciación reproductiva y el período entre el inicio de la diferenciación reproductiva y la última espiguilla en formarse, se conoce también como etapa reproductiva temprana.

Macollaje

Generalmente con la tercera hoja desplegada e inicio de cuarta hoja comienza el macollaje. La escala de Zadoks *et al.* (1974) indica esta fase como producción de macollos (mencionado como estadio de crecimiento (EC) 2), en tanto el segundo dígito indica la cantidad de macollos generados. La producción de macollos es variable dependiendo de las características del genotipo y factores ambientales y culturales, apareciendo los macollos desde el interior de las vainas, de yemas ubicadas en yemas axilares de hojas, en nudos basales cuyos entrenudos no desarrollan, lo que se conoce como zona de la corona (Fig.3.1).

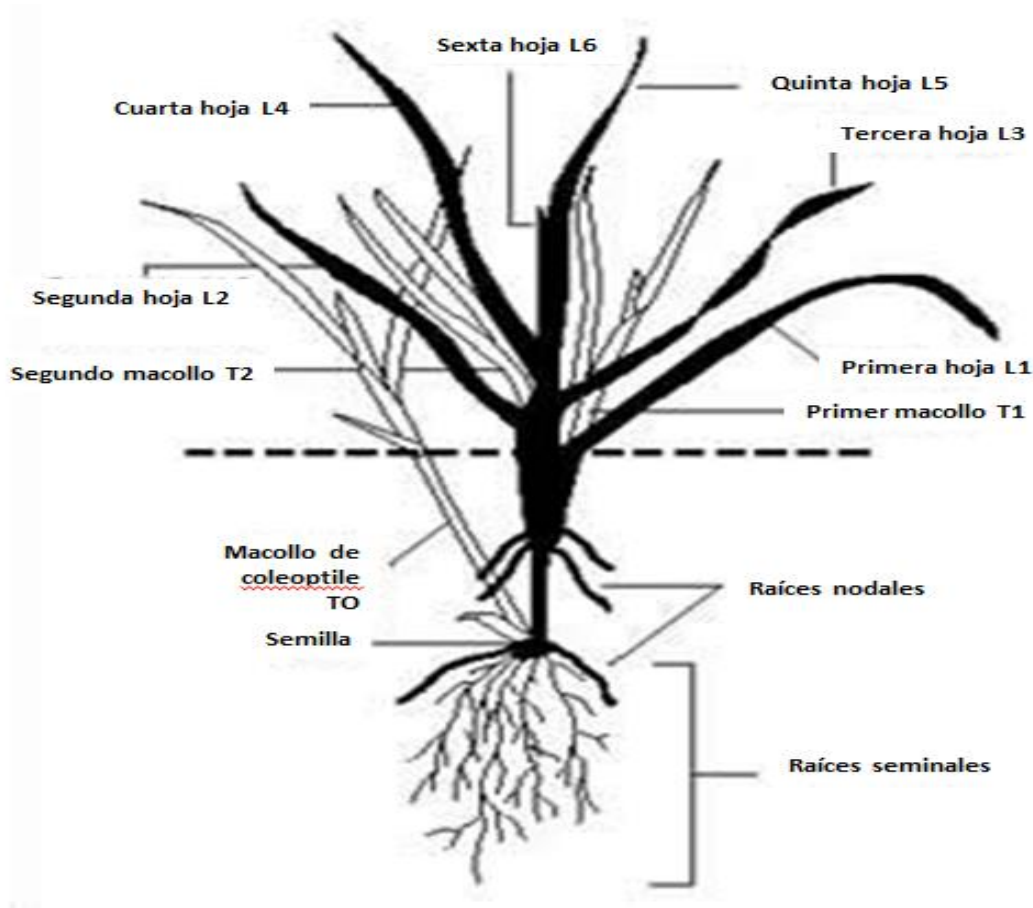


Fig.3.1. Macollaje del trigo

(Adaptada de <http://cimmyt.org>, licenciada bajo Creative Commons Attribution)

Friedberg (1932) determinó que en algunos casos pueden producirse macollos originados en el coleoptilo de la semilla, lo que es un carácter varietal. Dicha aparición está en sincronía con la aparición de las hojas, con cada nueva hoja aparece un nuevo macollo. Cuando llegan a tres hojas desplegadas, los macollos generan su propio sistema radicular y se independizan. Asimismo, cada macollo primario puede generar macollos secundarios y éstos a su vez, terciarios. En tanto exista disponibilidad de recursos, la capacidad de macollaje es ilimitada, pero factores genéticos, ambientales y/o culturales pueden limitar esta capacidad. Así es que no todos los macollos que se espera aparezcan, lo hacen y luego de un patrón máximo, la tasa de macollaje disminuye. Además, debido a una falta de recursos, un porcentaje de los macollos que se han generado muere en forma inversa a su generación. Esta mortandad generalmente se inicia con el momento en que comienza la elongación del tallo, que coincide con la formación de la espiguilla terminal. El macollaje cesa generalmente cuando el trigo encaña debido a la competencia por recursos con el tallo y se inicia la mortandad de los macollos ya formados, lo que continúa hasta la espigazón. Los macollos que mueren reciclarán una parte de los nutrientes hacia los tallos principales. La duración del macollaje es variable pudiendo fluctuar, de acuerdo a diferentes factores, entre 25 y más de 80 días en nuestra región triguera, lo que lo convierte en la fase que presenta mayor variación.

En aquellos genotipos de ciclo corto (bajos o nulos requerimientos de fotoperíodo y/o vernalización), en fechas de siembra tardías, el inicio del período reproductivo puede producirse

ya desde la tercera hoja, es decir inicios de macollaje. En cambio, en genotipos de ciclo largo (con requerimientos de fotoperíodo y/o vernalización) en fechas de siembra tempranas puede producirse alrededor de la séptima hoja y el cultivo en pleno macollaje. En este momento comienza la fase reproductiva temprana, el ápice mide unos 0,5 mm (Acevedo, 2002). El inicio de la diferenciación reproductiva se visualiza mediante el doble lomo, aunque la diferenciación floral ha comenzado con algo de anterioridad, pero recién se visualiza en ese momento (Kirby, 1990). Este doble lomo está constituido por primordios de hojas y de espiguillas. En cada doble lomo que se forma, el lomo inferior es el primordio de hoja y el superior el de espiguillas (Bonnet, 1966). La fase vegetativa ha finalizado y ya no se diferenciarán más hojas. Una vez iniciada esta diferenciación reproductiva, primero se diferencian las glumas y glumelas y luego las espiguillas en las axilas de las lemmas. La diferenciación de espiguillas comienza en la parte central de la espiga y continua hacia los extremos, esta diferenciación continúa varias semanas hasta la última espiguilla que es la terminal. Una vez que se han diferenciado alrededor de la mitad de las espiguillas, comienza la diferenciación de las flores en las espiguillas del centro de la espiga.

La duración del macollaje, está influenciada por factores genotípicos, ambientales y culturales. Le otorga al cultivo flexibilidad para compensar factores adversos como adversidades bióticas (enfermedades, plagas) o abióticas (heladas, sequías, granizo) o fallas en la densidad de siembra. Los factores genotípicos que condicionan su duración se relacionan con los requerimientos que presenten en cuanto a los factores que condicionan el desarrollo (temperatura, fotoperíodo, vernalización) y como se satisfacen, que se verán a continuación. Los factores que condicionan el desarrollo están relacionados con la longitud del macollaje al determinar la iniciación de la diferenciación reproductiva (doble lomo) y luego de la espiguilla terminal, que determina el inicio de la encañazón (Kirby, 1991) finalizando el macollaje. Así, los genotipos de ciclo largo con mayores requerimientos tienen generalmente una mayor duración del macollaje.

La vernalización se define como la aceleración de la habilidad para pasar al estado reproductivo a través de un tratamiento de frío (Chouard, 1960). Dixon *et al.* (2019) definen la vernalización como la respuesta a un tratamiento prolongado de frío ('termoinducción') que se requiere para que ciertas plantas se vuelvan competentes para florecer y, por lo general, funciona iniciando la expresión de activadores florales después del tratamiento y/o suprimiendo la actividad de los represores florales. La respuesta a la vernalización puede diagramarse a través de un modelo cuantitativo en el que, a partir de una determinada duración del tratamiento de vernalización, se alcanza una duración mínima de la etapa de desarrollo, debido a que el cultivo se encuentra en la máxima tasa de desarrollo (Miralles *et al.*, 2003). Las temperaturas vernalizantes pueden oscilar entre 0 y 12°C (Ahrens & Loomis, 1963). Por su parte, Brooking (1996) indicó que la tasa de vernalización se incrementa entre 0 y 11° y también se ha reportado que suele ser más efectiva a temperaturas entre 3 y 10°C (Weir *et al.*, 1984), diferenciándose los distintos tipos de trigo por los requerimientos de vernalización. Así, los trigos primaverales tienen bajos o nulos requerimientos, con temperaturas entre 7 y 18°C durante un período de 5 a 15 días, en tanto que los invernales tienen importantes requerimientos de 30 a 60 días a temperaturas entre 0 y 7°C (Evans *et al.*, 1975). Los requerimientos de vernalización están condi-

cionados por al menos cuatro genes *Vrn-1*, *Vrn-2*, *Vrn-3* y *Vrn-4* (Yan *et al.*, 2003, 2004b) siendo *Vrn1* el mayor determinante (Pugsley, 1971). Los tres homeólogos encontrados en trigos hexaploides están asociados con alelos dominantes para insensibilidad (*Vrn1-A1*, *VrnB1* y *VrnD1*) (Yan *et al.*, 2004a). En cambio, el dominante de *Vrn2* condiciona sensibilidad y es epistático a los alelos dominantes de *Vrn1*, retardando la floración, pero la vernalización bajo días largos suprime la expresión de *Vrn2* y aumenta la expresión de *Vrn1*. Por su parte, *Vrn3* también se expresa mejor cuando *Vrn2* está ausente (Dowla, 2018). La vernalización no solo afecta la fase vegetativa hasta la diferenciación reproductiva, sino también hasta la formación de espiguilla terminal al menos en genotipos con altos requerimientos (Fischer, 1984, Slafer & Rawson, 1994, González *et al.*, 2002).

En cuanto al fotoperíodo, el trigo es una planta longidiurna, ya que es inducida a florecer cuando el período de oscuridad es menor a 12 h, frecuentemente denominada como de día largo, ya que cuanto más larga es la duración del día (más de 12 h), más rápida es la tasa de desarrollo, acortando la duración de las fases hasta un determinado umbral, por encima del cual un incremento en el fotoperíodo no implica un cambio en la tasa de desarrollo, la respuesta a este factor se satura y la duración de las etapas es definida por la temperatura (Thomas & Vince, 1997). La sensibilidad (pendiente de la recta en la Fig. 2) varía ampliamente entre los genotipos (Major, 1980), con una respuesta generalmente cuantitativa, existiendo cultivares insensibles. El estímulo es percibido en las hojas y la señal se traslada al ápice por lo que para que la planta responda al fotoperíodo debe haber emergido la primera hoja (Flood & Halloran, 1986, Evans, 1987).

