

Limitaciones para la productividad de trigo y cebada



Ariel Castro
Esteban Hoffman
Luis Viega
(Editores)

ISBN 978-9974-0-0723-9

Limitaciones para la productividad de trigo y cebada



Ariel Castro
Esteban Hoffman
Luis Viega
(Editores)

ISBN 978-9974-0-0723-9

Se terminó de imprimir en marzo de 2011 en el Departamento de Publicaciones de la Facultad de Agronomía. Av. E. Garzón 780. 12900Montevideo - URUGUAY

Fotos de tapa: Luis Viega y Mauricio Bonifacino.

Diseño de tapa: Gustavo Uriarte

Depósito Legal: 355.427

ISBN 978-9974-0-0723-9

PRÓLOGO

El inicio del siglo XXI nos encuentra en plena expansión del sector agrícola, al cual no escapan los cultivos de trigo y cebada. Mantener el crecimiento evidenciado en la última década en forma sustentable y consolidar en el corto plazo un sistema maduro, es el desafío al que estamos enfrentados. Un soporte sólido para el logro de dicho objetivo debe sustentarse en nuestra opinión en el desarrollo de investigación e innovación que permita en especial considerar las diferencias en cuanto a potencial y restricciones propias de los nuevos ambientes productivos recientemente incorporados a la agricultura. Es en dicho marco que se desarrolló el taller “Zonas agrícolas en expansión: impactos y desafíos impuestos por las limitaciones a la productividad de cereales”, en la Estación Experimental Mario A. Cassinoni de la Facultad de Agronomía – UdelaR, los días 26 y 27 de octubre de 2010. El mismo forma parte de las actividades desarrolladas en la Red Temática CYTED: Mejora de la eficiencia de uso de insumos y ajuste fenológico de los cultivos trigo y cebada (METRICE). Dicha red es integrada por investigadores pertenecientes a instituciones de seis países (Argentina, Brasil, Chile, España, México y Uruguay). El conocimiento de las problemáticas particulares de cada región y las posibilidades que brinda el intercambio de ideas a nivel científico potencian los logros que cada institución pueda alcanzar. En tal sentido fue concebido el presente libro como una herramienta para la difusión de los trabajos presentados y discutidos en el taller.

Ariel Castro
Esteban Hoffman
Luis Viega

INTRODUCCIÓN

La presente publicación es el resultado del taller “Zonas Agrícolas en expansión: impactos y desafíos impuestos por limitaciones a la productividad de cereales” de la Red Temática: “Mejorar la eficiencia en el uso de insumos y el ajuste fenológico en cultivos de trigo y cebada” (METRICE)(Red 110RT0394) financiada por el Programa CYTED (Área Agroalimentación) y coordinada por el Dr. Gustavo Slafer. El evento permitió la exposición e intercambio de parte de investigadores de seis países (Argentina, Brasil, Chile, España, México y Uruguay) a dos niveles: exposiciones sobre temas que muestran el estado actual del conocimiento y aproximaciones a nuevos temas vía presentaciones de paneles.

La publicación es un trabajo conjunto de los miembros de la red METRICE y resume algunos de los principales problemas abordados por la investigación de trigo y cebada en las instituciones participantes (Universidad de Buenos Aires, Argentina; INTA-Pergamino, Argentina; Universidad Federal Río Grande do Sul, Brasil; Universidad Austral de Chile, Chile; Universidad de Lleida, España; Universidad Autónoma del Estado de México, México y Universidad de la República, Uruguay).

El traslado de dichas presentaciones al formato de este libro refleja el grado de intercambio operado en el taller y el esfuerzo de los autores por difundir lo allí discutido. Se han agrupado los trabajos de acuerdo a las secciones que conformaron el taller: i) Limitantes generales a la productividad de trigo y cebada, ii) limitantes por agua y nitrógeno y iii) limitantes bióticas. En una cuarta sección se reseñan los trabajos presentados en forma de paneles, en los cuales también se reflejaron las mencionadas limitantes, pero abordadas desde una óptica más específica. En este caso se trata de trabajos que se encuentran en curso, pero que han obtenido resultados significativos que merecen su difusión.

En la sección i) se agruparon presentaciones que enfocaron la problemática general impuesta por un creciente avance de la agricultura de cereales hacia zonas que no necesariamente son las más aptas para dichos cultivos como ocurre en Uruguay y las estrategias para aproximarse al rendimiento potencial en cada ambiente, restringido a su vez por estreses de carácter abiótico. En la sección ii) las presentaciones se centraron en la problemática de ambientes restringidos por agua, tanto déficit como excesos, y en el manejo del nitrógeno. Mientras que en la sección iii) los problemas abordados fueron en relación a la ocurrencia de estreses bióticos especialmente enfermedades.

El lector podrá encontrar en la presente publicación un enfoque multidisciplinario de los distintos temas abordados con especial énfasis en la fisiología y genética de los cultivos de trigo y cebada, pero que no descuida la aplicabilidad de los temas discutidos y el desarrollo de nuevas tecnologías productivas. Se podrá apreciar así mismo los distintos problemas a los que se enfrenta en cada zona de influencia de las instituciones y países participantes. Desde ambientes cálidos a fríos y de adecuada disponibilidad de agua o escasez de la misma, con las limitantes que dichas condiciones imponen al crecimiento y desarrollo de los cereales de invierno.

SESIÓN 1

LIMITANTES GENERALES A LA PRODUCCIÓN DE TRIGO Y CEBADA.....1

Cambios en la agricultura, situación actual y demandas de investigación	3
Limitantes a la expresión del potencial asociadas al estrés térmico	11
Determinación del peso potencial de grano y su respuesta al estrés abiótico en trigo y cebada.....	21
Caracterización de cultivares de trigo por la eficiencia en la generación de granos en función de la duración del período de encañazón y la fertilidad de la espiga	27

SESIÓN 2

LIMITANTES IMPUESTAS POR LA DISPONIBILIDAD DE AGUA Y NITRÓGENO A LA PRODUCCIÓN DE TRIGO Y CEBADA.....37

Efectos del estrés hídrico en triticale y trigo	39
Caracterización preliminar de cultivares de trigo y cebada por su comportamiento al estrés hídrico	53
Manejo del nitrógeno en interacción con otros estreses en trigo y cebada: Uso de modelos de simulación agronómica	59
Como melhorar a eficiência de uso do nitrogênio em cereais de estação fria	69
Como enfocar el manejo de la fertilización nitrogenada en cereales de invierno, para la nueva realidad agrícola del Uruguay	83

SESIÓN 3

LIMITANTES IMPUESTAS POR EL ESTRÉS BIÓTICO A LA PRODUCCIÓN DE TRIGO Y CEBADA.....95

Reducciones en el rendimiento y sus componentes debido a enfermedades fúngicas foliares en trigo.....	97
Control genético de enfermedades: acercamientos para identificación y utilización de genes de resistencia cualitativa, cuantitativa y tolerancia	109

SESIÓN 4

POSTERS.....115

Identificación de atributos ecofisiológicos favorables para incrementar el rendimiento potencial en trigo utilizando una población de líneas doble haploide	117
Discriminación isotópica de carbono como criterio de selección indirecta para rendimiento de grano en trigo en ambientes de secano	125

Limitaciones para la productividad de trigo y cebada

Avaliação do potencial produtivo em trigo ao longo do ciclo utilizando um sensor ativo de reflectância	135
Determinación de las bases genéticas de caracteres agronómicos en cebada (<i>Hordeum vulgare L.</i>) en germoplasma representativo del mejoramiento en Uruguay	141
Sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento a lo largo de su ciclo ontogénico.....	147
Sensibilidad de los determinantes del peso de los granos de trigo a altas temperaturas	155
Crecimiento radical de trigo y eficiencias de absorción y utilización de nutrientes (N, P, K y Ca) en respuesta a la toxicidad por Al en condiciones de campo	163
Comportamiento diferencial de dos cultivares de cebada en respuesta a la infección por <i>Cochliobolus sativus</i> (mancha borrosa) y su relación con la tasa fotosintética a inicios de llenado de grano	171
Alteraciones en la relación fuente-destino y su impacto sobre el peso y la calidad de los granos en cultivos de trigo pan y cebada cervecera.....	179
Variación en desarrollo y rendimiento de cebada en respuesta a fechas de siembra invernales	187

SESIÓN 1

LIMITANTES GENERALES A LA PRODUCCIÓN DE TRIGO Y CEBADA

CAMBIOS EN LA AGRICULTURA, SITUACIÓN ACTUAL Y DEMANDAS DE INVESTIGACIÓN

Oswaldo Ernst

Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay.

oenst@fagro.edu.uy

La humanidad, se encuentra hoy en un dilema sin aparente solución, entre el fantasma de la faltante de alimentos para una demanda creciente en cantidad y calidad, o una destrucción de los recursos naturales necesarios para producirlos.

Hasta mediados del siglo pasado, los aumentos en la producción de alimentos provinieron casi exclusivamente de la expansión de cultivos sobre áreas naturales, con relativamente baja producción, lo que supuso el deterioro y abandono de zonas agrícolas inicialmente productivas.

En la segunda mitad del siglo, la mayor parte del incremento de producción provino de la aplicación de la tecnología generada por la revolución verde.

Alimentar a la población mundial estimada para el 2050 supone duplicar la producción de alimento actual. Bajo los actuales padrones de consumo, existen dos opciones no excluyentes:

1. Ampliar la frontera agrícola, avanzando sobre agroecosistemas, más frágiles, (semitropicales, tropicales, llanuras de altura como Cerrados, Amazonia, Venezuela, Bolivia, Uruguay) para lo cual será necesario levantar limitantes de producción como la disponibilidad de agua, corrección de pH y afectar la superficie y servicios ecológicos actuales de pasturas, montes y selvas naturales.

2. Aumentar la producción por unidad de superficie y tiempo en la superficie ya afectada.

EL CASO DE URUGUAY

EVOLUCIÓN DE LA SUPERFICIE SEMBRADA Y SU LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA

La superficie agrícola en Uruguay se ha multiplicado por 5 en los últimos 8 años, colonizando nuevas zonas, por lo que estaríamos dentro de la opción 1.

Si bien es posible identificar nuevas regiones agrícolas con centro en Tacuarembó, Melo, Durazno y más recientemente en Rocha, el 70% de la superficie sembrada sigue ubicándose en la zona tradicional del litoral oeste del país. Esto implica que la superficie también aumentó en esta zona, lo que ocurrió combinando dos alternativas: expansión a suelos con menor aptitud dentro de cada predio e intensificación en el uso de los suelos de mejor aptitud agrícola.

En la Figura 1 se muestra la evolución de dos indicadores de intensificación del uso del suelo.

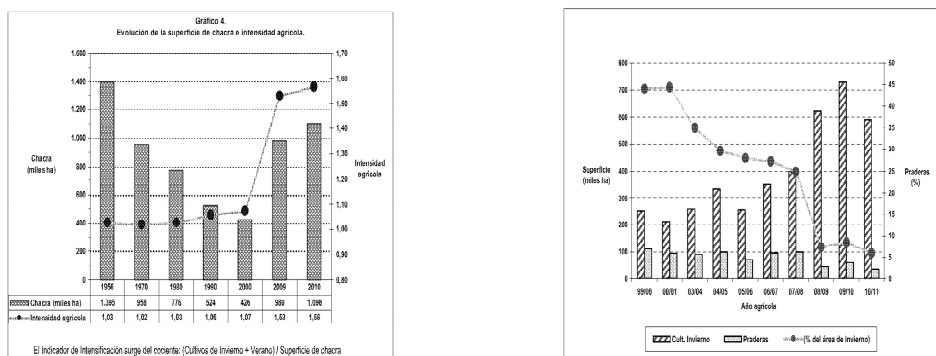


Figura 1. Evolución de la superficie sembrada y número de cultivos/año (derecha) y evolución de la superficie sembrada con trigo y la proporción de ésta sembrada con praderas (izquierda).

La superficie agrícola se ubicó en torno a 1000000 ha con una intensidad de 1,6 cultivos por año. A su vez, la proporción de trigo sembrado con praderas se redujo linealmente en los últimos años, lo que implica que el sistema pasó de agrícola-ganadero a agrícola.

UBICACIÓN DE LOS CULTIVOS DE INVIERNO EN LA ROTACIÓN AGRÍCOLA

El crecimiento de la superficie agrícola está explicado fundamentalmente por el cultivo de soja. En el invierno 2009, del millón de hectáreas en agricultura 497000 fueron sembradas con cultivos de invierno (trigo o cebada), mientras que el resto permaneció en barbecho para la siembra de cultivos de verano de primera (estación completa). A esto se sumó la siembra de casi el 100% de la superficie sembrada con cultivos de invierno como cultivo de soja de segunda (doble cultivo anual). En el verano 2009/10 el 82% de la superficie estaba sembrada con cultivos de verano y solo un 4% lo estaba en barbecho para la siembra de cultivos de invierno en la zafra siguiente. (Encuesta agrícola DIEA 2010).

Esta información permite resumir la siembra de trigo y cebada como:

- Después de cebada y trigo se siembra un cultivo de verano, mayoritariamente soja, pero también maíz y sorgo.
- No se siembran con praderas, por lo que no se siembra sobre praderas, lo que implica que se discontinuó el sistema agrícola-ganadero tradicional.
- La mayoría del trigo se siembra sobre rastrojo de soja, pero una proporción del mismo se siembra sobre trigo del año anterior (secuencia trigo/soja de segunda/trigo)
- La fecha de siembra y de cosecha es funcional a la soja, lo que implica ajustar los ciclos de crecimiento.

EVOLUCIÓN DE RENDIMIENTOS DE TRIGO Y CEBADA

Junto con el proceso de expansión en la superficie sembrada registrado en el período 1990-2009, también existió una mejora en los rendimientos medios de trigo y cebada (Figura 2)

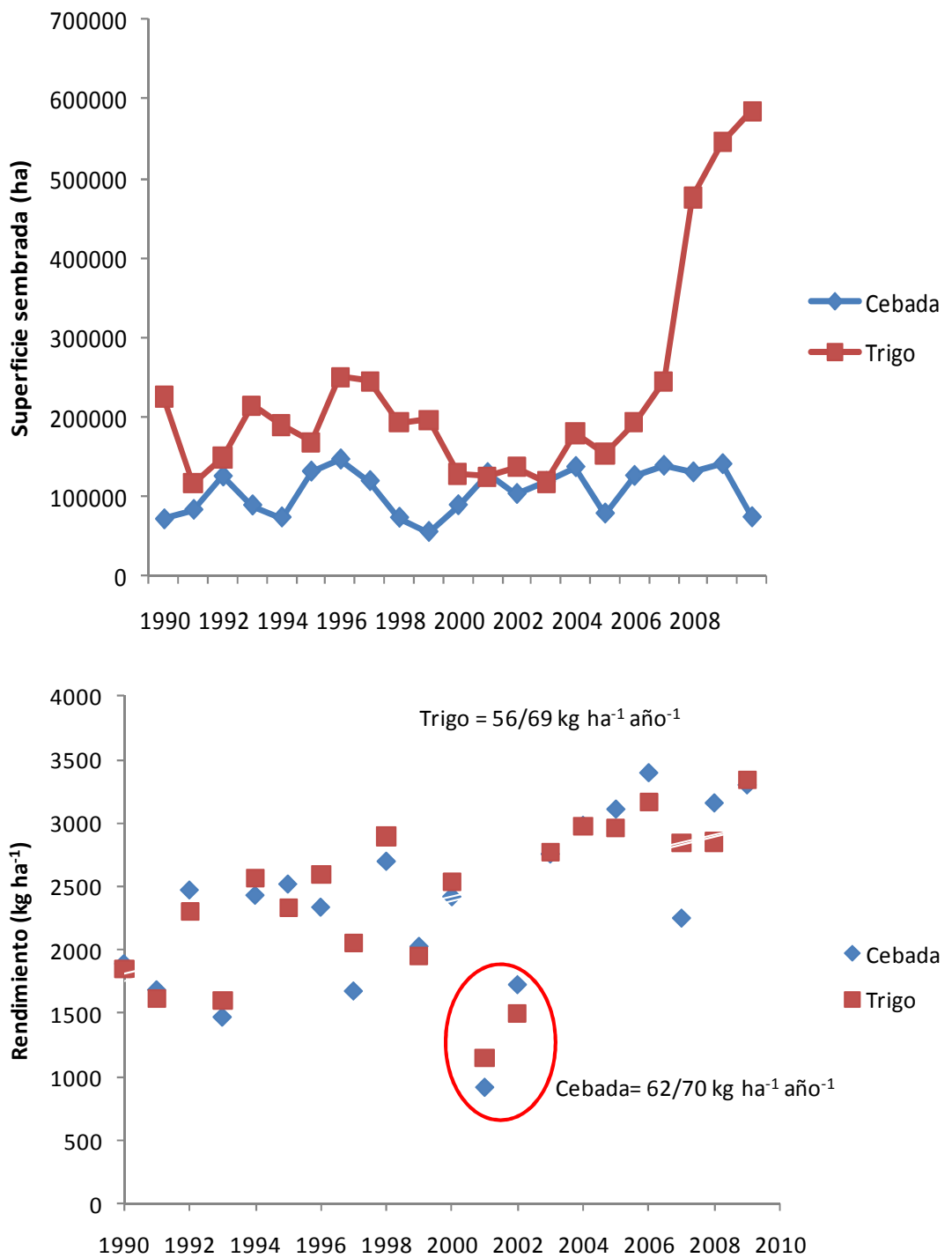


Figura 2. Evolución de la superficie sembrada (superior) y rendimientos (inferior) de trigo y cebada en el período 1990-2009. (Rendimiento expresados como media móvil; los valores de Trigo y Cebada corresponden al coeficiente de regresión de rendimiento con año para el período y eliminando los años 2001 y 2002 respectivamente). Elaborado a partir de registros de la DIEA (www.mgap.gub.uy/portal/hgxpp001.aspx?7,5,60,O,S,0,MNU;E;42;4;MNU).

En el período el rendimiento medio de trigo y cebada creció en torno a $60 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, alcanzando los $70 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ si no se consideran los años 2001 y 2002 (en círculo), en los que ambos cultivos fueron afectados por exceso hídrico y fusariosis de la espiga. Si se considera que estos dos cultivos mantuvieron su superficie sembrada fundamentalmente en el litoral oeste, se podría decir que la producción aumentó siguiendo fundamentalmente la opción 2, a lo que se sumó en los últimos 3 años el crecimiento en superficie sembrada. La combinación ha transformado a Uruguay en un exportador de trigo, dejando el esquema tradicional de producción con objetivo de autoabastecimiento.

DEMANDAS DE INVESTIGACIÓN EN TRIGO Y CEBADA

Las demandas de investigación para el nuevo escenario están vinculadas a los cambios en el ambiente en que se realiza la producción, la ubicación del cultivo en la secuencia y la demanda de nutrientes y agua necesaria para sostener el aumento de los rendimientos.

Cambios en la oferta agroclimática.

Corsi (1982) determinó cuatro zonas agroclimáticas para la producción de trigo en Uruguay (Figura 3) determinadas en base al exceso de agua promedio durante la espigazón estimado a través del balance hídrico de un suelo promedio con capacidad de almacenar 125 mm de agua útil en todo el perfil, y la temperatura media de octubre, noviembre y diciembre, período en el cual ocurre la espigazón y llenado de grano.

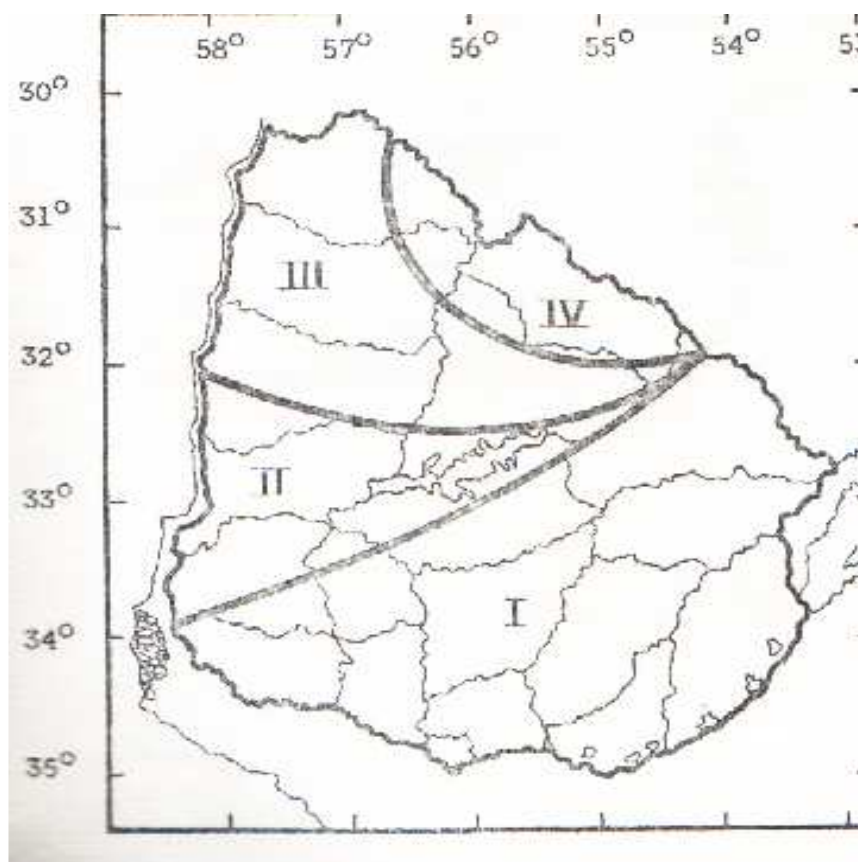


Figura 3. Regionalización agroclimática para trigo (Corsi W., 1982).

Luizzi y Ernst (1987) determinaron las condiciones climáticas asociadas a años en los que los rendimientos experimentales de los 5 mejores cultivares en los ensayos de evaluación de cultivares lograron rendimientos superiores a 4000 kg.ha⁻¹ e inferiores a 2500 kg.ha⁻¹ para un período de 20 años (Cuadro 1).

Cuadro 1. Condiciones climáticas asociadas a rendimientos contrastantes a nivel experimental en EELE-Uruguay (Ernst y Luizzi, 1987).

Rendimiento (kg.ha ⁻¹)	Precipitaciones en Julio y Agosto (mm)	Nro. Heladas (Junio-Agosto)	Días + 30 °C (Noviembre- Diciembre)
> 4000	82	22	14
< 2500	183	9	20

Los años con rendimientos superiores a 4000 kg.ha⁻¹ se asociaron a inviernos menos lluviosos (82 y 183 mm de lluvia promedio para altos y bajos rendimientos respectivamente), más fríos (caracterizados con el número de heladas ocurridas en el período junio-agosto incluidos, y número de días con temperaturas máximas inferiores a 30° C, durante el período de llenado de grano. La probabilidad de ocurrencia de condiciones desfavorables crece en la misma dirección que establecida en las zonas agroclimáticas de Corsi (1982).

El exceso de agua establecido por Corsi (1982) no consideró la variabilidad en los suelos existentes ni propiedades de los mismos que determinan la probabilidad de excesos de agua (drenaje), por lo que el balance quedó definido por el aporte de las lluvias y la demanda del cultivo. Sin embargo, si bien la producción de trigo se sigue realizando mayoritariamente en las Zonas I y II, está creciendo en las zonas III y IV, en la que predominan suelos con drenaje pobre a imperfecto. Algo similar ocurre en las áreas de expansión en el litoral oeste, donde se podría decir que la intensificación ocurre en suelos Clase II, limitados por el riesgo de erosión y la expansión en suelos Clase III, limitados por erosión y drenaje.

Como consecuencia, la expansión de la superficie sembrada con cultivos de invierno se realiza en condiciones menos aptas, con mayores temperaturas y probabilidades de exceso hídrico en el suelo durante el ciclo del cultivo. El comportamiento del cultivo frente a estas condiciones y su posible manejo a través de la selección de cultivares, modificación en la fecha de siembra, ciclo y manejo de nutrientes serían las variables de estudio para estas nuevas condiciones.

Cambios en la ubicación de los cultivos de invierno en la rotación.

Como se analizó, siendo la soja el cultivo que tiene el mando en la rotación, trigo y cebada ingresan en un esquema de doble cultivo anual, por lo que se exige cosecha temprana. Por otro lado, el logro de altos rendimientos exige ciclo y, dentro de éste, “días de llenado de grano”. Como la fecha de floración está limitada por la probabilidad de ocurrencia de la última helada, la alternativa sería “floración temprana con tolerancia a frío”.

Los problemas sanitarios asociados a la frecuencia de trigo y cebada en la rotación seguirán siendo un punto crítico a no desatender en los programas de investigación.

Cambios asociados al incremento de rendimientos por unidad de superficie y tiempo.

El aumento en rendimientos por hectárea junto con la intensificación (producción de grano ha⁻¹ año⁻¹), determina aumento en la demanda de nutrientes. Para el caso de Uruguay, la desaparición de la rotación con pasturas con leguminosas implica que desaparece un ingreso de nitrógeno estimado en más de 100 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Ernst y Siri, 2009).

Las dosis de nitrógeno a agregar, así como la aparición con una frecuencia creciente de situaciones con deficiencia de potasio y azufre hace necesario trabajar en aspectos relacionados a la nutrición de cultivos y estrategias de fertilización de mediano plazo, tanto en la zona agrícola tradicional como en las nuevas condiciones definidas por combinaciones diferenciales clima-suelos de las zonas de expansión agrícola.

Desarrollo de nuevas tecnologías

La agricultura ha crecido en superficie, en el tamaño de las empresas y se ha generalizado el manejo homogéneo de grandes extensiones. Sin embargo, existe alta variabilidad en las propiedades del suelo por su formación e historia de manejo. Los cultivos reaccionan frente a esta diversidad de ambientes de distintas maneras, pero tradicionalmente las propuestas de manejo agronómico asumen que el ambiente y la respuesta de los cultivos es homogénea dentro de cada chacra.

El manejo homogéneo de condiciones variables determina alta variabilidad espacial y temporal del rendimiento de los cultivos. Los sistemas de producción deben contemplar estos efectos en el mediano plazo, de manera de controlar las pérdidas y compatibilizar la producción agrícola económicamente viable con una correcta gestión del agroecosistema.

En los esquemas de producción agrícolas-ganaderos tradicionales de Uruguay, las propuestas tecnológicas para la agricultura reconocían los efectos residuales de la historia de manejo. El ejemplo más claro es la fertilización diferencial en función de los años agrícolas pos pastura, la consideración del cultivo antecesor y la asignación de cultivos en función de los antecesores. También es posible identificar propuestas de manejo diferenciales por tipo de suelo, básicamente textura y fertilidad natural, pero en la lógica de que cada unidad de producción (chacra) es una unidad de manejo.

En los últimos años se ha registrado un proceso de intensificación agrícola determinado fundamentalmente por relaciones de precios favorables y una oferta de tecnología que la viabiliza. Los principales cambios tecnológicos asociados al mismo son: la adopción de la siembra sin laboreo, el cambio de una agricultura fundamentalmente basada en cultivos de invierno a una con alta participación de cultivos de verano, el incremento del tiempo en agricultura dentro de la rotación, la implementación de sistemas de agricultura continua y el desarrollo de sistemas agrícolas en nuevas zonas de producción con uso potencial agrícola.

Al no existir el antecesor pastura y tener pocas opciones de cultivo, las "categorías" que tradicionalmente reconoció el manejo agrícola (historia de chacra y antecesor) perdieron relevancia y, como consecuencia, "el potrero" es cada vez más homogéneo. Al no existir nuevas propuestas para identificar ambientes potencialmente diferentes, la variabilidad propia del suelo y del terreno no está contemplada en las propuestas de fertilización ni en el manejo de los cultivos.

Ante una situación de cultivo y manejo homogéneos, se vuelven evidentes las variaciones de crecimiento y rendimiento espaciales y temporales de los cultivos en respuestas a la variabilidad espacial de las propiedades del suelo y del terreno.

En los últimos años, se han incorporado a las cosechadoras monitores de rendimiento que, calibrados y georeferenciados, permiten obtener y procesar información sobre la variabilidad de rendimiento dentro de cada unidad de producción (Mulla y Schepers, 1997; Plant, 2001). Los monitores de rendimiento, sistemas de posicionamiento global (GPS), sistemas de información geográfica (SIG), nuevos programas de computación y diversos tipos de sensores equipados con GPS se encuentran entre las herramientas identificadas como tecnologías de agricultura de precisión. Estas herramientas permiten identificar y estudiar la variación espacial de la productividad de los cultivos y asociarlas a las propiedades del suelo y del terreno (Plant, 2001). El manejo sitio específico se refiere a la aplicación de prácticas diferenciales, como la fertilización, elección del cultivar y su manejo dentro del área de interés de acuerdo a un conjunto de características particulares de cada sector. Identificar la variabilidad de ambiente (suelo y clima) permite identificar áreas homogéneas, con características físicas y químicas del suelo similar. Lo mismo es válido para el rendimiento de los cultivos. Si se generan áreas de similar comportamiento, será posible identificar las diferencias de ambiente que generan las respuestas diferenciales. Según el tipo de restricción, se podrán aplicar tecnologías correctivas o ajustar la tecnología a la restricción ambiental de mayor relevancia.

REFERENCIAS

- CORSI, W. 1982. Regionalización agroclimática para cultivos. Ministerio de Agricultura y Pesca. Centro de Investigaciones Agrícolas Dr. Alberto Böerger. Estación Experimental Agropecuaria La Estanzuela. Miscelanea No 40. 29p.
- D.I.E.A. Encuesta agrícola. Invierno 2010.
<http://www.mgap.gub.uy/portal/agxppdwn.aspx?7,5,93,O,S,0,1992%3bS%3b1%3b12>
0 Disponible 25/01/2010.
- ERNST, O.; LUIZZI, V. 1987. Alternativas tecnológicas para la producción de trigo. Facultad de Agronomía. Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni. 37p.
- ERNST, O.; SIRI PRIETO, G. 2009. Impact of perennial pasture and tillage systems on carbon input and soil quality indicators. *Soil and Tillage Research* 105: 260-268.
- MULLA, D.J. Y J. S. SCHEPERS. 1997. Key process and properties for site-specific soil and crop management. pp 1-18. En: F.J. Pierce and E. J. Sadler (Ed.). *The state of site-specific management for agriculture*. ASA, CSSA and SSSA, Madison, WI.
- PLANT, R. E. 2001. Site-specific management: the application of information technology to crop production. *Computers and electronics in agriculture* 30: 9-29.

LIMITANTES A LA EXPRESIÓN DEL POTENCIAL ASOCIADAS AL ESTRÉS TÉRMICO

Gustavo A. Slafer^{1,2} y Roxana Savin²

¹ICREA, ²Departamento de Producción Vegetal y Ciencias Forestales, Universidad de Lleida, España.

slafer@pvcf.udl.cat

IMPORTANCIA DEL RENDIMIENTO POTENCIAL

El rendimiento potencial es aquel que obtiene en condiciones de crecimiento sin restricciones de agua ni nutrientes y en ausencia de estreses bióticos (e.g. Evans y Fischer, 1999).

La magnitud del rendimiento potencial es mucho mayor que el de los rendimientos que se logran en condiciones de campo reales, aun cuando en estas condiciones se realice un buen manejo de los cultivos (con excepción de condiciones de crecimiento con precipitaciones que garantizan un crecimiento del cultivo en total ausencia de estrés hídrico o bajo riego). Por esta razón, la brecha existente entre los rendimientos potenciales y los realmente logrados por los productores es frecuentemente muy grande en la mayoría de las condiciones de cultivo en secano (e.g. Abeledo et al., 2008).

A pesar de esta brecha entre los rendimientos potenciales y los reales que logran los productores, el entendimiento de la fisiología del rendimiento potencial puede ser de mucha utilidad ya que los rendimientos reales parecen estar asociados a los potenciales (e.g. Calderini et al., 1995; Evans, 1998; Abeledo et al., 2003).

En este artículo describimos primeramente de forma sintética los determinantes más trascendentes del rendimiento potencial en trigo (como modelo genérico de aplicación también a cebada, adaptándolo con pequeñas modificaciones en términos de estructuras específicas, particularmente considerando las diferencias en biología reproductiva de las espigas) y luego discutimos los efectos que el estrés térmico puede tener sobre los determinantes del rendimiento potencial.

DETERMINACIÓN DEL RENDIMIENTO POTENCIAL

Tradicionalmente, existen dos aproximaciones complementarias para analizar la determinación del rendimiento: (i) componentes del rendimiento y (ii) acumulación y partición de materia seca.

Por su simplicidad (tanto conceptual como de determinación en estudios de campo), la aproximación de componentes del rendimiento ha sido la más popular. El rendimiento se analiza en número de granos por m² y peso promedio individual de los granos. En el caso de los dos principales componentes del rendimiento, el número de granos por unidad de superficie y el peso promedio, cuya generación sólo se superpone mínimamente en el tiempo¹, la relación negativa no sería debida a retroalimentación. De hecho, la relación negativa entre el número y peso promedio de granos de trigo parece ser en gran parte independiente de una fuerte competencia por asimilados (Miralles y Slafer, 1995; Borrás et al., 2004; Acreche y Slafer, 2006). De este modo el rendimiento está determinado por el número de granos

¹ por detalles de esta cuestión, y su relevancia en la determinación del peso potencial de los granos, ver el artículo de Calderini en este mismo volumen, y Calderini et al. (2001)

alcanzado por el cultivo y por su peso potencial (ya que no parece haber restricciones importantes y consistentes en limitaciones al crecimiento de los granos por parte de la fuente postantesis).

Número de granos

Aproximación tradicional. Los granos por m^2 se descomponen a su vez en 'sub-componentes' (plantas por unidad de área, espiga por planta, espiguillas por espiga, granos por espiguillas). La desventaja de la aproximación es que existe una relación negativa entre los componentes. Entre los sub-componentes del número de granos por m^2 se puede atribuir a procesos de retroalimentación (Slafer, 2003).

La otra aproximación se basa en que la única fuente de energía para el crecimiento de los cultivos es la radiación solar y, por lo tanto, la cantidad de crecimiento acumulado depende proporcionalmente a la cantidad de radiación interceptada acumulada, convertida en materia seca, con cierta eficiencia (en general, alrededor de $1,5 \text{ g MJ}^{-1}$ de radiación global interceptada, aproximadamente el doble de si se refiere a la radiación fotosintéticamente activa). Por ello, el índice de área foliar es considerado el principal atributo del canopeo del cultivo responsable de interceptar la radiación solar entrante y, a su vez de proporcionar recursos para el crecimiento de los cultivos y la acumulación de biomasa. La capacidad del área foliar para interceptar la radiación incidente depende de las propiedades de las hojas del canopeo. Se describe matemáticamente como el coeficiente de atenuación lumínico, y cuanto mayor sea la proporción de la radiación solar absorbida por cada unidad de índice de área foliar (por ejemplo, canopeos más planófilos) mayor será el coeficiente de atenuación. Este enfoque también tiene un inconveniente: se asume que la interceptación de la radiación y acumulación de biomasa se traduciría en el aumento de rendimiento con independencia del momento en que se logra el aumento de la biomasa. En otras palabras, se supone que el rendimiento es igualmente sensible a los cambios en la biomasa en cualquier momento durante el crecimiento del cultivo.

Etapas críticas. A partir del trabajo emblemático de Tony Fischer (Fischer, 1985), se estableció con claridad que el rendimiento de trigo es mucho más sensible a los cambios en el crecimiento durante el relativamente corto período comprendido entre aproximadamente 3 semanas antes de y pocos días después de la antesis que a cambios en cualquier momento. El rendimiento del cultivo parece ser particularmente sensible a los cambios en la acumulación y partición de recursos en ese período. El número de granos por m^2 parece casi sin excepciones relacionado positivamente con la materia seca de espigas por m^2 a antesis, más allá del tipo de tratamiento aplicado para modificar el rendimiento (e.g. Fischer, 1985; Savin y Slafer, 1991; Prystupa et al., 2004; González et al., 2005). Así, el rendimiento se maximiza si el índice de área foliar alcanza su valor crítico en el inicio de elongación del tallo, y tanto la tasa de crecimiento del cultivo y la partición a las espigas es máxima entre el periodo de crecimiento entre el alargamiento del tallo y floración. Ambos factores contribuyen a un mayor peso de espiga seca por m^2 en la floración, determinando en gran medida el número de granos por m^2 que a posteriori se llenarán.

De este modo cualquier factor que mejore el crecimiento del cultivo durante el período de crecimiento de los tallos (encañado) y las espigas lograría aumentos del peso de espiga seca por unidad de área en la floración, con lo que aumentaría el número de granos (y el rendimiento). Así también, cualquier factor que perjudique el crecimiento del cultivo en esta etapa reducirá el rendimiento por afectar el número de granos.

Peso final de los granos

Aunque el peso final de los granos frecuentemente está relacionado negativamente con el número de granos por m², resulta claro que las compensaciones son frecuentemente parciales y mayormente por causas no competitivas (e.g. Miralles y Slafer, 1995; Acreche y Slafer, 2006), ya que el rendimiento está claramente relacionado al número de granos por m² (e.g. Slafer y Savin, 2006; Peltonen-Sainio et al., 2007), probablemente por razones evolutivas (Sadras, 2007). De este modo, en la mayoría de los casos el peso final de los granos depende de la capacidad de crecimiento que los mismos tengan. El peso final del grano está determinado por la tasa de acumulación de materia seca y la duración del período de llenado. Factores que afecten estos atributos del crecimiento de los granos afectarán el peso final de los mismos. Como el crecimiento de los granos en trigo y otros cereales parece estar mayormente limitado por la capacidad de crecimiento de los mismos (ver discusiones, y las referencias citadas, más arriba), parece más probable que los factores que afecten el peso final de los mismos actúen directamente sobre los granos antes que a través de la provisión de carbohidratos para el crecimiento de los mismos. Consecuentemente, las variaciones en peso de los granos guardan relación a las condiciones ambientales que regulan la expresión del peso, principalmente temperatura y disponibilidad hídrica durante postfloración.

DEFINICIÓN E IMPORTANCIA DEL ESTRÉS TÉRMICO

El estrés térmico generalmente es definido como el aumento en la temperatura por encima de un determinado umbral, por un período de tiempo suficiente para causar efectos deletéreos irreversibles sobre el desarrollo y crecimiento de los cultivos, reduciendo de esta forma, el rendimiento y/o la calidad de los mismos (Wahid et al., 2007). Sin embargo, las altas temperaturas tienen un efecto complejo sobre los cultivos y el resultado final sobre el rendimiento y la calidad del estrés térmico dependerá fuertemente de las características de dicho estrés (i.e. severidad, duración y/o combinación con otros estreses), del cultivo (momento fenológico del ciclo del cultivo en que ocurre y especie/genotipo) y la interacción con otros factores ambientales (Savin, 2010). Por otra parte, las altas temperaturas ocurren en todas las regiones agrícolas y es un estrés tan común y universal que muchas veces no se tiene en cuenta su efecto. Se ha llegado a calcular que la reducción en el rendimiento en los cereales de invierno debido a las altas temperaturas en el período de llenado de los granos podría llegar a 10-15 % (Wardlaw y Wrigley, 1994; Tewolde et al., 2006). La probabilidad de que ocurran altas temperaturas en determinadas zonas agrícolas depende de la época de siembra, la latitud y la ocurrencia de eventos de altas temperaturas. Naturalmente al expandir las zonas agrícolas, resulta probable que los cultivos de estas nuevas áreas experimenten niveles de estrés, incluido el térmico, importantes. Aún en las zonas agrícolas tradicionales esperan aumentos en la ocurrencia de estreses térmicos. La mayoría de los modelos predicen que tanto la temperatura durante el día y como la noche, aumentarán c. 1-4 °C en los años próximos. Esto es importante porque en algunos cultivos, las altas temperaturas nocturnas parecen ser más perjudiciales en reducir la productividad que las altas temperaturas diurnas (Hall, 1992).

Como el efecto de las altas temperaturas es complejo, es importante tener en cuenta varios aspectos en el análisis de las respuestas de los cultivos: (i) ¿qué aspecto de la temperatura produce mayor daño en la productividad: es la temperatura del día o de la noche o ambos, y en qué etapa de desarrollo?, (ii) ¿qué etapa del desarrollo o proceso fisiológico es el más dañado por el estrés de calor? y (iii) ¿hasta qué punto el rendimiento económico se redujo cuando el proceso de desarrollo o fisiológico está dañado? Las respuestas a estas

preguntas proporcionan la información necesaria para diseñar programas eficaces para el mejoramiento de plantas resistentes al calor.

En los cultivos de invierno sembrados en regiones templadas, la temperatura normalmente aumenta a través de la ontogenia del cultivo. El hecho que la floración del cultivo debe ocurrir con el menor, o aun ningún, riesgo posible de heladas, determina que la fecha de siembra para un determinado genotipo sea tal que durante el período de llenado de los granos ocurran generalmente altas temperaturas. Por lo tanto, temperaturas altas, junto con baja disponibilidad hídrica son los estreses abióticos más habituales en cereales de invierno (Wardlaw y Wrigley, 1994).

¿QUÉ SON ALTAS TEMPERATURAS?

Los cultivos pueden estar sujetos durante su período de crecimiento a dos posibles estreses diferentes con respecto al régimen térmico, crónico o intermitente. En los cereales de invierno se encuentra claramente establecido estas diferencias en particular en el período de llenado de los granos (Wardlaw y Wrigley, 1994): (i) temperaturas moderadamente altas durante todo el período (c. 25 a 32°C) y (ii) breves períodos (3-5 días) de muy alta temperaturas (c. 33 a 40°C). Interesantemente, aún cuando estos breves períodos de muy alta temperatura no cambian demasiado la temperatura media diaria del período completo de llenado, pueden tener un efecto muy diferente en el rendimiento y calidad de los granos. Por ejemplo, Blumenthal et al. (1991) analizando datos de la década de los 80's, encontraron que los años con los valores más bajos en la fuerza de la masa (una medida de la calidad panadera) son los que correspondían a períodos con la mayor cantidad de horas con temperaturas superiores a 35 °C durante llenado de grano. Más recientemente, Wardlaw et al. (2002) compararon en un mismo experimento el efecto de los dos tipos de regimenes de temperatura (con similar carga térmica con respecto al control pero en un caso sometía las plantas a breves períodos de muy altas temperaturas mientras que en el otro, sometía a las plantas a temperaturas solo moderadamente altas durante un período mas largo del llenado) sobre la calidad de trigo. En ese estudio demostraron que el efecto de breves períodos de temperaturas muy altas resultó más perjudicial sobre el peso y la composición de proteínas, que el efecto de temperaturas moderadamente elevadas sostenidas durante un período más largo. Por lo tanto, hacer esta distinción es relevante en términos de extrapolación del conocimiento: mucho de lo que conocemos de efectos de altas temperaturas ha sido generado en experimentos donde los tratamientos consisten en llenado de granos sometidos sostenidamente a diferentes regimenes térmicos más o menos constantes, mientras que en muchos casos lo que ocurre en condiciones de campo son períodos de alternancia de temperaturas altas por breves períodos.

PRINCIPALES EFECTOS DE LAS ALTAS TEMPERATURAS SOBRE EL DESARROLLO Y CRECIMIENTO DE LOS CEREALES

El efecto primario de la ocurrencia de temperaturas más altas que las óptimas es el aumento en la tasa de desarrollo de los cultivos y como consecuencia, la reducción en la duración de las etapas de crecimiento en días calendarios. Según cuanto se acorte una determinada etapa de crecimiento, será el efecto final sobre el rendimiento de las distintas estructuras del cultivo vegetativas o reproductivas y la cantidad de recursos que el cultivo será capaz de captar (agua, nutrientes, radiación).

Otro efecto importante se encuentra relacionado con la perturbación de los procesos asociados con la asimilación de carbono (transpiración, fotosíntesis y respiración; Stone, 2001).

Temperaturas mayores a 35 °C reducen significativamente la actividad de la ribulosa 1•5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco), limitando la fotosíntesis y la conductancia estomática. En general cultivos expuestos a temperaturas altas, superiores a 5 °C sobre las óptimas exhiben cambios en el metabolismo celular (Barrabás et al., 2008). Estos efectos incluyen una reducción de la síntesis de las proteínas normales y el aumento en la síntesis de proteínas “heat shock” (HSPs), la producción de fitohormonas (ABA) y antioxidantes (Barrabás et al., 2008).

RESPUESTAS DE LA PRODUCTIVIDAD DE TRIGO Y DE CEBADA A LAS ALTAS TEMPERATURAS EN PRE-ANTESIS

La principal respuesta durante el período de pre-antesis frente a temperaturas elevadas, es la reducción en el número de granos por m² y por ende la reducción del rendimiento. El grado de reducción depende de la magnitud de la reducción de las distintas etapas del cultivo desde la siembra hasta antesis. Existen distintos trabajos que reportan relaciones positivas entre la duración de una determinada fase ontogénica del cultivo y el número de estructuras reproductivas finales que se determinan en dicha fase. Por ejemplo, Rahman et al. (1977) con el número final de espiguillas por espiga. Sin embargo, el mayor efecto deletéreo de altas temperaturas sobre el rendimiento del cultivo resultará si ocurre el estrés durante el período crítico de la determinación del número de granos. Se encontró una reducción en el número de granos por unidad de superficie de 4% por cada grado de aumento en la temperatura en los 30 días previos a la floración Fischer (1985). Altas temperaturas durante el desarrollo floral pueden resultar en polen infértil y aborto de granos (Dawson y Wardlaw, 1989).

Aunque el efecto más notorio de estreses en prefloración es generalmente el que reduce el rendimiento por reducciones en el número de granos por m², también es posible que se afecte el peso final de los granos, a pesar de que en ese momento aun no hay granos en crecimiento. Debido a que muy frecuentemente el rendimiento, tanto de trigo como de cebada, parece estar limitado durante el llenado de los granos por la capacidad de crecimiento de los granos antes que por la provisión de asimilados a los mismos (e.g. Slafer y Savin, 1994; Borrás et al., 2004; Calderini et al., 2006; ver también contribución de Serrago et al. en este volumen), aún en condiciones estresantes como las habituales en regiones mediterráneas (Cartelle et al., 2004; Acreche y Slafer, 2006), efectos ambientales sobre el peso potencial de los granos pueden afectar el peso final de los mismos. Un tratamiento más detallado de este asunto es ofrecido por Calderini en este volumen. Brevemente, el peso potencial de los granos esta determinado, al menos en parte, por el tamaño de los ovarios (que luego de la fecundación formarán el pericarpio del fruto). De este modo un estrés en momentos inmediatamente previos a la floración puede afectar el crecimiento de los carpelos y reducir de modo irreversible el peso potencial de los granos (e.g. Calderini et al., 1999a,b), tal como fue ilustrado en Calderini et al. (2001).

Recientemente, Ugarte et al. (2007) mostró resultados de estreses térmicos en condiciones de campo afectando tanto al número como el peso de los granos con diferentes cereales.

RESPUESTAS DEL TRIGO Y LA CEBADA A LAS ALTAS TEMPERATURAS EN POST-ANTESIS

Es ampliamente conocido que períodos sustanciales con moderadamente altas temperaturas durante el período de llenado de los granos reduce el rendimiento a través de la reducción del peso individual de los granos (e.g. Sofield et al., 1977; Chowdhury y Wardlaw, 1978).

Temperaturas moderadamente altas (c. 25 a 32°C) durante todo el período provocarán una aceleración de los procesos que ocurren, por ello aumenta la tasa de llenado de los granos pero también aumenta la tasa de desarrollo reduciendo la duración del período. Como el efecto es normalmente mayor sobre la tasa de desarrollo que sobre la de crecimiento, altas temperaturas determinan una disminución en el peso de los granos de magnitudes variables (e.g. entre 3 y 30%) dependiendo del genotipo, el ambiente y la duración e intensidad de las altas temperaturas. Por ejemplo, en trigo se ha encontrado una reducción entre el 3% al 5% en el peso de grano por cada grado de aumento en la temperatura por encima de los 15°C durante el período de llenado de grano en experimentos en condiciones controladas y a campo (Wardlaw y Wrigley, 1994). También existe abundante información que indica que los estreses térmicos son más negativos cuando ocurren en etapas tempranas del período de llenado en comparación con etapas más tardías (Nicolas et al., 1984; Savin y Nicolas, 1999, Stone y Nicolas, 1994). Estas temperaturas moderadamente altas durante el llenado de los granos, también puede afectar la composición de los mismos. Existe un incremento en el porcentaje de proteína en el grano cuando la temperatura aumenta de 15 a 30°C. Esto ocurre porque tanto la cantidad de almidón y de proteína acumulada en los granos se reduce con el incremento de la temperatura, pero la cantidad de almidón acumulada se reduce relativamente más que la cantidad de proteína (Jenner et al., 1991), debido a que, de modo casi universal, la acumulación de carbohidratos en los granos en crecimiento se encuentra limitada por la fuerza del destino (e.g. Slafer y Savin, 1994; Borrás et al., 2004), que disminuye con estos estreses térmicos, mientras que la acumulación de proteínas esta limitada por la fuente de nitrógeno (Dreccer et al. 1997, Savin et al. 2006).

Con relación a los efectos de breves períodos (3-5 días) de muy altas temperaturas durante el llenado de los granos se ha evidenciado que éstos también reducen el rendimiento mediante la disminución del peso de los granos en trigo y en cebada (e.g. Stone y Nicolas, 1994, Savin y Nicolas, 1996) y en ocasiones este tipo de estrés resulto más perjudicial que el aumento de temperaturas moderadamente altas (Wardlaw et al., 2002). Para dilucidar si las altas temperaturas tienen un efecto directo en la capacidad de crecer del grano, se realizaron diversos tipos de experimentos. Por ejemplo, se crearon condiciones especiales de crecimiento, donde se aumentaba la temperatura en toda la planta o solamente en la espiga (Bhullar & Jenner, 1986), o se aumentaba la cantidad de asimilados disponibles mediante diferentes relaciones fuente/destino. En todos estos experimentos se concluyó que las altas temperaturas tienen un efecto per se en el peso de los granos y que la cantidad de asimilados disponibles en el grano no es limitante en condiciones de altas temperaturas, al igual de lo que ocurre en ausencia de estrés térmico (Wardlaw et al., 1980; Nicolas et al., 1984; Zahedi et al., 2003). Jenner y sus colaboradores, estudiaron el efecto de altas temperaturas en las diversas enzimas involucradas en la formación de almidón en el endosperma del grano de trigo. En los estudios realizados encontraron que las enzimas almidón soluble sintetasa y ADPglucosa pirofosforilasa son termosensibles (Jenner, 1994; Zahedi et al., 2003) y podrían ser responsables, en parte, de la reducción de acumulación de almidón en trigo en condiciones de altas temperaturas.

Si bien ante este tipo de estrés térmico, al igual que en el anterior, el porcentaje de proteínas es mayor, la calidad de los granos es menor, debido a que este tipo de estrés afecta el tipo de proteínas sintetizado (Stone y Savin, 1999). Estos trabajos evidencian que breves períodos de muy altas temperaturas pueden reducir marcadamente la calidad panadera en trigo (e.g. Blumenthal et al., 1991; Stone y Nicolas, 1994). Análogamente, en el cultivo de cebada se incrementó el porcentaje de proteínas y se redujo significativamente el extracto de malta (una medida de calidad maltera) por efecto de breves períodos de altas temperaturas (Wallwork et al. 1998; Savin et al., 1996; Passarella et al., 2002).

REFERENCIAS

- Abeledo LG, Calderini DF, Slafer GA (2003). Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944-1998). *Euphytica* 130, 325-334
- Abeledo L.G., Savin, R., Slafer, G.A., (2008). Wheat productivity in the Mediterranean Ebro Valley: Analyzing the gap between attainable and potential yield with a simulation model. *European Journal of Agronomy* 28, 541-550.
- Acreche, M, Slafer, GA (2006). Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Research* 98, 52-59.
- Altenbach SB, DuPont FM, Kothari KM, Chan R, Johnson EL, Lieu D (2003). Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in US spring wheat. *Journal of Cereal Science* 37, 9-20.
- Barnabás B, Jagër K, Fehér, A (2008). The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment* 31, 11-38.
- Blumenthal CS, Bekes F, Batey IL, Wrigley CW, Moss HJ, Mares DJ, Barlow EWR (1991). Interpretation of grain quality results from wheat variety trials with reference to high temperature stress. *Australian Journal of Agricultural Research* 42, 325-334.
- Bhullar SS, Jenner CF (1986). Effects of temperature on the conversion of sucrose to starch in the developing wheat endosperm. *Australian Journal of Plant Physiology* 13, 605-615.
- Borras L, Slafer GA, Otegui ME (2004). Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86, 131-146.
- Calderini DF, Dreccer MF, Slafer GA (1995). Genetic-Improvement in Wheat Yield and Associated Traits - a Reexamination of Previous Results and the Latest Trends. *Plant Breeding* 114,108-112.
- Calderini, DF, Abeledo, LG, Savin, R, Slafer, GA (1999a). Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 132, :453-459.
- Calderini, DF, Abeledo, LG, Savin, R, Slafer, GA (1999b). Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre- and post-anthesis under field conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 26, 453-458.
- Calderini, DF, Savin, R, Abeledo, LG, Reynolds, MP, Slafer, GA (2001). The importance of the immediately preceding anthesis period for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119, 199-204.
- Calderini, DF, Reynolds, MP, Slafer, GA (2006). Source-sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat and triticale at different locations. *Australian Journal of Agricultural Research* 57, 227-233.
- Cartelle, J, Pedró, A, Savin R, Slafer, GA (2006). Grain weight responses to post-anthesis spikelet-trimming in an old and a modern wheat under Mediterranean conditions. *European Journal of Agronomy* 25, 365-371.

- Chowdhury SI, Wardlaw IF (1978). The effect of temperature on kernel development in cereals. *Australian Journal of Agricultural Research* 29, 205-223.
- Dawson IA, Wardlaw IF (1984). The influence of nutrition on the response of wheat to above-optimal temperature. *Australian Journal of Agricultural Research* 35, 129-137.
- Dreccer MF, Grashoff C, Rabbinge R (1997). Source-sink ratio in barley (*Hordeum vulgare* L) during grain filling: effects on senescence on grain nitrogen concentration. *Field Crops Research* 49, 269-277.
- Dupont FM, Hurkman WJ, Vensel WH, Tanaka C, Kothari KM, Chung OK, Altenbach SB (2006). Protein accumulation and composition in wheat grains: effects of mineral nutrients and high temperature. *European Journal of Agronomy* 25, 96-107.
- Evans, L.T., Fischer, R.A. (1999). Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Science*. 39, 1544–1551.
- Evans, L.T. (1998). Feeding the ten billion. Plant and population growth. Cambridge University Press, UK. 243 p..
- Fischer R.A. (1985). Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science* 105, 447–461.
- González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J. (2005). Floret development and survival in wheat plants exposed to contrasting photoperiod and radiation environments during stem elongation. *Functional Plant Biology* 32, 189-197.
- Jenner CF, Ugalde DT, Aspinall D (1991). The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 18, 211-226.
- Jenner CF (1994). Starch synthesis in the kernel of wheat under high temperature conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 21, 791-806.
- Hall, AE (1992). Breeding for heat tolerance. *Plant Breeding Rev.* 10:129-168.
- Miralles DJ, Slafer GA (1995). Yield, biomass and yield components in dwarf, semidwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breeding* 114, 392-396.
- Nicolas ME, Gleadow, RM, Dalling MJ (1984). Effects of drought and high temperature on grain growth in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 11, 553-566.
- Passarella VS, Savin R, Slafer GA (2002). Grain weight and malting quality in barley as affected by brief periods of increased spike temperature under field conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* 53, 1219-1227.
- Passarella, VS, Savin, R, Slafer, GA (2008). Are temperature effects on weight and quality of barley grains modified by resource availability? *Australian Journal of Agricultural Research* 59, 510-516.
- 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-locations trials. *Field Crops Research* 100, 179–188.
- Prystupa, P., Savin, R. & Slafer, G.A. (2004). Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to NxP fertilization in barley. *Field Crops Research* 90, 245-254.
- Rahman M.S., Wilson J.H. & Aitken V. (1977). Determination of spikelet number in wheat. II. Effect of varying light level on ear development. *Australian Journal of Agricultural Research* 26, 575–581.
- Sadras, V.O. (2007). Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research* 100, 125-138.
- Savin, R. (2010). Estrés abiótico y calidad en cereales de invierno. In: Avances en ecofisiología de cultivos de granos. Editors: Miralles, D.J.; Aguirrezábal L.N., Otegui,

- M.E., Kruk, B.C. & Izquierdo N. Editorial Facultad de Agronomía, UBA, Buenos Aires, Argentina, pp 201-210, ISBN: 978-950-29-1215-8.
- Savin R, Nicolas ME (1996). Effects of short periods of drought and high temperature on grain growth and starch accumulation of two malting barley cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology* 23, 201-210.
- Savin R, Nicolas ME (1999). Effects of timing of heat stress and drought on grain growth and malting quality of barley. *Australian Journal of Agricultural Research* 50, 357-364.
- Savin, R. & Slafer, G.A. (1991). Shading effects on the yield of an Argentinian wheat cultivar. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 116, 1-7.
- Savin R Stone PJ, Nicolas ME (1996). Responses of grain growth and malting quality of barley to short periods of high temperature in field studies using portable chambers. *Australian Journal of Agricultural Research* 47, 465-477.
- Savin, R, Passarella, VS, Molina-Cano, JL (2004). The malting quality of barley. In: *Handbook of Seed Physiology*. Editors: R. Benech-Arnold & R. Sanchez, Food Product Press, New York, USA, pp. 429-456.
- Savin R., Prystupa, P, Araus, JL (2006). Hordein composition as affected by post-anthesis source-sink ratio under different nitrogen availabilities. *Journal of Cereal Science* 44, 113-116.
- Slafer GA (2003). Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology* 142, 117-128.
- Slafer GA, Savin R (1994). Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Research* 37, 39-49.
- Slafer, GA, Savin R (2006). Physiology of crop yield. In: *Encyclopedia of Plant and Crop Science*. Editor: R. Goodman, Marcel Dekker, Taylor & Francis Group, NY, USA, www.dekker.com/sdek/abstract~db=enc~content=a713627895.
- Sofield I, Evans LT, Cook MG, Wardlaw IF (1977). Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 4, 785-797.
- Stone PJ. (2001). The effects of heat stress on cereal yield and quality. In *Crop Responses and Adaptations to Temperature Stress* (ed. A.S. Basra), pp. 243-291. Food Products Press, Binghamton, NY, USA.
- Stone PJ, Nicolas ME (1994). Wheat cultivars vary widely in their responses of grain yield and quality to short periods of post anthesis heat stress. *Australian Journal of Plant Physiology* 21, 887-900.
- Stone PJ, Savin, R (1999). Grain quality and its physiological determinants. En *Wheat: Ecology and physiology of yield determination* (Eds Satorre EH, Slafer, GA) pp 85-120. (Food Product Press, New York).
- Tahir, ISA, Nakata, N, Ali, AM, Mustafa, HM, Saad, ASI, Takata, K, Ishikawa, N, Abadía, OS (2006). Genotypic and temperature effects on wheat grain yield and quality in a hot irrigated environment. *Plant Breeding* 125, 323-330.
- Tewolde, H, Fernandez, CJ, Erickson, CA (2006). Wheat Cultivars Adapted to Post-Heading High Temperature Stress. *J. Agronomy & Crop Science* 192, 111-120.
- Ugarte, C, Calderini, DF, Slafer, GA (2007). Grain weigh and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Research* 100, 240-248.
- Wahid A, Gelani, S, Ashraf, M, Foolad, MR (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany* 61, 199-223.
- Wallwork MAB, Logue SJ, MacLeod LC, Jenner CF (1998). Effects of a period of high temperature during grain filling on the grain growth characteristics and malting quality

of three Australian malting barleys. *Australian Journal of Agricultural Research* 49, 1287-1296.

Wardlaw IF, Wrigley CW (1994). Heat tolerance in temperate cereals: an overview. *Australian Journal of Plant Physiology* 21, 695-703.

Wardlaw IF, Blumenthal C, Larroque O, Wrigley CW (2002). Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Functional Plant Biology* 29, 25-34.

Wardlaw IF, Moncur, L (1995). The response of wheat to high temperature following anthesis. I. The rate and duration of kernel filling. *Australian Journal of Plant Physiology* 22, 391-397.

Zahedi M, Sharma R, Jenner CF (2003). Effects of high temperature on grain growth and on the metabolites and enzymes in the starch-synthesis pathway in the grains of two wheat cultivars differing in their responses to temperature. *Functional Plant Biology* 30, 291-300.

Zahedi M, Mc Donald G, Jenner CF (2004). Nitrogen supply to the grain modifies the effects of temperature on starch and protein accumulation during grain filling in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 55, 551-564.

DETERMINACIÓN DEL PESO POTENCIAL DE GRANO Y SU RESPUESTA AL ESTRÉS ABIÓTICO EN TRIGO Y CEBADA

Daniel F. Calderini

Instituto de Producción y Sanidad Vegetal, Universidad Austral de Chile, Chile.

danielcalderini@uach.cl

INTRODUCCIÓN

El peso de los granos es uno de los componentes numéricos del rendimiento más importantes y el último en ser definido, finalizando el ciclo de cultivo cuando se completa su crecimiento (Egli, 1998). De este modo, el rendimiento y la seguridad de cosecha están indisolublemente ligados al crecimiento de los granos. Además de su importancia para el rendimiento, el peso y tamaño de los granos de trigo y cebada son dos aspectos claves de la calidad industrial de estos cultivos (e.g., Marshall et al., 1986; Savin et al., 1996). En los últimos años se ha hipotetizado para el cultivo de trigo que el tamaño de grano condiciona la concentración de nutrientes que logran los mismos a cosecha (Calderini y Ortiz Monasterio, 2003). Dada la importancia de este componente, se han realizado numerosos estudios fisiológicos desde los años 60 con claros avances en el entendimiento de la regulación del peso de los granos por parte de los cultivos y el ambiente en el que estos crecen (e.g., Sofield et al., 1977; Jones et al., 1985; Wardlaw et al., 1989; Egli, 1998). En los últimos años, se ha incorporado la biología molecular al estudio de las bases genéticas y funcionales del peso de los granos (e.g., Coventry, et al., 2003; Laudencia-Chinguanco et al., 2007). Sin embargo, y a pesar de los importantes esfuerzos realizados, las regulaciones que controlan la determinación del peso de los granos y su respuesta a diferentes factores ambientales es aún parcial. La necesidad de avanzar en la comprensión de esos mecanismos no solo es justificada por los comentarios anteriores sino que además, el logro de mayores niveles de rendimiento requiere de un avance complementario entre el aumento en el número y peso de los granos. Esto queda de manifiesto por la respuesta del rendimiento al número de granos por unidad de superficie encontrada recientemente en líneas doble haploides con alto nivel de rendimiento (Figura 1). La respuesta curvilínea del rendimiento mostrada por estas líneas sugeriría que la compensación entre número y peso de los granos podría incrementarse en la medida que los mejoradores logren mayores números de granos.

DETERMINACIÓN DEL PESO DE LOS GRANOS EN TRIGO Y CEBADA

Históricamente los trabajos que estudiaron el peso de los granos focalizaron su atención en el período entre antesis y madurez fisiológica, esto es, cuando los granos están en crecimiento. En los últimos años este período ha sido ampliado a la etapa inmediatamente previa a la antesis ya que diferentes evidencias mostraron la importancia de este período. Estudios en los que plantas de trigo fueron evaluadas bajo diferentes temperaturas entre tres hojas y espigadura mostraron respuesta del peso de los granos a los tratamientos térmicos aunque las temperaturas del llenado fueron las mismas (Wardlaw, 1994). Más recientemente, espigas de trigo sometidas a mayores temperaturas entre espigadura y antesis alcanzaron menor peso de grano que los testigos (Calderini et al., 1999 a, b). Esto fue posteriormente corroborado para trigo y extendido a los cultivos de cebada y triticale (Ugarte et al., 2007) (Figura 2). En este último estudio se encontró una ventana de tiempo entre vaina engrosada y antesis donde la sensibilidad del peso de grano al período pre-antesis fue mayor. Dicha etapa coincide con la acumulación exponencial de biomasa en los carpelos que forman el ovario de la flor (Calderini et al., 1999a).

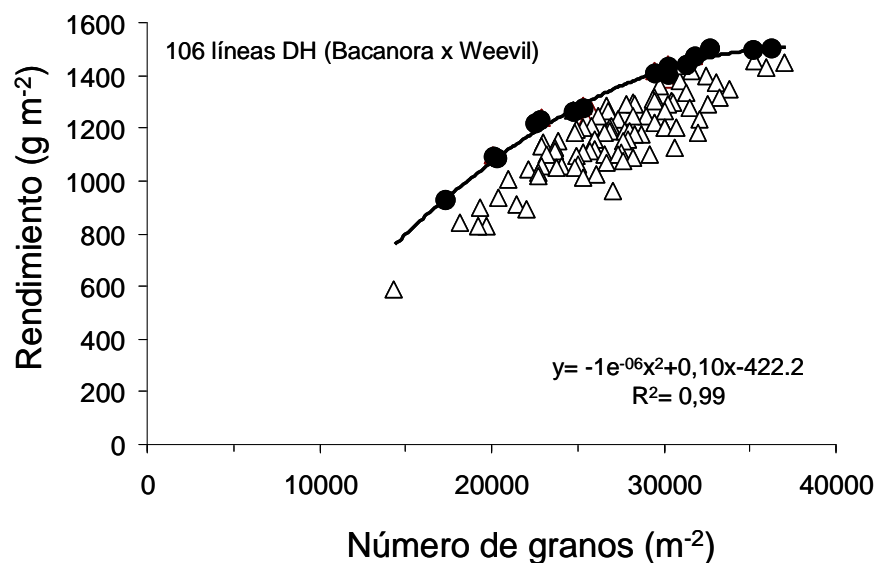


Figura 1. Relación entre el rendimiento y el número de granos en 106 líneas doble haploides y sus padres (Bacanora y Weevil). Los círculos llenos y el ajuste curvilíneo muestran la relación entre rendimiento y número de granos para los casos que mostraron los valores frontera de rendimiento.

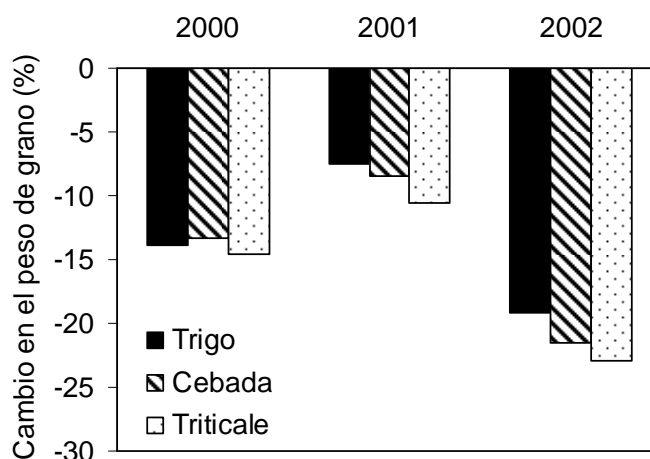


Figura 2. Reducción del peso de mil granos respecto al testigo debido al incremento de la temperatura media de 5°C entre bota y antesis para los cultivos de trigo, cebada y triticale durante los años 2000, 2001 y 2002. Fuente: Calderini et al. 2010, adaptado de Ugarte et al. (2007).

La vinculación entre el peso de los granos y los caperlos florales ha sido ratificada para cultivares contrastantes en el peso potencial y para diferentes posiciones de grano dentro de la espiga cuando el peso de los carpelos florales fue medido en el momento de polinización de la flores (Figura 3).

Durante la etapa post-antesis, diferentes variables del grano han mostrado asociación con el peso final indicando que algunas de ellas podían estar involucradas en la determinación del peso potencial. Entre otras, el volumen de los granos (Dunstone y Evans, 1974; Millet y Pinthus, 1984), el contenido hídrico máximo (e.g., Schnyder y Baum, 1992) y el número de células del endosperma (e.g., Gleadow et al., 1982). Trabajos recientes han encontrado que el largo de grano muestra una estrecha asociación con el peso final de grano y que dicha variable

se determina con anterioridad al volumen, el número de células del endosperma y aún antes que el contenido hídrico máximo (Lizana et al., 2010). De este modo, es posible especular que un mayor peso de carpelos en antesis permitiría un mayor volumen de grano especialmente mediado por el largo de grano.

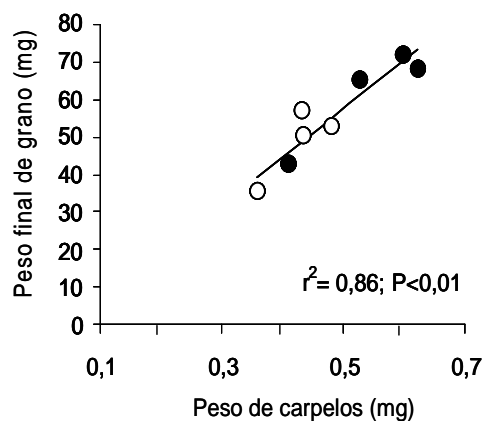


Figura 3. Relación entre el peso final de los granos y el peso de los carpelos florales al momento de polinización. Fuente: Hasan, Herrera, Lizana y Calderini (datos no publicados).

Los mecanismos moleculares que regulan el peso de los granos pueden proveer información importante para el mejoramiento del rendimiento de los cultivos a través de marcadores moleculares o por la introgresión de genes mediante ingeniería genética. Relativo al largo de los granos, esto estaría asociado con la expansión de las células del pericarpio de los granos (Lizana et al., 2010), la que está condicionada por la resistencia impuesta por las paredes celulares. La extensibilidad de las paredes es regulada por una familia de proteínas llamadas expansinas (McQueen-Mason et al., 1992) que actúan relajando las cadenas de celulosa y hemicelulosa de las paredes permitiendo así su elongación en respuesta a la presión de turgencia. Se han encontrado asociaciones entre patrones de expresión de genes de expansinas y la extensión de los tejidos durante el desarrollo de los frutos (e.g., Brummell et al., 1999). Los estudios realizados hasta el presente en trigo apoyan la hipótesis que las expansinas tendrían un rol importante en el crecimiento del pericarpio de los granos (Figura 4), regulando la elongación y posiblemente, el contenido hídrico máximo de los mismos. Los análisis de expresión a través de RT-PCR mostraron actividad de al menos 6 secuencias de expansinas aisladas del pericarpio de granos de trigo en estados iniciales de su crecimiento (Calderini et al., 2006). Estos resultados han sido confirmados posteriormente en una secuencia de análisis de expresión de esas expansinas hasta 34 días post-antesis (Figura 4).