Los genes *Ppd*, entre ellos el ampliamente usado *Ppd1*, condicionan la sensibilidad al fotoperíodo, siendo el dominante el que condiciona insensibilidad (Dowla, 2018) y están relacionados con reducción en altura, menos macollaje y menor número de espiguillas. espiga⁻¹. Si bien se considera que el fotoperíodo afecta principalmente la etapa vegetativa hasta la diferenciación reproductiva (Porter & Delécolle, 1988) o a espiguilla terminal (Rawson, 1971), también se han informado efectos hasta anthesis (Angus *et al.*, 1981, Slafer & Rawson, 1994).

La precocidad intrínseca es el tiempo térmico mínimo para cumplir una fase, una vez que los requerimientos de vernalización y fotoperíodo han sido satisfechos o en genotipos que no son sensibles a estos factores (Major, 1980, Slafer, 1996). De esta manera, estas diferencias son propias del genotipo. La precocidad intrínseca está condicionada predominantemente por QTL, pocos genes han sido identificados, pero si numerosos QTL que controlan la floración independientemente de la vernalización y fotoperíodo (Dowla, 2018).

La interacción entre las características del genotipo, la vernalización y el fotoperíodo determina el número de hojas y la duración de otros procesos del desarrollo. Así cuando se satisfacen los requerimientos en días largos y vernalización, se reduce el tiempo hasta la diferenciación reproductiva y la espigazón y se reduce el número de hojas siendo escaso el efecto sobre la tasa de aparición de las mismas y la tasa de formación de espiguillas, por lo que habrá menos espiguillas y hojas aunque generadas a una mayor tasa (Mossad *et al.*, 1995). Esto implica que la cantidad de hojas será mayor cuanto más tarde en producirse la diferenciación reproductiva y ese número de hojas es indicador de la sensibilidad a este factor (Levy & Peterson,

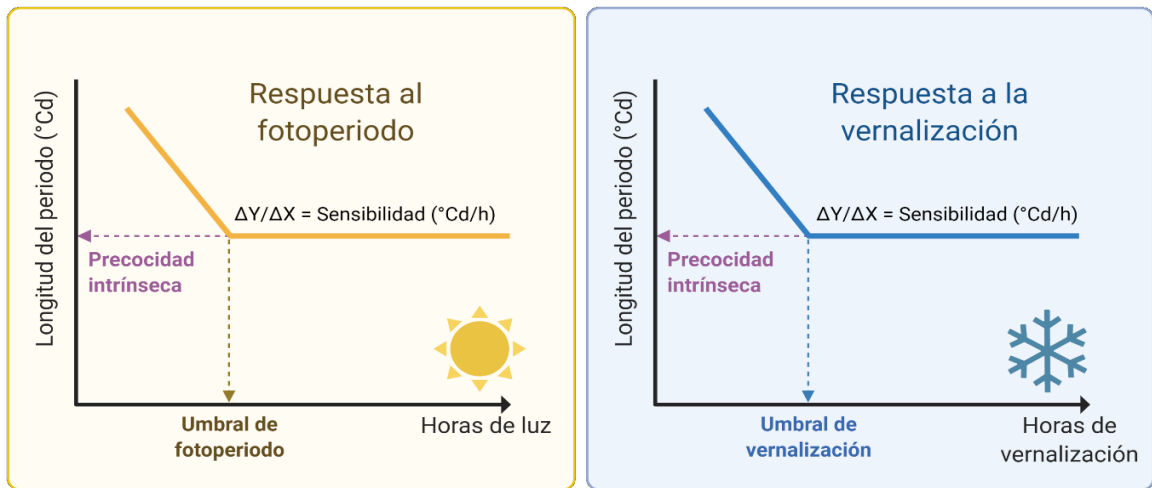
1972). Como se indicó la temperatura es universal y afecta todas las fases y genotipos, en tanto que la vernalización afecta el tiempo hasta diferenciación del doble lomo y la etapa hasta espiguilla terminal y el fotoperíodo afecta la etapa hasta doble lomo, hasta espiguilla terminal y hasta antesis.

Gomez *et al.* (2014) en un set de 32 cultivares argentinos determinaron que la sensibilidad fotoperiódica explicó la mayor parte de la variación en fechas de espigazón, que la mayor parte de la variación se debe a la combinación de los genes *Pd1* y *Vrn1* y que se observó poca variación en precocidad intrínseca. Trabajos realizados por Appendino *et al.* (2003), analizando 68 cultivares de trigo argentino, señalan diferente grado de respuesta a la vernalización, aunque la mayoría de los genotipos son de hábito primaveral y por lo tanto tienen bajos requerimientos. De igual manera, Vanzetti *et al.* (2013) en un estudio molecular realizado sobre cultivares de trigo argentinos, encontraron que la mayor parte de los genotipos evaluados presentó hábito primaveral, y solo unos pocos fueron genotipos invernales. Dietz (2021) determinó en un set de 10 cultivares de trigo respuesta a tratamientos de vernalización de 20 días a 4°C en nueve de ellos y de más de 40 días a dicha temperatura en uno de los cultivares.

Por su parte, el efecto de la temperatura es universal, afectando todas las fases y genotipos, el incremento de la temperatura acelera la tasa de desarrollo desde que la semilla se embebe en agua y continua hasta la madurez (Angus *et al.*, 1981; Slafer & Savin, 1991), por lo que temperaturas frescas alargarán el período a diferenciación reproductiva, el tiempo a espiguilla terminal y las restantes fases. La duración de todas las fases puede ser considerada en tiempo térmico, que surge de multiplicar el tiempo calendario por las temperaturas medias de la fase (cuando es a campo) sobre la temperatura base y sus unidades serán °C día. Como se indicó en el capítulo de crecimiento y desarrollo vegetativo, la respuesta lineal de la tasa de desarrollo a la temperatura, al menos dentro de un rango de temperaturas permite utilizar el tiempo térmico para medir cualquier etapa de desarrollo, haciendo que la duración en °C día de cualquier etapa sea independiente de la temperatura.

En la Fig.3.2 se indica la respuesta a estos factores a través de un modelo cuantitativo, en los que se señala un período subóptimo en que hay una respuesta a los factores y otro en que se ha alcanzado la máxima tasa de desarrollo por haberse satisfecho los requerimientos necesarios de cada uno de los factores (vernalización/fotoperíodo). Óptimo implica una máxima tasa de desarrollo, de manera que se logrará el tiempo mínimo a espigazón, aunque para el cultivo puede no ser óptimo porque acelera sus fases. La respuesta, como se señaló, es generalmente cuantitativa ya que no es una condición obligatoria para pasar al estado reproductivo; cuando los requerimientos no se cumplen se requiere un mayor tiempo térmico para cumplir una determinada fase. Sin embargo, Rahman (1980) y González *et al.* (2002) confirmaron que las respuestas cualitativas no son una excepción en genotipos con altos requerimientos.

Frecuentemente se producen interacciones entre fotoperíodo y vernalización. Diversos investigadores (Slafer & Rawson (1994, Dietz *et al.*, 2021) demostraron una baja respuesta al fotoperíodo cuando los requerimientos de vernalización o parte de ellos no fueron satisfechos. El fotoperíodo y la vernalización interactúan fuertemente para determinar el desarrollo de las fases y el momento de espigazón del cultivo.



Creado con BioRender.com

Figura 3.2. Respuesta general al fotoperiodo o vernalización. Longitud del periodo de desarrollo ($^{\circ}\text{Cd}$) en función de la duración del día (fotoperiodo en horas) o de las horas de vernalización. Adaptado de Miralles et al. (2014).

A través de estos requerimientos el trigo puede ubicar su floración luego de la fecha media de última helada o puede evitar acelerar su floración cuando se lo siembra muy temprano con temperaturas y fotoperíodos elevados. Al contrario, ante siembras tardías, ciertos genotipos con requerimientos importantes, como sucede en algunos sembrados en Argentina pueden no llegar a cubrir sus requerimientos de horas de frío cuando se siembran en regiones o épocas inadecuadas, produciéndose no sólo un retraso en la fecha de antesis, sino también una espigazón y antesis desapareja en el lote (Miralles, et al., 2014).

En relación al macollaje, la radiación acumulada durante el período está relacionada con la cantidad máxima de macollos y si bien las temperaturas de alrededor de 20°C - 25°C incrementan la tasa de macollaje, las temperaturas frescas entre 8 y 12°C incrementan la longitud del mismo originando una mayor cantidad de macollos final. Así Friend (1965) en un ensayo con temperaturas entre 10 y 30°C encontró una tasa máxima de producción con 20°C , pero la mayor cantidad de macollos se logró con 10°C debido a la mayor longitud de las fases. Además, si bien la máxima tolerancia a sequía se manifiesta en este subperíodo, cuando el estrés hídrico es prolongado y el cultivo avanza en su estación de crecimiento, especialmente con mayores temperaturas o fotoperíodos, se acelera la manifestación de las fases. Blum et al. (1990) indicó que la recuperación luego de la sequía dependió del mantenimiento del número de granos.espiga⁻¹ en condiciones de estrés y la producción de espigas luego de la recuperación. Cuando la sequía sucedió hacia el final del macollaje, la recuperación fue menor ya que el número de granos.espiga⁻¹ y el macollaje luego de la recuperación se redujeron y señaló que el rendimiento estuvo más relacionado con el número de granos.espiga⁻¹ que con el número de macollos.

Los días largos contribuyen a una menor duración del macollaje, a través de una aceleración de la tasa de desarrollo y consecuentemente la formación de espiguillas, hasta llegar a la espiguilla terminal y elongación del tallo que causa mayor competencia por recursos y sombreado y cambia la relación rojo: rojo lejano en el canopeo inhibiendo las yemas que generan

macollos (Evers *et al.*, 2007). Además, cuando los requerimientos de vernalización se satisfacen rápidamente, el período de macollaje también se acortará, al acortarse el período a espiguilla terminal, efecto que resulta más marcado con genotipos portadores de algunos alelos que condicionan la respuesta a la vernalización (Emtseva, 2013). Los macollos tardíos presentan usualmente un menor número de espiguillas desarrolladas y de granos por el acortamiento en su desarrollo.

Además, la duración del macollaje está influenciada por factores culturales como la época y densidad de siembra y la disponibilidad de recursos. Así, una época temprana de siembra condicionará una mayor duración del macollaje, ya que el cultivo se desarrolla con menores temperaturas y fotoperíodos más cortos. En esas condiciones puede utilizarse una menor densidad de siembra, ya que cada planta originará una mayor cantidad de macollos, en densidades muy altas la cantidad de macollos.planta⁻¹ disminuye, aunque el número por unidad de superficie puede ser similar al aumentar la cantidad de plantas.

La fertilización nitrogenada a la siembra y al inicio del macollaje, el estado hídrico y la radiación incidente en el cultivo, también inciden en la cantidad de macollos generados y en su supervivencia y determinan una mayor área foliar, interceptación de la radiación, un mayor número de espigas.m⁻² y rendimiento. Un cultivo en buenas condiciones ambientales y nutricionales puede generar 1000-1500 macollos.m⁻² e incluso más, pero habrá mortandad de macollos y el número final podrá alcanzar 400 a 700 espigas.m⁻² (Miralles *et al.*, 2014). Durante el período de macollaje se define el número potencial de macollos y por lo tanto de espigas.m⁻² y el número potencial de espiguillas.espiga⁻¹. La mortandad de macollos contribuye a lograr una fecha similar de antesis entre los macollos de una misma planta; además la iniciación de espiguillas se produce más rápidamente en los macollos que en el tallo principal.

Si bien el macollaje es el período de mayor resistencia a adversidades, entre ellas las climáticas y el punto de crecimiento se encuentra por debajo de la superficie del suelo, temperaturas inferiores a -11°C durante 2 h en trigos invernales producen clorosis y quemado de las puntas de las hojas, originando daños de leves a moderados en el rendimiento. La mayor parte del daño ocurre en las hojas que además se retuercen. También puede haber un olor a vegetación deshidratada luego de varios días. Se retrasa el crecimiento y se puede reducir el número de macollos, pero usualmente el crecimiento de nuevas hojas y macollos con temperaturas más templadas mejora la situación (Klein & Drew, 2020). Es también afectado por la sequía. Entre las adversidades bióticas en este período pueden señalarse el pulgón verde, la mancha amarilla, la mancha de la hoja y otras manchas, el oidio y las royas. Durante el macollaje se definen potencialmente dos componentes del rendimiento: el número potencial de espigas.m⁻², a través del número potencial de macollos y el número potencial de espiguillas. espiga⁻¹, mediante el número de espiguillas diferenciadas hasta espiguilla terminal.

Etapa reproductiva tardía

Encañazón, espigazón, floración

Cuando todas las espiguillas de la espiga están formadas, de manera que se ha formado la espiguilla terminal se inicia la encañazón (Fig.3.3a), el ápice ha ascendido sobre la superficie del suelo y se visualiza un nudo a 1 cm sobre el suelo, se elongan los entrenudos del tallo, tomando la planta un porte erecto. La escala de Zadoks *et al.* (1974) indica esta fase como producción de nudos en el tallo principal (mencionado como 3), siendo el segundo dígito la cantidad de nudos que se han generado. El ápice tiene en ese momento alrededor de 4mm y se han diferenciado entre 7 y 12 hojas en el tallo principal (Acevedo, 2002). Como se indicó cesa la producción de macollos (Baker & Gallagher, 1983) y comienza su mortandad (Gallagher & Biscoe, 1978). En este momento, ya se ha iniciado un número de flósculos (flores) de entre 3 y 5 en las espiguillas centrales, en tanto que las restantes aún no han iniciado la formación de flores, el 40 a 50% de las flores están formadas en este momento (Miralles *et al.*, 2007). Las flores se van desarrollando desde la base de cada espiguilla hacia las posiciones distales (Sibony & Pinthus, 1988). La iniciación de las flores dentro de cada espiguilla continúa durante la encañazón hasta 200-300°C días antes de la aparición de la lígula de la hoja bandera (Kirby, 1988).

En cada una de las espiguillas se forman entre 6 y 12 flores (Sibony & Pinthus, 1988), dependiendo de la posición de la espiguilla, de las cuales un máximo de cinco flores completan su desarrollo. De acuerdo a Kirby (1988) esa "mortandad" de flores está relacionada con la competencia por asimilados por el rápido crecimiento de tallos y espigas y se produce porque pocas flores continúan su desarrollo ya que la tasa de desarrollo decrece progresivamente desde las flores que están en posiciones proximales con respecto al raquis comparado con las distales (Langer & Hanif, 1973). El porcentaje de flores que continúan su desarrollo depende de la partición de asimilados entre espigas y tallos, cuanto mayor es la partición hacia la espiga en antesis mayor es el número de flores fértiles (Brooking & Kirby, 1981, Slafer & Miralles, 1993).

El crecimiento de la raíz puede ser mayor al del tallo a bajas temperaturas (Welbank, 1971), pero cuando esta aumenta, el tallo crece más que la raíz (Brouwer, 1966), indicando que el crecimiento del tallo tiene una temperatura óptima más alta que la de la raíz, pero esta diferencia puede deberse a una mayor competencia por compuestos orgánicos entre ambos órganos a las temperaturas más altas (Friend, 1966). Las raíces no se ven favorecidas en la competencia con otros órganos cuando existe un suministro limitado de carbohidratos disponibles; las hojas inferiores constituyen su principal fuente de compuestos orgánicos (Wardlaw, 1967). Además, un déficit de agua moderado y la baja disponibilidad de nitrógeno puede reducir el crecimiento del tallo, en tanto la raíz puede continuar creciendo, aumentando la relación raíz/tallo (Brouwer, 1966).

El crecimiento de la espiga es lento en el inicio y se incrementa cuando se visualiza la lígula de la hoja bandera. El cese de la formación de las flores se produce desde el estadio de vaina engrosada (Fig. 3.3b), hasta antesis (Fig. 3.3d), solo alrededor del 15 al 40% continuará su desarrollo hasta convertirse en flores fértiles (González *et al.*, 2011).

En esta etapa de encañazón se elongan los entrenudos, excepto los de la base que tienen escasa elongación, dando origen al tallo, cada entrenudo se va elongando más que el anterior. El

último es el pedúnculo de la espiga. Luego emerge la última hoja que es la bandera y corresponde al EC 3.7 cuando comienza su aparición y 3.9 cuando está totalmente desplegada (Zadoks *et al.* 1974). Posteriormente, se produce el estado de vaina engrosada en que la espiga está encerrada en la vaina de esta hoja. Este estadio se indica como EC 4 en la mencionada escala, en tanto el segundo dígito señala los diferentes estadios antes de la emergencia de la espiga en que la espiga crece y la vaina se va abriendo hasta el EC 4.9 en que aparecen las aristas. Se produce además la meiosis de los granos de polen que madurarán en antesis y luego se elonga el pedúnculo y emerge la espiga. El estadio de espigazón (Fig.3.3c) se indica como EC 5 en la misma escala, indicando el segundo dígito diferentes estadios de la emergencia de la espiga, desde el inicio de la emergencia y siendo el EC 5.5 cuando la mitad de la espiga está emergida. Luego de la espigazón, el trigo se autofecunda dentro de las mismas flores (cleistogamia) lo que se denomina floración y las flores se abren emergiendo las anteras (antesis). Este estadio se indica como EC 6, con el segundo dígito indicando diversos estadios de la madurez de las anteras, así 6.5 indica anteras amarillas en el 50% de las espigas. El grado de extrusión de las anteras es genotípico y la radiación y temperatura pueden afectarlo (Ueno & Itoh, 1997) (Fig.3.3b).

Durante el período que va de encañazón a floración se definen componentes del rendimiento, así en el inicio del período cuando se forma la espiguilla terminal quedará definido el número potencial de espiguillas, en tanto que el número final de espigas, espiguillas y flores fértiles quedará definido en antesis. La determinación de los componentes es secuencial, con algún grado de superposición entre ellos. La mayor parte de estas flores fértiles producirá granos. Así, este período es esencial para la determinación del número de granos.m⁻² (Fischer, 1985a) que es el componente más importante del rendimiento (Slafer *et al.*, 2003, Peltonen-Sainio *et al.*, 2007, Fischer, 2008) y la disponibilidad de asimilados para el crecimiento de la espiga es esencial para la determinación de este componente. Este período crítico abarca desde unos 20 a 30 días antes de floración hasta unos 5 a 10 días posteriores a floración (Fischer, 1985a) y el cultivo debe disponer de las mejores condiciones hídricas, nutricionales, de radiación y temperatura. En este período se produce la mortandad de los macollos y flores y un activo crecimiento del pedúnculo de la espiga y de la espiga misma y se determina el número de granos.m⁻².

El coeficiente fototermal que es la relación entre la radiación incidente (en condiciones hídricas y nutricionales adecuadas para lograr una alta interceptación de esta radiación) y la temperatura por arriba de la base, que se considera 4,5°C en el período crítico es esencial en la determinación del rendimiento (Fischer, 1985a). Dhillon & Ortiz Monasterio (1993) encontraron una alta asociación entre el coeficiente fototermal y el número de granos.m⁻². Una buena radiación interceptada determina una mayor tasa de crecimiento y dado que el aumento de temperatura acelera las fases, una temperatura relativamente baja determina el alargamiento del período, condicionando una mayor generación de biomasa y componentes del rendimiento durante el crecimiento de la espiga. Es conocido que la relación entre la cantidad de radiación interceptada y la tasa de crecimiento del cultivo es lineal (Monteith, 1977) y el rendimiento del trigo se puede expresar a través de la biomasa acumulada durante el ciclo y su partición a los órganos reproductivos que es el índice de cosecha (Van der Werf, 1996). Así, la biomasa se determina mediante la radiación incidente durante el ciclo del cultivo multiplicada por la eficiencia de interceptación que es función del índice de área foliar y de

la arquitectura del canopeo (Monteith, 1977) y por la eficiencia de conversión o eficiencia de uso de la radiación que indica la capacidad del cultivo de transformar la energía lumínica interceptada o absorbida en biomasa (Evans *et al.*, 1978).

El rendimiento puede también ser expresado a través de sus componentes numéricos: el número de granos.m⁻² y el peso de los granos (Slafer & Rawson, 1994). Si bien el número de granos.m⁻² es el componente más importante del rendimiento (Austin, 1980, Slafer *et al.*, 1990), también el peso de los granos adquiere importancia. Ambos componentes del rendimiento suelen estar negativamente asociados no solamente por el hecho de que hay una menor cantidad de asimilados por grano cuando hay un mayor número de granos, sino también porque al haber mayor número de granos se forman más flores distales que tienen un peso potencial menor al formarse más tarde y al no tener comunicación directa con el raquis (Slafer *et al.*, 1996). Como se indicó, durante el crecimiento de la espiga, se pierden granos potenciales debido a la competencia por recursos (Acevedo, 2002). El número de flores fértiles se relaciona con el peso seco de la espiga (Fischer, 1983). A su vez el peso seco de la espiga depende de 1-la tasa de crecimiento de la espiga, 2-la duración de la fase de crecimiento y 3- la partición de asimilados hacia la espiga (Acevedo, 2002). Una etapa más larga implica una mayor radiación fotosintéticamente activa acumulada e incrementa la disponibilidad de carbohidratos hacia la espiga, por lo que el peso de la espiga en antesis se incrementa (González *et al.*, 2003).