Algunas de estas expansinas presentaron altos niveles de expresión en coincidencia con la elongación y el ingreso de agua en el grano mostrando una disminución drástica después que éste estabilizó su largo y contenido hídrico. Análisis de localización de RNAm de algunas de estas expansinas en granos de trigo mediante hibridación in situ, han confirmado la presencia de estos transcritos en tejidos del pericarpio en estados iniciales del crecimiento de los granos (Lizana et al., 2010). Las asociaciones establecidas entre las dinámicas de largo, contenido hídrico, volumen y peso de grano hacen pensar en un papel relevante de algunas expansinas como la TaExpA6 (a, b y c) en la determinación del peso final de los granos. En el caso de cebada, se ha encontrado expresión de expansinas del grupo b (ExpB1, ExpB3, ExpB4, ExpB7 y ExpB11) con mayor nivel de transcripción en los primeros seis días después de floración (Radchuk et al., 2010). Las vinculaciones entre estos trabajos y otros que evalúan las diferentes proteínas sintetizadas en los granos en etapas tempranas del llenado (e.g., Nadaud et al., 2010) podrían dar luz sobre la determinación de este importante componente del rendimiento.

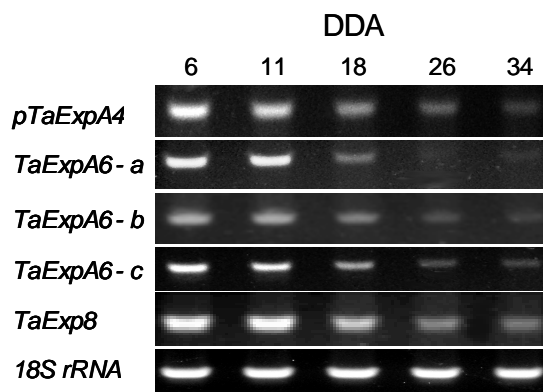


Figura 4. Niveles de expresión de 5 secuencias de expansinas en granos de la posición 2 de trigo en distintos estados de desarrollo. Las secuencias fueron aisladas del pericarpio de granos de trigo y el nivel de expresión analizado por RT-PCR. DDA: días después de antesis. Reproducido de Lizana et al. (2010).

ESTRÉS ABIÓTICO Y CONDICIONES DE CRECIMIENTO PARA LA DETERMINACIÓN DEL PESO DE LOS GRANOS EN TRIGO Y CEBADA

Como se mencionó anteriormente, la temperatura en pre-antesis representa un condicionante importante del peso potencial de los granos. Es ampliamente conocido el efecto de las temperaturas durante el llenado de los granos sobre el peso final, tanto de temperaturas moderadamente altas (<32°C) como temperaturas muy altas o de shock térmico (>32°C). Diversos estudios han evaluado el efecto de la temperatura durante el llenado mostrando respuestas de óptimo del peso de grano a la temperatura media del llenado. En el caso de trigo, la temperatura óptima es de 15°C (Chowdury y Wardlaw, 1978) lo que implica que en la mayoría de las situaciones agronómicas este cultivo enfrenta el llenado de granos con temperaturas supraóptimas. Otros estudios encontraron reducciones del peso de grano en respuesta a cortos períodos (3-4 días) de temperaturas de shock térmico en trigo (Stone y Nicolas, 1994) y cebada (Savin et al., 1996).

Otros estreses abióticos como deficiencias de nutrientes han mostrado menos efecto sobre el peso de los granos y esto ha sido atribuido al ajuste que realiza el cultivo sobre el número de granos. De este modo, las condiciones de crecimiento, en especial durante la etapa pre-antesis han mostrado menor impacto sobre el peso de los granos. En post-antesis, muchos estudios han evaluado la sensibilidad del peso de grano en respuesta a diferentes relaciones fuente-destino. El conjunto de estos estudios ha encontrado que el peso de grano está poco limitado por la fuente durante dicho período (Slafer y Savin, 1994; Borrás et al., 2004). A pesar de estos resultados es posible que las condiciones de crecimiento, principalmente durante la etapa inmediatamente previa a la antesis podrían condicionar el peso de los granos como se pudo observar en un estudio realizado en trigo con densidades de siembra contrastantes. Los resultados obtenidos mostraron que en densidad de siembra menor se alcanzaron pesos de mil granos superiores entre 10 y 20% respecto de la densidad convencional mientras que el número de granos por unidad de superficie no fue afectado de manera importante por los tratamientos de densidad (Figura 5).

Las densidades de siembra contrastantes ofrecen la posibilidad de estudiar la determinación del peso de los granos de manera efectiva, en especial, asociando las condiciones de crecimiento de los órganos reproductivos en etapas clave para la determinación del peso potencial. Es de esperar que esta aproximación permita un mayor entendimiento de los determinantes y condicionantes del peso de los granos en los cultivos de trigo y cebada.

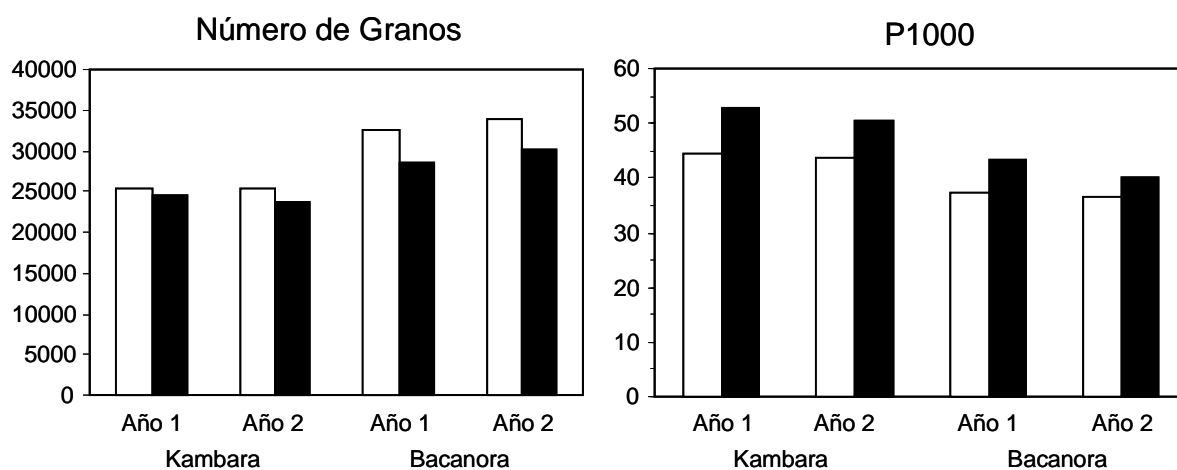


Figura 5. Número de granos (m⁻²) y peso de mil granos (g) de los cultivares Kambara y Bacanora en densidades de siembra de 350 pl m⁻² (barras abiertas) y 44 pl m⁻² (barras cerradas) en dos años experimentales.

REFERENCIAS

- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146.
- Brummell, D.A., Harpster, M.H., Dunsmuir, P. 1999. Differential expression of expansin gene family members during growth and ripening of tomato fruit *Plant Mol. Biol.* 39, 161-169.
- Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A.. 1999a. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 132: 453-460.
- Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A. 1999b. Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre- and post-anthesis under field conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 26: 453-458.
- Calderini, D.F., C. Lizana y R. Riegel. 2010. Determinación del peso de los granos en cereales de invierno y su comparación con otros cultivos de grano En: *Avances en ecofisiología de cultivos de granos*. D.J. Miralles, L.N. Aguirrezabal, M.E. Otegui, B.C. Kruk y N. Izquierdo (Editores). Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. pp. 62-89.
- Calderini D.F., Ortiz-Monasterio I. 2003. Grain position affects macro and micronutrient grain concentrations in cultivars and synthetic hexaploid wheats. *Crop Sci.* 43: 141-151.
- Calderini, D.F., Riegel, R., McQueen-Mason, S.J. 2006. Expansin expression in growing grains. An alternative approach for studying grain weight determination in wheat. *Frontis Workshop: Gene, Plant, Crop Relation*. 23-26 April 2006. Wageningen University, Holanda. pp. 54.
- Chowdury, S.I., Wardlaw, I.F. 1978. The effect of temperature on kernel development in cereals. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 205-223.
- Coventry, S.J., Barr, A.R., Eglinton, J.K., McDonald, G.K. 2003. The determinants and genome locations influencing grain weight and size in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Aust J Agric Res.* 54:1103-1115.

- Dunstone, R.L., Evans, L.T. 1974. Role of changes in cell size in the evolution of wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 1, 157-165.
- Egli, D.B. 1998. *Seed Biology and the Yield of Grain Crops*. CAB Int., Wallingford, UK, 178 p.
- Gleadow, R.M., Dalling, M.J., Halloran, G.M. 1982. Variation in endosperm characteristics and nitrogen content in six wheat lines. *Aust. J. Plant Physiol.* 9: 539-551.
- Jones, R.J., Roessler, J., Ouattar, S. 1985. Thermal Environment during endosperm cell division in maize: Effects on Number of Endosperm Cells and Starch Granules. *Crop Sci.* 25, 830-834.
- Laudencia-Chinguanco, D.L., Stamova, B.S., You, F.M., Lazo, G.R., Beckles, D.M., Anderson, O.D. 2007. Transcriptional profiling of wheat caryopsis development using cDNA microarrays. *Plant Mol. Biol.* 2007: 651-668.
- Lizana, C.X., R. Riegel, L.D. Gomez, J. Herrera, A. Isla, S.J. McQueen-Mason and D.F. Calderini. (2010). Expansins expression is associated with grain size dynamics in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Experimental Botany.* 61: 1147-1157.
- 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 Aust. J. Agric. Res.* 37:331-42
- McQueen-Mason, S., Durachko, D.M., Cosgrove, D.J. 1992. Two endogenous proteins that induce cell wall expansion in plants. *Plant Cell.* 4: 1425-1433.
- Millet, E., Pinthus, M.J. 1984b. The association between grain volume and grain weight in wheat. *J. Cereal Sci.* 2: 31-35.
- Nadaud, I., C. Gironse, C. Debiton, C. Chambon, M. Fouad Bouzidi, P. Martre and G. Branlard. 2010. Proteomic and morphological analysis of early stages of wheat grain development. *Proteomics* 2010, 10, 2901–2910
- Radchuk, V., D. Weier, R. Radchuk, W. Weschke and H. Weber. 2010. Development of maternal seed tissue in barley is mediated by regulated cell expansion and cell disintegration and coordinated with endosperm growth. *J. Exp. Bot.* doi:10.1093/jxb/erq348
- Savin, R., Stone, P.J., Nicolas, M.E.. 1996. Responses of grain growth and malting quality of barley to short periods of high temperature in field studies using portable chambers. *Aust. J. Agric. Res.* 47, 465-477.
- Schnyder, H., Baum, U.. 1992. Growth of the grain of wheat (*Triticum aestivum* L.). The relationship between water content and dry matter accumulation. *Eur. J. Agron.* 1, 51–57.
- Slafer GA, Savin R. 1994. Grain mass change in a semi-dwarf and a standard height wheat cultivar under different sink-source relationships. *Field Crops Research* 37, 39-49.
- Sofield, I., Evans, L.T., Cook, M.G., Wardlaw, I.F. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 4, 785-797.
- Stone, P. J., and Nicolas, M. E. 1994. Wheat cultivars vary widely in their responses of grain yield and quality to short periods of post-anthesis heat stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 887-900.
- Ugarte, C., Calderini, D.F., Slafer, G.A. 2007. Grain weigh and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Res.* 100: 240-248.
- 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.
- Wardlaw, I.F., Dawson, I.A., Munibi, P., Fewster, R. 1989. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth. Survey procedures and general response patterns. *Aust. J. Agric. Res.* 40, 1-13.

CARACTERIZACIÓN DE CULTIVARES DE TRIGO POR LA EFICIENCIA EN LA GENERACIÓN DE GRANOS EN FUNCIÓN DE LA DURACIÓN DEL PERÍODO DE ENCAÑAZON Y LA FERTILIDAD DE LA ESPIGA

Fernanda G. González^{1,2}, Ignacio I. Terrile² y Mario O Falcón³

¹ CONICET, Argentina. ² EEA INTA Pergamino, Argentina. ³ Estudiante de grado Facultad de Agronomía, UBA, Argentina.

fgonzalez@pergamino.inta.gov.ar

RESUMEN

Comprender las características fisiológicas que determinan el rendimiento potencial en cultivares modernos de trigo ayudaría a identificar aquellas más promisorias para mejorar el rendimiento. Treinta y nueve cultivares de trigo agrupados en ciclos largos (CL) y cortos (CC), fueron sembrados bajo condiciones potenciales (alta fertilidad, riego y control de malezas, plagas y enfermedades) durante dos estaciones de crecimiento para estudiar el rendimiento y el número de granos m^{-2} (NG) como resultado de la biomasa a cosecha (BH) y el índice de cosecha (IC), y del peso seco de la espiga en anthesis (PSE) y el coeficiente de fertilidad de la espiga (CFE granos g^{-1}). La duración del periodo de encañazon (PE) se estudio como una alternativa para mejorar el PSE. El IC explicó las diferencias de rendimiento entre cultivares y años ($R^2 = 0.86$, $p < 0.001$), independientemente de la altura de las plantas. El NG determino gran parte de las variaciones en rendimiento entre cultivares, y estuvo altamente asociado con el CFE, particularmente en los CL ($R^2 = 0.40$ $p < 0.001$). Si bien el PSE difirió entre cultivares contribuyo a las diferencias en el NG solo bajo similar CFE. Algunos cultivares con similar fecha de anthesis mostraron diferencias estables entre años en la duración del PE, a pesar de la interacción año x cultivar observada para dicha característica. Dado que el CFE y la duración del PE no estuvieron relaciones negativamente, pareciera promisorio incrementar el NG en un cultivar de alto CFE a través de una mayor duración del PE (reduciendo en mayor PSE) o *vice versa*.

INTRODUCCIÓN

El rendimiento de trigo puede ser comprendido como el producto de la biomasa total producida (BT) y el índice de cosecha (IC), o alternativamente, como el resultado del número de granos producidos (NG) y el peso de dichos granos (PG). El NG producidos depende del peso seco de las espigas en anthesis por unidad de área (PSE) y de la eficiencia reproductiva de las espigas o coeficiente de fertilidad de espigas (CFE, número de granos producidos / gramo de espiga no-grano) (Fischer, 1984). Algunas evidencias han mostrado que el aumento del rendimiento potencial en cultivares de trigo liberados en Argentina entre mediados de los 80` y 90` estuvo asociado con un mayor CFE (Abbate et al., 1998). Sin embargo, otros autores (Shearman et al., 2005; Reynolds et al., 2007) si bien encontraron variaciones en el CFE entre cultivares, no encontraron asociación con el NG. Gran parte del mejoramiento del rendimiento potencial en trigo estuvo asociado a incrementos en el PSE, principalmente debido a la introducción de los cultivares semienanos, que mejoraron la partición de asimilados hacia la espiga a través de la reducción de la altura del tallo (Siddique et al., 1989; Slafer et al., 1990; Richards, 1992; Slafer y Andrade, 1993; Miralles y Slafer, 1995; Calderini et al., 1999). Dado que futuros incrementos del PSE ya no pueden lograrse a expensas de una mayor reducción en la altura debido a que los cultivares actuales se encuentran dentro del

rango óptimo (Richards, 1992; Miralles y Slafer, 1995), se ha propuesto incrementar el periodo de encañazon (PE, 1 nudo detectable - antesis, que engloba al período de crecimiento de la espiga) como alternativa para mejorar el PSE, sin modificar el tiempo a antesis puesto que este es óptimo en la mayoría de las regiones productoras (Slafer et al., 1996; 2001). Variaciones en la duración del PE a través de alteraciones del fotoperiodo explorado durante dicha etapa (Miralles et al., 2000; González et al., 2003; Serrago et al., 2008) o de la constitución de los genes de sensibilidad al fotoperíodo (Ppd-1) (González et al., 2005b), resultaron en variaciones en el PSE asociadas al número de flores fértiles y granos logrados (González et al., 2003; 2005a; Serrago et al.; 2008). Algunos autores han encontrado variabilidad para el PE entre cultivares (Whitechurch et al., 2007), mientras que otros no han reportado variación para esta característica (Abbate et al., 1998; Fischer, 2001). El objetivo del presente trabajo es comprender las características ecofisiológicas más importantes asociadas con la determinación del NG en las regiones trigueras IIN y IIS de Argentina y cuantificar la variabilidad genética disponible para dichas características en cultivares adaptados liberados al mercado durante la última década.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos se llevaron a cabo en el norte de la provincia de Buenos Aires (33°51'ls, 60°56'lo), en la estación experimental del INTA Pergamino, durante los años 2007 y 2008. Los ensayos se condujeron bajo condiciones de alta fertilidad (200kgN disponible), con riego suplementario y con control de enfermedades y plagas. Los cultivares utilizados representan aquellos de mayor rendimiento potencial en la zona y fueron agrupados en ciclos cortos y largos (Tabla 1).

Tabla 1. Cultivares utilizados y su año de liberación al mercado.

Ciclos Cortos (CC)		Ciclos Largos (CL)	
Nombre	año	Nombre	año
ACA 601	2003	ACA 303	2002
ACA 801	2004	ACA 304	2004
ACA 901	2006	ACA 315	2006
BAGUETTE P 13	2001	BAGUETTE P 11	2004
BAGUETTE 9	2007	BAGUETTE 19	2006
BIOINTA 1001	2004	BIOINTA 2002	2006
BIOINYA1002	2005	BIOINTA 3000	2004
BIOINTA 1003	2005	BIOINTA 3004	2006
BIOINTA 1005	2008	BUCK GUATIMOZIN	2001
BUCK BRASIL	2000	BUCK NORTEÑO	2006
BUCK BIGUA	2002	BUCK MALEVO	2006
BUCK PINGO	2002	BUCK RANQUEL	2006
DM ONIX	2004	BUCK BAQUEANO	2007
DM CRONOX	2005	DM THEMIX-L	2007
INIA CONDOR	2005	INIA TIJETERA	2001
INIA CHURRINCHE	2005	INIA TORCAZA	2005
KLEIN CASTOR	2005	KLEIN CAPRICORNIO	2004
KLEIN TAURO	2005	KLEIN GAVILAN	2004
KLEIN ZORRO	2007	KLEIN GUERRERO	2007
		SURSEM NOGAL	2006

Los ciclos cortos fueron sembrados a principio de Junio con una densidad de 250 pl m⁻² mientras que los ciclos largos se sembraron a principio de Julio a una densidad de 300 pl m⁻². Los dos años fueron muy contrastantes en temperatura, principalmente durante los meses de Junio, Agosto y Noviembre (Tabla 2).

Tabla 2. Temperaturas medias mensuales (°C).

MES	AÑO		
	2007	2008	1998-2006
JUNIO	7.5	8.3	10.5
JULIO	6.4	12.6	9.4
AGOSTO	7.6	10.5	11.8
SETIEMBRE	15.3	13.3	13.2
OCTUBRE	17.7	16.8	16.8
NOVIEMBRE	18.7	23.5	19.8
DICIEMBRE	21.9	22.7	22.4

Se registraron las fechas de emergencia (Zadoks 1.0) y antesis (Zadoks 6.1) cuando el 50% de las plantas de cada parcela se encontraban en dicho estado. La fecha de 1 nudo detectable (Zadoks 3.1) se registró cuando más del 50% de diez plantas elegidas al azar se encontraban en dicho estado. En antesis 0,5m de un surco central fue cortado y las espigas separadas del resto de la biomasa, para estimar el PSE luego de secado en estufa (72 h a 65°C). En cosecha otros 0.5m de un surco central fueron cosechados y las espigas separadas del resto de la biomasa. Ambas fracciones fueron secadas en estufa y pesadas estimando la BT. Las espigas se trillaron con maquinas de espiga individual para determinar el rendimiento y sus componentes (NG y PG). El CFE se estimó como la relación entre el NG y el peso del chaff de la espiga (peso de la espiga no grano). El IC se calculo como la relación entre el rendimiento y la BT.

Un experimento por año para cada grupo de cultivares fue realizado utilizando un diseño en bloques completamente aleatorizado. Las parcelas fueron de 5 m y 7 surcos a 0.2 m. El ANVA fue realizado dentro de cada grupo de cultivares considerando los años como efectos aleatorios y los cultivares como efectos fijos. Regresiones lineales simples fueron utilizadas para establecer las relaciones entre las variables analizadas.

RESULTADOS

Rendimiento: BT e IC

Si bien el rendimiento fue mayor durante el año 2007 respecto al 2008, este dependió de la interacción cultivar x año ($p < 0.05$), particularmente para los ciclos largos (Figura 1a). Para estos cultivares el rendimiento oscilo entre 521 y 845 g m⁻² durante el 2007 y entre 369 y 661 g m⁻² durante el 2008.

Los ciclos cortos no presentaron diferencia significativa en el rendimiento entre cultivares, pero si durante años (583 vs. 423 g m⁻² durante 2007 vs. 2008) (Figura 1a). La biomasa total a cosecha no fue estadísticamente diferente entre cultivares ni años, si bien cierta variación pudo apreciarse (Figura 1a). Al analizar en forma conjunta los ciclos largos y cortos se pudo apreciar una relación positiva dentro de cada año entre el rendimiento y la BH (Figura 1a). En cambio, el IC fue modificado por el año (en general fue menor durante el 2008 vs. 2007) y por la interacción año x cultivar ($p < 0.05$), variando entre 0.2 y 0.4 (Figura 1b). El IC explicó gran parte de las variaciones observadas no sólo entre cultivares dentro de cada año sino también considerando todos los datos en conjunto (Figura 1b).

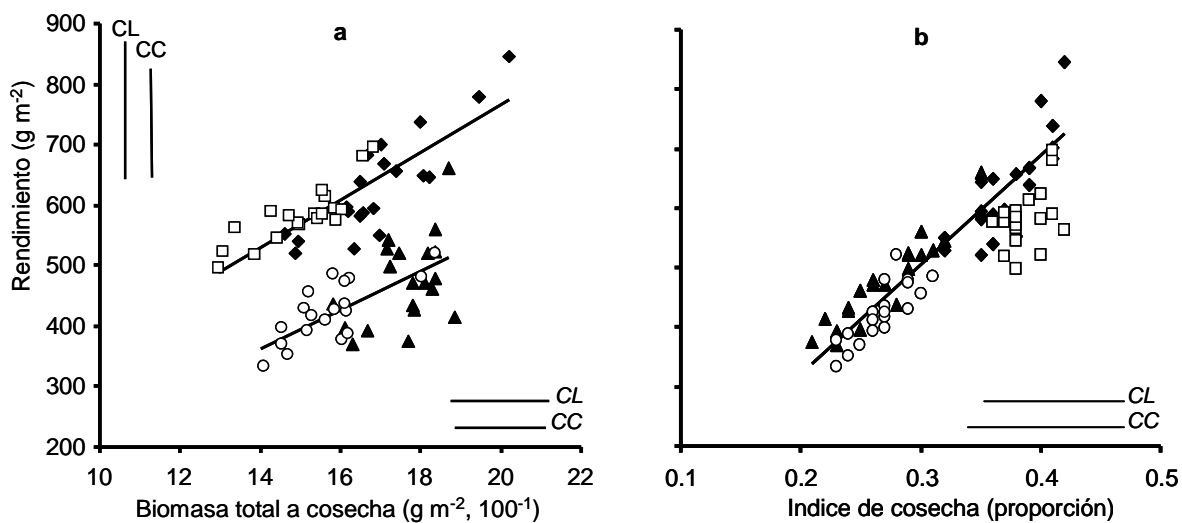


Figura. 1. Relación entre rendimiento y a) biomasa total a cosecha (BH) ($R^2 = 0.68$ para 2007 y $R^2 = 0.38$ para 2008, $p < 0.001$ para las dos regresiones, ciclos largos –CL- y cortos –CC- considerados en conjunto dentro de cada año); b) índice de cosecha (IC) ($R^2 = 0.86$ $p < 0.001$, considerando los dos años para CL y 2008 para CC). Las líneas paralelas a los ejes x e y representan 2x error estándar de la media de cultivares.

NG: PSE y CFE

El NG producido estuvo positivamente relacionado con el rendimiento tanto dentro de cada año, como dentro de cada ciclo en cada año (Figura 2). El NG producido por los ciclos largos dependió de la interacción año x cultivar, mientras que en los ciclos cortos fue afectado sólo por el cultivar ($p < 0.05$). El menor rendimiento observado en general durante el 2008 vs. el 2007 fue consecuencia de una disminución en el PG (21 mg vs. 32 mg 2008 vs. 2007) debido al estrés térmico sufrido durante el año 2008, donde la temperatura media de noviembre fue 5°C mayor que la del 2007, y el cultivo estuvo expuesto a más de 11 días seguidos de temperaturas máximas superiores a 30°C. De ahora en adelante este trabajo se concentrará en la determinación del NG.

El NG se estudió analizando el PSE y el CFE. El PSE dependió solo del cultivar ($p < 0.05$) tanto en los ciclos largos como en los cortos explicando, sin embargo, muy poca de la variación observada en el NG entre cultivares debido a la gran diferencia observada en el CFE (Figura 3a). Si bien el cultivar explicó gran parte de la variación observada en el CFE (de acuerdo a la suma de cuadrados del ANOVA), este dependió de la interacción año x cultivar ($p < 0.05$). En los ciclos largos el CFE varió entre 59 y 136 granos g^{-1} , explicando el 40% de la variación en el NG entre cultivares y años (Figura 3b). Los ciclos cortos mostraron menor variación, entre 64 y 113 granos g^{-1} , explicando significativamente las variaciones en el NG entre cultivares sólo durante el año 2007 (Figura 3c). A pesar de la interacción año x cultivar para el CFE cultivares extremos para dicha característica que no mostraron cambio en su ranking entre años pudieron ser identificados. Cuando la variación en el CFE fue tenida en cuenta, trazando líneas de iso CFE en anthesis (ver Figura 3a), el PSE de la espiga explicó las variaciones en el NG dentro de cada isolinia.

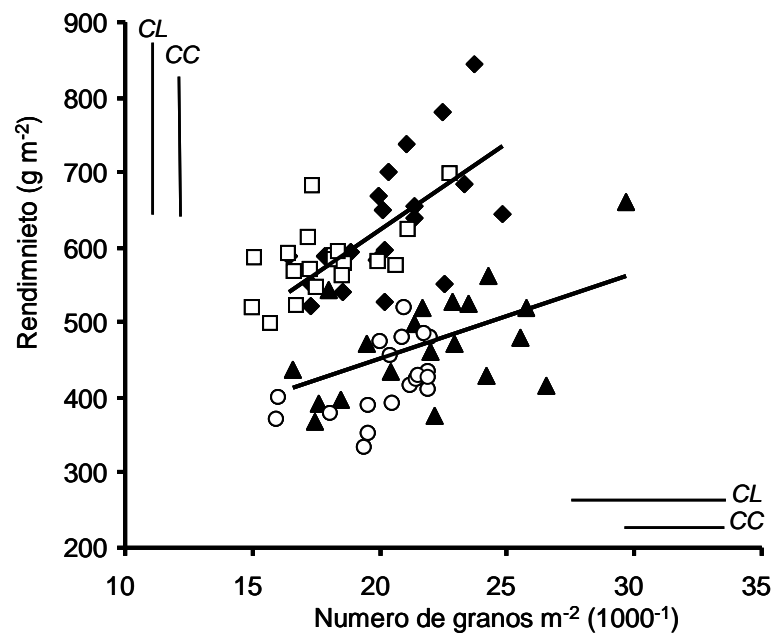


Figura. 2. Relación entre el rendimiento y el número de granos ($R^2 = 0.39$ para 2007, $R^2 = 0.32$ para 2008, considerando CL y CC en conjunto dentro de año). Las líneas paralelas a los ejes x e y representan $2x$ error estándar de la media de cultivares. Para símbolos ver Figura 1.

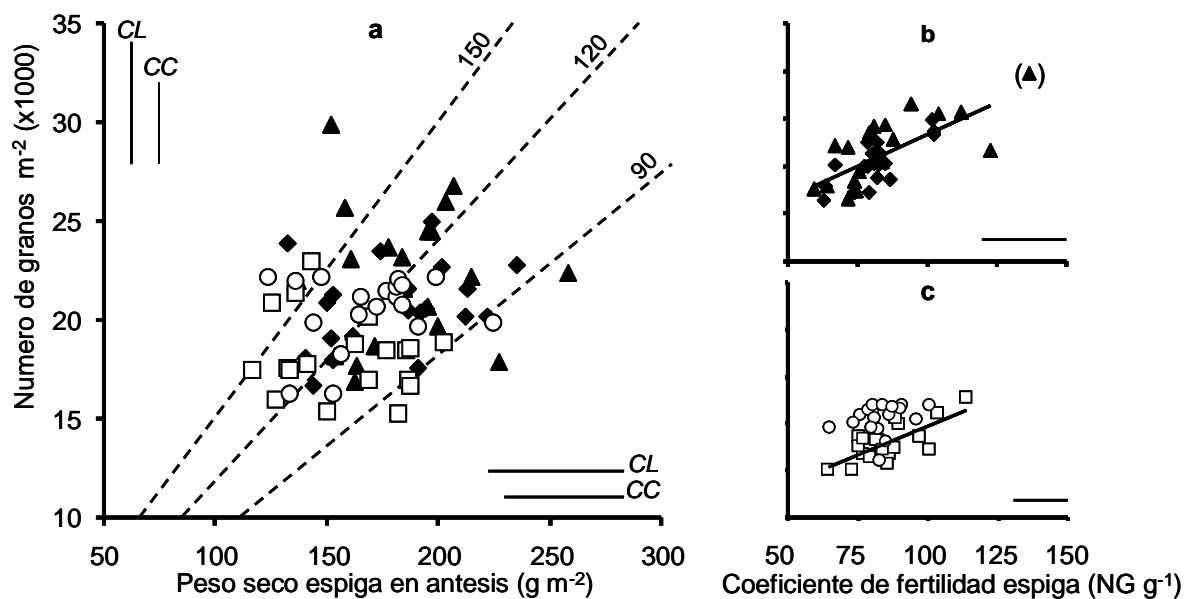


Figura. 3. Relación entre el número de granos y a) peso seco de la espiga en antesis (PSE), b) coeficiente de fertilidad de espiga en CL ($R^2 = 0.40$ $p < 0.001$, para ambos años) y c) coeficiente de fertilidad de la espiga en CC ($R^2 = 0.46$ $p < 0.001$, para 2007). Las líneas punteadas en la Figura 3a representan isoclinas teóricas de CFE en antesis. El punto entre paréntesis en la Figura 3b no fue considerado en el análisis de regresión. Las líneas paralelas a los ejes x e y representan $2x$ error estándar de la media de cultivares. Para símbolos ver Figura 1.

PSE: duración del período del encañazon (PE) y variabilidad para similar fecha antesis

La duración del PE dependió de la interacción año x cultivar tanto en ciclos largos como en ciclos cortos ($p < 0.05$). Dentro de los ciclos largos éste varió entre 28 y 48 días y entre 26 y 38 días, considerando los dos años. La duración del PE y el CFE no mostraron ninguna relación entre ellos (Figura 4).

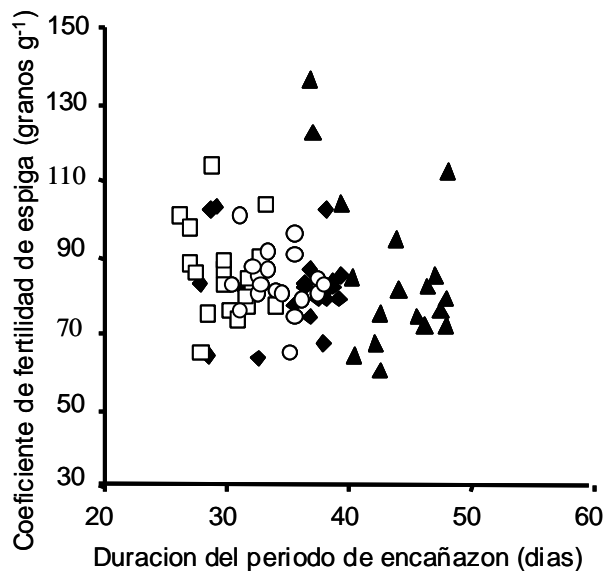


Figura. 4. Relación entre el coeficiente de fertilidad de la espiga (CFE) y la duración del periodo de encañazon (PE). Para símbolos ver Figura 1.

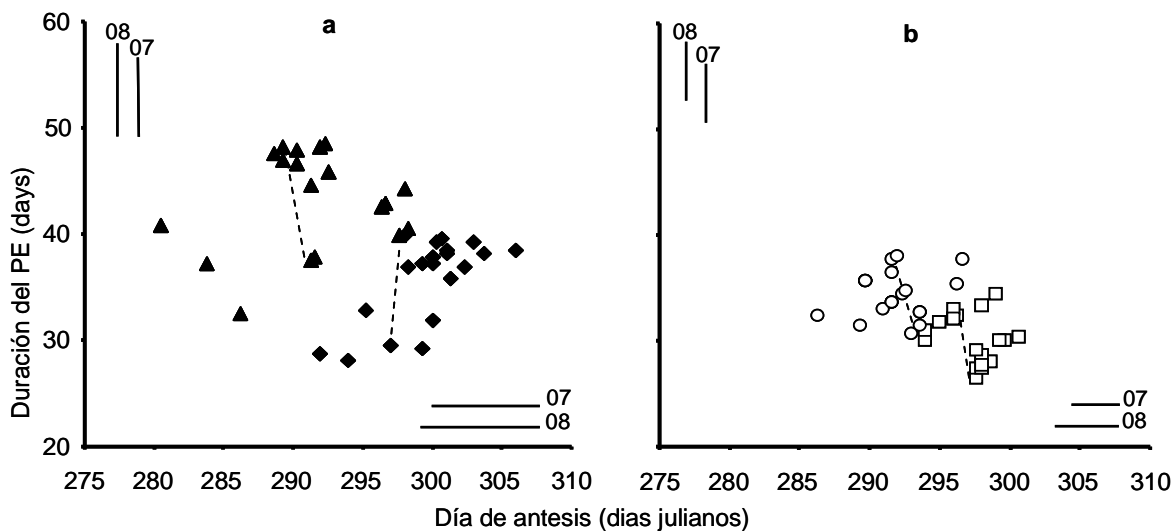


Figura. 5. Duración del periodo de encañazon (PE) vs. día de antesis para a) CL y b) CC. La líneas punteadas unen pares de cultivares con similar antesis pero distinta duración de PE en los dos años. Las líneas paralelas a los ejes x e y representan 2x error estándar de la media de los años.

Analizando la variación dentro de cada año, ésta estuvo restringida a ca. 10 días dentro de cada ciclo. Cuando se observó la variación en la duración de PE para similar fecha de antesis, el rango de variación también fue de 10 días y a pesar de la interacción año x cultivar ($p < 0.05$), al menos un par de cultivares dentro de cada ciclo pudieron identificarse con similar fecha de antesis entre años (Figura 5).

Si bien cierto requerimiento de vernalización pudo observarse en ambos pares de cultivares (el tiempo térmico a antesis fue en general mayor durante el 2008, año mas frio), las diferencias en duración del PE fueron mantenidas (Figura 6).