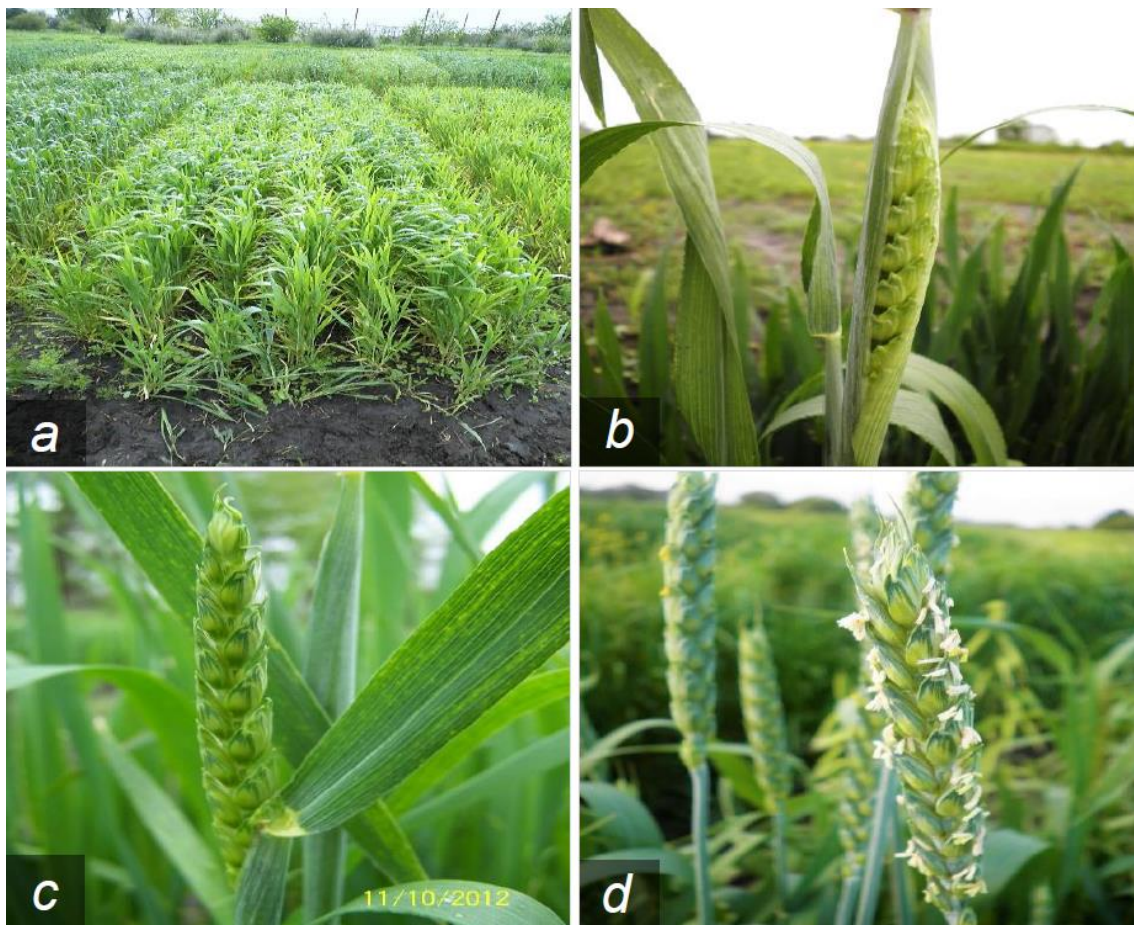


Fig. 3.3. Encañazón (a), estadio de vaina engrosada (b), espigazón (c) y floración o anthesis (d) en trigo. Gentileza Dra. María Constanza Fleitas

Asimismo, se ha observado variación genotípica en la duración de la etapa reproductiva tardía de alrededor de 250°C.d para la fecha de siembra recomendada (Whitechurch *et al.*, 2007a) y también para la duración de la etapa, manteniendo similar fecha de antesis, asociado a la respuesta al fotoperíodo y vernalización (Whitechurch *et al.*, 2007b).

El número de granos está determinado por el número de espigas-m⁻² y el número de granos.espiga⁻¹. El mejoramiento ha conducido a un incremento del número de granos.espiga⁻¹, que condujo a un mayor número de granos.m⁻². Esto se ha debido a un incremento de la proporción de peso seco de espiga con respecto al total de materia seca en antesis y una mayor partición hacia la espiga en las tres semanas previas a antesis que es cuando la hoja bandera y la última hoja han aparecido (Slafer *et al.*, 1990). La introducción de los genes *Rht* de enanismo fue de importancia en este incremento de la partición hacia la espiga, aumentando el peso seco de la espiga en antesis, que condujo a un incremento de flores fértiles y de granos.espiga⁻¹ (Youdsefian *et al.*, 1992; Miralles & Slafer, 1995). El mejoramiento impactó más en la supervivencia de las flores que en el número de flores diferenciadas (Siddique *et al.*, 1989). Es importante incrementar durante este período el suministro de asimilados a través de un alto índice de área foliar y alta tasa de fotosíntesis. Un estrés en este período decrece los destinos (número de granos potenciales) y la fuente (índice de área foliar) (Frederic & Bauer, 2000).

La espiga de trigo posee solo una espiguilla por nudo del raquis, con tres a seis flores fértiles que se autopolinizan (Kirby & Appleyard, 1984), la fecundación cruzada puede alcanzar 2-3% (Martin *et al.*, 1976). Las flores de trigo constan de glumelas (lemma y palea) y entre ellas los órganos florales y las lodículas en la base de las flores. Cuando estas se vuelven turgentes las glumelas se abren, originando la antesis y se produce la polinización (de Vries, 1971). La fecundación se produce previo a la antesis, con la mayor parte de las semillas producidas por autofecundación, lo que es favorable para minimizar efectos ambientales en la polinización y asegurar rendimientos estables. Esta característica de cleistogamia se ha incrementado con la introducción del germoplasma proveniente de la revolución verde con los genes *RhtB1* y *RhtD1* que acentuó las glumas más rígidas y la retención de anteras (Buerstmayr & Buerstmayr, 2016), que además son pequeñas. Esta particularidad de reducida extrusión de anteras es también favorable para disminuir la incidencia de la Fusariosis en el cultivo (Gilsinger *et al.*, 2005) y para lograr la homogeneidad que se necesita para registrar variedades y producir semilla de las mismas. Sin embargo, frecuentemente las anteras salen de las flores (extrusión) dependiendo del genotipo y del ambiente y hay variabilidad para fecundación cruzada en los genotipos con un mayor grado de apertura y extrusión. Dicha extrusión de anteras es una característica deseada para la producción de trigos híbridos que implican el aprovechamiento de la F₁ comercial y que significa un costo adicional en la producción de semilla dada las características de autogamia del trigo.

La antesis comienza en la parte central de la espiga y continua hacia la parte basal y apical durante 3 a 5 días (Peterson, 1965). Las flores cercanas al raquis de las espiguillas centrales se fertilizan antes que las distales y usualmente estos granos tienen mayor peso (Simmons & Crookston, 1979).

Para este período se consideran adecuadas temperaturas entre 15,5 y 17,7°C (Menéndez & Satorre, 2007). El número de granos decrece un 4% por cada grado de incremento en la temperatura en los 30 días previos a antesis (Fischer, 1985b). Asimismo, temperaturas durante encañazón inferiores a -4°C producen daños en el ápice, amarillamiento y quemado de hojas y lesiones en los tallos. Durante el estadio de vaina engrosada temperaturas inferiores a -2°C producen daños en las flores, las espigas pueden quedar atrapadas en la vaina de la hoja bandera, daños en tallos, decoloración de hojas. Cuando en espigazón y floración se producen temperaturas inferiores a -1°C, causan daños en las flores, espigas y aristas blancas, daños en tallos y decoloraciones de hojas (Klein & Lyon, 2006). Los daños son más severos en espigazón y floración, pero ya desde encañazón hay daños importantes y luego también en grano lechoso (Klein & Lyon, 2006).

Además, tanto un estrés hídrico como un estrés biótico conducen a una menor cantidad de granos.m⁻². Las disminuciones en la fotosíntesis de la hoja y en el índice de área foliar debidas a sequía ocurridas previo a la antesis se correlacionan con reducciones en el número de granos por espiga, que puede ser mejor explicado por la reducción en el crecimiento de la espiga en estas condiciones que por una reducción en el suministro de asimilados (Nanomi & Boyer, 1989).

Asimismo, la encañazón es el período de máxima absorción de nutrientes y la mayor parte del N se absorbe previo a la antesis (Oscarson *et al.*, 1995), así una adecuada disponibilidad de nitrógeno es esencial en este período. Para maximizar el crecimiento de la espiga una estrategia es incrementar la duración de la etapa pre-antesis (Slafer *et al.*, 1996), aumentando la radiación interceptada para lo que hay que mantener la fecha de antesis que se encuentran dentro del óptimo en las regiones trigueras. Esto implica alargar esta etapa reduciendo la fase vegetativa o la reproductiva temprana (Slafer *et al.*, 1996).

Asimismo, las enfermedades foliares pueden producir importantes disminuciones en el rendimiento y sus componentes. Estas afectan la duración del área foliar verde (Castro *et al.*, 2018, Schierenbeck *et al.*, 2019a, b, c) por necrosis y muerte de macollos y por lo tanto reducen la capacidad del cultivo de interceptar y absorber radiación y pueden afectar la eficiencia de uso de la radiación, dependiendo del hábito nutricional de los patógenos involucrados. Como consecuencia, causan disminuciones en la tasa de crecimiento del cultivo (Bancal *et al.*, 2008, Carretero *et al.*, 2010, Castro & Simón, 2016, Schierenbeck *et al.*, 2016) afectan en el número de granos.m⁻², el peso de los granos, el rendimiento y la dinámica del nitrógeno afectando la calidad del grano (Simón *et al.*, 1996, 2002, 2011, Simón *et al.*, 2013, Castro & Simón, 2016, 2017, Fleitas *et al.*, 2017, Castro *et al.*, 2018, Fleitas *et al.*, 2018a, b, Schierenbeck *et al.*, 2019a, b, c).

Etapa de desarrollo y llenado del grano

Luego de la fecundación, comienza la división celular. Los núcleos primarios del endosperma se dividen rápidamente, dando numerosos núcleos libres relacionados con el número de células endospermáticas. Unos 8 a 10 días después de la fecundación se forman las primeras capas de células del endosperma, siendo su desarrollo inicial a expensas de las antípodas y

del tejido nucelar circundante, unos 10 a 14 días posteriores a la fertilización, las células del endosperma están formadas y comienza la fase líneal de llenado.

El crecimiento del grano sigue una curva sigmoideal, comenzando con una fase denominada "lag" o cuaje en que las células del endosperma se dividen rápidamente con poco incremento del peso del grano. En esta etapa se determina el peso potencial del grano (Brocklehurst, 1977), se forman los sitios donde se acumularán almidón y proteínas y empieza a aparecer una pequeña cantidad de proteínas especialmente metabólicas y gliadinas y de almidón. Luego sigue la fase de llenado en que el peso seco se incrementa como una función lineal hasta una tasa máxima, luego la tasa de acumulación de materia seca disminuye hasta la madurez fisiológica en que no se producen incrementos posteriores de peso seco (Brocklehurst, 1977). Las fases de llenado del grano luego de la fase de multiplicación celular comprenden el grano lechoso con más de 40% de humedad, el pastoso entre 30 y 40% y el grano duro con menos del 30% y luego se produce la pérdida de humedad hasta madurez comercial. Los diferentes estadios se detectan a través de presión en el grano y por observación de la consistencia del mismo. Durante la fase de multiplicación celular la coloración es verdosa y el contenido predominante es agua, correspondiendo este estadio a EC71, luego en el estadio lechoso temprano el contenido del grano es blanco (EC73). En grano lechoso intermedio (EC75), el grano tiene aproximadamente el 50% de su peso final y en estado lechoso tardío (EC77) el grano ha alcanzado el 80% de su peso y la tasa de llenado comienza a reducirse (Abbate & Divito, 2017). En grano pastoso, el grano adopta una consistencia pastosa y varía su color verde hacia el amarillo, en pastoso temprano (EC83) todas las estructuras se desarrollaron y el máximo peso se alcanza en EC85 que corresponde a pastoso duro. La madurez fisiológica se produce con porcentajes de humedad entre 36 y 41 % (Calderini *et al.*, 2000) en que las hojas están senescentes y los tallos, pedúnculo y espigas amarillean.

Los principales componentes del endosperma del grano son el almidón y las proteínas. El almidón es el 65 a 80% del peso del grano, está constituido por amilosa (25-30%) y amilopectina (70-75%) y determina en mayor medida el peso del mismo, en tanto que las proteínas representan un 10 a 15% (Hurkman *et al.*, 2003). Los carbohidratos provienen fundamentalmente de la fotosíntesis durante el llenado (Blum, 1998), en tanto que las proteínas provienen de: 1- el N acumulado previo a la antesis y derivado al grano, 2: el N absorbido del suelo luego de la antesis, 3: la redistribución durante el llenado (Gaju *et al.*, 2014). A diferencia de lo que sucede con los carbohidratos la mayor parte (50-95%) proviene de la removilización (Palta & Fillery, 1995), siendo las hojas y tallos la fuente principal (Critchley, 2001). Por su parte el N absorbido post antesis puede contribuir un 5 a 50% dependiendo del N disponible en el suelo, características ambientales, estado radicular y factores bióticos y abióticos presentes (Palta *et al.*, 1994, Barbottin *et al.*, 2005).

Las primeras proteínas que se forman en el grano en los 10 días posteriores a antesis son las metabólicas, es decir las abúminas y las globulinas (Gupta *et al.*, 1991), representan un 20 a 30% del total de proteínas y contienen aminoácidos esenciales comparadas con las prolaminas (Tasleem-Tahir *et al.*, 2012). Si bien se acumulan durante todo el llenado, representan un bajo porcentaje en la madurez fisiológica dado que ya se han acumulado proteínas de reserva

que representan el 70 a 80% (Stone & Savin, 1999). Si bien se ha reportado que algunas albúminas tienen influencia en las propiedades reológicas de la masa, las proteínas formadoras de gluten (gluteninas y gliadinas) son las principales responsables de las propiedades viscoelásticas de la masa. Así, el gluten está compuesto principalmente por gliadinas, solubles en alcohol y gluteninas solubles en ácidos o bases diluidas. Las gliadinas se empiezan a acumular 5 a 10 días después de la fecundación y las gluteninas unos 20 días después y se acumulan hasta el final del llenado (Panozzo *et al.*, 2001). Las gliadinas aportan la extensibilidad y viscosidad a la masa, en tanto que las gluteninas aportan la elasticidad y fuerza de la masa (Wieser, 2007). Cualquier factor que afecte la longitud y tasa de llenado del grano puede alterar la concentración y la composición de las proteínas y afectar las propiedades de la masa (Jamieson *et al.*, 2001). La proteína está generalmente correlacionada con la cantidad de gluten, que se basa en la configuración de tres proteínas de alto peso molecular, tres de bajo peso molecular y seis loci codificando gliadinas (Wrigley *et al.*, 2006) (Fig.3.4).

Finalmente, en el estado de madurez el sistema vascular de la espiga se bloquea y el pedúnculo adopta un color más oscuro. El grano se vuelve de color marrón dorado, luego alcanza la madurez comercial (EC92) con 14% de humedad en base húmeda (Abbate & Divito, 2017). Entre grano lechoso y pastoso, el contenido de agua se hace constante, se alcanza el "plateau hídrico" en que la cantidad de agua que ingresa compensa a la que se pierde, que es una etapa crítica ya que la interrupción del suministro de agua en este momento en que se produce la máxima tasa de crecimiento disminuye la migración de asimilados al grano (Miralles & Serrago, 2007). Entre el inicio de llenado y la madurez fisiológica, la tasa de pérdida de humedad no presenta importantes variaciones, sin embargo desde madurez fisiológica a madurez comercial es muy variable, siendo determinada por la demanda atmosférica y la temperatura del aire y variando entre 0,6-1% hasta 4-5% de pérdida de humedad por día (Miralles & Serrago, 2007).

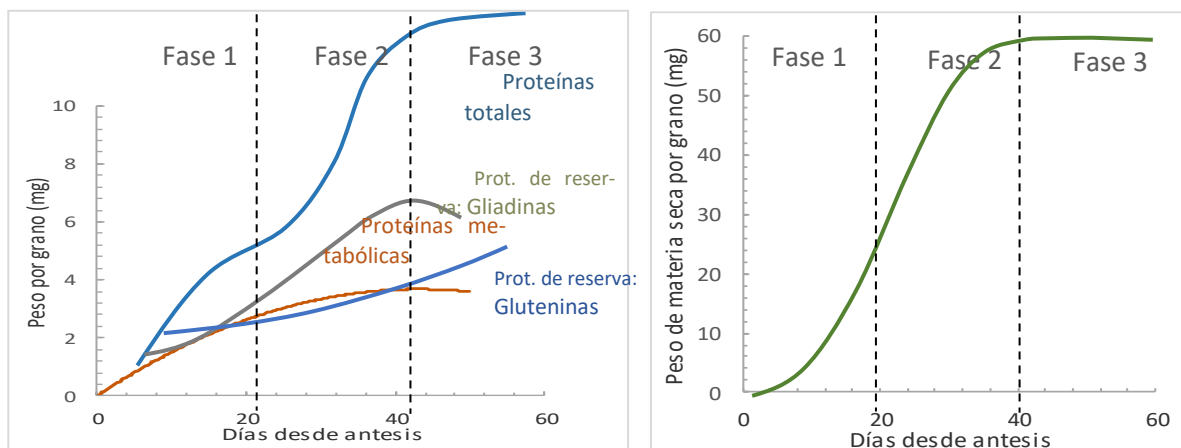


Fig.3.4. Acumulación de proteínas e hidratos de carbono en el grano de trigo, fase 1: cuaje; fase 2: llenado de grano; fase 3: madurez fisiológica.
(Adaptado de Stone & Nicolas, 1996 y Stone & Savin, 1999)

Si bien el peso del grano tiene menor incidencia que el número de granos. m^{-2} en la determinación del rendimiento, es un carácter que también debe ser incrementado a través del mejo-

ramiento. Usualmente hay una relación negativa entre el número de granos.m⁻² y el peso de mil granos (Slafer & Andrade, 1993). Esto puede explicarse básicamente por dos teorías: 1- la acumulación de peso seco es mayor en los granos del centro de la espiga y proximales dentro de las espiguillas respecto al raquis, por lo que al generarse un mayor número de granos. espiga⁻¹ a través del mejoramiento, se incrementan los granos en posiciones distales de la espiga y dentro de la espiguilla que tienen menores tasas de crecimiento. 2- Si la producción de fotoasimilados no se incrementa proporcionalmente al incremento en el número de granos, el incremento en el número de granos conducirá a una menor tasa de crecimiento de los mismos.

Los hidratos de carbono que se forman durante el llenado provienen en mayor medida de la fotosíntesis durante el llenado, por lo que el 70 a 90% del peso del grano proviene de esta fotosíntesis (Austin & Jones, 1975), en tanto que el resto proviene de la removilización de fotosintatos formados previamente a la antesis, desde la hoja bandera, que aporta aproximadamente la mitad de este remanente y luego de la penúltima hoja, vainas de las hojas y espiga, aunque este porcentaje se puede incrementar en condiciones de estrés (Rawson *et al.*, 1983).

Se ha mencionado que en muchos casos, el incremento de la fotosíntesis de la hoja bandera tiene poco efecto en el incremento de la tasa de crecimiento del grano (Frederick & Camberato, 1995). Dentro de un determinado genotipo, esto indica que la provisión de asimilados puede no ser limitante en la tasa de crecimiento del grano al menos en las etapas tempranas de llenado del mismo antes de la senescencia de las hojas y la duración del llenado puede ser tan importante como la tasa de fotosíntesis (Frederick & Bauer, 2000).

Las altas temperaturas entre antesis y madurez fisiológica afectan la disponibilidad y translocación de fotoasimilados al grano y la síntesis y deposición de almidón, resultando en un menor peso de grano. Acevedo (1991) reportó una reducción de 4% por grado de incremento en la temperatura media superiores a 25.6°C durante el llenado, si bien la tasa de llenado se incrementó hasta esa temperatura, la duración del llenado comenzó a decrecer a 24°C. El acortamiento del llenado se compensa parcialmente por la tasa de llenado que se incrementa hasta más altas temperaturas (Sofield *et al.*, 1977). La tolerancia al estrés térmico se produce en parte por la síntesis de proteínas de estrés térmico que se inducen también por sequía y salinidad (El Madidi & Zivy, 1993).

La sequía conduce a menores incrementos en el peso seco y acumulación de carbohidratos durante estadios tempranos del llenado, lo que se incrementa en condiciones de estrés térmico (Rawson & Evans, 1971), las reservas del tallo pueden mantener una tasa lineal de llenado cuando declina la producción de fotoasimilados (Simmons, 1987). A su vez, la duración del llenado puede ser afectada por diferentes factores. Así, la senescencia de las hojas determinará la duración del llenado que se relaciona con la provisión de nitrógeno (N). Aunque el N del grano proviene en su mayor parte de la removilización de N acumulado previo a la antesis, también el cultivo puede absorber N luego de la antesis (van Sanford & MacKown, 1987) por lo que la disponibilidad en el suelo, la actividad de las raíces luego de la antesis y las aplicaciones tardías de N pueden favorecer la absorción de N postantesis y removilizar al grano. La hoja bandera senesce rápidamente cuando el grano llegó a la mitad de su tamaño final (Frederick, 1997), lo que acorta la duración del llenado y la fotosíntesis y removilización de la espiga serán

a partir de ese momento, la principal fuente de carbohidratos para el llenado. El contenido de proteína en estas condiciones de sequía usualmente se incrementa al reducirse la acumulación de carbohidratos y mantenerse la acumulación de N (Frederic & Bauer, 2000).