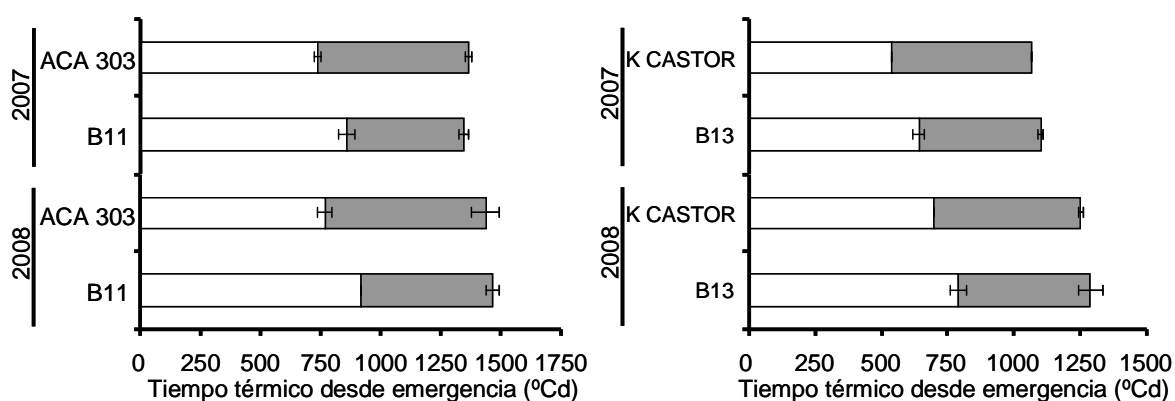


Figura 6. Tiempo térmico desde emergencia hasta inicio de elongación del tallo (o primer nudo) y desde allí hasta antesis, i.e. PE, para los dos pares de cultivares que mostraron similar antesis pero distinta duración del PE. Medias \pm error estándar.

DISCUSIÓN

Los mayores rendimientos potenciales, particularmente en los ciclos largos, estuvieron asociados a mayores índices de cosecha, coincidiendo con reportes previos donde en general el mejoramiento del rendimiento potencial de los cultivares esta asociado a aumentos de la partición de biomasa hacia los órganos de cosecha (Austin et al., 1980; Austin et al., 1989; Siddique et al., 1989; Slafer y Andrade, 1991; Sayre et al., 1997; Calderini et al., 1999; Reynolds et al., 1999; Donmez et al., 2001). Considerando que el límite teórico máximo del IC es 0.62 (Austin et al., 1980) y que los máximos actuales en el resto del mundo rondan el valor de 0.5 (Sayre et al., 1997; Calderini et al., 1999; Donmez et al., 2001; Shearman et al., 2005), pareciera aun haber posibilidad de incrementar el IC puesto que el máximo observado fue de 0.42.

Tal como era de esperarse por evidencias previas (Siddique et al., 1989; Slafer et al., 1990; Slafer y Andrade, 1993; Sayre et al., 1997; Abbate et al., 1998; Calderini et al., 1999; Reynolds et al., 1999; Shearman et al., 2005; Acreche et al., 2008) el NG estuvo positivamente asociado con el rendimiento de los cultivares. En cambio, en este estudio la mayores diferencias en NG estuvieron asociadas al CFE y no al PSE, que ha sido generalmente reportado como la principal característica asociada a los aumentos en el NG al mejorar el rendimiento potencial de los cultivares (Fischer y Stockman, 1980; Stockman et al., 1983; Thorne y Wood, 1987; Slafer et al., 1990; Savin y Slafer, 1991; Abbate et al., 1997; Demotes-Mainard et al., 1999). Si bien se han reportado variaciones en el CFE (Shearman et al., 2005; Reynolds et al., 2007; Dreccer et al., 2009) muy pocos trabajos han encontrado asociación entre el CFE y el NG (Abbate et al., 1998). Teniendo en cuenta la variación en el CFE, variaciones en el PSE estarían positivamente asociadas con el NG. Una alternativa para

aumentar el PSE sería incrementar la duración del PE, adelantando el inicio de la encañazon, sin modificar la fecha de antesis (Slafer et al., 1996; 2001). A pesar de la interacción año x cultivar se pudo identificar pares de cultivares con distinta duración del PE pero similar fecha de antesis, coincidiendo con resultados previos donde se estudió un gran número de cultivares tanto en trigo (Whitechurch et al., 2007) como en cebada (Borrás et al., 2009). La posibilidad de introducir esta característica como criterio de selección en mejoramiento dependerá de la identificación de las bases genéticas de las duraciones pre- y post- inicio de ecañazon, y de la implementación de selección asistida por marcadores. En cebada, la falta de correlación genética entre estas dos fases ha sido reportada recientemente (Borrás et al., 2009), pero hasta ahora, ni en trigo ni en cebada se han podido identificar genes o QTLs que controlen la duración del PE con pequeño impacto en fases previas (Borrás et al., 2009, González et al., 2005b).

AGRADECIMIENTOS

Los autores quisieran agradecer a Maria Laura Aldabe por su asistencia técnica de campo, a Omar Polidoro por el acceso al campo experimental y a Edith Frutos y Catalina Amèndola por su asistencia en la definición del modelo de ANVA. Este proyecto fue financiado por los proyectos PNCER1- PNCER1336 (INTA) y PICT RAICES 1038 (Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica).

REFERENCIAS

- Abbate, P.E., Andrade, F.H., Culot, J.P. and P.S. Bindraban. 1997. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Res.* 54, 245-257.
- Abbate, P.E., Andrade, F.H., Lazaro, L., Bariffi, J.H., Berardocco, H.G., Inza, V.H. and F. Marturano. 1998. Grain yield increase in recent Argentine wheat cultivars. *Crop Sci.* 38, 1203-1209.
- Acreche, M.M., Briceño-Felix, G., Sánchez, J.A. and G.A. Slafer. 2008. Physiological bases of genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain. *Europ. J. Agronomy* 28, 162-170.
- Austin, R.B., Ford, M.A. and C.L. Morgan. 1989. Genetic improvement in the yield of winter wheat: A further evaluation. *J. Agric. Sci.* 112, 295-301.
- Austin, R.B., Bingham, J., Blackwell, R.D., Evans, R.T., Ford, M.A., Morgan, C.L. and M. Taylor. 1980. Genetic improvement in winter wheat yield since 1900 and associated physiological changes. *J. Agric. Sci.* 94, 675-689.
- Borrás, G. Romagosa, I., van Eeuwijk, F. and G.A. Slafer. 2009. Genetic variability in duration of pre-heading phases and relationships with leaf appearance and tillering dynamics in a barley population. *Field Crops Res.* 113 (2), 95-104.
- Calderini, D. F., Reynolds, M.P. and G.A. Slafer. 1999. Genetic gains in wheat yield and main physiological changes associated with them during the 20th century. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds). *Wheat: ecology and physiology of yield determination*, Food Product Press, New York, pp 351-377.
- Demotes-Mainard, S., Jeuffroy, M.E. and S. Robin. 1999. Spike dry matter and nitrogen accumulation before anthesis in wheat as affected by nitrogen fertilizer: relationship to kernels per spike. *Field Crops Res.* 64, 249-259.
- Dreccer, M.F., van Herwaarden, A.F. and S.C. Chapman. 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Res.* 112, 43-54.

- Donmez, E., Sears, R.G., Shroyer, J.P. and G.M. Paulsen. 2001. Genetic gain in yield attributes of winter wheat in the Great Plains. *Crop Sci.* 41, 1412-1419.
- Fischer, R.A. 1984. Wheat. In: Smith, W.H., Banta, S.J. (Eds.) Symposium on potential productivity of field crops under different environments, IRRI, Los Baños, Philippines, pp129-153.
- Fischer, R.A. 2001. Selection traits for improving yield potential. In: Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (Eds.). Application of physiology in wheat breeding, CIMMYT, Mexico, DF, pp.148-159.
- Fischer, R.A. and Y.M. Stockman. 1980. Kernel number per spike in wheat: responses to pre-anthesis shading. *Aust. J. Plant Physiol.* 7,169-180.
- González, F.G., Slafer, G.A. and D.J. Miralles. 2003. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Res.* 81, 17-27.
- González, F.G., Slafer, G.A. and D.J. Miralles. 2005a. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? *Funct. Plant Biol.* 32, 181-188.
- González, F.G., Slafer, G.A. and D.J. Miralles. 2005b. Pre-anthesis development and number of fertile florets in wheat as affected by photoperiod sensitivity genes Ppd-D1 and Ppd-B1. *Euphytica* 146 (3), 253-269.
- Miralles, D.J. and G.A. Slafer. 1995. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Res.* 43, 55-66.
- Miralles, D.J., Richards, R.A. and G.A. Slafer. 2000. Duration of stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 931-940.
- Reynolds, M.P., Dreccer, F. and R. Trethowan. 2007. Drought adaptative traits derived from wheat wild relatives and landraces. *J. Exp. Bot.* 58, 177-186.
- Reynolds, M.P., Rajaram, S. and K.D. Sayre. 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop. Sci.* 39, 1611-1621.
- Reynolds, M., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W. and W.J. Angus. 2009. Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.* 60 (7), 1899-1918.
- Richards, R.A. 1992. The effects of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. II. Growth, water use and water use efficiency. *Aust. J. of Agric. Res.* 43: 529-539.
- Savin, R. and G.A. Slafer. 1991. Shading effects on the yield of an Argentinean wheat cultivar. *J. Agric. Sci.* 116, 1-7.
- Sayre, K.D., Rajaram, S. and R.A. Fischer. 1997. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico. *Crops. Sci.* 37, 36-42.
- Serrago, A.R., Miralles, D.J. and G.A. Slafer. 2008. Floret fertility in wheat as affected by photoperiod during stem elongation and removal of spikelets at booting. *Europ. J. Agronomy* 28, 301-308.
- Shearman, V. J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K. and M.J. Foulkes. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Sci.* 45, 175-185.
- Siddique, K.H.M., Kirby, E.J.M. and M.W. Perry. 1989. Ear: stem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crop. Res.* 21, 59-78.
- Slafer, G.A. and F.H. Andrade. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. A review. *Euphytica* 58, 37-49.

- Slafer, G.A. and F.H. Andrade. 1993. Physiological attributes to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crop. Res.* 31, 351-367.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H. and E.H. Satorre. 1990. Genetic-improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Field Crop. Res.* 23, 255-263.
- Slafer, G.A., Calderini, D.F. and D.J. Miralles. 1996. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. In: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.). *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*, CIMMYT, Mexico DF, pp 101-133.
- Slafer, G.A., Abeledo, L.G., Miralles, D.J., González, F.G. and E.M. Whitechurch. 2001. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. *Euphytica* 119, 191-197.
- Stockman, Y.M., Fischer, R.A. and E.G. Brittain. 1983. Assimilate supply and floret development within the spike of wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 10, 585-594.
- Thorne, G.N. and D.W. Wood. 1987. Effects of radiation and temperature on tiller survival, grain number and grain yield in winter wheat. *Ann. Bot* 59, 413-426.
- Whitechurch, E.M., Slafer, G.A. and D.J. Miralles. 2007. Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley. *J. Agron.Crop Sci.* 193(2), 138-145.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T. and C.F. Konzak. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14, 415-421.

SESIÓN 2

LIMITANTES IMPUESTAS POR LA DISPONIBILIDAD DE AGUA Y NITRÓGENO A LA PRODUCCIÓN DE TRIGO Y CEBADA

EFFECTOS DEL ESTRÉS HIDRICO EN TRITICALE Y TRIGO

Gaspar Estrada-Campuzano ¹, Daniel Miralles ² y Gustavo Slafer ³.

¹Universidad Autónoma del Estado de México, México. ²Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina. ³ICREA, España.

gestradac@auemex.mx

RESUMEN

Las evidencias actuales han mostrado que triticale produce más biomasa (MS) que otros cereales en ambientes de secano. Dado que la MS acumulada por el cultivo antes de antesis ha sido considerada un atributo importante en ambientes de secano, la comparación de sus atributos fisiológicos (i.e. radiación interceptada acumulada -RIA y eficiencia en el uso de la radiación -EUR), comparando entre diferentes cultivares y respecto a otros cereales, puede ser de mucha utilidad para identificar características promisorias para ser usadas en programas de mejoramiento genético. Tres experimentos fueron conducidos durante las estaciones de crecimiento 2004 y 2005 para (i) determinar el efecto del estrés de agua sobre los componentes ecofisiológicos de la biomasa en un amplio rango de cultivares de triticale para evaluar la variabilidad genotípica (en interacción con el régimen de agua) para esas características e (ii) identificar las características responsables de las diferencias en producción de MS entre triticale y trigo. Dentro de los diferentes cultivares de triticale analizados la sequía redujo la MS más que su partición a los órganos reproductivos, debido a reducciones en la tasa de crecimiento del cultivo principalmente a través de reducciones en la EUR. El rendimiento de grano de triticale fue superior al de trigo debido a una mayor MS en antesis y en madurez asociada con una mayor EUR, probablemente debido a una mejor distribución de luz dentro del canopeo, más que a diferencias en RIA. Las ventajas del triticale respecto de trigo fueron especialmente notables en ambientes tipo Mediterráneo donde el rendimiento y la biomasa fueron casi dos veces más que la de trigo, asociado con diferencias de similar magnitud en EUR.

INTRODUCCIÓN

Aunque triticale es un cultivo frecuentemente reportado para ambientes de secano en donde la productividad de cultivos más tradicionales tales como trigo (*T.durum* y *T.aestivum*) son más limitados (Ford et al., 1984), los resultados reportados en la literatura no son uniformemente consistentes. Algunas evidencias reportan que en ambientes Mediterráneos (i.e. cultivos creciendo bajo estrés terminal durante el llenado de grano) triticale parece ser más tolerante que trigo (Sweeney et al., 1992; Giunta et al., 1993; Giunta y Motzo, 2005). Contrariamente, Fischer and Maurer (1978) y Sinha et al. (1986) encontraron que trigo harinero fue más resistente a la sequía, mientras que López-Castañeda y Richards (1994) encontraron únicamente ligeras diferencias entre triticale y trigo, con variabilidad intraespecífica significativa dentro de cada cultivo.

A pesar de los resultados contradictorios en términos del rendimiento de grano mucha de la literatura coincide, aunque con algunas excepciones (e.g. Giunta y Motzo, 2005), que triticale produce más biomasa (MS) en antesis que otros cereales (Sutton y Dubbelde, 1980; López-Castañeda y Richards, 1994). Dado que la materia seca acumulada por el cultivo hasta la antesis ha sido considerada como un atributo importante en ambientes de secano (Shepherd et al., 1987; Royo et al., 1999; Slafer et al., 2005) la identificación de los atributos fisiológicos responsables de la superioridad en producción de biomasa de triticale (i.e. radiación

interceptada acumulada y eficiencia de uso de la radiación), respecto de otros cereales, podría ser una aportación importante para los programas de mejoramiento genético que buscan incrementos en el rendimiento. Esto es particularmente importante tomando en cuenta que las ganancias en el rendimiento en un futuro podrían estar asociadas con incrementos en la MS más que con cambios en la partición (Shearman et al., 2005; Miralles and Slafer 2007; Reynolds et al., 2008).

Los objetivos del presente trabajo fueron (i) determinar el efecto del estrés de agua sobre los componentes ecofisiológicos de la biomasa (i.e. radiación interceptada acumulada y eficiencia de uso de la radiación a través del ciclo del cultivo) en un amplio rango de cultivares de triticale para evaluar la variabilidad genotípica (en interacción con el régimen de agua) para esas características y (ii) analizar las causas de las diferencias comúnmente encontradas en producción de MS entre triticale y trigo. Para cumplir con el primer objetivo 11 diferentes cultivares de triticale fueron crecidos bajo condiciones de riego y estrés de agua y para el segundo objetivo trigo fue comparado en dos experimentos en paralelo con dos cultivares de triticale seleccionados del experimento 1 debido a su respuesta diferencial al estrés.

MATERIALES Y MÉTODOS

Tres experimentos fueron conducidos durante las estaciones de crecimiento 2004 y 2005 en el campo experimental de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (37°35'S, 59°29'W, 25 m.s.n.m). El primer experimento fue diseñado para estudiar la variabilidad genotípica en un conjunto de cultivares de triticale, mientras que los otros dos fueron diseñados para comparar dos cultivares de triticale seleccionados del experimento 1 con un cultivar de trigo ampliamente adaptado a la región de estudio. Todos los experimentos fueron conducidos en campo bajo un rain shelter facilitado por el Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura (IFEVA) de la Universidad de Buenos Aires. El suelo presenta una profundidad de 180 cm caracterizado como un argiudol típico (Chimenti et al., 2002). Para controlar el agua aplicada a cada uno de los tratamientos se utilizó una estación climática y el riego se realizó por medio de cintas de goteo las cuales fueron colocadas entre las hileras de los surcos. Para el caso del tratamiento de riego el agua fue aplicada diariamente, mientras que para sequía esta fue aplicada cada 3 días. Debido a severas restricciones de espacio en el rain shelter, tanto las parcelas como las muestras que se extrajeron de estas fueron pequeñas. Por esta razón las parcelas en cada uno de los tres experimentos fueron manejadas extremadamente uniformes en densidad de plantas (de tal forma que muestras pequeñas pudieran ser representativas). Los experimentos fueron sembrados manualmente utilizando un procedimiento especial para garantizar la uniformidad de siembra: las semillas (con más del 95% de germinación) fueron uniformemente distribuidas sobre cintas de papel biodegradable de igual longitud a la de los surcos. El suelo fue finamente preparado para minimizar interferencias en la emergencia de las plántulas, se hicieron surcos individuales y en ellos las cintas que contenían las semillas previamente preparadas fueron colocadas y tapadas compactando ligeramente el suelo para posteriormente humedecer las parcelas para lograr una pronta imbibición de las semillas. En los tres experimentos, las parcelas se manejaron de tal forma de evitar interferencias de estreses bióticos. Las malezas fueron removidas de las parcelas en forma manual de tal forma de evitar algún efecto negativo de herbicidas hormonales que pudieran haber afectado a los cultivares en forma diferente. Se aplicaron fungicidas e insecticidas a través del ciclo del cultivo para prevenir o controlar daño por enfermedades o plagas. En la etapa de inicio de encañazon se

colocaron redes de tutoreo para prevenir el vuelco de las plantas. A continuación se describirá brevemente a los experimentos:

El experimento 1, fue conducido durante la estación de crecimiento del 2004, los tratamientos consistieron de la combinación factorial de 11 cultivares comerciales de triticale y dos regímenes de agua. Los cultivares incluyeron a 9 mejorados en Argentina y proporcionados por el INTA (Remedios, Tehuelche, Presto, Yagan, Genú, Quiñe, Ñinca, Tizne y Boaglio) y dos cultivares mexicanos proporcionados por la Universidad Autónoma del Estado de México (Cerrillo y Maravilla). Los regímenes de humedad consistieron de riego y sequía los cuales recibieron respectivamente 700 y 350 mm de agua durante el ciclo del cultivo. La cantidad de agua aplicada para cada etapa de desarrollo se muestra en la Tabla 1. Los tratamientos fueron distribuidos bajo un diseño completamente aleatorizado en sitios y dos repeticiones por tratamiento, los sitios correspondieron a los regímenes de agua. El experimento fue sembrado manualmente a 350 semillas m^{-2} en parcelas de 4 surcos de 1.4 m de largo y 0.175 m de separación y fue manejado sin limitaciones de nutrientes (se aplicaron 150 kg N ha^{-1} y el suelo tenía 50 kg P ha^{-1} al momento de la siembra).

El experimento 2, fue conducido durante el año 2005. Los tratamientos consistieron de la combinación factorial de de tres cultivares (2 triticale y un trigo), dos regímenes de agua y dos niveles de nitrógeno. Los cultivares de triticale (Yagan y Tizne) fueron seleccionados del experimento 1 por presentar similar ciclo a antesis pero respuesta diferencial a la sequía (Estrada-Campuzano et al., 2008). El cultivar de trigo (Escudo) es ampliamente sembrado en la región y presenta un ciclo a antesis (1563 °Cd) similar a los cultivares de triticale. La cantidad de agua aplicada durante el ciclo del cultivo fue de 530 y 250 mm para riego y sequía, respectivamente (Tabla 1). La disponibilidad de nitrógeno consistió de un control sin fertilizar (N0) el cual tenía 115 kg N ha^{-1} en los primeros 60 cm del suelo al momento de la siembra y tratamiento fertilizado con 102 kg N ha^{-1} , para tener un total de 217 kg N ha^{-1} , el cual fue aplicado en tres momentos durante el ciclo del cultivo (siembra, inicio de macollaje y inicio de encañazón). No fue necesario aplicar fósforo debido a que el suelo presentaba entre 46 y 51 ppm de este elemento. Los tratamientos (régimenes de agua o nitrógeno) fueron considerados como sitios y los cultivares fueron aleatorizados en cada combinación (agua x nitrógeno) bajo un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones. La siembra se realizó en forma manual a una densidad de 350 semillas por m^2 en parcelas de 8 surcos de 1.6 m de largo y 0.175 de separación.

En el experimento 3, se probaron los mismos cultivares utilizados en el experimento 2, los cuales se evaluaron en dos regímenes de agua contrastantes: riego hasta antesis y después sequía (ambiente Mediterráneo) y sequía hasta antesis y después riego (ambiente Monzónico). El ambiente Mediterraneo recibió 380 mm de agua hasta antesis y después se mantuvo seco durante el llenado de grano, mientras que el Monzónico fue pobremente regado hasta antesis (180 mm) y durante el llenado de grano se le aplicaron 150 mm (Tabla 1). Los tratamientos (regímenes de agua) fueron considerados como sitios y dentro de cada condición de humedad los cultivares fueron distribuidos en un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones. Este experimento fue conducido sin limitaciones de nutrientes.

MEDICIONES

En los 3 experimentos las etapas de emergencia y antesis fueron registradas cuando el 50% de las plántulas habían emergido completamente y cuando el 50% de las espigas del vástago principal presentaban anteras visibles. Para determinar la madurez fisiológica (MF) se marcaron 20 plantas en forma aleatoria en antesis y el peso seco de los granos de 4 granos proximales del mismo número de espiguillas en la parte central de la espiga fue registrado dos

veces por semana desde 7 días después de antesis hasta que se alcanzó el máximo peso de grano. En este caso la MF fue obtenida como el punto de quiebre de la relación entre el peso de grano y el tiempo térmico después de antesis (ver Miralles y Slafer, 1996).

Tabla 1. Cantidad de agua (mm) desde la emergencia al inicio de la encañazon, (primer nudo visible), desde ahí hasta antesis y durante el periodo post-antesis en diferentes tratamientos para cada uno de los experimentos. La duración (días) de cada fase es el promedio de genotipos, valores entre paréntesis indican como la sequía aceleró el desarrollo (ver Estrada-Campuzano et al., 2007).

Experimento	Tratamiento	Emergencia a primer nudo visible	Primer nudo visible a antesis	Antesis a Madurez
1	Riego	300 mm (65 d)	251 mm (45 d)	149 mm (34 d)
	Sequía	124 mm (58 d)	150 mm (40 d)	76 mm (31 d)
2	Riego	253 mm (67 d)	127 mm (48 d)	150 mm (41 d)
	Sequía	123 mm (62 d)	57 mm (46 d)	70 mm (36 d)
3	Mediterráneo	253 mm (67 d)	127 mm (50 d)	0 mm (34 d)
	Monsonico	123 mm (64 d)	57 mm (46 d)	150 mm (37 d)

La MS fue determinada de plantas cosechadas en antesis y MF en un área de 0.105 m² de los dos surcos centrales y secadas en una estufa a 60°C durante 72 horas hasta peso constante. En el Exp. 1, se realizaron dos muestreos de biomasa en antesis y MF, de tal forma que solo los valores de MSpre, MSpost y MSciclo estuvieron disponibles. En los Exps. 2 y 3 la MS fue medida a mediados del amacollamiento, inicio de encañazon, hoja bandera expandida, antesis, mitad de llenado de grano y MF. Cada muestra fue separada en tallos, hojas (verdes y muertas) y espigas (si estaban presentes). Para determinar el índice de área foliar (IAF) Exps. 2 y 3, las hojas verdes o parte de ellas se pasaron a través de un integrador de área (LI3100, Licor Inc., Lincoln NE, USA) y esta área fue expresada como una fracción del área de suelo muestreada. Con los valores de IAF se estimó el coeficiente de atenuación lumínica (k) para cada tratamiento (cultivar x agua x nitrógeno) en base a la relación exponencial entre el porcentaje de la radiación interceptada por el canopeo (%RI) y el IAF (IPAR% = 1 - exp(-k LAI)).

Estimación de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAI)

La RFAI fue medida con un ceptometro lineal (LI-191 S, Li-Cor Inc. Lincoln NE, USA) entre las 12:00 y las 14:00 h en días despejados. Se tomaron 4 mediciones en cada parcela. La primera medición se realizó por arriba del canopeo para determinar la radiación incidente (I₀), mientras que las 3 mediciones restantes a nivel del suelo y/o siguiendo el perfil de hojas muertas colocando el sensor en tres posiciones a lo largo de los surcos (izquierda, centro y derecha) a intervalos regulares para determinar la radiación transmitida (I_t) de acuerdo con Charles-Edwards y Lawn (1984). La fracción de la RFAI al medio día solar (F) fue calculada como (I₀ - I_t)/I₀. La fracción de intercepción diaria (FD) fue calculada como sigue (Charles-Edwards y Lawn, 1984):

$$F_D = \frac{2F}{1+F}$$

Y se aplicó a las integrales diarias de RFA para estimar la RFAI. De este modo, la fracción de la RFAI al medio día solar fue corregida usando la ecuación descrita arriba para calcular el porcentaje de intercepción durante todo el día. La RFA incidente diaria fue calculada como radiación solar incidente total multiplicada por 0.48 (Demotes-Mainard and Jeuffroy, 2004) medida con una estación climática localizada a 50 m de las parcelas. Los valores diarios fueron sumados desde la emergencia hasta antesis (RFAI_{pre}) desde ahí hasta madurez (RFAI_{post}) ó durante todo el ciclo (RFAI_{ciclo}). En el Exp. 1, la eficiencia de uso de la radiación (EUR) fue determinada para todo el ciclo y para los periodos pre y post antesis como el cociente entre los correspondientes valores de MS y la RFAI ($EUR_{pre} = MS_{pre} / RFAI_{pre}$ y así para las demás). En los Exps. 2 y 3 la EUR (pre, post-antesis o ciclo) fue determinada como la pendiente de la relación entre la MS y el correspondiente valor acumulado de RFAI. Para el cálculo de la EUR_{pre} y EUR_{ciclo} la relación entre la MS y la RFAI fue forzada por cero. Las tasas de crecimiento del cultivo (TCC) fueron estimadas similarmente como la proporción (Exp. 1) o como la pendiente de la regresión (Exps. 2 y 3) dependiendo del número de muestras de MS disponibles. En todos los experimentos el rendimiento de grano fue determinado en MF y se calculó el índice de cosecha (IC) como la proporción de la materia seca que fue grano. La temperatura del aire y la RFA fue registrada cada hora usando una estación meteorológica portátil (Davis, weather monitor II, USA) instalada dentro del área experimental. Con los datos de temperatura se calculó el tiempo térmico desde la emergencia para cada tratamiento usando como temperatura base 0°C.

Análisis estadístico

Se realizaron análisis de varianza para todas las variables estudiadas de acuerdo al modelo utilizado descrito anteriormente, tomando a los factores principales como sitios. Cuando los análisis de varianza revelaron diferencias significativas los valores medios para cada tratamiento fueron comparados usando la diferencia mínima significativa honesta (DSH) de la prueba de Tukey al 0.05, usando el término de error apropiado para cada comparación (Little y Hills, 1993). Los coeficientes de atenuación lumínica (k) para los diferentes tratamientos fueron comparados usando intervalos de confianza al 95%. Las relaciones entre variables fueron hechas usando regresiones lineales (Anonymous, 1991).

RESULTADOS

Variabilidad genotípica entre cultivares de triticale

El rendimiento de grano varió ampliamente entre cultivares bajo ambos regímenes de agua (Figura 1). Dado que el índice de cosecha (IC) no fue afectado significativamente por la sequía, las reducciones en rendimiento estuvieron asociadas con reducciones significativas en la MS_{ciclo} (Figura 1), aunque las diferencias entre cultivares dentro de cada régimen de agua estuvieron más relacionadas al IC. En línea con lo observado con la MS, la TCC_{ciclo} fue reducida significativamente por el estrés de agua (ca. 36%, $P < 0.01$). En este sentido, el rango de variación de la TCC_{ciclo} estuvo entre 18.5 a 22.4 g día⁻¹ en riego y desde 11.7 a 15.3 g día⁻¹ para sequía.

Con excepción de los cultivares mexicanos (Cerrillo y Maravilla) que mostraron un ciclo extremadamente corto a MF (ver Estrada-Campuzano et al., 2008) el rango de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAI_{ciclo}) fue similar entre genotipos en ambos ambientes (i.e. entre 600 y 800 MJ m⁻²). En este sentido, los efectos de la sequía operaron vía reducciones en la eficiencia de uso de la radiación (EUR_{ciclo}), promediando 3.6 g

MJ^{-1} ($r^2=0.89$, $P<0.001$) bajo riego y 2.5 g MJ^{-1} ($r^2=0.87$, $P<0.001$) en sequía; y este efecto sobrepasó al de la $\text{RFAI}_{\text{ciclo}}$ cuando ambos ambientes fueron considerados juntos.

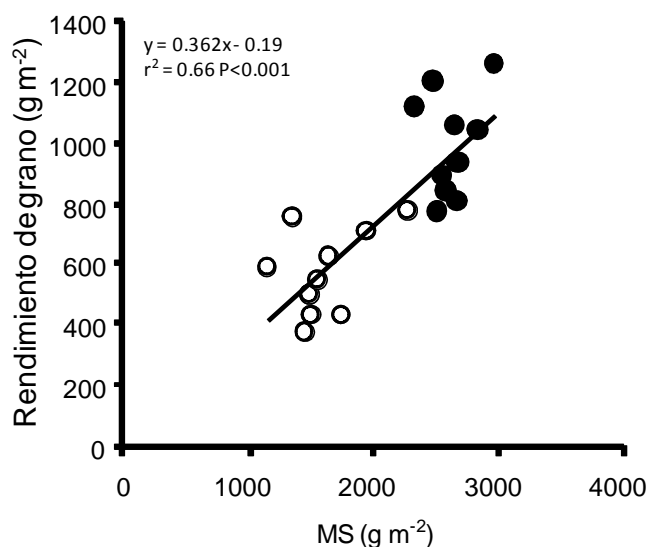


Figura 1. Relación entre el rendimiento de grano y la biomasa aérea (MS) en 11 cultivares de triticale crecidos bajo riego (símbolos cerrados) y en sequía (símbolos abiertos).

Los efectos de los tratamientos sobre la $\text{RFAI}_{\text{ciclo}}$ y la $\text{EUR}_{\text{ciclo}}$ fueron debidos a efectos agregados en las etapas pre y post-antesis (Tabla 2), siendo los efectos de la sequía sobre la EUR en cada periodo más importantes que aquellos en la RFAI . De hecho, los coeficientes de determinación de los análisis de regresión de la MS con la EUR fueron $r^2=0.59$ ($P<0.001$) y $r^2=0.86$ ($P<0.001$), para los periodos pre y post-floración, respectivamente. Bajo condiciones de riego la $\text{EUR}_{\text{pre-antesis}}$ y $\text{EUR}_{\text{post-antesis}}$ fueron muy similares (3.7 g MJ^{-1} promedio entre cultivares). Un patrón similar fue observado en la $\text{EUR}_{\text{pre-antesis}}$ y $\text{EUR}_{\text{post-antesis}}$ bajo condiciones de sequía (2.6 y 2.5 g MJ^{-1} , respectivamente). Sin embargo, diferencias importantes fueron observadas entre EUR pre y pos-antesis en algunos cultivares. Por ejemplo, los cultivares Remedios y Boaglio bajo condiciones de riego mostraron un gran incremento en $\text{EUR}_{\text{post-antesis}}$ respecto de la $\text{EUR}_{\text{pre-antesis}}$, mientras que lo opuesto fue observado en los cultivares Genú, Quiñe y Ñinca. Bajo condiciones de riego existieron importantes diferencias entre cultivares en esos atributos fisiológicos durante ambos periodos (pre y post-antesis).

Comparación entre triticale y trigo bajo ambientes contrastantes de N y agua

En ambos regímenes de agua y niveles de nitrógeno el rendimiento grano de triticale fue mayor al de trigo, siendo la restricción de agua la que redujo más el rendimiento que la limitación de nitrógeno. La sequía redujo el rendimiento 27% mientras que la limitación de nitrógeno únicamente lo afectó 6% (datos no mostrados). Las diferencias observadas en rendimiento de grano entre cultivares de triticale y trigo fueron mejor explicadas por cambios en la biomasa ($r^2=0.81$, $P<0.001$) que por variaciones en el IC ($r^2=0.06$, $P>0.50$). El índice de cosecha tendió a ser más alto en trigo (0.32) que en triticale (0.29), aunque las diferencias fueron significativas únicamente en el tratamiento N_0 .

Tabla 2. Radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAI) y eficiencia de uso de la radiación (EUR) durante pre y post-antesis, para 11 cultivares de triticale crecidos en dos regímenes de agua (R: riego; S: sequía). Datos correspondientes a la estación de crecimiento 2004.

Cultivares	RFAI _{pre-antesis}		EUR _{pre-antesis}		RFAI _{post-antesis}		EUR _{post-antesis}	
	(MJ m ⁻²)		(g MJ ⁻¹)		(MJ m ⁻²)		(g MJ ⁻¹)	
	R	S	R	S	R	S	R	S
Remedios	409.0b*	346.6bc [†]	3.2cde	2.4a	267.5bc	224.5b	5.0a	2.8a
Tehuelche	491.5a	462.6a	2.9e	2.5a	309.0abc	192.6b	3.9bc	3.0a
Presto	499.7a	471.3a	2.7e	2.6a	268.1bc	166.1b	4.0bc	1.5a
Yagan	477.8a	438.8ab	3.1de	2.4a	308.5abc	271.1ab	4.4ab	1.7a
Genú	417.4b	392.4ab	4.2ab	2.2a	275.8bc	347.6a	3.3cd	1.8a
Quiñe	447.0ab	405.3ab	4.6a	2.3a	283.6bc	217.6b	2.1e	2.7a
Ñinca	450.9ab	382.5ab	4.4ab	2.9a	263.4c	200.8b	2.2e	2.6a
Tizne	449.5ab	444.4ab	3.8bcd	3.4a	289.2bc	222.3b	3.0d	3.3a
Cerrillo	286.2c	262.6cd	3.8bc	2.6a	345.5a	233.0ab	4.0bc	2.1a
Boaglio	412.7b	369.2abc	3.9abc	3.0a	269.5bc	267.3ab	5.0a	3.1a
Maravilla	277.6c	231.4d	4.2ab	2.5a	311.6ab	248.7ab	3.7bcd	3.2a
Media	419.8a [‡]	382.4b	3.7a	2.6b	290.1a	235.6b	3.7a	2.5b

* Medias con la misma letra comparando cultivares dentro de cada régimen de agua no difieren significativamente ($\alpha=0.05$) con la prueba de Tukey.

[†] Medias en negritas comparando el mismo cultivar entre regímenes de agua son significativamente diferentes ($\alpha=0.05$) con la prueba de Tukey.

[‡] Medias con la misma letra promediando entre cultivares en cada régimen de agua no difieren significativamente ($\alpha=0.05$) con la prueba de Tukey.