Los agentes bióticos, entre ellos las enfermedades pueden también afectar el número y peso de granos modificando el contenido de proteína de los granos y la calidad panadera y comercial, dependiendo del nivel y momento de infección, características de los cultivares y hábito nutricional de los agentes bióticos involucrados.

Si bien hay una relación generalmente negativa entre el número de granos.m⁻² y el peso de los granos (Pinthus & Miller, 1978, Slafer & Miralles, 1993), en algunos genotipos con mayor cantidad de espiguillas, no se han encontrado reducciones en peso de mil granos (Wolde *et al.*, 2019), lo que indica que se puede lograr un mayor peso de mil granos manteniendo el número de granos.m⁻², mejorando el rendimiento (Mashilo *et al.*, 2019). Además, el peso de mil granos es un carácter estable que puede seleccionarse en generaciones segregantes (Sehgal *et al.*, 2019) y que está relacionado con el rendimiento en harinas (Marshall *et al.*, 1986).

Las temperaturas óptimas en el período crítico del trigo se encuentran entre medias de 15 a 20°C (Wardlaw *et al.*, 1989, Shewry *et al.*, 2009). En la región pampeana argentina las temperaturas en el llenado del grano fluctúan entre 17,8 y 19,8°C cuando la antesis se ubica en la época adecuada (Menendez & Satorre, 2007). Djanaguiraman *et al.* (2020) ensayaron diferentes temperaturas diurnas/nocturnas de 22/14°C consideradas como óptimas y de 32/22°C consideradas como altas durante 14 días en dos experimentos (a partir de antesis y de llenado de grano). Estos autores determinaron que el tratamiento con alta temperatura en antesis redujo el número granos.espiga⁻¹ y el rendimiento grano.planta⁻¹, en tanto que en llenado de granos redujo el peso de los granos y el rendimiento grano.planta⁻¹. Además, redujo el índice de clorofila (medido en unidades SPAD) en ambos estadios, redujo la fluorescencia máxima de la clorofila, aumentó el daño en la membrana tilacoidal de los cloroplastos y produjo modificaciones en la composición de los lípidos.

En el estadio de grano lechoso, temperaturas bajas de -2°C causan espigas y anteras blancas, daños en los tallos, decoloración en las hojas, granos arrugados, decolorados y también en grano pastoso las mismas temperaturas originan granos arrugados y decolorados y germinación pobre. Asimismo, las bajas temperaturas pueden producir daños en la calidad del grano. Preston (1991) realizando tratamientos de frío a campo, determinó que cuando los tratamientos se realizaron antes de que el grano tuviera 45% de humedad, es decir en grano lechoso con temperaturas de -3°C se produjeron reducciones en peso del grano y proteína y en el volumen de pan y características de calidad molinera (cenizas en grano y en harina, color y rendimiento en harina) pero la dureza se incrementó. En estadios más avanzados, cuando la humedad disminuyó, se incrementó el almidón dañado, disminuyó la absorción del farinógrafo, peso hectolítrico, cenizas y parámetros de la molienda.

Durante el período de llenado de grano pueden producirse también defectos en la calidad comercial. Así, temperaturas medias relativamente bajas, con baja radiación y alta humedad producirán granos panza blanca, que se ven predispuestos también por factores genotípicos y baja disponibilidad de N. En este caso las bajas temperaturas y la humedad alargan el llenado

originando una panza blanca proveniente de la acumulación de hidratos de carbono. En tanto que altas temperaturas, con alta radiación y baja humedad conducirán a un acortamiento del llenado, originando granos chuzos, ambos defectos se castigan en la comercialización. En los granos panza blanca la concentración de proteínas suele ser menor debido a la dilución con respecto a los hidratos de carbono, en tanto que en los granos chuzos la concentración de proteínas suele ser mayor por un proceso de concentración con respecto a los hidratos de carbono. Sin embargo, este incremento es ventajoso para la calidad panadera por incrementar la fuerza de la masa hasta ciertas temperaturas. Cuando éstas son muy altas (máximas de más de 33°C) el incremento en la fuerza de la masa se pierde (Savin & Sorlino, 2000), además el grano chuzo tiene inconvenientes en la molienda, por menor rendimiento harinero e incorporación de cenizas provenientes de un mayor porcentaje de pericarpio en relación al endosperma. Asimismo, las proteínas son menos sensibles al incremento de la temperatura que los hidratos de carbono. Por otra parte, con incrementos de temperatura puede haber cambios en la composición de las proteínas ya que las gliadinas son menos afectadas por las altas temperaturas que las gluteninas.

Durante este período pueden producirse también granos lavados con lluvias en la madurez que implican pericarpios ásperos que condicionan un menor peso hectolítrico. Pueden producirse también granos brotados, en que por humedad y temperatura en pre-cosecha, se ha quebrado la dormancia y los granos germinan en la planta madre, produciendo una alta actividad de la enzima alfa amilasa que licua el almidón y se detecta mediante el índice de caída o "Falling Number". Este defecto hace que las harinas no sean aptas para panificación y se castiga como granos dañados en la comercialización.

En este subperíodo se define entonces el tercer componente del rendimiento, el peso de los granos, además de los factores abióticos que pueden afectarlo (sequías, heladas, alta temperatura, variaciones en radiación, granizo), también inciden los factores bióticos. Entre estos últimos pueden mencionarse la roya del tallo, la fusariosis, los carbones y el pietín que si bien se iniciaron antes son evidentes en este período y entre las plagas, el pulgón de la espiga y las orugas desgranadoras principalmente.

Referencias

- Abbate, P. & Divito, G. (2017). Como crece y se desarrolla el cultivo de trigo. En G. Divito & G. García *Manual del cultivo de trigo* (7-32). Acassuso: International Plant Nutrition Institute.
- Acevedo, E. (1991). Improvement of winter cereal crops in Mediterranean environments: use yield, morphological and physiological traits. En E. Acevedo, A.P. Conesa, P. Monneveux & P. Srivastava (Eds). *Physiology breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments* (273-305). Montpellier, France, INRA.
- Acevedo, E., Silva, P. & Silva, H. (2002). Wheat growth and physiology. En B.C.Curtis, S.Rajaram & H.Gomez Macpherson, ed. *Bread Wheat Improvement and Production* (1-47). FAO.

- Ahrens, J.F. & Loomis, W.E. (1963). Floral induction and development in winter wheat. *Crop Science*, 3, 463-466.
- Angus J.F., Mackenzie D.H., Morton R. & Schafer C.A. (1981). Phasic development in field crops. II Thermal and photoperiodic responses of spring wheat. *Field Crops Research*, 28, 177-181.
- Appendino M.L., Bartoloni N. & Slafer, G.A. (2003). Vernalization response and earliness per se in cultivars representing different eras of wheat breeding in Argentina. *Euphytica*, 130, 61-69.
- Austin, R.B. & Jones, H. G. (1975). The physiology of wheat, *Australian Plant Breeding Institute*, 20.
- Austin, R.B., Bingham, J., Blackwell, R.D., Evans, L.T., Ford, M.A., Morgan, C.I. & Taylor, M. (1980). Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *Journal of Agricultural Science*, 94, 675-689.
- Baker, C.K. & Gallagher, J.N. (1983). The development of winter wheat in the field. The control of primordium initiation rate by temperature and photoperiod. *Journal of Agricultural Science*, 101, 337-344.
- Bancal, M. O., Roche, R. & Bancal, P. (2008). Late foliar diseases in wheat crops decrease nitrogen yield through N uptake rather than through variations in N remobilization. *Annals of Botany*, 102, 579–590.
- Barbottin, A., Lecompte, C., Bouchard, C. & Jeuffroy, M. H. (2005). Nitrogen remobilization during grain filling in wheat: genotypic and environmental effects. *Crop Science*, 45, 1141–1150.
- Blum, A. (1998). Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilization. *Euphytica*, 100, 77-83.
- Blum, A. Ramaiah, S., Kanemasu, E.T. & Paulsen, G.M. (1990) Wheat recovery from drought stress at the tillering stage of development. *Field Crops Research*, 24, 67-85.
- Bonnet, O.O. (1966). Inflorescences of maize, wheat, rye, barley and oats. Their initiation and development. Illinois College of Agriculture. *Agricultural Experiment Station Bulletin* 721.
- Brocklehurst, P.A. (1977). Factors controlling grain weight in wheat. *Nature* 266, 348–349.
- Brooking, I. (1996). Temperature Response of Vernalization in Wheat: A Developmental Analysis *Annals of Botany* 78, 507–512.
- Brooking, I.R. & Kirby, E.J.M. (1981) Interrelationships between Stem and Ear Development in Winter Wheat: The Effect of a Norin 10 Dwarfing Gene, Gai/Rht2. *Journal of Agricultural Science*, 97, 373-381.
- Brouwer, R. (1966). Root growth of grasses and cereals. En F.L. Milthorpe & J.D Ivins (Eds.). *The Growth of cereals and grasses* (153-166), London. Butterworths
- Buerstmayr, M. & Buerstmayr, H. (2016). The Semidwarfing Alleles Rht-D1b and Rht-B1b Show Marked Differences in Their Associations with Anther-Retention in Wheat Heads and with Fusarium Head Blight Susceptibility. *Phytopathology*, 106, 1544-1552.
- Calderini D.F., Abeledo L.G. & Slafer G.A. (2000). Physiological maturity in wheat based on kernel water and dry matter. *Agronomy Journal*, 92, 895-901.