La radiación interceptada no fue afectada significativamente por la sequía bajo condiciones no limitantes de nitrógeno (Tabla 3). Triticale en promedio produjo más biomasa que trigo debido principalmente a una mayor EUR_{ciclo} (3.2 g MJ⁻¹ en comparación con trigo (2.0 g MJ⁻¹) dado que la radiación interceptada acumulada fue similar en todas las condiciones estudiadas. En ambas especies y dosis de nitrógeno, la restricción de agua disminuyó la EUR_{ciclo} en ca. 20% respecto del tratamiento de riego (Tabla 3). Las pequeñas diferencias en radiación interceptada (y el hecho de que muchas de las diferencias entre tratamientos fueran debidas a la EUR) pudieran estar asociadas con el hecho de los valores de IAF estuvieron por arriba del crítico lo cual pudo haber permitido maximizar la radiación interceptada en todos los casos. Aunque los valores de IAF máximos fueron casi dos veces más altos que el valor crítico, donde el 95% de la radiación es interceptada, los grandes efectos de los tratamientos sobre el IAF no se tradujeron en diferencias similares en RFAI, aun cuando muchos de los cultivos crecieron bajo condiciones de sequía lograron el IAF crítico durante el periodo alrededor de antesis.

Tabla 3. Biomasa aérea en madurez fisiológica (MS_{ciclo}), radiación fotosintéticamente activa interceptada ($RFAI_{ciclo}$) y eficiencia de uso de la radiación (EUR_{ciclo}) para dos cultivares de triticale (Tizne y Yagan) y uno de trigo (Escudo) sembrados en dos condiciones contrastantes de agua (R: riego; S: sequía) y dos niveles de nitrógeno ($N_0=115$ y $N_1=217$ kgN ha⁻¹). Datos correspondientes al experimento 2.

Nitrógeno	Cultivar	MS_{ciclo} (Mg ha ⁻¹)		$RFAI_{ciclo}$ (MJ m ⁻²)		EUR_{ciclo} (g MJ ⁻¹)	
		R	S	R	S	R	S
N_1	Escudo	26.2c*	16.9d [†]	1174.0a	1178.9a	2.5c	1.6d
	Tizne	42.3a	27.3b	1149.9a	1016.0b	3.6a	3.0a
	Yagan	42.0a	33.2a	1146.3a	1002.1b	3.7a	3.2a
	Media	36.9a [‡]	26.1b	1156.7a	1065.7a	3.3a	2.6b
N_0	Escudo	24.1d	16.1d	1178.8a	728.3d	2.2c	2.1c
	Tizne	36.6b	22.3c	1059.1b	801.3d	3.4b	2.8b
	Yagan	40.5b	26.2b	1051.9b	914.7c	3.8a	2.7b
	Media	33.7a	21.5c	1096.6a	814.8b	3.1b	2.5b

* Medias con la misma letra comparando cultivares dentro de regímenes de agua en algún nivel de nitrógeno no difieren significativamente ($\alpha=0.05$) con la prueba de Tukey.

[†] Medias en negrita comparando el mismo cultivar entre regímenes de agua son estadísticamente diferentes ($\alpha=0.05$) con la prueba de Tukey.

[‡] Medias con la misma letra promediando entre cultivares en cada régimen de agua y nivel de nitrógeno no difieren significativamente ($\alpha=0.05$) con la prueba de Tukey.

En promedio el coeficiente de extinción (k) fue más alto en trigo (0.57) que en triticale (0.42) (Tabla 4). Esta es la razón que explica que en triticale el IAF para lograr interceptar el 95% de la radiación fotosintéticamente activa fue más alto que en trigo (Figura 2). La restricción de agua redujo los valores de k en ca. 26% respecto al tratamiento de riego. En los cultivares Escudo y Tizne el valor de k fue significativamente afectado por la sequía bajo N_1 , pero no en el cultivar Yagan. Bajo N_0 el estrés de agua el k fue reducido significativamente en todos los cultivares comparado con el tratamiento irrigado (Tabla 4).

Comparación de triticale y trigo bajo estrés tipo Mediterráneo y Monzónico

Cuando se simuló un estrés del tipo Mediterráneo ambos triticale superaron el rendimiento de trigo, debido a diferencias en EUR dado principalmente por diferencias en biomasa (Tabla 5). La RFAI bajo condiciones de estrés tipo Mediterráneo fue similar en ambas especies, sin embargo, cuando los cultivares crecieron en un ambiente tipo Monzónico, triticale interceptó 21% más radiación respecto de trigo (Tabla 6). La EUR_{ciclo} en el ambiente tipo Monzónico disminuyó, respecto a los valores registrados en el ambiente Mediterráneo, sin embargo, la variación entre ambos fue más alta en ambos triticale que en trigo. De hecho, la EUR_{ciclo} en el ambiente Monzónico se redujo en un 42 y 10% en triticale y trigo, respectivamente, en relación al ambiente de tipo Mediterráneo.

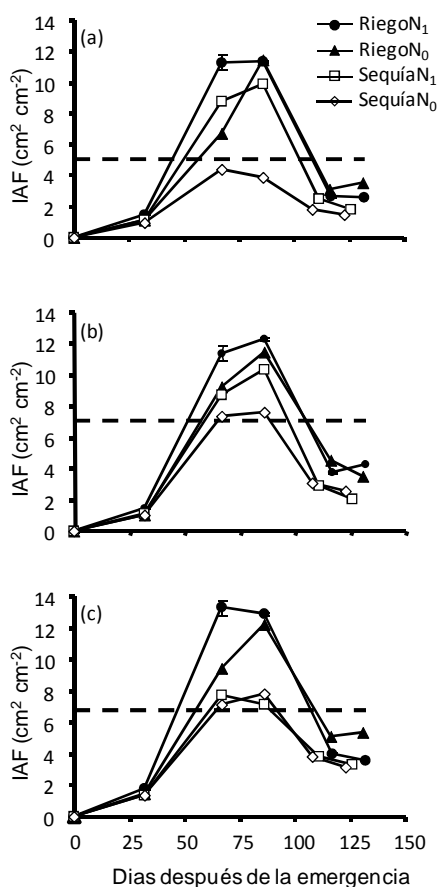


Figura 2. Índice de Área Foliar (IAF) a través del ciclo del cultivo. Escudo (a), Tizne (b) y Yagan (c). La línea discontinua horizontal indica el IAF crítico. Datos correspondientes al experimento 2. Las barras indican el error estándar de la media.

Tabla 4. Coeficiente de atenuación lumínica (k) para dos cultivares de triticale y uno de trigo crecidos bajo dos regímenes de agua y dos niveles de nitrógeno. Datos corresponden al experimento 2.

Nitrógeno	Cultivar	k	
		R	S
N ₁	Escudo	0.68a*	0.59a[†]
	Tizne	0.46b	0.35b
	Yagan	0.50b	0.48a
	Media	0.55a [‡]	0.47b
N ₀	Escudo	0.67a	0.34a
	Tizne	0.51b	0.32a
	Yagan	0.45b	0.34a
	Media	0.54a	0.33c

*Medias con la misma letra comparando cultivares dentro de regímenes de agua en algún nivel de nitrógeno no difieren significativamente con intervalos de confianza del 95%.

[†]Medias en negritas para el mismo cultivar comparando regímenes de agua difieren significativamente con intervalos de confianza al 95%.

[‡]Medias con la misma letra promediando entre cultivares en cada régimen de agua y nivel de nitrógeno no difieren significativamente con intervalos de confianza al 95%.

Tabla 5. Biomasa aérea (MS_{ciclo}), radiación fotosintéticamente activa interceptada ($RFAI_{ciclo}$) y eficiencia de uso de la radiación (EUR_{ciclo}) durante todo el ciclo, en dos cultivares de triticale (Tizne y Yagan) y uno de trigo (Escudo) crecidos en dos regímenes de agua simulados (i.e Mediterráneo y Monzónico).

Ambiente	Cultivar	MS_{ciclo} (Mg ha ⁻¹)	$RFAI_{ciclo}$ (MJ m ⁻²)	EUR_{ciclo} (g MJ ⁻¹)
Mediterráneo	Escudo	22.5c	1145.4a	2.1b
	Tizne	39.1b	979.9b	4.0a
	Yagan	42.2a	1069.8a	3.8a
	Media	34.6a	1065.0a	3.3a
Monzónico	Escudo	15.3c	866.8c	1.9b
	Tizne	18.3b	1172.5a	1.6c
	Yagan	29.7a	1012.9b	2.9a
	Media	21.1b	1017.5a	2.1b

*Medias seguidas por la misma letra dentro de regímenes de agua no difieren significativamente ($P < 0.05$) con la prueba de Tukey.

‡ Medias con la misma letra promediando entre cultivares en cada régimen de agua no difieren significativamente ($\alpha = 0.05$) con la prueba de Tukey.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio mostraron una gran variabilidad entre cultivares de triticale en producción de biomasa y sus componentes fisiológicos cuando crecieron en condiciones contrastantes de humedad. La sequía redujo la MS en mayor medida que su partición a los órganos reproductivos (Sutton y Dubbelde, 1980; Guinta et al., 1993; López-Castañeda y Richards, 1994), a través de reducciones en la EUR. El mayor impacto sobre la EUR_{ciclo} más que en la $RFAI_{ciclo}$ podría ser atribuido a los grandes valores de IAF (mucho más grandes que el IAF crítico para maximizar la interceptación) logrados en este estudio, tanto que reducciones en esta característica por la sequía pudieron haber tenido solo efectos marginales en la habilidad del canopeo para interceptar radiación. Aunque los valores de IAF encontrados fueron altos son similares a los máximos valores reportados en la literatura (Goynes et al., 1993; Calderini et al., 1997; Miralles y Slafer, 1997). En concordancia con lo encontrado en este estudio, Muchow (1989) y Jamieson et al. (1995) encontraron que la EUR fue más afectada que la RFAI por estrés de agua. Se ha documentado que la sequía afecta la RFAI ó la EUR dependiendo de cuando el estrés sea impuesto en relación al desarrollo del canopeo (Thomas y Fukai, 1995; Guinta y Motzo, 2004). Se ha sugerido que la EUR es un atributo estable del cultivo para especies particulares y bajo condiciones no limitantes (Monteith, 1977; Wilson y Jamieson, 1984; Kiniry et al., 1989). Sin embargo, los resultados de este estudio mostraron que para un amplio rango de cultivares de triticale la EUR fue ampliamente variable independientemente del ambiente. Por otro lado, los cultivares de triticale difirieron grandemente en fenología (ver Estrada-Campuzano et al., 2008), y eso podría explicar al menos en parte, la variación en EUR observada en este estudio. Variabilidad en la EUR también fue reportada por Gregory et al. (1992) y Goynes et al. (1993) para cebada, por Calderini et al. (1997); Miralles y Slafer (1997) y por Muurinen y Peltonen-Sainio (2006) para trigo. Una característica notable de nuestros resultados fue que para algunos cultivares la EUR estimada en post-antesis fue más grande que en pre-antesis, debido probablemente a la

metodología usada para medir la RFAI (y calcular la EUR) después de antesis. Para evitar el perfil de hojas muertas el sensor para estimar la radiación interceptada fue colocado ligeramente por arriba del perfil de hojas muertas y eso pudo haber inducido una subestimación de la RFAI en post-antesis y consecuentemente una sobreestimación de la EUR en este periodo de senescencia neta de hojas. Muurinen y Peltonen-Sainio (2006) también midieron la radiación transmitida colocando el sensor lineal por arriba de las hojas amarillas y enfrentaron problemas similares de una probable sobreestimación de la EUR durante post-antesis. Consecuentemente no se puede concluir sobre cambios en EUR antes y después de antesis, si no únicamente sobre la variación genotípica dentro de cada una de estas fases. La estrecha relación significativa entre la TCC_{ciclo} y la EUR_{ciclo} , observada en este estudio, revela que las reducciones en producción de biomasa por efecto de la sequía fueron debidas principalmente a reducciones en la tasa de crecimiento del cultivo como consecuencia de una menor eficiencia del cultivo para transformar la radiación interceptada en biomasa (Figura 3). Resultados similares fueron encontrados por Jamieson et al. (1995) y Thomas y Fukai (1995) quienes observaron que el estrés de agua reduce la EUR al afectar la tasa de crecimiento del cultivo.

Cuando ambas especies (triticale y trigo) con la misma duración a antesis fueron comparadas, los resultados mostraron que triticale rindió más que trigo independientemente de las condiciones de agua y nitrógeno. Este mejor comportamiento de triticale fue debido a un incremento en la biomasa producida en antesis y en madurez, en línea con evidencias previas (Sutton y Dubbelde, 1980; Lopez-Castañeda y Richards, 1994; Royo y Tribó, 1997). La mayor producción de biomasa de triticale respecto de trigo, y en coincidencia con lo observado en el experimento 1 cuando se compararon diferentes cultivares, estuvo asociado con altos valores de EUR más que por diferencias en RFAI. La mayor EUR en triticale respecto de trigo puede ser debido a los valores más bajos de k en triticale permitiendo una mejor distribución de la luz a través del canopeo como consecuencia de hojas más verticales que en trigo (Green, 1989; Miralles y Slafer, 1997; Muurinen y Peltonen-Sainio, 2006). Por lo tanto, las ventajas de triticale fueron especialmente evidentes en un ambiente tipo Mediterraneo en donde el rendimiento y la biomasa fueron casi dos veces respecto de trigo, asociado con diferencias de similar magnitud en EUR.

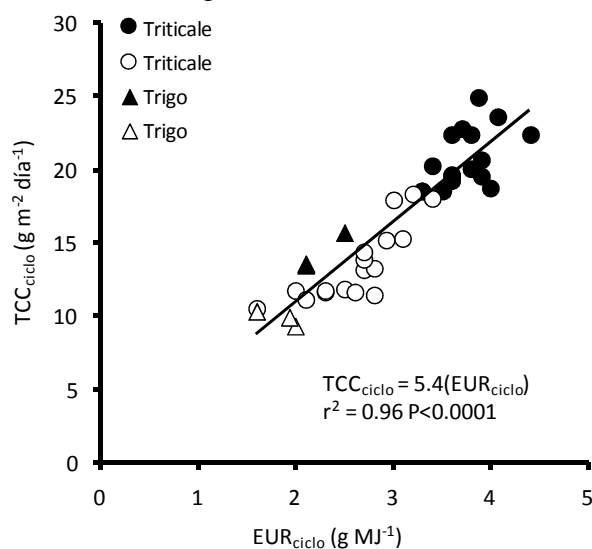


Figura 3. Relación entre la Tasa de Crecimiento del Cultivo (TCC_{ciclo}) y Eficiencia de uso de la Radiación (EUR_{ciclo}) durante el ciclo del cultivo, para diferentes cultivares de triticale (círculos) y trigo (triángulos), crecidos bajo condiciones de riego (símbolos llenos) y sequía (símbolos vacíos). Datos correspondientes a los tres experimentos.

La superioridad del triticale respecto de trigo en ambientes Mediterráneos concuerda con la evidencias mostradas por Sutton y Dubbelde (1980), Sweeney et al. (1992), y Lopez-Castañeda y Richards (1994). Por otro lado, cuando la sequía fue impuesta antes de anthesis (i.e ambiente tipo Monzónico) las diferencias en rendimiento de grano y MS fueron explicadas no únicamente por cambios en la EUR, sino también por RFAI, dado que un estrés temprano en el ciclo afectó el IAF. Giunta y Motzo (2004) encontraron que cuando el estrés ocurre temprano en el ciclo tanto la RFAI y la EUR son afectadas, mientras que la EUR fue reducida cuando el estrés ocurrió tarde en el ciclo. La EUR en el cultivar de trigo fue muy estable en ambos ambientes (Mediterráneo y Monzónico) indicando que cuando el estrés es impuesto temprano, triticale parece ser más susceptible que trigo.

BIBLIOGRAFÍA

- Calderini DF, Dreccer MF, Slafer GA (1997) Consequences of breeding on biomass, radiation interception and radiation-use efficiency in wheat. *Field Crops Research* 52, 271-281.
- Charles-Edwards D.A, Lawn RJ (1984) Light interception by grain legume row crops. *Plant, Cell & Environment* 7, 247-251.
- Chimenti CA, Pearson J, Hall AJ (2002) Osmotic adjustment and yield maintenance under drought in sunflower. *Field Crops Research* 75, 235-246.
- Daughtry CST, Gallo KP, Goward SN, Prince SD, Kustas WP (1992) Spectral estimates of absorbed radiation and phytomass production in corn and soybean canopies. *Remote Sensing of Environment* 39, 141-152.
- Estrada-Campuzano G, Miralles DJ, Slafer GA (2008) Genotypic variability and response to water stress of pre and post anthesis phases in triticale. *European Journal of Agronomy* 28, 171-177.
- Estrada-Campuzano G, Miralles DJ, Slafer GA (submitted) Yield and yield components differences among triticale and wheat grown under contrasting water and nitrogen environments. *Crop & Pasture Science* submitted.
- Fischer RA, Maurer R (1978) Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research* 29, 897-912.
- Ford AM, Austin RB, Gregory RS, Morgan CL (1984) A comparison of the grain and biomass yields of winter wheat, rye and triticale. *Journal of Agricultural Science Cambridge* 103, 395-403.
- Giunta F, Motzo R (2004) Sowing rate and cultivar effect total biomass and grain yield of spring triticale (X*Triticosecale* Wittmack) grown in a Mediterranean-type environment. *Field Crops Research* 87, 179-193.
- Giunta F, Motzo R (2005) Grain yield, dry matter, and nitrogen accumulation in the grains of durum wheat and spring triticale cultivars grown in a Mediterranean environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 56, 25-32.
- Giunta F, Motzo R, Deidda M (1993) Effect of drought on yield and yield components of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Field Crops Research* 33, 399-409.
- Goyne PJ, Milroy SP, Lilley JM, Hare JM (1993) Radiation interception, radiation use efficiency and growth of barley cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research* 44, 1351-1366.
- Gregory PJ, Tennant D, Belford RK (1992) Root and shoot growth and water and light use efficiency of barley and wheat crops grown on a shallow duplex soil in a Mediterranean-type environment. *Australian Journal of Agricultural Research* 43, 555-573.

- Green CF (1989) Genotypic differences in the growth of *Triticum aestivum* L. in relation to absorbed solar radiation. *Field Crops Research* 19, 285-295.
- Jamieson PD, Martin RJ, Francis GS, Wilson DR (1995) Drought effects on biomass production and radiation-use efficiency in barley. *Field Crops Research* 43, 77-86.
- Kiniry JR, Jones CA, O'Toole JC, Blanchet R, Cabelguenne M, Spanel DA (1989) Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grain filling in five grain crops species. *Field Crops Research* 20, 51-64.
- Little TM, Hills FJ (1983) 'Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura'. (Trillas, Mexico)
- Lopez-Castañeda C, Richards RA (1994) Variation in temperate cereals in rainfed environments. I. Grain yield, biomass and agronomic characteristics. *Field Crops Research* 37, 51-62.
- Miralles DJ, Slafer GA (1996) Grain weight reductions in wheat associated with semidwarfism: an analysis of grain weight at different positions within the spike of near-isogenic lines. *Journal of Agronomy & Crop Science* 177, 9-16.
- Miralles DJ, Slafer GA (1997) Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. *Euphytica* 97, 201-208.
- Miralles DJ, Slafer GA (2007) Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced?. *Journal of Agricultural Science* 145, 139-149. doi:10.1017/S0021859607006752
- Monteith JL (1977) Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc., London B* 281, 277-294.
- Muchow RC (1989) Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment. II. Effect of water deficits. *Field Crops Research* 20, 207-219.
- Muurinen S, Peltonen-Sainio P (2006) Radiation-use efficiency of modern and old spring cereal cultivars and its response to nitrogen in northern growing conditions. *Field Crops Research* 96, 363-373.
- Passioura JB (1977) Grain yield, harvest index and water use of wheat. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 43, 117-120.
- Royo C, Tribó F (1997) Triticale and barley for grain and for dual-purpose (forage+grain) in a Mediterranean-type environment. II. Yield, yield components, and quality. *Australian Journal of Agricultural Research* 48, 423-432.
- Royo C, Voltas J, Romagosa I (1999) Remobilization of pre-anthesis assimilates to the grain for grain only and dual-purpose (forage and grain) triticale. *Agronomy Journal* 91, 312-316.
- Shearman VJ, Sylvester-Bradley R, Scott RK, Foulkes MJ (2005) Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science* 45, 175-185.
- Shepherd KD, Cooper JM, Allan AY, Drennan DSH, Keatinge JDH (1987) Growth, water use and yield of barley in Mediterranean-type environments. *Journal of Agricultural Science* 108, 365-378.
- Sinha SK, Aggarwal PK, Chaturvedi GS, Singh AK, Kailasnathan K (1986) Performance of wheat and triticale cultivars in a variable soil-water environment. I. Grain yield stability. *Field Crops Research* 13, 289-299.
- Slafer GA, Andrade FH, Satorre EH (1990) Genetic-improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Field Crops Research* 23, 255-263.
- Sutton BG, Dubbelde EA (1980) Effects of water deficit on yield of wheat and triticale. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 20, 594-598.

- Sweeney G, Jessop RS, Harris H (1992) Yield and yield structure of triticales compared with wheat in northern New South Wales. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 32, 447-453.
- Thomas, Fukai S (1995) Growth and yield response of barley and chickpea to water stress under three environments in Southeast Queensland. I. Light interception, crop growth and grain yield. *Australian Journal of Agricultural Research* 46, 17-33.
- Wilson DR, Jamieson PD (1984) Models of growth and water use of wheat in New Zealand. In 'wheat growth and modeling' (Eds W Day, RK Atkin) pp. 211-216. (Plenum Press, New York)
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF (1974) A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14, 415-421.

CARACTERIZACIÓN PRELIMINAR DE CULTIVARES DE TRIGO Y CEBADA POR SU COMPORTAMIENTO AL ESTRÉS HÍDRICO

Esteban Hoffman y Luis Viega
Facultad de Agronomía, Universidad de la República. Uruguay.
tato@fagro.edu.uy

INTRODUCCIÓN

La expansión e intensificación de los sistemas agrícolas y el incremento en los potenciales de rendimiento, han llevado a que en los cultivos de invierno el agua se convierta en un componente relevante de la variación del potencial concretado en diferentes años y chacras (Ernst *et al.*, 1990, Hoffman *et al.*, 2001, Hoffman *et al.*, 2007; Hoffman *et al.*, 2008). Condiciones de estrés generadas por exceso y por déficit hídrico, durante los períodos críticos, pueden hacer variar el rendimiento y la calidad de grano de forma significativa y diferencial para distintas variedades de trigo y cebada. A su vez la siembra en nuevas zonas sobre suelos con mayores problemas de drenaje y/o escasa capacidad de almacenaje (zona centro, noreste y este del país), genera la necesidad de disponer de información que permita mitigar los posibles efectos negativos asociados a condiciones de anegamiento y/o déficit hídrico. Más aún si se considera que en estas regiones el régimen de precipitaciones difiere de la zona tradicionalmente agrícola.

Considerando la importancia que tiene la variabilidad climática y su influencia sobre el rendimiento de los cultivos de trigo y cebada, es de sumo interés conocer cómo afecta el anegamiento y la sequía y cuáles son las variedades dentro de cada especie que se comportan mejor en cada situación. Sin embargo en el Uruguay existen escasos antecedentes que intenten caracterizar el comportamiento varietal de trigo y cebada frente al estrés hídrico. Existen numerosos antecedentes a nivel mundial respecto a la caracterización de cultivares por su tolerancia al déficit hídrico (Dh) y/o al exceso hídrico (Eh) (Setter y Waters, 2003). Generarla en forma continua para los nuevos cultivares lanzados al mercado, posibilita una mejor planificación en cuanto a la estructura varietal en función de las distintas condiciones de riesgo, dado por régimen de precipitaciones de cada región, tipo de suelo, topografía e historia de chacra.

A tales efectos desde el año 2007 se comenzó a caracterizar el comportamiento de algunas de las variedades más utilizadas en el país, tanto de trigo como de cebada, a la ocurrencia de estrés hídrico durante el encañado, uno de los períodos considerado como crítico en la concreción del rendimiento de dichos cultivos (Gadner y Flood, 1993; Setter y Waters, 2003). Los trabajos se realizan en condiciones semicontroladas, donde se simulan los efectos de Eh y Dh. Las plantas son cultivadas en tubos de 25 cm de diámetro por 40 cm de profundidad, sembradas a una población equivalente a 180 pl.m^{-2} , en un sustrato mezcla de suelo y arena en proporción 1:1, que busca mantener una relación de 1.2 a 1.3 kg de suelo total por planta (equivalente a la relación encontrada a nivel de campo, para los primeros 20 cm. de suelo explorado).

A cada cultivar se le imponen tres niveles de agua, durante 9 días a partir de Z 31-32: a) sin limitantes hídricas (control), en base al mantenimiento de una lámina continua de agua de 20 mm en la base de cada tubo, b) déficit hídrico (seco) (se suspende completamente el riego) y c) exceso hídrico (se mantiene una lámina continua de agua de 10 mm, sobre el suelo) (anegado). Durante el período de estrés se monitorea el contenido de humedad en el suelo, plantas vivas a madurez fisiológica, macollos máximos a Z 30, ciclo a Z 65, biomasa total a cosecha e índice de cosecha, rendimiento en grano y componentes del mismo, e

indicadores fenotípicos de estrés al final de los tratamientos el día 9 (Clorosis foliar basal, Turgencia foliar, Índice de verde).

COMPORTAMIENTO DIFERENCIAL DE TRIGO Y CEBADA FRENTE A LOS DISTINTOS TIPOS DE ESTRÉS HÍDRICO.

La respuesta promedio de los cultivares en ambas especies se ajustó al comportamiento esperado para cada especie (Setter y Waters, 2003; Hoffman *et al.*, 2010). En el caso de trigo, el efecto negativo sobre el rendimiento fue mayor en el tratamiento de Dh que en el de Eh (Figura 1 a). Respuesta relacionada con la reducción de la biomasa total y el índice de cosecha. Mientras el estrés hídrico por déficit redujo el rendimiento promedio por planta en un 23 %, el exceso determinó una caída del 13 %, para el promedio de los siete cultivares evaluados. La reducción del rendimiento bajo anegamiento obedeció a la caída en el número de granos por planta, contribuyendo casi en igual proporción la disminución del número de espigas y granos por espiga (aunque no existió efecto significativo en este último componente). Ello es coincidente con los eventos fisiológicos que transcurren durante el período de estrés (sobrevivencia de tallos y crecimiento de espiga) (Viega, et al., 2005). La mayor depresión del potencial observada bajo condiciones de déficit de agua, fue resultado de la reducción del número de granos por planta explicado por una reducción significativa del número de espigas.

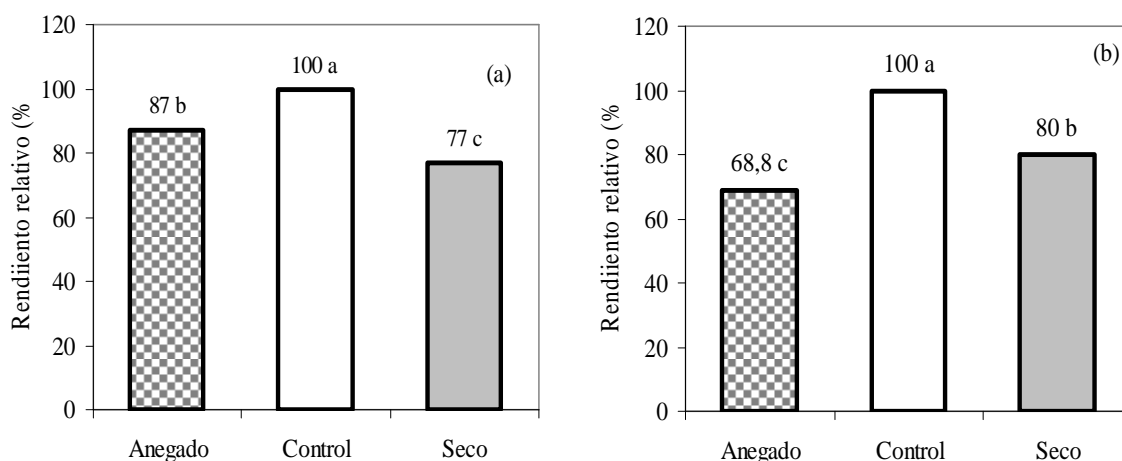


Figura 1. Rendimiento promedio por planta en siete cultivares de trigo (a), y ocho cultivares de cebada (b), para cada tratamiento de estrés hídrico durante el año 2008. Valores con distintas letra entre columnas, difieren entre sí, Tukey ($P < 0.05$)

En el caso de cebada la respuesta promedio a las distintas condiciones de estrés hídrico, fue mayor en el tratamiento de Eh (Figura 1 b).

Si bien, bajo condiciones de Dh, la cebada deprime el rendimiento medio en una proporción similar a la observada en trigo, la diferencia entre cultivos se genera en condiciones de Eh, en donde la depresión del rendimiento en cebada supera a la del trigo en dos veces y media. Estos resultados coinciden con los reportados por Hoffman *et al.*, (2010), para condiciones de anegamiento en Uruguay en la zona litoral norte, y al esperable en función de la revisión realizada por Setter y Waters, (2003).

RESPUESTA VARIETAL DIFERENCIAL AL ESTRÉS HÍDRICO.

Frente a la misma condición de estrés, en los cultivares de trigo evaluados, la respuesta estuvo condicionada por el cultivar (interacción cultivar por estrés, $P < 0.03$) (Figura 2). De acuerdo a estos resultados, se podrían definir tres grupos de cultivares de rango de bienestar hídrico contrastante: amplio, estrecho y sesgado. En cada una de estas categorías, Atlax y Don Alberto se podrían definir con un rango de bienestar hídrico amplio, Carpintero, Churrinche y Biointa 1001, estrecho, y los dos cultivares restantes (Nogal y Baguette 11) con un rango de bienestar hídrico sesgado hacia condiciones de humedad por encima de lo normal. La sensibilidad o tolerancia de cada cultivar se puede justificar en función de como construyen el rendimiento cada uno de ellos.

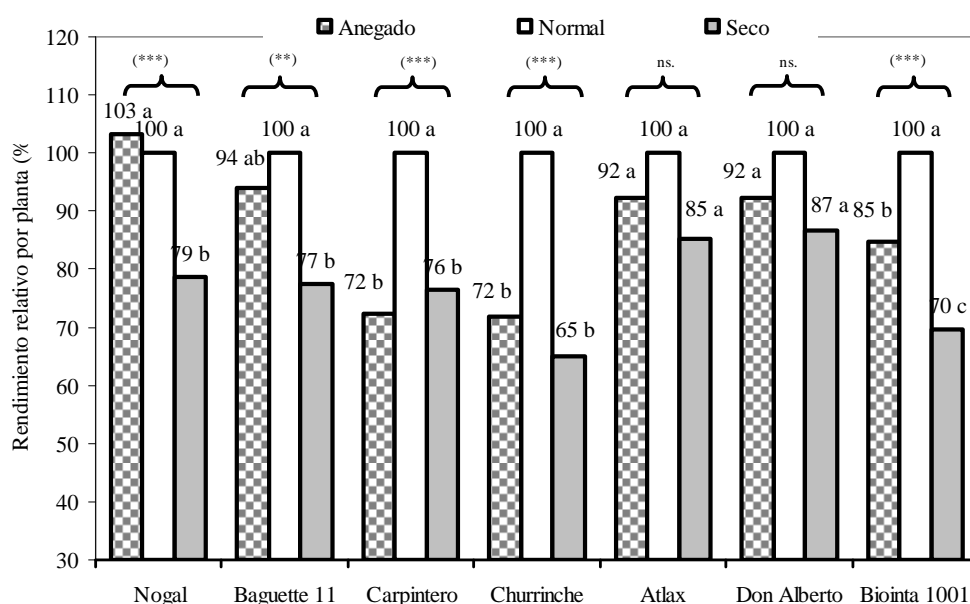


Figura 2. Rendimiento relativo por planta, en siete cultivares de trigo, para la interacción cultivar por estrés hídrico, ordenados de izquierda a derecha de mayor a menor largo de ciclo. Valores con diferente letra para cada cultivar difieren entre sí: Tukey ($P < 0,05$)

Si consideramos que para el trigo, el estrés por déficit de agua deprime más el rendimiento, a diferencia de lo que cabría esperar para la cebada (Setter y Waters, 2003), Don Alberto y Atlax, en este primer año se ubicarían como los cultivares más tolerantes. En el otro extremo, se posicionó Churrinche, que en forma preliminar podría ser el cultivar con mayor susceptibilidad. Si bien se destaca el comportamiento tolerante de Nogal al anegamiento durante el encañado, hay otros cuatro cultivares que evidenciaron muy buen comportamiento (Baguette 11, Don Alberto, Atlax y Biointa 1001). Estos resultados estarían asociados a las condiciones de recuperación pos-estrés (Setter y Waters, 2003). En la medida que se mantengan por más tiempo el estrés hacia estados más avanzados en el ciclo de cultivo, este tipo de comportamientos puede variar sustantivamente, limitando la fase de recuperación como un componente clave de la respuesta final diferencial entre cultivares (Collaku y Harrinson, 2002; Setter y Waters, 2003).

Para el mismo año, para cebada sembrada el mismo día y en las mismas condiciones experimentales, la interacción por estrés resultó muy significativa ($P < 0.001$), (Figura 3).

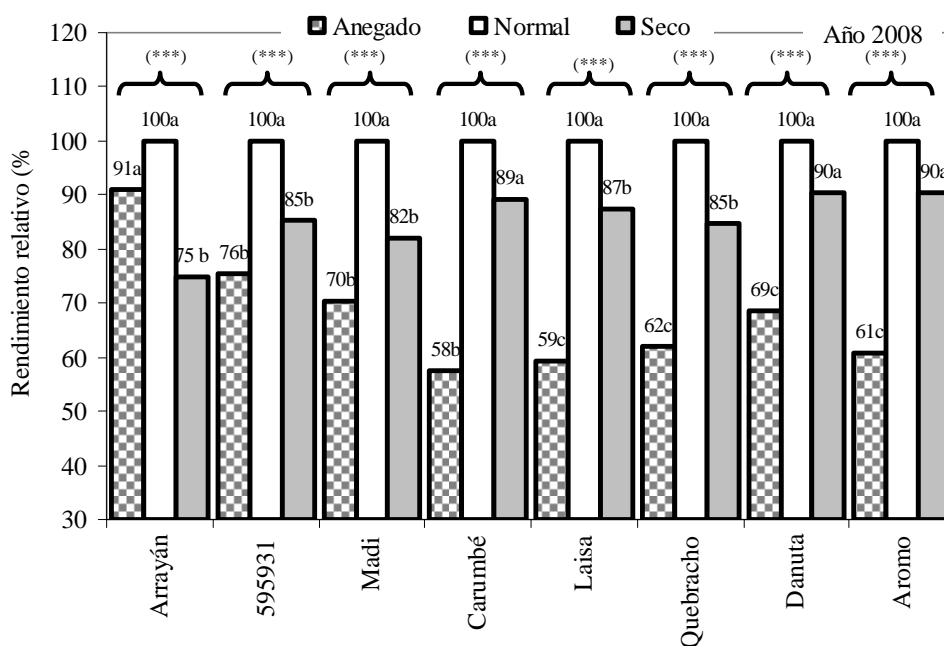


Figura 3. Rendimiento relativo por planta, en ocho cultivares de cebada, para la interacción cultivar por estrés hídrico, ordenados de izquierda a derecha de mayor a menor largo de ciclo. Valores con diferente letra para cada cultivar difieren entre si: Tukey ($P < 0,05$)

A diferencia del trigo, el mayor contraste entre cultivares y responsable principal de la interacción, surge del comportamiento casi opuesto que mostraron todos los cultivares de cebada, en relación al observado en Arrayán. Mientras que Arrayán se parece más a un cultivar de trigo, con un destacado buen desempeño en condiciones de estrés por Eh, el resto de los cultivares, con diferencias entre ellos, aparece mejor posicionado en condiciones de déficit, y muy afectado por el Eh. Esta información, y particularmente por la respuesta del testigo Carumbé (cultivar con mayor depresión de rendimiento por el anegamiento durante el encañado), es alentadora en la medida que el mismo fue seleccionado para integrar este conjunto de variedades, por su comprobada susceptibilidad al exceso hídrico evidenciada por los graves problemas que sufrió el Uruguay a nivel de producción en el año 2007.

El comportamiento observado para cada cultivar, es específico para el momento de aplicación del estrés (inicio de encañado), y por tanto no debe trasladarse al comportamiento general para cualquier otra etapa del ciclo del cultivar (Trought y Drew, 1982). En particular, condiciones de estrés durante el llenado de grano, tienen el efecto adicional que no existe posibilidades de recuperación pos-estrés o compensación de parte de otros componentes del rendimiento. De todas formas, si pensamos que la demanda por información acerca de qué cultivares podrían adaptarse mejor en zonas no tradicionales, en donde las condiciones de riesgo por exceso o déficit hídrico son mayores, estos resultados pueden contribuir a mitigar el impacto del clima en estas zonas.

CONSIDERACIONES FINALES

Para las condiciones de producción de los cereales de invierno en Uruguay, tradicionalmente el factor agua no era tenido en cuenta como limitante principal del rendimiento. El avance de la agricultura hacia zonas de menor capacidad agrícola y el incremento de la productividad incrementan la necesidad de disponer de tecnología apropiada para superar las limitantes. Sin ser el único, el agua tanto por déficit como por exceso, impone

restricciones severas que a su vez interactúan con otros factores reductores del rendimiento. Es por ello que la articulación de medidas de manejo apropiadas pueden mitigar los efectos negativos de limitantes de suelo y /o climáticas en un ambiente dado. Más allá de definir apropiadamente la selección de una chacra para la siembra de trigo o cebada, el comportamiento varietal diferencial mostrado en los trabajos aquí presentados, nos habla que el actual paquete varietal disponible en ambos cultivos en Uruguay, permite la elección de cultivares que mejor se adapten a una condición hídrica probable para cada situación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Collaku, A.; Harrison, S. A. 2002. Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Science*. 42: 444-450.
- Díaz, D. E. 2005. Tolerancia a exceso hídrico: un nuevo objetivo para el programa de mejoramiento genético de cebada. In. *Jornadas de Cultivos de Invierno*. INIA. Uruguay. Abril 2005, pp 1-4.
- Ernst O.; Garin, R.; Guigou, M. 1990. El laboreo como manejo del exceso hídrico en trigo. In: *II Congreso Nacional de Trigo*. AIANBA, Pergamino, Pcia. Buenos Aires, Argentina.
- Gadner, W.K y Flood, R.G, 1993. Less Waterlogging damage with long season Wheat. *Cereal Res. Comm.* 21, 337-343
- Hoffman, E.; Ernst, O.; Viega, L.; Benítez, A.; Olivo, N.; Borghi, E. 2001. Excesos hídricos en cultivos de invierno en Uruguay. a.-Efectos directos sobre el rendimiento y componentes b.- Efectos sobre la fusariosis de espiga. In: www.fagro.edu.uy/eemac/web.
- Hoffman. E., Mesa. P.; Cadenazzi, M. 2007. Caracterización de cultivares de trigo Primer ciclo de Baguette 11, Baguette 13, Biointa 1002, Biointa 3000 y segundo ciclo de Biointa 1001. *Décima Jornada de la Mesa Nacional del trigo*. Mercedes.Uruguay. 2008.
- Hoffman, E.; Viega, L.; Glison, N. 2008. Evaluación del estrés hídrico durante el encañado, en distintos cultivares de cebada cervecera. Informe de Investigación presentado a la MNC. Mayo del 2008.
- Hoffman, E.; Viega, L.; Cadenazzi, M.; Benitez, A.; Gestido, V.; Mesa, P.; Fernandez, R.; Baeten, A. Y Glison, N. 2010. Bases morfofisiológicas que justifican el manejo diferencial de cultivares de trigo y cebada en Uruguay. *IPNI- Informaciones Agronómicas del Cono Sur*-. Edición 45, 8-15.
- Viega, L.; Hoffman, E.; González, S. y Olivo, N. 2005. Potencial de producción de cebada cervecera en Uruguay. Definición del número de granos por espiga. *Facultad de Agronomía, Uruguay. Notas Técnicas N° 52*. 20 p.
- Setter, T. L.; Waters. I. 2003. Review of prospect for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil*. 253: 1-34.
- Trought, M. C. T.; Drew, M. C. 1982. Effects of water logging on young wheat plants (*Triticum aestivum* L.) and on soil solutes at different temperatures. *Plant Soil* 69: 311-326

MANEJO DEL NITRÓGENO EN INTERACCIÓN CON OTROS ESTRESSES EN TRIGO Y CEBADA: USO DE MODELOS DE SIMULACIÓN AGRONÓMICA

Gabriela Abeledo^{1,2} y Daniel J. Miralles^{1,2}

¹ Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires; Argentina ² CONICET. Argentina.
abeledo@agro.uba.ar

RESUMEN

El rendimiento obtenido en trigo y cebada bajo condiciones productivas es el resultado del efecto de la interacción del genotipo, el clima, el suelo y el manejo del cultivo sobre aspectos ligados al desarrollo y crecimiento del cultivo. Los modelos de simulación constituyen una herramienta válida para explorar el efecto de diferentes condiciones ambientales sobre el rendimiento alcanzable y potencial del cultivo. El objetivo del presente trabajo fue (i) cuantificar las variaciones interanuales en rendimiento alcanzable para un cultivar de cebada de alto potencial de rendimiento creciendo en la localidad de Tres Arroyos (Argentina) ante condiciones contrastantes de disponibilidad de agua inicial y de N a siembra, y (ii) analizar la brecha existente entre el rendimiento alcanzable y el rendimiento potencial. Para ello, se procedió a simular utilizando el modelo CERES-Barley el rendimiento alcanzable ante disponibilidades de N a siembra de 50, 100 y 150 kg N ha⁻¹ (N50, N100 y N150, respectivamente), y su interacción con disponibilidades de agua a siembra de 0 a 100 % de capacidad de campo. El rendimiento potencial fue simulado asumiendo un cultivo creciendo sin limitaciones hídrico-nitrogenadas. El rendimiento alcanzable presentó importantes diferencias interanuales para cualquier disponibilidad nitrogenada, donde aumentos nitrogenados de N50 a N100 generaron incrementos en el rendimiento alcanzado en el 90% de los años pero aumentos de N100 a N150 sólo implicaron mejoras en el 60% de los años. Incrementos en la disponibilidad de agua a siembra incrementaron la probabilidad de ocurrencia de aumentos en los rendimientos para cualquier condición de N. La respuesta del rendimiento a la disponibilidad inicial de agua presentó una interacción significativa con la disponibilidad de N ya que cuanto mayor la disponibilidad nitrogenada mayor el aumento de rendimiento por cada punto de aumento en el agua inicial. Las precipitaciones durante el ciclo del cultivo fueron el principal modulador de las variaciones interanuales de rendimiento; pero siendo la disponibilidad inicial de agua un condicionante de dicha respuesta. La brecha entre el rendimiento alcanzable y el potencial fue del 55% para la condición N50 y del 35% para las condiciones N100-N150. Los resultados del presente trabajo refuerzan la importancia de contextualizar la respuesta del rendimiento a la disponibilidad de recursos en función del ambiente en el que está creciendo el cultivo.

INTRODUCCIÓN

El rendimiento obtenido en trigo y cebada bajo condiciones productivas es el resultado del efecto de la interacción del genotipo, el clima, el suelo y el manejo del cultivo sobre aspectos ligados al desarrollo y crecimiento del cultivo. En respuesta a ello pueden distinguirse tres niveles de producción (van Ittersum y Rabbinge, 1997):

(i) Situación productiva I: situación productiva potencial ante disponibilidades no limitantes de agua y nutrientes ni presencia de adversidades bióticas (malezas, plagas, enfermedades) o abióticas adicionales (heladas), de forma tal que bajo esta situación el

rendimiento del cultivo se encuentra limitado sólo por factores ambientales no controlables (radiación, temperatura) y características intrínsecas del genotipo (Evans y Fischer, 1999).

(ii) Situación productiva II: el crecimiento, durante al menos alguna parte del ciclo del cultivo, se encuentra limitado por la disponibilidad hídrica y/o de nutrientes (nitrógeno), pero sin limitaciones adicionales. Esta situación es común en los sistemas agrícolas, incluso en los que se fertiliza. Este nivel de producción define el rendimiento alcanzable.

(iii) Situación productiva III: El crecimiento del cultivo se reduce por la presencia de factores bióticos adversos (plagas, malezas, enfermedades) y/o restricciones abióticas adicionales (*e.g.*, granizo). La acción de estos factores reductores determina el nivel de rendimiento efectivamente logrado.

Puede así diferenciarse, de acuerdo a la situación, entre rendimiento potencial, rendimiento obtenible y rendimiento real (van Ittersum y Rabbinge, 1997). El rendimiento potencial es aquel determinado por los factores de crecimiento (radiación, temperatura) y las características del cultivar; el rendimiento obtenible es aquel logrado bajo condiciones sub-óptimas de crecimiento debido a limitaciones hídricas o nutricionales, constituyendo la condición más difundida dentro de los sistemas agrícolas; por último, el rendimiento real es aquel efectivamente obtenido por los agricultores, y que se ha visto reducido como consecuencia de adversidades bióticas (malezas, plagas, enfermedades) (van Ittersum y Rabbinge, 1997). La brecha entre el rendimiento potencial, rendimiento alcanzable y rendimiento logrado dependerá de la condición climática y de la implementación de prácticas de manejo. Sin embargo, se ha estimado que bajo condiciones productivas los rendimientos alcanzables por el cultivo serían como máximo del 80% del rendimiento potencial, debido no sólo a las restricciones bióticas y abióticas propias de los sistemas de producción sino también al uso no óptimo de las prácticas de manejo (van Ittersum y Rabbinge, 1997).

El análisis de la generación del rendimiento requiere integrar información referida a características propias de los genotipos a ser utilizados (fenología, potencial de rendimiento) y del ambiente (suelo, clima) en el que van a crecer de forma tal de analizar el funcionamiento del sistema agrícola en su conjunto. El número de variables a considerar, que son numerosas, determina que los modelos de simulación sean una herramienta válida para explorar el efecto de diferentes prácticas tecnológicas sobre el rendimiento bajo condiciones ambientales que serían imposibles de reproducir en experimentos convencionales, pero factibles de ocurrir a campo en algún año en particular. En este contexto, los modelos de simulación agronómicos (MSA) constituyen una alternativa para analizar la interacción entre suelo, clima, y disponibilidades de agua y N sobre la generación del rendimiento del cultivo de trigo. Los MSA permiten cuantificar mediante ecuaciones matemáticas los procesos que ocurren en un sistema suelo – cultivo – clima – manejo. Entre los MSA más difundidos se encuentran los correspondientes a la familia CERES (Tsuji *et al.*, 1994), los cuales simulan el desarrollo, crecimiento y generación del rendimiento de cultivos de cereales teniendo en cuenta las características del suelo y clima en estudio, y el balance de nitrógeno y agua del sistema (Tsuji *et al.*, 1994). En trigo y cebada los modelos CERES han sido empleados para evaluar el efecto de las condiciones climáticas (Bannayan *et al.*, 2003; Weiss *et al.*, 2003), localidades (Chipanshi, 1999; Gabrielle *et al.*, 2002) y estrategias de manejo (Savin *et al.*, 1995; Ghaffari *et al.*, 2001; Saseedran *et al.*, 2004) sobre el rendimiento.

Los cultivos de trigo y cebada poseen en Argentina una amplia distribución geográfica, exponiéndose a condiciones diversas tanto de precipitaciones, radiación incidente o termo-fotoperiódicas que definen el rendimiento final alcanzado. A su vez, para un sitio dado, el cultivo es expuesto a importantes variaciones interanuales que determinan cambios en las variables meteorológicas año tras año y que impactan en distinta medida en el rendimiento final del cultivo y sus componentes. Los MSA posibilitan cuantificar el impacto

de la variabilidad climática sobre el rendimiento en sistemas de producción de secano. En la Región Pampeana la ocurrencia de los mayores niveles de precipitaciones durante primavera - verano (meses de octubre a abril) determina que, para siembras de junio y julio, la etapa vegetativa y la reproductiva temprana de los cultivos de trigo y cebada coincide con el período de menor cantidad de precipitaciones. De forma tal que el agua almacenada en el perfil de suelo durante la etapa de barbecho o remanente del cultivo antecesor posee importancia en la generación y posterior definición del rendimiento de los cultivos de invierno, pero siendo su impacto sitio dependiente (Savin *et al.*, 1995).

Dentro de este contexto, y a fin de ejemplificar el uso de los modelos de simulación agronómica como herramienta de análisis, se procedió utilizando el modelo CERES-Barley (Tsuji *et al.*, 1994) a: (i) cuantificar las variaciones en rendimiento alcanzable para un cultivar de cebada de alto potencial de rendimiento creciendo en la localidad de Tres Arroyos (Argentina) ante condiciones contrastantes de disponibilidad de agua inicial y de N a siembra, y (ii) analizar las variaciones interanuales en rendimiento potencial a fin de cuantificar la brecha existente entre el rendimiento alcanzable y el rendimiento potencial en la zona bajo estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Realizada previamente la calibración y evaluación del modelo (Abeledo, 2005), se procedió a simular el rendimiento potencial y alcanzable para la localidad de Tres Arroyos (38° 23' S, 60° 27' O, 115 m.s.n.m.) en un cultivo de cebada creciendo sobre un suelo Argiudol típico (1.2 m de profundidad). El rendimiento potencial fue simulado asumiendo un cultivo creciendo sin limitaciones hídricas o de nitrógeno (y sin limitaciones bióticas ya que el modelo no puede contemplar dichas restricciones). El rendimiento alcanzable fue simulado considerando la combinación de (i) disponibilidades de N a la siembra de 50, 100 y 150 kg N ha⁻¹ (N50, N100 y N150, respectivamente), y (ii) disponibilidades de agua a siembra equivalentes a 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90 y 100 % de capacidad de campo. Las evaluaciones fueron realizadas considerando un cultivar de cebada cervecera de alto potencial de rendimiento sembrado el 1° de julio. A fin de cuantificar el efecto de la variabilidad climática sobre el rendimiento, la estimación de los rendimientos potenciales y alcanzables se realizó considerando la serie climática de los años 1981 a 2003.

RESULTADOS

Respuesta del rendimiento a la disponibilidad de N y su interacción con la disponibilidad de agua a siembra

Para el promedio de los años, aumentos en la disponibilidad de agua a la siembra redundaron en aumentos del rendimiento independientemente de la situación nitrogenada hasta un valor umbral hídrico dado (equivalente al 75% de capacidad de campo) en el que la respuesta del rendimiento tendió a estabilizarse (Figura 1). Para disponibilidades hídricas a siembra superiores al 75% de capacidad de campo, el rendimiento medio alcanzado fue de 3315, 5125 y 5390 kg ha⁻¹ para las situaciones N50, N100 y N150, respectivamente. Para disponibilidades hídricas iniciales menores al 75% de capacidad de campo, la respuesta del rendimiento a incrementos en la disponibilidad inicial de agua presentó una interacción significativa con la disponibilidad de N ya que cuanto mayor la disponibilidad nitrogenada mayor tendió a ser el aumento de rendimiento por cada punto de aumento en el agua inicial, siendo la ganancia de rendimiento de 13, 24 y 25 kg ha⁻¹ %CC⁻¹ para las situaciones N50, N100 y N150, respectivamente (Figura 1). Sólo se evidenciaron diferencias significativas en

el rendimiento medio alcanzado entre las condiciones N100 y N150 ante condiciones de alta disponibilidades de agua a siembra (Figura 1).

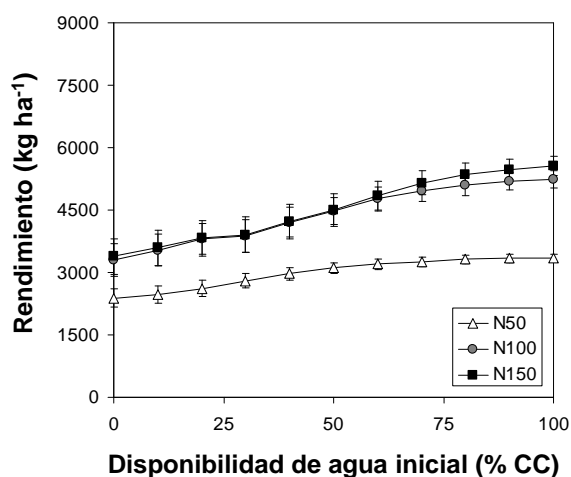


Figura 1. Rendimiento en función de la disponibilidad de agua inicial para un cultivar de cebada cervecera de alto potencial de rendimiento creciendo con disponibilidades de N a siembra de 50, 100 y 150 kg N ha⁻¹ Datos considerando la serie climática correspondiente a Tres Arroyos para los años 1981-2003.

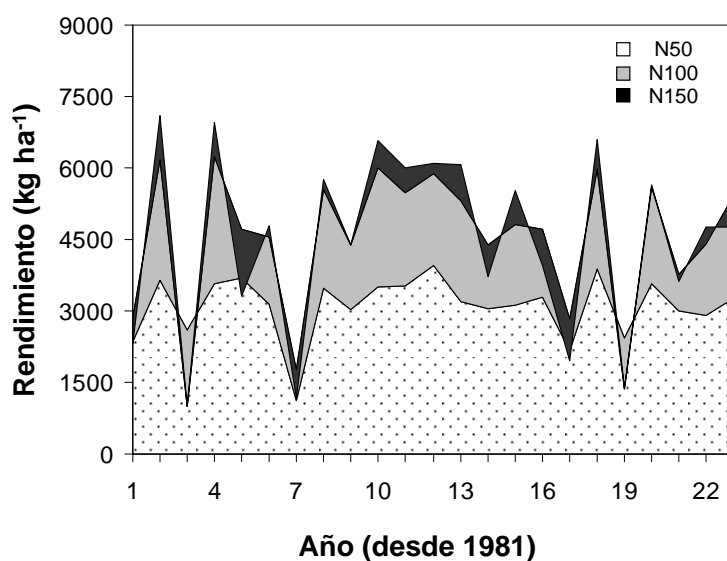


Figura 2. Rendimiento alcanzado en función de los años para un cultivar de cebada cervecera de alto potencial de rendimiento creciendo con disponibilidades de N a siembra de 50, 100 y 150 kg N ha⁻¹ y partiendo de una disponibilidad de agua a siembra equivalente al 50 % de capacidad de campo. Datos considerando la serie climática correspondiente a Tres Arroyos para los años 1981-2003.

Variabilidad interanual en la respuesta del rendimiento

El rendimiento alcanzable presentó importantes diferencias interanuales para cualquier disponibilidad nitrogenada (Figura 2). Para una condición hídrica media (50% CC), el rendimiento medio obtenido fue de 3110 kg ha⁻¹ para N50, de 4485 kg ha⁻¹ para N100 y de 4500 kg ha⁻¹ para N150, siendo la diferencia entre el rendimiento mínimo y el rendimiento máximo para las condiciones N50, N100 y N150 del 71%, 84% y 86%, respectivamente. Para

la situación hídrica de 50% CC, aumentos en la disponibilidad de N de N50 a N100 generaron incrementos en el rendimiento alcanzado en 21 de los 23 años considerados (90% de los años), mientras que incrementos en la disponibilidad de N de N100 a N150 sólo implicaron mejoras en el rendimiento en 14 de los 23 años analizados (60% de los años).

Si bien incrementos en la disponibilidad de agua a siembra generaron aumentos en los rendimientos para cualquier condición nitrogenada, la probabilidad de obtener un nivel de rendimiento dado difirió entre los distintos niveles de N y presentó un alto grado de interacción con la disponibilidad inicial de agua (Figura 3). Por ejemplo, para la condición N50 y partiendo de una disponibilidad de agua inicial del 20% de capacidad de campo, el rendimiento a obtener en el 20% de los peores años fue como máximo de 1610 kg ha⁻¹, pero dicho valor umbral de rendimiento se incrementó a 2510 kg ha⁻¹ y 2880 kg ha⁻¹ para disponibilidades de agua iniciales del 50% y 70% de capacidad de campo, respectivamente (Figura 3a). La magnitud de la respuesta del rendimiento a aumentos en el agua disponible a siembra se potenció ante dosis crecientes de disponibilidades iniciales de N (Figura 3b, 3c), teniéndose que para la condición nitrogenada N100 el rendimiento a obtener en el 20% de los peores años para disponibilidades iniciales de agua del 20, 50 y 70% de capacidad de campo fue de 1955, 2855 y 3835 kg ha⁻¹ (Figura 3b). Por otro lado, ante mejoras en la condición ambiental del año (*i.e.*, incrementos en el rendimiento alcanzado) el efecto de la disponibilidad inicial de agua sobre el rendimiento tendió a ser más acotado (cuadrante superior derecho Figura 3a, b, c), de forma tal que el rendimiento máximo a alcanzar dentro de cada condición nitrogenada no difirió entre los diferentes niveles iniciales de agua en suelo.

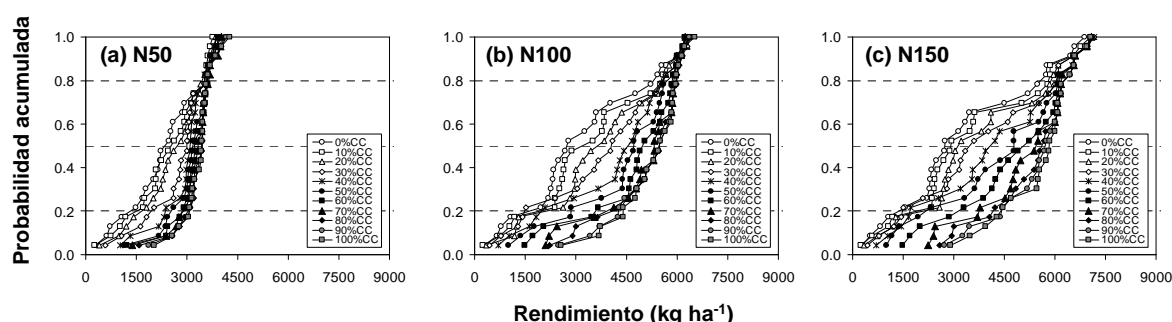


Figura 3. Probabilidad acumulada de rendimiento alcanzado para un cultivar de cebada cervicera de alto potencial de rendimiento creciendo con disponibilidades de N a siembra de 50 (a), 100 (b) y 150 kg N ha⁻¹ (c) partiendo de disponibilidades de agua a siembra del 0 al 100 % de capacidad de campo. Datos considerando la serie climática correspondiente a Tres Arroyos para los años 1981-2003.

Las precipitaciones durante el ciclo del cultivo fueron el principal modulador de las variaciones en rendimiento entre años; pero la disponibilidad inicial de agua fue un condicionante de dicha respuesta: cuanto menor la disponibilidad hídrica inicial, mayor la ganancia de rendimiento por unidad de mm precipitado (Figura 4). Si se toma como ejemplo a la situación nitrogenada N100, el incremento de rendimiento por cada mm adicional en las precipitaciones durante el ciclo del cultivo fue de 17 kg ha⁻¹ mm⁻¹ partiendo de una situación hídrica equivalente al 30% CC, mientras que dicho aumento de rendimiento fue de 12 y 9 kg ha⁻¹ mm⁻¹ para situaciones hídricas iniciales del 50 y 70 % CC, respectivamente. Las diferencias en rendimiento ante condiciones hídricas iniciales contrastantes se magnificaron en aquellos años con bajos niveles de precipitaciones durante el ciclo del cultivo (*i.e.*, menores a 300 mm) y tendieron a desaparecer ante aumentos en los mm llovidos durante el ciclo, llegando las diferencias a ser nulas en los años con más de 400 mm.

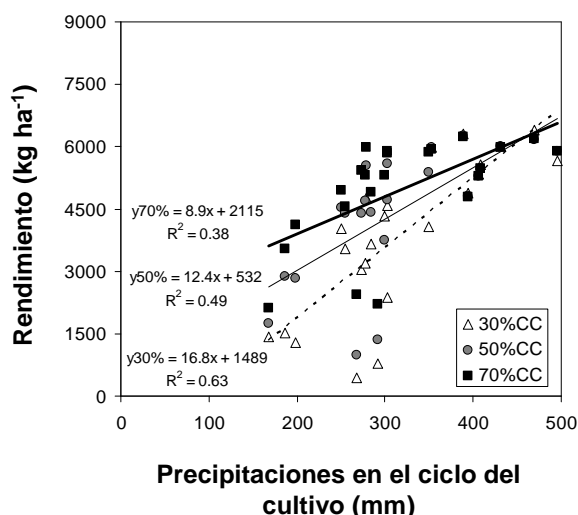


Figura 4. Rendimiento en función de las precipitaciones durante el ciclo del cultivo para un cultivar de cebada cervecera creciendo con una disponibilidad de N a siembra de 100 kg N ha⁻¹ y disponibilidades de agua iniciales del 30, 50 y 70% de capacidad de campo (CC). Las líneas punteada, suave y gruesa representan el ajuste del análisis de regresión para las condiciones de baja (30% CC), media (50% CC) y alta (70 % CC) disponibilidad inicial de agua, respectivamente. Datos considerando la serie climática correspondiente a Tres Arroyos para los años 1981-2003.

La brecha entre el rendimiento alcanzable y el rendimiento potencial

El rendimiento potencial presentó también importantes variaciones entre años, presentando un valor mínimo de 6000 y un valor máximo de 8180 kg ha⁻¹ (Figura 4a). El rendimiento potencial correspondiente a una probabilidad acumulada del 50% fue de 6855 kg ha⁻¹, mientras que en el 20% de los peores años el rendimiento potencial máximo a obtener fue de 6505 kg ha⁻¹, existiendo a su vez la probabilidad de obtener un rendimiento superior a 7410 kg ha⁻¹ en el 20% de los mejores años (Figura 4b).

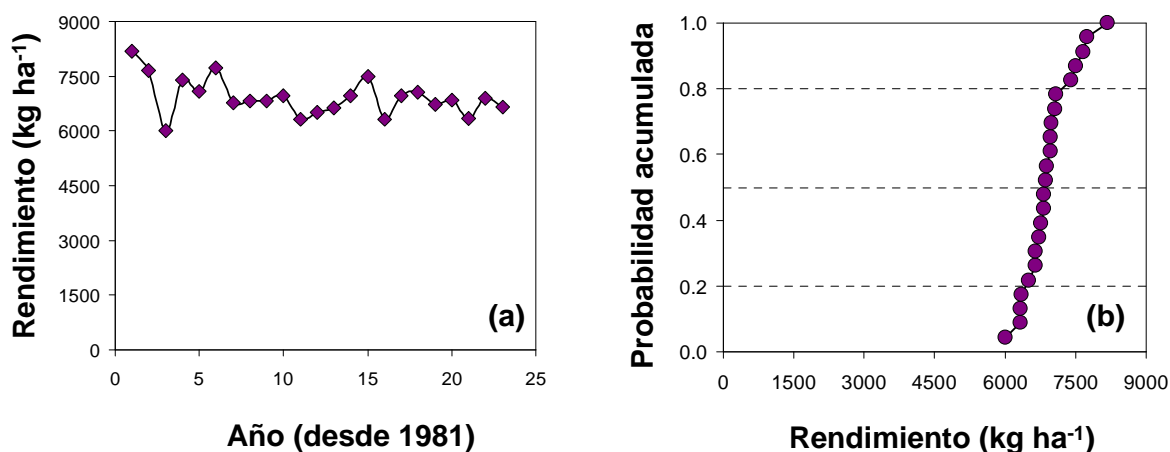


Figura 4. Rendimiento potencial en función de los años (a) y probabilidad acumulada de rendimiento (b) para un cultivar de cebada cervecera de alto potencial de rendimiento. Datos considerando la serie climática correspondiente a Tres Arroyos para los años 1981-2003.

Para el conjunto de disponibilidades de agua iniciales, el rendimiento medio a obtener para las condiciones N50, N100 y N150 fue de 3110, 4485 y 4500 kg ha⁻¹, respectivamente; lo cual, considerando un rendimiento potencial medio de 6925 kg ha⁻¹ representa una brecha con el rendimiento potencial del 55% para la condición N50 y del 35% para las condiciones N100 y N150 (Figura 5).

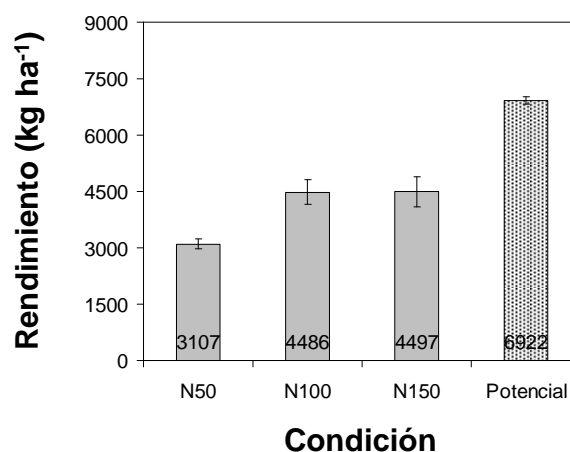


Figura 5. Rendimiento medio a obtener para un cultivar de cebada cervecera de alto potencial de rendimiento creciendo con disponibilidades de N a siembra de 50, 100 y 150 kg N ha⁻¹, y rendimiento potencial. Datos considerando la serie climática correspondiente a Tres Arroyos para los años 1981-2003.

DISCUSIÓN

De acuerdo a lo descripto por van Ittersum y Rabbinge (1997) en los cultivos de granos pueden diferenciarse tres niveles de producción: (i) un primer nivel referido a la definición del rendimiento potencial, (ii) un segundo nivel asociado al establecimiento del rendimiento alcanzable, y (iii) un último nivel asociado al rendimiento logrado. En este trabajo se procedió a analizar, utilizando como herramienta al modelo de simulación agronómico CERES-Barley, el sistema de producción agrícola de cereales de invierno tomando como ejemplo a un cultivar de cebada de alto potencial de rendimiento creciendo en la localidad de Tres Arroyos (Argentina) dentro del primer y segundo nivel de producción de rendimiento definido por van Ittersum y Rabbinge (1997). Si bien son numerosas las alternativas de análisis a considerar, el objeto del presente ejercicio se focalizó en la introducción del uso de modelos de simulación como herramienta de trabajo para ajustar el manejo del N y analizar su interacción con otros estreses tomando como ejemplo al cultivo de cebada.

En función del análisis realizado, se evidenciaron para la situación bajo estudio importantes variaciones interanuales tanto en el rendimiento alcanzable como en el rendimiento potencial. Las precipitaciones durante el ciclo del cultivo fueron la principal variable moduladora de las variaciones interanuales en rendimiento alcanzable teniéndose que los máximos rendimientos alcanzables se lograron en años con altas precipitaciones. Sin embargo, el agua a la siembra condicionó dicha respuesta ya que cuanto menor el agua a siembra mayor la eficiencia posterior en el uso del agua durante el ciclo del cultivo (cuantificada en función de las precipitaciones). De forma tal que la disponibilidad inicial de agua impuso un límite de respuesta del rendimiento que fue luego definido por las precipitaciones ocurridas a partir de siembra y durante el ciclo del cultivo. La oportunidad de ocurrencia de las precipitaciones determina que se vean afectados distintos componentes del

rendimiento (*e.g.*, espigas m^{-2} , granos espiga $^{-1}$ y/o peso de los granos) y por lo tanto, además del valor absoluto en el contenido hídrico al momento de la siembra, sería esperable que la distribución de las precipitaciones durante el ciclo afectara diferencialmente los distintos componentes numéricos y por ende el rendimiento final alcanzado por el cultivo; aspecto de interés a abordar a futuro.

Por otro lado, la disponibilidad de N condicionó la respuesta del rendimiento a la disponibilidad de agua ya que independientemente de la condición hídrica, a mayor disponibilidad de N, mayor incremento de rendimiento para niveles crecientes de agua a siembra (y precipitaciones durante el ciclo del cultivo). El rendimiento alcanzado se incrementó ante aumentos en la disponibilidad de N a siembra de 50 a 100 $kg\ N\ ha^{-1}$ pero sin que evidencie luego una respuesta significativa para disponibilidades nitrogenadas de 100 a 150 $kg\ N\ ha^{-1}$ a excepción de años con altas disponibilidades iniciales de agua. Así, ante dosis crecientes de disponibilidades nitrogenadas se produjo un aumento en los rendimientos hasta un valor umbral en el cual incrementos en el N del suelo no fueron acompañados por variaciones en los rendimientos que justificaran una mayor fertilización (respuesta asintótica; ley de los rendimientos no proporcionales, Mitscherlich, 1909) para la mayoría de los años.

El rendimiento alcanzable representó un 45% del rendimiento potencial para una disponibilidad nitrogenada de 50 $kg\ N\ ha^{-1}$ y un 65% para disponibilidades nitrogenadas de 100-150 $kg\ N\ ha^{-1}$. Es decir que, en términos generales, incrementos en la disponibilidad de N hasta 100 $kg\ N\ ha^{-1}$ permitieron reducir la brecha existente entre el rendimiento alcanzable y el rendimiento potencial. Para trigos creciendo con limitaciones hídricas durante post-antesis el rendimiento alcanzable ha sido estimado en un 45-50% del rendimiento potencial (Eitzinger *et al.*, 2003; Abeledo *et al.*, 2008), y dentro del rango de brecha del 60-70% también estimado para trigos creciendo en zonas con menores limitaciones (Ghaffari *et al.*, 2001 para Reino Unido; Calviño y Sadras, 2002 para Argentina).

El análisis de la respuesta del rendimiento a la interacción N x agua permite enfatizar la importancia de conocer la disponibilidad inicial de agua en suelo de la cual se parte y requiere posteriormente estudiar la respuesta del rendimiento a la disponibilidad de N a siembra en función de las características propias del cultivar en cuestión y del sistema agrícola en el cual se encuentra inmerso el cultivo (Andresen *et al.*, 2001). En la agricultura actual la utilización de insumos (*i.e.*, fertilizantes) y la disponibilidad hídrica durante la estación de crecimiento del cultivo constituyen importantes condicionantes de los niveles de rendimiento a alcanzar. No obstante, alcanzar altos niveles de producción requiere no sólo el agregado de insumos al sistema sino también un uso racional de los mismos, lo que a su vez depende de la capacidad de respuesta con la cual los genotipos utilizados capturen y utilicen el insumo considerado y del contexto ambiental en el que esté creciendo el cultivo. La forma de lograr ello es por medio de la generación y difusión de información.