- Carretero, R., Serrago, R. A., Bancal, M. O., Perelló, A. E. & Miralles, D. J. (2010) Absorbed radiation and radiation use efficiency as affected by foliar diseases in relation to their vertical position into the canopy in wheat. *Field Crops Research* 116, 184-195.
- Castro, A. C., Fleitas, M. C., Schierenbeck, M., Gerard, G. S. & Simón, M. R. (2018). Evaluation of different fungicides and nitrogen rates on grain yield and bread-making quality in wheat affected by *Septoria tritici* blotch and yellow spot. *Journal of Cereal Science*, 83, 49-57.
- Castro, A. C., & Simón, M. R. (2016). The effect of tolerance to *Septoria tritici* blotch in grain yield, yield components and quality among Argentinean wheat cultivars. *Crop Protection*, 90, 66-76.
- Castro, A. C. & Simón, M. R. (2017). The impact of *Septoria tritici* blotch in bread-making quality among Argentinean wheat cultivars. *Journal of Cereal Science*, 77, 259-265.
- Chouard P. (1960). Vernalization and its relations to dormancy. *Annual Review of Plant Physiology*, 11, 191-238.
- Critchley, C. S. (2001). A physiological explanation for the canopy nitrogen requirement of winter wheat. PhD thesis, University of Nottingham. Recuperado de <http://eprints.nottingham.ac.uk/id/eprint/12834>.
- De Vries, A.P. (1971). Flowering biology of wheat, particularly in view of hybrid seed production — A review. *Euphytica* 20, 152–170.
- Dhillon, S.S. & Ortiz-Monasterio, J.I. (1993). Effect of date of sowing on the yield and yield components of spring wheat and their relationship with solar radiation and temperature at Ludhiana, Punjab, India. Wheat Special Report No. 23^a. Mexico, DF, CIMMYT.
- Dietz, J.I. (2021). Determinación del periodo crítico y requerimientos de fotoperiodo y vernalización en avena”. Tesis doctoral Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, UNLP. Recuperada de <http://www.sedici.unlp.edu.ar>.
- Dixon L.E., Karsai I., Kiss T., Adamski N.M., Liu Z., Ding Y., Allard V., Boden S. & Griffiths S. (2019). Vernalization 1 controls developmental responses of winter wheat under high ambient temperatures. *Development*. 146, dev172684 1-10.
- Djanaguiraman, M., Narayanan, S. - Erdayani, E & Prasad, P. V. (2020). Effects of high temperature stress during anthesis and grain filling periods on photosynthesis, lipids and grain yield in wheat. *BMC Plant Biology*, 20, 268.
- Dowla, M.N., Edwards, I., O’Hara, G., Islam, S. & Ma, W. (2018). Developing Wheat for Improved Yield and Adaptation Under a Changing Climate: Optimization of a Few Key Genes. *Engineering*, 4, 514-522.
- El Madidi, S. & Zivy, M. (1993). Variabilité génétique des protéines de choc thermique et thermo-tolérance chez le blé. Le progrès génétique passet-il par le repérage et l’inventaire des gènes? En H. Chlyah & Y. Demarly (eds). *Actualités scientifiques* (173-181). Paris. John Libbey Eurotext.
- Emtseva, M.V., Efremova, T.T. & Arbuzova, V.S. (2013). Influence of Vrn-B1a and Vrn-B1c alleles on length of developmental phases of substitution and near-isogenic lines of common wheat. *Genetika*, 49, 632-40.
- Evans, L.T. (1975). Fisiología de los cultivos (traducción de Crop Physiology). Editorial Hemisferio Sur.

- Evans L.T. (1987). Short day induction of inflorescence initiation in some winter wheat varieties. *Functional Plant Biology*, 14, 277-286.
- Evans L.T., Wardlaw I.F. & Fischer R.A. (1978). Wheat. En L.T Evans (Ed.) *Crop Physiology* (101-149) Cambridge University Press, GB.
- Evers, J.B. Vos, J., Chelle, M., Andrieu, B., Fournier, C. & Struik, P. (2007). Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (*Triticum aestivum*) using a three-dimensional virtual plant model. *New Phytologist* 176, 325-336.
- Fischer, R.A. (1983). Wheat. En H. Smith (Ed). *Proceeding Symposium Potential Productivity of Field Crops under Different Environments* (129-154). Los Baños, Philippines, IRRI.
- Fischer, R.A. (1984) Wheat. In W.H Smith & S.J. Banta. *Symposium on Potential Productivity of Field Crops Under Different Environments* (129-153). Los Baños, Philippines, IRRI.
- Fischer, R.A. (1985a). Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science*, 100, 447-461.
- Fischer, R.A. (1985b). Physiological limitation to producing wheat in semitropical and tropical environments and possible selection criteria. In *Proc. Int. Symp. Wheats for More Tropical Environments* (209-230). Mexico, DF, CIMMYT.
- Fischer R.A. (2008). The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Research* 105, 15-21.
- Fleitas, M. C., Castro, A. C. & Simón, M. R. (2017). Quality and yield response to the control of *Mycosphaerella graminicola* in wheat as affected by nitrogen rate and cultivar bread-making characteristics. *Crop Pasture Science* 68, 317-327.
- Fleitas, M. C., Schierenbeck, M., Gerard, G. S., Dietz, J. I., Golik, S. I. & Simón, M. R. (2018 a). Breadmaking quality and yield response to the green leaf area duration caused by fluxapyroxad under three nitrogen rates in wheat affected with tan spot. *Crop Protection* 106, 201-209.
- Fleitas, M. C., Schierenbeck, M., Gerard, G. S., Dietz, J. I., Golik, S. I., Campos, P. E. & Simón, M.R. (2018 b). How leaf rust disease and its control with fungicides affect dough properties, gluten quality and loaf volume under different N rates in wheat. *Journal of Cereal Science* 80, 119–127.
- Flood, R.G. & Halloran, G.M. (1986). Genetics and physiology of vernalisation response in wheat. *Advances in Agronomy* 39, 87-125.
- Frederic, J.R. & Bauer, P. (2000). Physiological and numerical components of wheat yield. En E. Satorre and G.A. Slafer (eds.) *Wheat: ecology and physiology of yield determination* (45-65). New York, London, Oxford Food Product Press. The Haworth Press Inc.
- Frederick, J.R. & Camberato, J.J. (1995). Water and Nitrogen Effects on Winter Wheat in the Southeastern Coastal Plain: II. Physiological Responses. *Agronomy Journal*, 87, 527-533.
- Friedberg, R. (1932). Relation entre la profondeur du noeud de tallage et la resistance au froid. *Annals of Agronomy*, 2, 215-228.
- Friend, D.J.C. (1965). Tillering and leaf production in wheat as affected by temperature and light intensity. *Canadian Journal of Botany*, 63, 1063-1076.

- Friend, D.J.C. (1966). The effects of light and temperatura on the growth of cereals En F.L. Miltorpe & J.D Ivins (Eds.). *The Growth of cereals and grasses* (181-199), London. Butterworths.
- Gaju, O., Allard, V., Martre, P., Le Gouis, J., Moreau, D., Bogard, M. *et al.* (2014). Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Research*, 155, 213–223.
- Gallagher, J.N. & Biscoe, P.V. (1978). A physiological analysis of cereal yield. II. Partitioning of dry matter. *Agricultural Progress*, 53, 51-70.
- Gilsinger, J., Kong, L., Shen, X. & Ohm, H. (2005). DNA markers associated with low Fusarium head blight incidence and narrow flower opening in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 110,1218–1225.
- Gómez D., Vanzetti L., Helguera M., Lombardo L., Fraschina J. & Miralles D.J. (2014). Effect of *Vrn-1*, *Ppd-1* genes and earliness *per se* on heading time in Argentinean bread wheat cultivars. *Field Crops Research*, 158,73-81.
- González F.G., Miralles D.J. & Slafer G.A. (2003). Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Research*, 81,17-27.
- González F.G., Miralles D.J. & Slafer G.A. (2011). Wheat floret survival as related to spike growth during pre-anthesis. *Journal of Experimental Botany* 62, 4889-4901.
- González F.G., Slafer G.A. & Miralles D.J. (2002). Vernalization and photoperiod responses in wheat pre-flowering reproductive phases. *Field Crops Research*, 74, 183-195.
- Gupta, R. B., Shepherd, K. W., & MacRitchie, F. (1991). Genetic control and biochemical properties of some high molecular weight albumins in bread wheat. *Journal of Cereal Science*, 13, 221–235.
- Hurkman, W. J., Mc Cue, K. F., Altenbach, S. B., Korn, A., Tanaka, C. K., Kothari, K. M *et al.* (2003). Effect of temperature on expression of genes encoding enzymes for starch biosynthesis in developing wheat endosperm. *Plant Science*, 164, 873-881.
- Jamieson, P. D., Stone, P. J. & Semenov, M. A. (2001). Towards modelling quality in wheat: From grain nitrogen concentration to protein composition. *Aspnet of Applied Biology*, 64, 111-126.
- Kirby, E.J.M. (1988). Analysis of leaf stem and ear growth in wheat from terminal spikelet stage to anthesis. *Field Crops Research*, 18, 127-140
- Kirby, E.J.M. (1990). Co-ordination of leaf emergence and and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. *Field Crops Research*, 25,253-264.
- Klein, R., Lyon, D. & Drew, J. (2006). Historical Materials from University of Nebraska-Lincoln Extension. 4784.
- Langer, R.H.M. & Hanif, M. (1973). A study of floret development in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany* 37,743-751.
- Levy, J.& Peterson, M.L. (1972) Response of spring wheats to vernalization and photoperiod. *Crop Science* 12, 487-490.
- Major D.J. (1980). Photoperiod response characteristics controlling flowering of nine crop species. *Canadian Journal of Plant Science*, 60,777-784.

- Marshall, D. R., Mares, D. J., Moss, H. J., & Ellison, F. W. (1986). Effects of grain shape and size on milling yields in wheat. II. Experimental studies. *Australian Journal of Agricultural Research*, 37, 331-342.
- Martin, J.H., Leonard, W.H. & Stamp, D.L. (1976). *Principles of field crop production*. New York, NY, USA, Macmillan.
- Mashilo, J., Tshikunde, N. M., Shimelis, H., & Odindo, A. (2019). Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): A review. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1428.
- Menendez, F. & Satorre, E. (2007). Evaluating wheat yield potential determination in the Argentine Pampas. *Agricultural Systems*, 95, 1-10.
- Miralles D.J. & Slafer G.A. (1995). Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Research*, 43, 55-66.
- Miralles, D., Carretero, Serrago, R. & Carretero, R. (2007). Generación del rendimiento de trigo. En Satorre, E. (Ed.) *Producción de trigo* (15-26). Buenos Aires, Argentina. AACREA.
- Miralles, Daniel J., González F.G., Abeledo L.G., Serrago R.A., Alzueta I., García G.A., de San Caledonio R.P. & Lo Valvo P. (2014). Manual de trigo y cebada para el Cono Sur: procesos fisiológicos y bases de manejo. Buenos Aires, Orientación Gráfica Editora, 2014.
- Miralles, D., Serrago, R. & Carretero, R. (2007). Generación del rendimiento en trigo. En E. Satorre et al. (Eds.) *Producción de trigo* (15-26). AACREA.
- Miralles D.J., Windauer, L.B. & Gómez N.V. (2003). Factores que regulan el desarrollo de los cultivos de grano. En E.H. Satorre et al. (Eds.) *Producción de Granos: bases funcionales para su manejo* (60-71). Bs. As., Argentina, Editorial FAUBA.
- Monteith J.L. (1977). Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B*.
- Mossad, M., Ortiz-Ferrara, G., Mahalakshmi, V. & Fischer, R.A. (1995). Phyllochron response to vernalization and photoperiod in spring wheat. *Crop Science*, 35, 168-171.
- Nonami, H. & Boyer, J.S. (1989). Turgor and growth at low water potentials. *Plant Physiology*, 89: 798-804.
- Oscarson, P., Lundborg, T., Larsson, M. & Larsson, C.M. (1995). Genotypic differences in nitrate uptake and nitrogen utilization for spring wheat grown hydroponically. *Crop Science*, 35, 1056-1062.
- Palta, J. & Fillery, I. (1995). Nitrogen application enhances remobilization and reduces losses of pre-anthesis N in wheat grown on a duplex soil. *Australian Journal of Agricultural Research*, 46, 519-531.
- Palta, J. A., Kobata, T., Turner, N.C. & Fillery, I. R. (1994). Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Science*, 34, 118-124.
- Panozzo, J. F., Eagles, H. A. & Wootton, M. (2001). Changes in protein composition during grain development in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 52, 485-493.