REFERENCIAS

- Abeledo, L.G., 2005. El mejoramiento del cultivo de cebada cervecera. Su impacto sobre el rendimiento potencial y alcanzable. Tesis doctoral. Escuela para Graduados, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A., 2008. Wheat productivity in the Mediterranean Ebro Valley: analyzing the gap between attainable and potential yield with a simulation model. *Europ. J. Agron.* 28, 541-550.
- Andresen, J.A., Alagarswamy, G., Rotz, C.A., Ritchie, J.T., LeBaron, A.W., 2001. Weather impacts on maize, soybean, and alfalfa production in the Great Lakes region, 1895-1996. *Agron. J.* 93: 1059-1070.

- Bannayan, M., Crout, N.M.J., Hoogenboom, G., 2003. Application of the CERES-Wheat Model for Within-Season Prediction of Winter Wheat Yield in the United Kingdom. *Agron. J.* 95, 114–125.
- Calviño, P., Sadras, V., 2002. On-farm assessment of constraints to wheat yield in the south-eastern Pampas. *Field Crops Res.* 74, 1-11.
- Chipanshi, A.C., Ripley, E.A., Lawford, R.G., 1999. Large-scale simulation of wheat yields in a semi-arid environment using a crop-growth model. *Agric. Syst.* 59, 57-66.
- Eitzinger, J., Trnka, M., Hösch, J., Zalud, Z., Dubrovský, M., 2004. Comparison of CERES, WOFOST and SWAP models in simulating soil water content during growing season under different soil conditions. *Ecol. Modell.* 171, 223-246.
- Evans, L.T., Fischer, R.A., 1999. Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Sci.* 39, 1544-1551.
- Gabrielle, B., Roche, R., Angas, P., Cantero-Martinez, C., Cosentino, L., Mantineo, M., Langensiepen, M., Hénault, C., Laville, P., Nicoullaud, B., Gosse, G., 2002. A priori parameterisation of the CERES soil-crop models and tests against several European data sets. *Agronomie* 22, 119-132.
- Ghaffari, A., Cook, H.F., Lee, H.C., 2001. Simulating winter wheat yields under temperate conditions: exploring different management scenarios. *Europ. J. Agron.* 15, 231-240.
- Mitscherlich, E.O., 1909. Das Gesetz des minimums und das Gestez des abnehmenden Bodenertrages. *Landwirtschaftliche Jahrbücher* 3, 537-552. Citado en: Colwell, J.D., 1994. Estimating fertilizer requirements (CAB International, Wallingford).
- Saseendran, S.A., Nielsen, D.C., Ma, L., Ahuja, L.R., Halvorson, A.D., 2004. Modeling Nitrogen Management Effects on Winter Wheat Production Using RZWQM and CERES-Wheat. *Agron. J.* 96, 615-630.
- Savin, R., Satorre, E.H., Hall, A.J., Slafer, G.A., 1995. Assessing strategies for wheat cropping in the monsoonal climate of the Pampas using the CERES-Wheat simulation model. *Field Crops Res.* 42, 81-91.
- Tsuji, G.Y., Jones, J.W., Balas, S. (eds.), 1994. DSSAT v.3. University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- van Ittersum, M.K., Rabbinge, R., 1997. Concepts in production ecology for analysis and quantification of agricultural input-output combination. *Field Crop Res.* 52, 197-208.
- Weiss, A., Hays, C.J., Won, J., 2003. Assessing winter wheat responses to climate change scenarios: a simulation study in the U.S. Great Plains. *Clim. Change* 58: 119-147.

COMO MELHORAR A EFICIÊNCIA DE USO DO NITROGÊNIO EM CEREAIS DE ESTAÇÃO FRIA

Christian Bredemeier

Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.

bredemeier@ufrgs.br

ABSTRACT

Current N fertilizer recommendations based on chemistry soil analysis have been used without considering the in-field variability of nitrogen availability. Thus, fertilizers are applied in a uniform manner over the field, i.e. a single nitrogen rate based on the average needs of the field as a whole is applied. On the other hand, different sites in the field can have different nitrogen supply capabilities and different crop yield potentials, requiring different fertilizer management. The objective of this chapter is to discuss the methodologies that can be used for estimating crop nitrogen status and optimum nitrogen rate. Furthermore, the use of reflectance sensors for site-specific nitrogen fertilization is discussed.

INTRODUÇÃO

O nitrogênio desempenha inúmeras funções na fisiologia da planta, sendo constituinte de paredes celulares, clorofila, proteínas, ácidos nucleicos e outros componentes da célula. A deficiência de nitrogênio na planta causa clorose das folhas, devido à redução do conteúdo de clorofila. Além disso, sua deficiência resulta em folhas menores e em menor afilamento, rendimento de grãos e teor de proteína nos grãos, bem como promove redução na taxa fotossintética por unidade de área foliar.

O aumento de produtividade proporcionado pelo nitrogênio pode ser atribuído, igualmente, aos seus efeitos sobre o crescimento do sistema radicular e aumento do tamanho e número de inflorescências por planta. Em muitos sistemas de produção, a disponibilidade de nitrogênio é quase sempre um fator limitante, influenciando o crescimento da planta mais do que qualquer outro nutriente.

Dada a sua importância e a alta mobilidade no solo, o manejo do nitrogênio tem sido intensamente estudado, no sentido de maximizar a eficiência do seu uso. Para tanto, tem-se procurado diminuir as perdas do nitrogênio no solo, bem como melhorar a eficiência na absorção e metabolização do N no interior da planta.

A eficiência da utilização do nitrogênio adicionado ao solo se refere ao grau de recuperação desse elemento pelas plantas, considerando as perdas que geralmente ocorrem. Normalmente, apenas cerca de 60% do nitrogênio aplicado sob a forma de fertilizante é utilizado pelas culturas. As perdas no solo são devido aos inúmeros processos aos quais o nitrogênio está sujeito, sendo este elemento perdido, principalmente, pela lixiviação de nitrato, volatilização de amônia e emissão de N_2 , N_2O e outros óxidos de nitrogênio.

A recomendação de adubação nitrogenada em espécies produtoras de grãos apresenta inúmeros desafios, em função da dificuldade de prever-se a quantidade de N mineralizado pelo solo a partir da matéria orgânica e da alta mobilidade do nitrato no perfil do solo. Além disso, normalmente existe grande variabilidade espacial do teor de nitrato e da capacidade de suprimento de N pelo solo, bem como do estado nutricional das plantas em relação ao N em condições de lavoura.

O manejo da adubação nitrogenada nas lavouras de trigo é uma prática baseada em poucos indicadores, que conferem baixa precisão, e tem sido realizada da mesma forma ao

longo dos anos. O uso do teor de matéria orgânica do solo e o tipo de resteva da cultura antecessora (soja ou milho) são os parâmetros empregados na recomendação da dose de N total a ser aplicada. Apesar de existirem diversas variáveis de planta e de solo, a utilização da quantidade de matéria orgânica do solo como parâmetro à adubação nitrogenada é o indicador predominante, pela facilidade de aplicação do método a campo e a sua forte difusão entre os técnicos extensionistas.

O uso desta metodologia, apesar de simples, é incompleto, pois a disponibilidade de nitrogênio não depende apenas do suprimento fornecido pelo solo, mas também da capacidade de assimilação de cada planta, ou o “status de N” da cultura. Por ocasião da adubação em cobertura na cultura do trigo (estádio de seis folhas completamente expandidas no colmo principal), a decisão em modificar ou não a dose recomendada acaba considerando aspectos subjetivos, que variam entre os técnicos de campo. O estado nutricional das plantas não é avaliado e o resultado é a aplicação de uma dose média na lavoura, beneficiando algumas áreas, enquanto que outras recebem super ou subdoses. Assim, a recomendação da adubação nitrogenada que não tenha base precisa das necessidades da planta leva a problemas relacionados à super ou subfertilização.

A superfertilização pode incrementar a lixiviação de nitrato e o acamamento de plantas, aliada à perda desnecessária de N e ao baixo retorno econômico da cultura. A subfertilização pode causar reduções consideráveis no rendimento de grãos. É importante que, para cada situação, as recomendações da dose de N relacionem-se com a necessidade da cultura.

Em muitos casos, a aplicação de fertilizantes nitrogenados é realizada sem levar em consideração a variabilidade espacial do solo e do crescimento da cultura na área. Assim, o nitrogênio é distribuído de maneira uniforme em toda a lavoura, ou seja, uma dose única baseada na necessidade média da área é aplicada. Por outro lado, diferentes áreas dentro de uma lavoura podem apresentar diferentes capacidades de suprimento de N e diferentes potenciais de rendimento, exigindo um manejo diferenciado do nitrogênio.

A partir do impulso das técnicas de agricultura de precisão, o estudo da variabilidade espacial da disponibilidade de nutrientes minerais em solos agrícolas tornou-se uma ferramenta eficiente para a introdução de novas práticas de adubação. A amostragem de solo detalhada da lavoura, com o georreferenciamento de cada ponto, permitiu adubações em taxa variável dos nutrientes exigidos. No caso do nitrogênio, é requisito necessário a quantificação do estado nutricional das plantas antes da aplicação do fertilizante. A quantidade de massa seca por planta ou o teor de N no tecido vegetal são formas precisas de expressar a possível resposta da planta ao fertilizante aplicado. Porém, a amostragem a campo e o processo de determinação laboratorial são demorados, resultando em um procedimento de custo elevado e limitada aplicação prática.

A agilização de avaliações a campo do estado nutricional das plantas utiliza instrumentos que permitem caracterizar as propriedades óticas da folha e do dossel, tais como transmitância, absorvância, reflectância e fluorescência. A reflectância é uma técnica utilizada no sensoriamento remoto, como forma de identificar a curva de acúmulo de biomassa das culturas ao longo do seu ciclo.

ÉPOCA DE APLICAÇÃO DE NITROGÊNIO EM COBERTURA

O efeito da época de aplicação de N em trigo e cevada foi objeto de diversos trabalhos nos últimos anos no Sul do Brasil. Bredemeier & Mundstock (2001), em trigo, e Wamser & Mundstock (2007), em cevada, definiram a emissão da sexta folha do colmo principal como o momento crítico para a concretização do potencial de rendimento e para a aplicação de N em

cobertura nestas culturas. É nesse momento que a planta inicia sua máxima exigência por nitrogênio, uma vez que se define o número máximo de afilhos emitidos pela planta (Mundstock, 1999). O N disponibilizado em cobertura neste estágio é importante na definição da sincronia de desenvolvimento foliar entre colmo principal e afilhos. A redução da mortalidade de afilhos consolida o número de espigas por área e o número de grãos por espiga (Bredemeier & Mundstock, 2001; Wamser & Mundstock (2007).

As plantas ao final do afilhamento já absorveram aproximadamente um terço do N que será utilizado em todo o ciclo. Quando elevadas quantidades de N forem absorvidas até o final desta fase, as plantas pouco responderão à adição de adubo nitrogenado em cobertura. Dessa forma, a absorção de N durante o afilhamento pode estabelecer o nível de suprimento deste nutriente em que as plantas se encontram e pode possibilitar a tomada de decisão de fornecimento de quantidades mais condizentes com as reais necessidades das plantas, em cada situação específica.

RECOMENDAÇÃO ATUAL DE ADUBAÇÃO NITROGENADA EM TRIGO

As recomendações de adubação nitrogenada no Rio Grande do Sul baseadas no teor de matéria orgânica tiveram início em meados da década de 60, com base em resultados de pesquisa obtidos com as culturas de maior interesse, como arroz, trigo e milho (Anghinoni, 1986). Porém, a utilização do teor de matéria orgânica como índice único de disponibilidade de nitrogênio para as culturas não é recomendada (Anghinoni, 1986), pois, apesar de ser a matéria orgânica uma importante fonte de N para as plantas, é necessário que este elemento seja liberado sob formas minerais (NO_3^- e NH_4^+) para que possa ser absorvido pelas plantas. Poletto (2004) considerou insuficiente este método para estimar com precisão o N suprido pelo solo. Com a existência de variabilidade espacial e temporal destes parâmetros em lavouras comerciais, geralmente opta-se por aplicar maiores doses de N para garantir elevados rendimentos (Poletto, 2004).

Este método já está em desuso na maioria dos países que tem a agricultura em estádios mais avançados e onde a utilização de N se faz com doses mais elevadas. Para que isto ocorra, há a necessidade de desenvolver estimativas mais precisas das reais necessidades das plantas.

Atualmente, as doses de N recomendadas para trigo no Rio Grande do Sul são baseadas no teor de matéria orgânica do solo, amostrado na pré-semeadura, e no tipo de resíduo vegetal da cultura antecessora (resteva). A aplicação de N é parcelada em duas épocas: a primeira por ocasião da semeadura e a segunda época (cobertura) entre 30 e 45 dias após (Reunião Da Comissão Brasileira De Pesquisa De Trigo E Triticale. 2008).

Por esta metodologia, é estabelecida a dose de N que deverá ser a aplicada na semeadura e em cobertura (emissão da sexta folha). Este método não é preciso para quantificar, por ocasião da emissão da sexta folha, a disponibilidade de N no solo e a demanda nutricional da planta (Poletto, 2004), não sendo adequado quando se busca a máxima eficiência de uso do nitrogênio, levando a freqüentes perdas de N por sub ou superfertilizações ao longo dos anos. Além disso, a análise da matéria orgânica é um método destrutivo e exigente de mão-de-obra, devido às amostragens a campo, o que a torna inapta sob o foco da aplicação de insumos em taxa variável e em tempo real (Molin, 2001).

Esta metodologia, apesar de pouco precisa, vem sendo utilizada ao longo dos anos nas mais diversas culturas, devido à facilidade da recomendação e à ampla difusão entre os profissionais da área de assistência técnica e extensão rural. Apesar de existirem outras formas de se determinar as quantidades de N a serem aplicadas através de variáveis de solo e planta, estas muitas vezes não são adotadas, devido a outros fatores que são limitantes ao seu emprego na prática da adubação nitrogenada em cobertura.

A forma como vem sendo recomendada a adubação nitrogenada é de fácil determinação, porém incompleta, já que a disponibilidade de N mineral no solo é função de atributos edafoclimáticos e não apenas do teor de matéria orgânica médio encontrado em cada lavoura. Outro fator que é variável e não é controlável no manejo da cultura é a presença de resíduos da cultura antecessora, os quais muitas vezes estão distribuídos desuniformemente ao longo de uma área. Estes irão afetar diretamente a quantidade de N disponível e o desenvolvimento inicial da cultura em sucessão, no caso o trigo, e, conseqüentemente, as doses de N necessárias para a obtenção de altas produtividades.

Com base no exposto, a condição de desenvolvimento e nutrição da planta não é levada em consideração no momento da determinação das doses de N que serão aplicadas em cobertura. Desta forma, as doses recomendadas, na maioria das vezes, não são precisas, ou seja, as reais necessidades da planta não são supridas. Desta maneira, sem a avaliação do estado nutricional e do "status de N" da cultura, a determinação de doses de N a serem aplicadas fica sujeita a erros sistemáticos e que podem variar entre os diferentes profissionais responsáveis por esta decisão, uma vez que critérios subjetivos são levados em consideração.

O resultado desta decisão, que é baseada em uma quantidade fixa, é a aplicação em excesso ou em deficiência de nitrogênio. Em outras ocasiões, onde a dose média adotada seja correta, haverá a aplicação de super ou subdoses na área, pois é normal a ocorrência de variabilidade do desenvolvimento das plantas dentro de uma mesma área. O resultado é a ocorrência de perdas do N aplicado e o não aproveitamento de todo o potencial produtivo da cultura. Este problema pode ser minimizado com a aplicação de N em taxa variável, ou seja, a variação da dose de N aplicada de acordo com a variabilidade espacial existente.

VARIÁVEIS DE PLANTA E SOLO COMO INDICADORES DA NECESSIDADE DE NITROGÊNIO

Vários parâmetros têm sido recentemente sugeridos como indicadores da necessidade de nitrogênio pelas culturas: a) análise do tecido vegetal; b) concentração de nitrato no colmo; c) concentração de N na planta; d) consumo de N pela cultura; e) teor de clorofila nas folhas; e f) estágio de desenvolvimento da cultura.

a) Análise do tecido vegetal

A análise do tecido foliar pode apresentar-se como uma importante alternativa no monitoramento do estado nutricional das culturas. Ela é baseada na premissa de que a quantidade de certo elemento na planta é uma indicação do suprimento existente no solo para aquele nutriente específico e, conseqüentemente, diretamente relacionado com a quantidade no solo. Neste caso, é essencial o conhecimento da relação entre a concentração do nutriente e o crescimento da planta (Carvalho et al., 1996). Se as concentrações críticas de nitrogênio no tecido vegetal são conhecidas, a deficiência potencial pode ser identificada antes do aparecimento dos sintomas visuais e o aporte deste nutriente pode ser realizado antes que o rendimento de grãos sofra decréscimos.

b) Concentração de nitrato no colmo

A avaliação da concentração de nitrato no colmo tem sido proposta como um método satisfatório para o monitoramento da deficiência de N em trigo (Elliot et al., 1987; Knowles et al., 1991). A grande limitação, porém, reside no fato que os níveis críticos de nitrato podem variar enormemente de local para local.

c) Concentração de N na planta

A determinação da concentração de N na planta tem se mostrado como um parâmetro extremamente importante na determinação da necessidade de fertilização nitrogenada (Vaughan et al., 1990). Vaughan et al. (1990) propuseram os limites críticos de N, ou seja, o nível de N abaixo do qual uma redução no crescimento poderia ocorrer, de 32 g kg⁻¹ e 27 g kg⁻¹ para os estádios Feekes 5 (início do alongamento dos entrenós) e Feekes 7 (alongamento dos entrenós - 2º nó visível), respectivamente. De acordo com estes mesmos autores, o estágio Feekes 5 seria o mais apropriado para a determinação citada, pois no estágio Feekes 7 a aplicação de N danificaria excessivamente as plantas. Roth et al. (1989) recomendam a utilização deste teste para a identificação de lavouras de trigo que provavelmente não responderão à aplicação de fertilizante nitrogenado em cobertura.

d) Consumo de N pela cultura

A utilização do consumo de N pela cultura como um indicador da necessidade de nitrogênio e como um preditor da quantidade de N exigida é indicada pela grande variação no consumo de N pela cultura de trigo nos diferentes estádios de desenvolvimento, em diferentes situações de manejo da adubação nitrogenada (Baethgen & Alley, 1989). Estes mesmos autores propõem um nível crítico de consumo de N de 95 Kg N ha⁻¹ no estágio Zadoks 30 (início do alongamento dos entrenós). A inclusão do componente produção de matéria seca no cálculo do consumo de N é provavelmente o fator mais importante em relação a melhor capacidade deste parâmetro em estimar a necessidade de nitrogênio, em comparação à concentração de N na planta.

Além da utilização das concentrações críticas na identificação de lavouras que provavelmente não responderão à aplicação de N, é desejável, igualmente, que se tenha um sistema que possa prever a dose ótima de N para lavouras cujo teste encontra-se abaixo do limite crítico. A avaliação da dose ótima de N em experimentos de campo e a sua regressão contra variáveis avaliadas no mesmo experimento (por exemplo, a concentração de N na planta) constituem-se em um procedimento que tem sido utilizado somente por um pequeno número de pesquisadores. Scharf & Alley (1993) e Scharf et al. (1993) desenvolveram sistemas de predição de doses ótimas de N baseados em análises na planta (número de afilhos e concentração de N) e no solo (teor de nitrato).

e) Teor de clorofila nas folhas

O nitrogênio é o fator dominante que afeta o conteúdo de clorofila nas plantas, o qual é, em geral, relacionado positivamente com o rendimento de grãos da cultura (Reeves et al., 1993). Inúmeros trabalhos mostraram que o teor de nitrogênio e de clorofila nas folhas estão correlacionados positivamente (Filella et al., 1995; Karrou & Maranville, 1995), sendo recomendada a utilização do teor de clorofila na folha como um indicador da necessidade de fertilização nitrogenada e da disponibilidade de N no solo.

A relação existente entre o conteúdo de N nas folhas e as taxas de assimilação de CO₂ tem sido objetivo de estudos envolvendo o trigo (Evans, 1983), a soja (Lugg & Sinclair, 1981) e o milho (Sinclair & Horie, 1989). Nos casos estudados, foi verificada uma alta correlação positiva (normalmente superior a 0,75), mostrando que uma fração substancial do nitrogênio foliar está associada ao aparato fotossintético. Nestes estudos, embora tenha sido verificada uma correlação positiva entre o teor de N nas folhas e a atividade fotossintética, a magnitude de resposta foi dependente da espécie, com o milho (espécie C₄) mostrando uma maior eficiência no uso do nitrogênio.

f) Estádio de desenvolvimento da cultura

A falta de qualquer nutriente em relação ao potencial exigido pela planta causa de imediato a interrupção do afilhamento e a redução da taxa de crescimento dos filhos mais jovens (Masle, 1985). Entre os nutrientes, o nitrogênio, quando em doses subótimas, atrasa a época de emergência dos filhos, retardando o seu desenvolvimento, além de promover uma diminuição no tamanho das folhas, principalmente pela redução no número e volume das células (Lawlor et al., 1989).

A quantidade de nitrogênio acumulado, o teor de N e a massa seca na parte aérea, apesar de serem indicadores eficientes da resposta à aplicação de fertilizantes nitrogenados (Bredemeier, 1999), são metodologias pouco empregadas, uma vez que são destrutivas e exigentes de mão-de-obra para amostragens a campo, além de demandarem tempo para análise dos resultados.

Para contornar esta limitação, surgem novas tecnologias, como as baseadas em ferramentas de sensoriamento remoto, que permitem o desenvolvimento de metodologias mais dinâmicas para os processos de adubação nitrogenada.

Um dos métodos utilizados baseia-se na análise da reflectância (Meneses, 2001). A reflectância (ρ) é definida como a razão entre a quantidade de radiação refletida e a radiação incidente. É uma técnica empregada no sensoriamento remoto, para obter informações sobre um objeto terrestre sem que haja contato físico com o mesmo (Molin, 2001).

Os objetos terrestres absorvem ou refletem a radiação incidente de modo diferente em cada uma das faixas do espectro eletromagnético. Assim, o estado nutricional das plantas em relação ao N pode ser estimado pela modificação da reflectância do dossel, uma vez que existe uma relação inversa entre a reflectância e a quantidade de clorofila na planta. A reflectância na região do infravermelho próximo é uma medição indireta da quantidade de biomassa, uma vez que este comprimento de onda é, em grande parte, refletido pelas paredes celulares das células. Quanto maior a biomassa da parte aérea, maior é a reflectância no infravermelho próximo.

As bases da utilização da reflectância de plantas como indicativo de estresses, nas faixas do espectro luminoso do vermelho (680-700 nm) e do infravermelho próximo (700-1300 nm), foram definidas por Carter & Knappa (2001). A correlação entre a reflectância na faixa de 680-700 nm e a concentração de clorofila nas folhas é determinante na estimativa do estado nutricional de uma planta (Gitelson et al., 1996). Estudos mostraram que nesta faixa ocorre o pico de máxima absorção da radiação fotossinteticamente ativa, diminuindo a reflectância com o aumento de concentração de clorofilas *a* e *b* e de carotenóides (Carter & Knappa, 2001).

A reflectância da vegetação varia com o comprimento de onda. Na região do visível, a reflectância não ultrapassa 10% da radiação incidente, caracterizando-se pela absorção acentuada produzida pelos pigmentos presentes nos cloroplastos das folhas (Almeida & Fontana, 2009). A partir de 700 nm, nota-se um gradiente acentuado, que marca a transição para uma elevada reflectância no infravermelho próximo, a qual corresponde a, aproximadamente, 40 a 60% da radiação incidente (Figura 1), onde ocorrem múltiplas reflexões e refrações, associadas a descontinuidades de índices de refração.

A reflectância da planta na faixa do infravermelho próximo é uma estimativa indireta do acúmulo de biomassa e do estágio de desenvolvimento de uma cultura. Esta radiação é pouco absorvida pela planta, porém é determinada pelas características das estruturas internas das folhas. Plantas jovens, plantas com menor quantidade de espaços do mesófilo foliar expostos ao ar intercelular e plantas com baixo espessamento de cutícula apresentam baixos

índices de refração da radiação no mesófilo e, portanto, menor reflectância nesta faixa do espectro eletromagnético (Slaton et al., 2001).

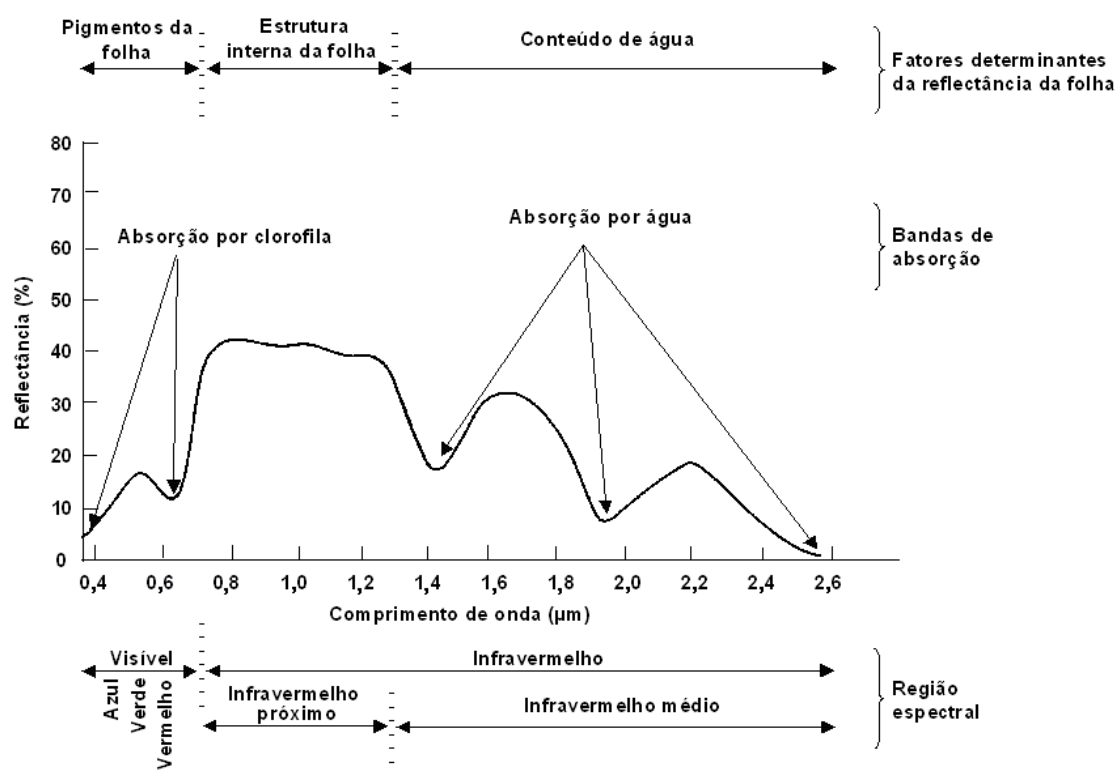


Figura 1. Curva típica de reflectância da vegetação. (Fonte: Rizzi, 2004).

ÍNDICES DE VEGETAÇÃO E SENSORES REMOTOS PARA SUA MEDIÇÃO

O índice de vegetação resulta da combinação dos valores de reflectância em dois ou mais intervalos de comprimento de onda e se correlaciona com a quantidade e o estado da vegetação em uma determinada área da superfície terrestre. Em função disto, uma característica inerente aos índices de vegetação é a redução no volume de dados a serem analisados, pois praticamente toda a informação referente à vegetação fica resumida a somente um valor numérico, ou seja, a informação registrada em algumas bandas (geralmente duas) passa a ser contida em apenas um índice, facilitando sua inserção em modelos agrometeorológicos-espectrais (Rizzi, 2004).

Entre os diversos índices de vegetação empregados em sensoriamento remoto, um dos mais utilizados é o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI – “Normalized Difference Vegetation Index”), dado pela relação:

$$NDVI = (pnir - pr) / (pnir + pr),$$

onde pnir e pr são as reflectâncias no infravermelho próximo e no visível, respectivamente. O Índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI) foi proposto por Rouse et al. (1973) para fins de quantificação do crescimento da vegetação e varia numericamente de -1 a +1.

O conhecimento do comportamento espectral da vegetação propiciou o desenvolvimento de sensores remotos adaptados para adubação nitrogenada em taxa variável

em lavouras comerciais. A vantagem na aplicação destes instrumentos é a rapidez na obtenção dos dados a campo, em tempo real.

A medição da reflectância visando estimar o estado nutricional das plantas pode ser empregada a campo pelo uso de sensores remotos montados em tratores, como, por exemplo, os sensores “Greenseeker” (www.ntechindustries.com) (Figura 2) e “N-sensor” (www.yara.com) (Figura 3).

O “Greenseeker” é um sensor desenvolvido pela Universidade de Oklahoma (EUA), na década de 90. Este aparelho utiliza diodos de emissão de radiação nas faixas do vermelho (650 nm) e infravermelho próximo (770 nm). A leitura de reflectância é calculada por um microprocessador interno, fornecendo o Índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI), que é transmitido a um computador portátil adaptado ao sensor. Atualmente, este sensor vem sendo amplamente utilizado para aplicações de nitrogênio em taxa variável em diversos países (Figura 2).



Figura 2. Sensor de reflectância (Greenseeker), para adubação nitrogenada em taxa variável.

Uma das grandes vantagens do sensor “Greenseeker” é a realização de avaliações do NDVI (Índice de vegetação por diferença normalizada) em tempo real em diferentes pontos da lavoura, em alta resolução espacial. Estas informações podem ser utilizadas como base para a realização da adubação nitrogenada em taxa variável, ou seja, a variação da dose de acordo com a variabilidade espacial existente, permitindo o ajuste da fertilização nitrogenada em diferentes pontos da lavoura.

O uso do NDVI como indicador do estado nutricional da planta em relação ao N deve ser precedido pela análise da sua relação com as variáveis tradicionais usualmente utilizadas para quantificação da condição nutricional das plantas (Raun et al., 2005; Grohs et al., 2009). Alguns exemplos da aplicação destes princípios são o modelo de predição de potencial de afilhamento em trigo, criado com base no NDVI (Phillips et al., 2004), e o modelo de estimativa da quantidade de N acumulada em trigo, desenvolvido por Serrano et al. (2000).



Figura 3. Sensor de reflectância (N-sensor), para adubação nitrogenada em taxa variável.

Trabalhos de pesquisa conduzidos com o “N-sensor” mostraram o potencial deste sensor em determinar o estado nutricional das plantas em relação ao nitrogênio e a biomassa das culturas (Huber et al., 2003; Schmidhalter et al., 2003).

A medição de variáveis do dossel durante o desenvolvimento da cultura, como o NDVI, é uma oportunidade para melhorar o rendimento e a qualidade de grãos, através da aplicação localizada de fertilizantes nitrogenados. Variáveis importantes neste contexto são a área foliar, a biomassa total e os teores de clorofila e nitrogênio na massa seca, as quais são indicadores da necessidade de N pelas culturas. As variações espaciais e temporais destas variáveis devem ser determinadas, de maneira que a quantidade de N aplicada em cobertura corresponda às exigências da cultura tanto quanto possível.

Dados de experimentos conduzidos com base em modelos de recomendação de doses de nitrogênio usando leituras do NDVI têm demonstrado redução em torno de 15% no uso de fertilizantes nitrogenados, comparativamente às áreas conduzidas com aplicação uniforme de N. Não foram encontradas diferenças significativas entre a produtividade em áreas manejadas com aplicação uniforme e com aplicação de N em taxa variável (Raun et al., 2005; Povh et al., 2008).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este novo enfoque do “sistema de manejo do nitrogênio” é decorrência da necessidade de uma nutrição nitrogenada mais equilibrada, em razão de: a) otimização de custos (obtenção de melhores respostas econômicas do insumo); b) otimização de respostas de rendimento de grãos; e c) controle da contaminação de águas subterrâneas e superficiais por nitrato, quando o N é colocado em excesso em relação às necessidades das plantas.

Estes aspectos levaram à criação de um novo sistema de produção de cereais de estação fria e o manejo do nitrogênio é baseado na produtividade da cultura e na exigência do N pela mesma. Disto decorreu a necessidade de realizar pesquisas da eficiência dos

fertilizantes, do “status” do N na planta e no solo, do estresse decorrente da falta de N e dos rendimentos de grãos a serem alcançados.

A recomendação de fertilizantes na Europa se baseia na análise do N mineral presente no perfil do solo por ocasião da semeadura, para estimar o suprimento do solo. As condições climáticas durante a estação de crescimento presentes naquele continente permitem uma boa estimativa do suprimento real de nitrogênio.

O aspecto mais complicado é a estimativa da suplementação do N em cobertura na emissão da sexta folha do colmo principal para atingir a real necessidade da cultura, uma vez descontada a quantia fornecida pelo solo. Para tanto, é necessário estimar o “status de N” da planta.

Espera-se que este novo enfoque tenha um grande impacto nas atividades agrícolas no Brasil nos próximos anos. Os benefícios ambientais da aplicação localizada de insumos agrícolas permitirão a continuidade da atividade agrícola sem comprometer o meio ambiente.

Os benefícios provenientes da aplicação localizada de insumos compreendem maior produtividade e possível redução da quantidade de insumos aplicada, além da redução do impacto ambiental resultante da atividade agrícola. A tecnologia de Agricultura de Precisão permitirá a construção de banco de dados espaciais e temporais de propriedades do solo e da cultura agrícola, os quais podem ser utilizados no desenvolvimento de técnicas visando o manejo sustentável das áreas agrícolas, com redução dos custos de produção e impactos ambientais.

A correta determinação do teor de N e da quantidade de biomassa da cultura pode levar a um inovador sistema de recomendação de fertilizante nitrogenado. Atualmente, as doses de N recomendadas pela Rede Oficial de Laboratórios de Análises de Solos (ROLAS) variam em função do teor de matéria orgânica do solo, potencial de rendimento e histórico da área. No Sul do Brasil, a matéria orgânica é o parâmetro indicativo da liberação de nitrogênio pelo solo durante a estação de cultivo. Esta recomendação, porém, é pouco precisa, visto que o processo de mineralização da matéria orgânica depende das condições ambientais.

Esta metodologia está em desuso na maioria dos países que tem a agricultura em estádios mais avançados. As necessidades de N em cobertura são baseadas em parâmetros (como a quantidade de energia refletida pelas plantas) que, com boa precisão, estimam a quantidade de N a ser aplicada em cada situação específica.

Com este novo enfoque, a fertilização nitrogenada é mais precisa e racional, pois visa otimizar as respostas do rendimento de grãos, evitar a aplicação de sub ou superdoses de N, controlar a contaminação de aquíferos por nitrato e reduzir custos de produção.

Resultados preliminares publicados por Stone et al. (1996) mostram que a eficiência no uso do nitrogênio aplicado pode aumentar em até 50% através do uso de sensores de reflectância. O aumento na eficiência de uso de nitrogênio na atividade agrícola exige, por outro lado, a determinação precisa do estado nutricional da cultura e da exigência de fertilizante nitrogenado. Neste sentido, existe a necessidade do desenvolvimento de sensores e técnicas de sensoriamento remoto, os quais sejam capazes de identificar áreas heterogêneas dentro da lavoura e de determinar a dose de N exigida em diferentes áreas dentro desta.