- Peltonen-Sainio P., Kangas A., Salo Y. & Jauhiainen L. (2007). Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research*, 100, 179-188.
- Peterson, R.F. (1965). *Wheat: botany, cultivation and utilisation*. London, Leonard Hill.
- Pinthus, M. J. & Millet, E. (1978). Interactions among number of spikelets, number of grains and grain weight in the spikes of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*, 42, 839-848.
- Porter, J.R. & Delecolle, R. (1988) Interaction of temperature with other environmental factors in controlling the development of plants. *Symposium Society of Experimental Biology*, 42,133-56.
- Preston, R. H. Kilborn, B., Morgan, C. & Babb, J.C. (1991). Effects of Frost and Immaturity on the Quality of a Canadian Hard Red Spring Wheat. *Cereal Chemistry*, 68, 133-138.
- Pugsley, A.T. (1971). A genetic analysis of the spring–winter habit of growth in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 22, 21–31
- Rahman, M.S. (1980). Effect of photoperiod and vernalization on the rate of development and spikelet number per ear in 30 varieties of wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 46,68-70
- Rawson, H.M.& Evans, L.T. (1971). The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different heights. *Australian Journal of Agricultural Research*, 22, 851-863.
- Rawson, H.M., Hindmarsh, H.J.& Stockman, Y.M. (1983). Changes in leaf photosynthesis with plant ontogeny and relationships with yield per ear in wheat cultivars and 120 progeny. *Australian Journal of Plant Physiology*, 10, 503-514.
- Savin, R. & Sorlino, D.M. 2003. Calidad de los granos y estimadores más comunes. En E.H. Satorre *et al.* (Eds.) *Producción de Granos: bases funcionales para su manejo* (24-46) Editorial FAUBA, Bs. As., Argentina.
- Schierenbeck, M., Fleitas, M. C. & Simón, M. R. (2019a). Nitrogen fertilization and fungicide mixtures in wheat: how do they affect the severity, yield and dynamics of nitrogen under leaf rust infections? *European Journal of Plant Pathology* 155, 1061-1075.
- Schierenbeck, M., Fleitas, M. C., Gerard, G. S., Dietz, J. I. & Simón, M. R. (2019b). Combinations of fungicide molecules and nitrogen fertilization revert nitrogen yield reductions generated by *Pyrenophora tritici-repentis* infections in bread wheat. *Crop Proteccion* 121, 173-181.
- Schierenbeck, M., Fleitas, M. C., Cortese, F., Golik, S. I. & Simón, M. R. (2019c). Nitrogen accumulation in grains, remobilization, and post-anthesis uptake under tan spot and leaf rust infections on wheat. *Field Crops Research* 235, 27-37.
- Sehgal, D., Mondal, S., Guzman, C., Barrios, G. G., Franco, C., Singh, R. P. & Dreisigacker, S. (2019). Validation of candidate gene-based markers and identification of novel loci for thousand-grain weight in spring bread wheat. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1189.
- Shewry P.R. 2009. Wheat. *Journal of Experimental Botany*, 60, 1537–53.
- Sibony, M. & Pinthus, M.J. (1988) Floret initiation and development in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) *Annals of Botany* 62, 473-479.

- Siddique, K.H.M., Kirby, E.J.M. & Perry, M.W. (1989). Ear: stem ratio in old and modern wheat varieties: relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crops Research*, 21, 59-78.
- Simmons, S.R. (1987). Growth, development and physiology. En E. G. Heyne (Ed.). *Wheat and Wheat Improvement. Agronomy Series 13* (877-113). Madison, American Society of Agronomy.
- Simmons, S.R. & Crookston, R.K. (1979). Rate and duration of growth of kernels formed at specific florets in spikelets of spring wheat. *Crop Science*, 19, 690-693.
- Simón, M. R., Ayala, F., Terrile, I., Golik, S. I., Perelló, A., Cordo, C. A. *et al.* (2011). Integrated foliar disease management to prevent yield loss in Argentinean wheat production. *Agronomy Journal* 103, 1441-1451.
- Simón, M.R., Fleitas, M.C. & Schalamuk, S. (2013). Recent advances on integrated foliar disease management in wheat in Argentina. En M. Nita (Ed) *Fungicides* (3-34). College of Agriculture and Life Sciences, Department of Plant Pathology, Physiology, and Weed Science, Virginia Tech, USA).
- Simón, M. R., Perelló, A. E., Cordo, C. A. & Arriaga, H. O. (1996). Influencia de la infección tardía de *Septoria tritici* Rob. ex Desm. sobre el peso de mil granos y algunos parámetros de calidad en *Triticum aestivum*. *Investigación Agraria: Producción y Protección Vegetal* 11, 161-171.
- Simón, M. R., Perelló, A. E., Cordo, C. A. & Struik, P. C. (2002). Influence of *Septoria tritici* on yield, yield components, and test weight of wheat under two nitrogen fertilization conditions. *Crop Science* 42, 1974-1981.
- Slafer G.A. (1996). Differences in phasic development rate amongst wheat cultivars independent of responses to photoperiod and vernalization. A viewpoint of the intrinsic earliness hypothesis. *Journal of Agricultural Science*, 126, 403-419.
- Slafer G.A. (2003). Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology*, 42, 117-128.
- Slafer, G.A. & Andrade, F.H. (1993) Physiological Attributes Related to the Generation of Grain Yield in Bread Wheat Cultivars Released at Different Eras. *Field Crops Research*, 31, 351-367.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H. & Satorre, E.H. (1990). Genetic improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Fields Crops Research*, 23, 255-263.
- Slafer, G.A., Calderini, D.F. & Miralles, D.J. (1996). Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. En M.P. Reynolds, S. Rajaram & A. McNab, (Eds.) *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers* (101-133). Mexico, DF, CIMMYT.
- Slafer, G. A., & Miralles, D. J. (1993). Fruiting efficiency in three bread wheat (*Triticum aestivum*) cultivars released at different eras. Number of grains per spike and grain weight. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 170, 251-260.
- Slafer, G.A. & Rawson, H.M. (1994). Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a reexamination of some assumptions made by physiologists and modelers. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21, 393-426.

- Slafer, G.A. & Savin, R. (1991). Developmental Base Temperature in Different Phenological Phases of Wheat (*Triticum aestivum*), *Journal of Experimental Botany*, 42, 1077–1082
- Sofield, I., Wardlaw, I.F., Evans, L.T. & Lee, S.Y. (1977). Nitrogen, phosphorus, and water contents during grain development and maturation in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 4, 799-810.
- Stone, P.J. & Nicolas, M.E. (1996). Varietal differences in mature protein composition of wheat resulted from different rates of polymer accumulation during grain filling. *Australian Journal of Plant Physiology* 23, 727-737.
- Stone, P. J. & Savin, R. (1999). "Grain quality and its physiological determinants". En E. Satorre & G.A. Slafer (Eds.). *Wheat: ecology and physiology of yield determination* (85-119). New York, London, Oxford. Food Product Press. The Haworth Press Inc.
- Tasleem-Tahir, A., Nadau, I., Chambon, C. & Branlard, G. (2012). Expression profiling of starchy endosperm metabolic proteins at 21 stages of wheat grain development. *Journal of Proteome Research*, 11, 2754-2773.
- Thomas B. & Vince Prue D. (1997). *Photoperiodism in plants*. Academic Press, New York, NY. 244 pp.
- Ueno, k. & Itoh, H. (1997). Cleistogamy in wheat: genetic control and the effect of environmental conditions. *Cereal Research Communications* 25, 185-189
- Van der Werf A. (1996). Growth analysis and photoassimilate partitioning. En E. Zamski & A. Schaffer (Eds.). *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships* (1-209) New York. Marcel Dekker Inc
- Van Sanford, D.A & MacKown, C.T. (1987). Cultivar differences in nitrogen remobilization during grain fill in soft winter wheat. *Crop Science* 27, 295-300.
- Vanzetti, L.S., Yerkovich, N., Chialvo, E., Lombardo, L., Vaschetto, L. & Helguera, M. (2013). Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm. *Genetic Molecular Biology*, 36, 391-399.
- Wardlaw, I.F. (1967). The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. I Effect during grain development in wheat. *Australian Journal of Biological Sciences*, 20, 25-36.
- Wardlaw, I. F., I. A. Dawson, P. Munibi, & R. Fewster (1989): The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth: I. Survey procedures and general response patterns. *Australian Journal of Agricultural Research*, 40, 1—13.
- Weir, A. H, Bragg, P. L., Porter, J. R. & Rayner, J. H. 1984. A winter wheat crop simulation model without water or nutrient limitations. *Journal of Agricultural Science (Camb.)* 102, 371-382.
- Welbank, P.J. (1971). Root growth of wheat varieties. Rothamsted Report. pp 104-106.
- Whitechurch E.M., Slafer G.A. & Miralles D.J. (2007a). Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley genotypes. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 193, 138-145.
- Whitechurch E.M., Slafer G.A. & Miralles D.J. (2007b). Variability in the duration of stem elongation in wheat genotypes and sensitivity to photoperiod and vernalization. *Journal of Agronomy & Crop Science* 193, 131-137.

- Wieser, H. (2007). Chemistry of gluten proteins. *Food Microbiology* 24, 115-119.
- Wolde, G. M., Mascher, M., & Schnurbusch, T. (2019). Genetic modification of spikelet arrangement in wheat increases grain number without significantly affecting grain weight. *Molecular Genetics and Genomics*, 294, 457-468.
- Wrigley, C. W., Békés, F. & Bushuk, W. (2006). Gluten: A balance of gliadin and glutenin. En: C. W. Wrigley, F. Békés, and W. Bushuk. (eds.) Gliadin and Glutenin: The Unique Balance of Wheat Quality (1-30). St. Paul, MN, USA AACC International.
- Yan, L., Helguera, M., Kato, K., Fukuyama, S., Sherman, J. & Dubcovsky, J. (2004a). Allelic variation at the VRN-1 promoter region in polyploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 109, 1677–1686.
- Yan, L., Loukoianov, A., Blechl, A., Tranquilli, G., Ramakrishna, W., SanMiguel, P., Bennetzen, J.L., Echenique, V. & Dubcovsky, J. (2004b). The wheat VRN2 gene is a flowering repressor down-regulated by vernalization. *Science* 303, 1640–1644.
- Youssefian, S. Kirby, E.J.M. & Gale, M.D. (1992). Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. 1. Effects on development of the ear, stem and leaves. *Field Crops Research*, 28, 179-190.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14, 415-421.