A otimização da eficiência de uso dos nutrientes aplicados é fundamental para se atingir altas produtividades de trigo, para reduzir o impacto ambiental e aumentar a rentabilidade da atividade agrícola. Para tanto, existe a necessidade de desenvolvimento e calibração de metodologias mais precisas para determinar as reais necessidades da planta e as doses de fertilizantes a serem aplicadas em cada situação específica (lavoura, ano), especialmente em relação ao nitrogênio.

REFERÊNCIAS

- Almeida, T.S.; Fontana, D.C. 2009. Desempenho dos índices de vegetação NDVI e PVI para a cultura da soja em diferentes condições hídricas e de sistema de manejo do solo. In: Anais Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, XIV, Natal, 2009. Natal: INPE, 2009. p.17-22.
- Anghinoni, I. 1986. Adubação nitrogenada nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina. In: SANTANA, M.B.M. Adubação nitrogenada no Brasil. Ilhéus: CEPLAC/SBCS, 1986, 1-18.
- Baethgen, W.E.; Alley, M.M. 1989. Optimizing soil and fertilizer nitrogen use by intensively managed winter wheat. I. Crop nitrogen uptake. *Agronomy Journal* 81, 116-120.
- Bredemeier, C. Predição da necessidade de nitrogênio em cobertura em trigo e aveia. 1999. 101 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1999.
- Bredemeier, C.; Mundstock, C.M. 2001. Estádios fenológicos do trigo para adubação nitrogenada em cobertura. *Revista Brasileira de Ciência do Solo* 2, 317-323.
- Carter, G. A.; Knappa, A.K. 2001. Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. *American Journal of Botany* 4, 677-684.
- Carvalho, J.G.; Lopes, A.S.; Guedes, G.A.A. 1996. Métodos de diagnose da fertilidade do solo e de avaliação do estado nutricional das plantas. Lavras: FAEPE, 116p.
- Elliot, D.E.; Reuter, D.J.; Growden, B.; Schultz, J.E.; Muhlhan, P.H.; Gouzos, J.; Heanes, D.L. 1987. Improved strategies for diagnosing and correcting nitrogen deficiency in spring wheat. *Journal of Plant Nutrition* 10, 1761-1770.
- Evans, J.R. 1983. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology* 72, 297-302.
- Filella, I.; Serrano, L.; Serra, J.; Penuelas, J. 1995. Evaluating wheat nitrogen status with canopy reflectance indices and discriminant analysis. *Crop Science* 35, 1400-1405.
- Gitelson, A. A.; Merzlyak, M. N.; Lichtenthaler, H. K. 1996. Detection of red edge position and chlorophyll content by reflectance measurements near 700 nm. *Journal of Plant Physiology* 148, 501-508.
- Grohs, D.S.; Bredemeier, C.; Mundstock, C.M.; Poletto, N. 2009. Modelo para estimativa do potencial produtivo em trigo e cevada por meio do sensor Greenseeker. *Engenharia Agrícola* 1, 101-112.
- Huber, G.; Maidl, F.-X.; Schächtl, J. 2003. Vergleichende Untersuchungen verschiedener Systeme der Teilschlagdüngung bei Winterweizen. In: Kauter, D.; Kämpf, A.; Claupein, W.; Diepenbrock, W. (Eds.). *Mitteilungen der Gesellschaft für Pflanzenwissenschaften*, 15., 2003. Kurzfassung der Vorträge und Poster. Stuttgart: Verlag Günter Heimbach, 2003. p.67-70.
- Karrou, M.; Maranville, J.W. 1995. Response of wheat cultivars to different soil nitrogen and moisture regimes. III. Leaf water content, conductance, and photosynthesis. *Journal of Plant Nutrition* 18, 777-791.
- Knowles, T.C.; Doerge, T.A.; Ottman, M.J. 1991. Improved nitrogen management in irrigated durum wheat using stem nitrate analysis: II. Interpretation of nitrate-nitrogen concentrations. *Agronomy Journal* 83, 353-356.
- Lawlor, D.W.; Kontturi, M.; Young, A.T. 1989. Photosynthesis by flag leaves of wheat in relation to protein, ribulose biphosphate carboxylase activity and nitrogen supply. *Journal of Experimental Botany* 40, 43-52.

- Lugg, D.G.; Sinclair, T.R. 1981. Seasonal changes in photosynthesis of field-grown soybean leaflets. 2. Relation to nitrogen content. *Photosynthetica* 15, 138-144.
- Masle, J. 1985. Competition among tillers in winter wheat: consequences for growth and development of the crop. In: Day, W.; Arn, R.K. (Eds.). *Wheat Growth Modelling*. New York: Plenum Press, p.33-34, 407p.
- Meneses, P.R. 2001. Fundamentos da radiometria óptica espectral. In: Meneses, P.R.; Netto, J.S.M. (Eds.). *Sensoriamento Remoto: reflectância de alvos espectrais*. Brasília: EMBRAPA Cerrados, 2001. p.15-40.
- Mundstock, C.M. 1999. Planejamento e manejo integrado da lavoura de trigo. Porto Alegre: Evangraf, 1999. 228p.
- Phillips, S.B.; Keahey, D.A.; Warren, J.G.; Mullins, G.L. 2004. Estimating winter wheat tiller density using spectral reflectance sensors for early-spring, variable-rate nitrogen applications. *Agronomy Journal* 96, 591-600.
- Poletto, N. 2004. Disponibilidade de nitrogênio no solo e sua relação com o manejo da adubação nitrogenada. 2004. 119 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.
- Povh, F.P.; Gimenez, L.M.; Salvi, J.V.; Molin, J.P. 2008. Aplicação de nitrogênio em taxa variável em trigo. Congresso Brasileiro de Agricultura de Precisão – ConBAP. CD-ROM, 2008.
- Raun, W.R.; Solie, J.B.; Stone, M.L.; Martin, K.L.; Freeman, K.W.; Mullen, R.W.; Zhang, H.; Schepers, J.S.; Johnson, G.V. 2005. Optical sensor-based algorithm for crop nitrogen fertilization. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 36, 2759-2781.
- Reeves, D.W.; Mask, P.L.; Wood, C.W.; DEIANEY, D.P. 1993. Determination of wheat nitrogen status with a hand-held chlorophyll meter: influence of management practices. *Journal of Plant Nutrition* 16, 781-796.
- Reunião Da Comissão Brasileira De Pesquisa De Trigo E Triticale. 2008. Indicações técnicas para a safra 2009: trigo e triticale. Passo Fundo: Embrapa Trigo/Embrapa Transferência de Tecnologia, 2008. 172p.
- Rizzi, R. 2004. Geotecnologias em um sistema de estimativa da produção de soja: estudo de caso no Rio Grande do Sul. 2004. 214 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Sensoriamento Remoto, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE), São José dos Campos, 2004.
- Roth, G.W.; Fox, R.H.; Marshall, H.G. 1989. Plant tissue tests for predicting nitrogen fertilizer requirements of winter wheat. *Agronomy Journal* 81, 502-507.
- Rouse, J.W.; Hass, R.H.; Schell, J.A.; Deering, D.W. 1973. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. In: NASA ERTS Symposium, v.3, p.309-317, 1973.
- Scharf, P.C.; Alley, M.M. 1993. Spring nitrogen on winter wheat: II. A flexible multicomponent rate recommendation system. *Agronomy Journal* 85, 1186-1192.
- Scharf, P.C.; Alley, M.M.; Lei, Y.Z. 1993. Spring nitrogen on winter wheat: I. Farmer-field validation of tissue test-based rate recommendations. *Agronomy Journal* 85, 1181-1186.
- Schmidhalter, U.; Jungert, S.; Bredemeier, C.; Gutser, R.; Manhart, R.; Mistele, B.; Gerl, G. 2003. Field-scale validation of a tractor based multispectral crop scanner to determine biomass and nitrogen uptake of winter wheat. In: European Conference on Precision Agriculture, 4., 2003. Wageningen: Academic Publishers, 2003. p.615-619.
- Serrano, L.; Filella, I.; Peñuelas, J. 2000. Remote sensing of biomass and yield of winter wheat under different nitrogen supplies. *Crop Science* 40, 723-731.

- Sinclair, T.R.; Horie, T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Science* 29, 90-98.
- Slaton, M.R.; Hunt Jr. E.R.; Smith, W.K. 2001. Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany* 88, 278-284.
- Stone, M.L., Solie, J.B., Raun, W.R., Whitney, R.W., Taylor, S.L., Ringer, J.D. 1996. Use of spectral radiance for correcting in-season fertilizer nitrogen deficiencies in winter wheat. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineering*, v.39, n.5, p.1623-1631, 1996.
- Vaughan, B.; Barbarick, K.A.; Westfall, D.G.; Chapman, P.L. 1990. Tissue nitrogen levels for dryland hard red winter wheat. *Agronomy Journal* 82, 561-565.
- Wamser, A.F.; Mundstock, C.M. 2007. Adubação nitrogenada em estádios fenológicos em cevada, cultivar "MN 698". *Ciência Rural* 4, 942-948.

COMO ENFOCAR EL MANEJO DE LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA EN CEREALES DE INVIERNO, PARA LA NUEVA REALIDAD AGRÍCOLA DEL URUGUAY

Esteban Hoffman, Carlos Perdomo y Oswaldo Ernst
Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay.
tato@fagro.edu.uy

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

El trigo pan (*Triticum aestivum L.*) y la Cebada cervecera (*Hordeum vulgare L.*), los dos principales cultivos de invierno en Uruguay han convivido compartiendo la misma zona agrícola en Uruguay. Históricamente su área se ha concentrado en el litoral oeste, aunque en los últimos años como consecuencia de la expansión agrícola y de la mano del cultivo de soja (*Glycine max L.*), y como necesidad del sistema, el área cultivada con trigo y cebada se expande hacia nuevas zonas (Arbeleche *et al.*, 2010; Pérez *et al.*, 2010). Estas nuevas zonas, en relación a la tradicional, además de las diferencias en cuanto al régimen térmico e hídrico, combinan suelos con escasa historia agrícola, y de grandes contrastes en fertilidad, capacidad de almacenaje de agua y drenaje interno (Molfino y Califra. 2004a; Molfino y Califra. 2004b). Estas variables y factores de producción, no solo determinan zonas agroecológicas distintas, sino que establecen grandes diferencias en la dinámica del nitrógeno de los suelos dentro y entre años.

Desde la mitad de la década del ochenta y hasta mediados del año 2000, el sistema agrícola se caracterizó por una rotación de cultivos y pasturas con leguminosas, dominado por cereales de invierno con una relación de cebada-trigo creciente, y áreas equivalentes de gramíneas C4 y cultivos oleaginosos, de verano (Arbeleche *et al.*, 2010). En este mismo periodo además el Uruguay pasó del laboreo a un sistema que hoy siembra más del 95 % de su superficie en siembra directa (MGAP, 2009). Esta situación generaba una elevada diversidad de ambientes antecesores tanto para el trigo como la cebada, con fuerte variabilidad en la oferta de nitrógeno (N) entre chacras y entre años (Perdomo *et al.*, 1999a). En este escenario, el riesgo del manejo subjetivo del N para el cultivo de cebada cervecera (considerando al Uruguay como un fuerte exportador de malta), lleva a que como resultado de una red experimental de más de 160 experimentos en cebada con financiación de la FAO-PNUD, por la Mesa Nacional de Entidades de Cebada Cervecera (MNECC), y por más de 45 experimentos en trigo financiados por el MGAP-SA, se genera a finales de la década del noventa, una propuesta de manejo objetivo para este nutriente (Perdomo *et al.*, 1999a; Perdomo *et al.*, 1999b y Hoffman *et al.*, 2001; Hoffman *et al.*, 2010).

Esta propuesta de manejo objetivo del N, considera tres momentos, cuyos niveles críticos (Nc) de referencia y modelos de ajuste de dosis por debajo del nivel crítico se pueden observar en las Figuras 1 y 2.

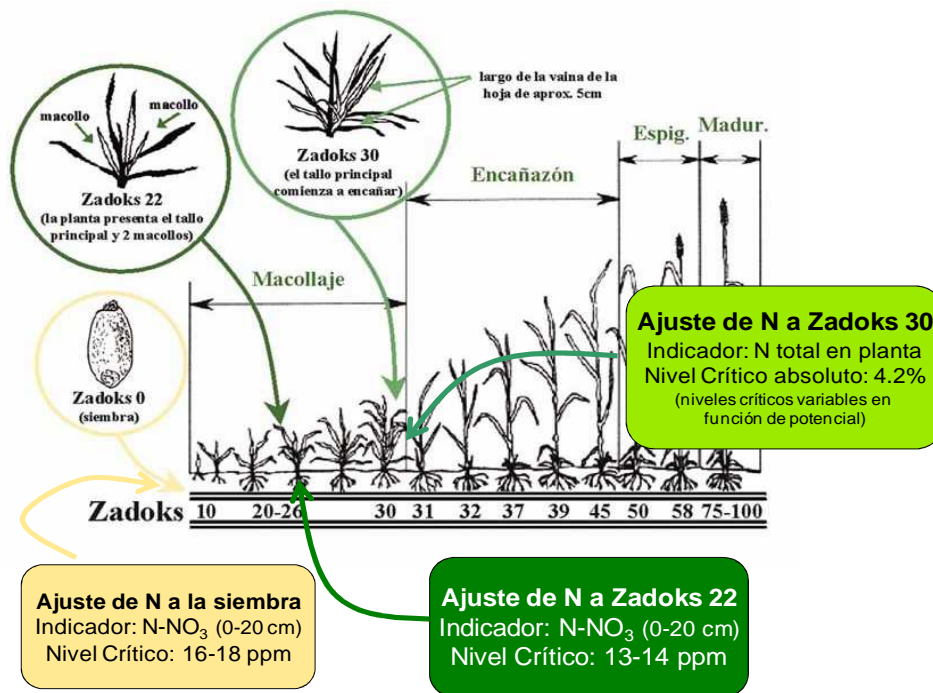


Figura 1. Esquema del modelo propuesto para el manejo del nitrógeno en cultivos de invierno en Uruguay. (Zadoks *et al.*, 1974; Perdomo *et al.*, 2001; Hoffman *et al.*, 2010).

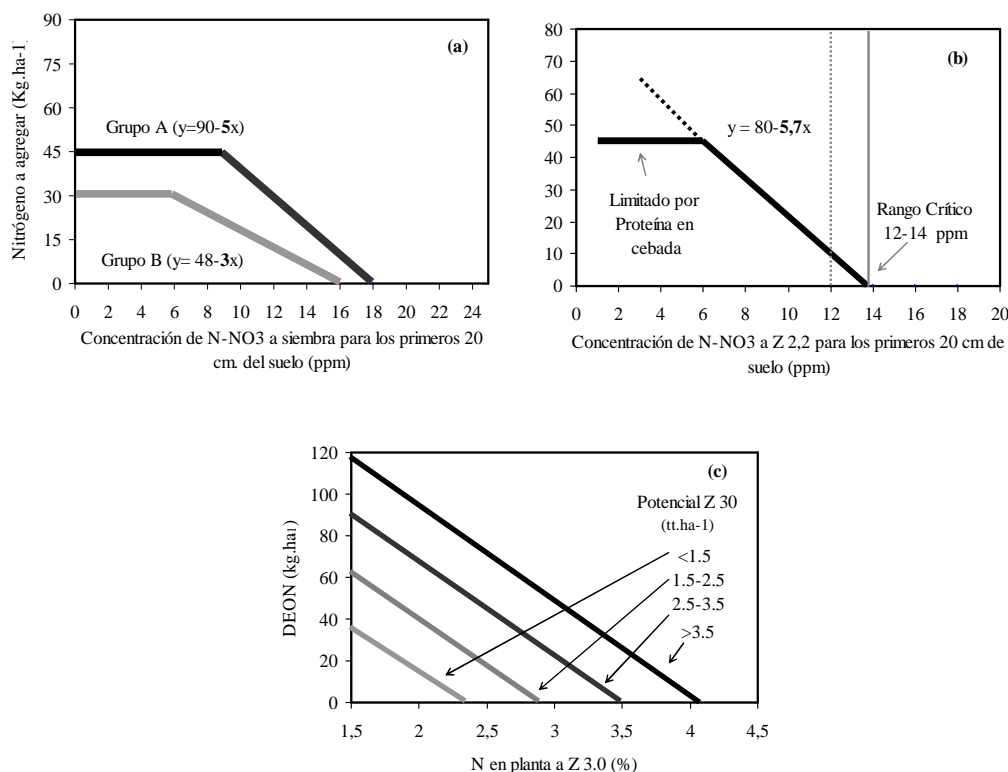


Figura 2. Modelos de ajuste de N, a) siembra. Grupo A, ambientes de alta respuesta a N, resultado de una combinación de chacras viejas, rastros de sorgo y/o barbechos cortos y Grupo B, chacras nuevas, rastros de girasol y soja, y adecuado largo de barbecho (Perdomo *et al.* 1999a). b) Zadoks 2.2 (Perdomo *et al.* 1999a; Hoffman *et al.*, 2001). c) Zadoks 3.0 (Baetghen, 1992).

¿QUÉ DEBEMOS ESPERAR DE LA RESPUESTA GENERAL AL N?

Tanto a la siembra como a inicios de macollaje (Zadoks 2.2), cuanto menor es la oferta de N por parte del suelo, mayor es la respuesta absoluta al agregado (Figura3).

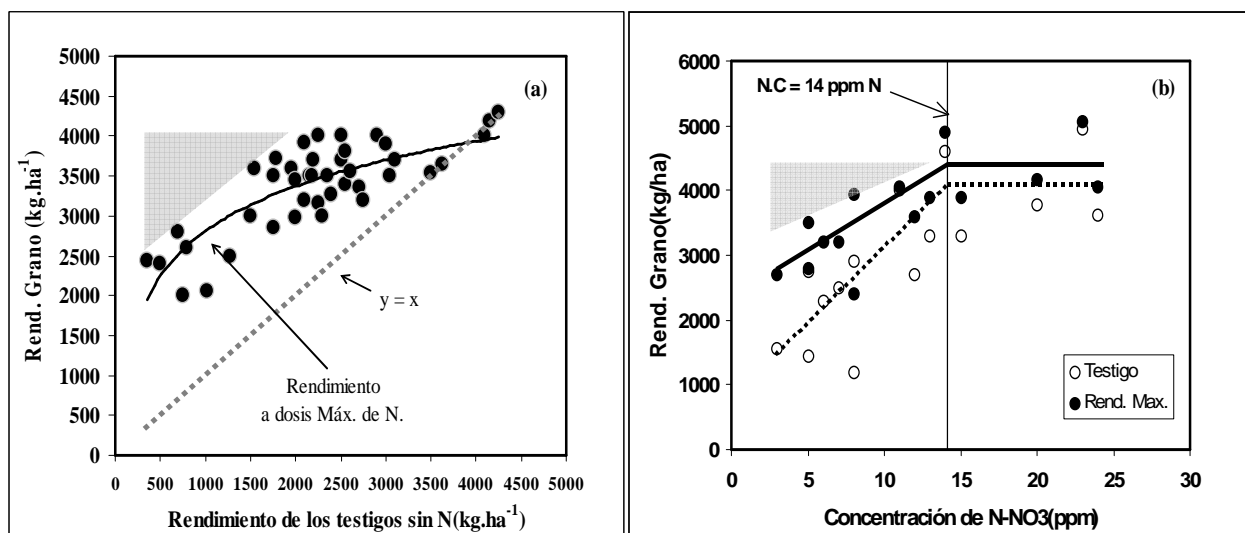


Figura 3. Respuesta al agregado de N en a) cebada a la siembra (Perdomo et al., 1999a) y b) en trigo a Zadoks 2.2 (Perdomo y Bordolli, 1999)

Si bien el incremento del rendimiento por agregado de N, es mayor cuando la oferta inicial por parte del suelo es más baja, la máxima dosis de N en estas situaciones no permite alcanzar el máximo rendimiento, indicando que existe otra limitante además de la nitrogenada. Muchos de los factores de manejo que explican la baja oferta inicial de N, también establecen limitaciones directas al potencial. Entre ellos, la edad de chacra, antecesores como el sorgo, y/o preparación del barbecho, limitaciones dadas por el tipo de suelo, y y/o estrés hídrico asociados (Ernst y Ritorni, 1983; Ernst *et al.*; 1995; Perdomo *et al.*, 1999a, Hoffman *et al.*, 2010).

Por el drenaje interno pobre dado por el tipo de suelo, el menor drenaje superficial asociado a topografías planas (Molfino y Califra, 2004a; Molfino y Califra, 2004b) y por el régimen de precipitaciones en invierno, las nuevas áreas agrícolas como las que se desarrollan en la zona centro (Durazno, Flores y Florida) y este (Cerro Largo, Treinta y Tres y Rocha), además de las probables mayores limitantes al potencial asociada al estrés hídrico (Figura 4), la dinámica del N en suelo en estos nuevos ambientes sería más extrema, con mayor presión de los factores de pérdida.

Si consideramos los cambios vertiginosos de la agricultura en los últimos 10 años, a más de 20 años de iniciados los primeros trabajos experimentales que permitieron desarrollar la propuesta de manejo de N para Uruguay, hoy la zona tradicionalmente agrícola también podría considerarse un ambiente nuevo.

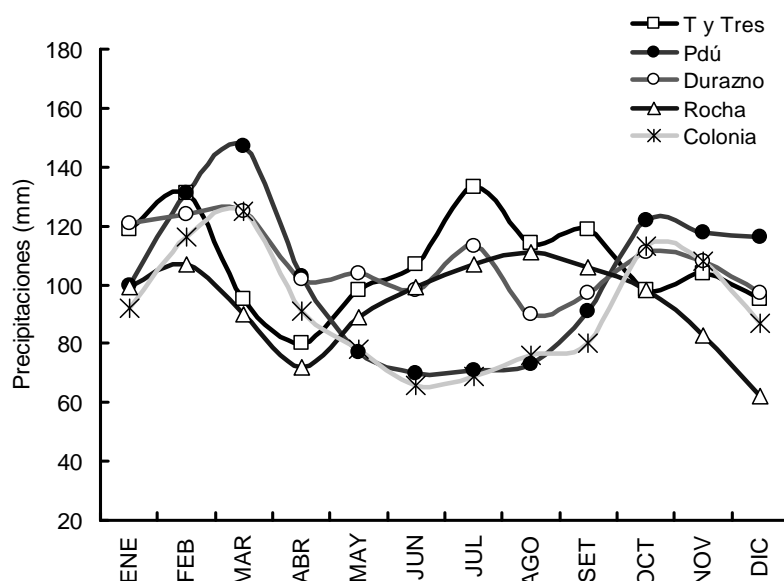


Figura 4. Precipitaciones promedio para 5 regiones contrastantes de Uruguay, 30 años (1975-2005). (Trabajo MGAP – Agencia Española de cooperación internacional (AEIC) – INIA – FAGRO, Copagran, Empresas de seguros, 2006).

¿SIGUE VIGENTE HOY LA PROPUESTA DE AJUSTE DE N HECHA HACE MÁS DE 10 AÑOS, PARA LOS CEREALES DE INVIERNO?

Intentando responder esta pregunta a partir del 2008, la Facultad de Agronomía- UDELAR propone a la MNECC, reeditar la Red de N en toda la región litoral W, apuntando en primer lugar a evaluar la vigencia de la propuesta de manejo de N para la nueva realidad del sistema de producción y manejo del cultivo en Uruguay. En segundo lugar y tomando sugerencias hechas por las empresas malteras, fueron evaluadas distintas estrategias alternativas de ajuste de N.

De los principales resultados de este trabajo, en la Figura 5, se presenta el ajuste entre respuesta observada al N, y la dosis total recomendada en pos-emergencia para el modelo de N vigente en Uruguay, en contraste con una de la propuestas alternativas (al N recomendado a Z 22, adicionar un 50 % más de N a Z 2.2 eliminándose el muestreo y ajuste a Z 3.0), para 18 sitios experimentales sin deficiencias de azufre (S), para el año 2009 (sin limitantes hídricas).

En ambos casos la eficiencia de uso del N (EUN) en pos-emergencia fue elevada, pero la opción de ajustar objetivamente solo a Z 2.2 y adicionar un 50 % sin considerar el muestreo y ajuste del N a Z 3.0, no parece ser una opción a ser tenida en cuenta por su menor precisión ($R^2=0.47$). A pesar de que transcurrieron 10 años desde la creación de modelo propuesto para cebada y trigo por Perdomo *et al.*, (1999a) y Hoffman *et al.*, (2001), el ajuste general del N pos-siembra observado, reafirma el concepto de que la forma más precisa de manejo del N en las condiciones de producción de Uruguay sigue estando basado en el monitoreo y ajuste objetivo a Zadoks 2.2 y Zadoks 3.0, a pesar que en este año los factores de pérdida no fueron relevantes, y que por tanto podría haber mejorado el desempeño de otra estrategias.

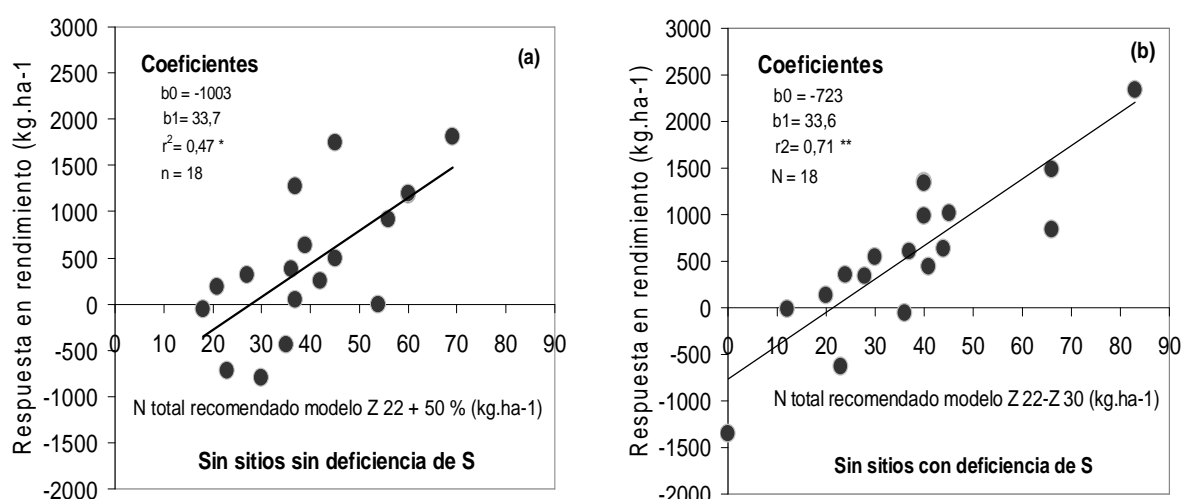


Figura 5. Respuesta al agregado de N total en cebada cervecera a nivel de chacras ubicadas en el litoral agrícola a) N agregado en base a recomendación de modelo a Z 2.2 + un 50 % de la dosis a Z 2.2; b) N agregado en pos-emergencia en base a recomendación de modelos a Z 2.2 y Z 3.0 (Proyecto Red Nacional de N en cebada Cervecera de la MNECC 2009 - Hoffman-Baeten, sin publicar).

En este mismo trabajo, y también como sugerencia por parte de las empresas malteras integrantes de la MNECC, y considerando como principal argumento de la propuesta, al incremento del área fertilizada en Uruguay con esquemas simplificados de balance (de tipo N objetivo), fue evaluado el ajuste de N a Z 2.0, en base a la misma propuesta evaluada por Prystupa *et al.*, (2008) en cebada cervecera en Argentina:

$$N_{\text{suelo}} (0-60 \text{ cm}) + N_{\text{fertilizante}} = \text{Rendimiento esperado (tt)} * 30 \text{ kg de N tt grano}^{-1}$$

Para el año 2008, el ajuste entre la dosis predicha por el tratamiento de balance simplificado y la dosis óptima observada, fue muy bajo ($R^2 = 0.09$; ns). Eliminando el error natural de estimación de rendimiento, y considerando el rendimiento real observado a la dosis óptima, el ajuste fue superior, aunque aun bajo y no significativo ($R^2 = 0.18$). Para el 2009, un año climáticamente contrastantes (primavera más húmeda), el ajuste entre dosis predicha por el tratamiento de balance simplificado (utilizando el rendimiento real final) y dosis óptima observada, se mantuvo muy bajo ($R^2 = 0.07$, ns), y no mejoró cuando los sitios fueron agrupados en función de bandas de potencial de Baetghen. (1992).

Estos resultados no consideran un juicio sobre la relación entre el rendimiento potencial de cada sitio y la oferta inicial de N (suelo + fertilizantes), ni tampoco la evaluación de la capacidad de ajuste de un balance completo (González Montaner *et al.*, 1997, citado por Alvarez. 2007), sino que se evaluó la oferta inicial de N en suelo, como único estimador de la respuesta probable al N. El bajo ajuste observado confirma que la respuesta al N es compleja, y que por tanto es poco probable que la dosis óptima de N en pos-emergencia pueda ser correctamente estimada en base a esquemas simplificados de balance, como los que están siendo actualmente utilizados en parte del área de cultivos de invierno en Uruguay.

En la Tabla 1, se presenta un resumen de la red de N en cebada financiada por la MNECC, en el año 2009, agrupando todos los sitios experimentales en función de 4 clases de respuesta al N estimada en base a N objetivo a Z 2.0, y los resultados de agregar N en función

de la propuesta de monitoreo a Z 2.2 y Z 3.0, así como los valores medios de potencial de mineralización (PMN), para cada clase.

Tabla 1. N a agregar en función de N objetivo, estimado a Z 2.0 y por monitoreo a Z 2.2 y Z 3.0, y los valores medio de PMN, para 4 clases de respuesta probable al N estimadas por N objetivo. Año 2009, 18 sitios experimentales sin deficiencias de azufre, ubicados en la zona litoral agrícola en Uruguay.

Clase de respuesta estimada en base a N Objetivo	Casos (%)	N a agregar por N Objetivo (kg.ha-1)	N recomendado en base a ajuste a Z 2.2 y Z 3.0 (kg.ha-1)	PMN (&) (ppm N-NH4)
Alta	25	86	38	28
Media	20	51	68	26
Baja	30	28	39	29
Nula	25	1	30	20
Promedio ponderado de N a agregar		40,4	42,3	

&.- Potencial de Mineralización neta (Stanford y Smith. 1972; Carriquiry *et al.*, 1999). En base a García *et al.*, (2009), el PMN, para todas las clases se ubicaría en la categoría de baja capacidad de aporte.

En el año 2009, sin limitantes hídricas para cultivos sembrados antes del 30 de junio, las cantidades de N a agregar para el promedio de todos los sitios por uno u otro método, no hubiesen diferido. Sin embargo por lo visto y discutido anteriormente, el ajuste con la respuesta al N observada hubiese significado resultados muy diferentes en cuanto a la EUN y calidad de grano.

Considerando que la propuesta realizada por Perdomo *et al.*, (1999a) y Hoffman *et al.*, (2001) para cebada y trigo en Uruguay, fue generada con otro tipo de cultivares y ambientes, con potenciales de rendimiento sensiblemente inferiores a los actuales, cabría la pregunta de si este modelo no subestima las necesidades de N, y por tanto no limita la concreción de potenciales más elevados ($> 6000 \text{ kg.ha}^{-1}$). En este sentido, en la Figura 6, se presenta para cuatro años contrastantes el número de granos máximo logrado para dos cultivares de trigo de diferentes potencial (testigos del programa de caracterización de cultivares de la EEMAC-FAGRO-UDELAR), sembrados en fecha óptima de siembra, libre de enfermedades y malezas, con P y S corregido, y la población ajustada al óptimo. En base a la información de la tabla 2, para esos mismos años se puede relacionar el potencial logrado con el régimen promedio de precipitaciones, los valores de N-NO₃ a siembra y Z 2.2, y contenido de N en planta a Z 3.0, y el agregado de N por estadio y total durante todo el ciclo de cultivo, en base a modelos de ajuste vigentes para Uruguay.

Más allá del efecto directo del régimen hídrico sobre el potencial (granos.m^{-2}), para estas condiciones de suelo y de manejo, el aporte de N estuvo asociado a las precipitaciones en los meses de invierno. Siguiendo la propuesta de ajuste de N para Uruguay (Figura 1 y Figura 2), la cantidades totales de N agregado variaron entre 0 y 114 kg.ha^{-1} . En los años 2008 y 2009, se lograron más de $23000 \text{ granos.m}^{-2}$ para el cultivar de mayor potencial, prácticamente sin agregado de N. Si bien en este caso no existe el testigo sin N para cada año, que permita asegurar que el mayor agregado se dio efectivamente en el ambiente de mayor respuesta, si, nos permite confirmar que se pueden alcanzar potenciales muy elevados sin agregados de N, cuando este se estima como innecesario.

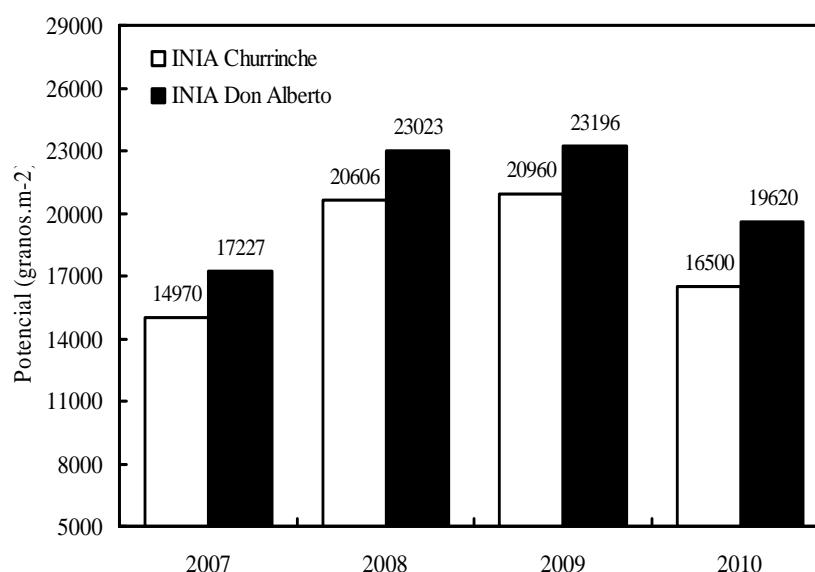


Figura 6. Número de granos máximo logrado para dos cultivares de trigo, sembrados en fecha óptima de siembra, libre de enfermedades y malezas, con P y S corregido, con la población ajustada al óptimo (Hoffman *et al.*, 2008; Hoffman *et al.*, 2009; Hoffman *et al.*, 2010b y datos no publicados del años 2010)

Tabla 2. Nitrógeno en suelo a siembra y Z 2.2 y planta a Z 3.0, agregado de N para cada estadio, y régimen de precipitaciones para cuatro años consecutivos del programa de caracterización de cultivares de trigo (Hoffman *et al.*, 2008; Hoffman *et al.*, 2009; Hoffman *et al.*, 2010b y datos no publicados del años 2010).

	Siembra	Z 2.2	Z 3.0	Siembra	Z 2.2	Z 3.0	Total
	-----N-NO ₃ 0-20 cm (ppm)-----		N en planta g.kg MS ⁻¹	----- N agregado (kg.ha ⁻¹) -----			
2007	9	14	4,0	20	0	0	20
2008	15	16	4,2	0	0	0	0
2009	16	28	3,8	0	0	20	20
2010	6	7	3,3	27	50	37	114

	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Setiembre	Octubre	Noviembre
	----- Precipitaciones mensuales (mm) -----						
2007	137	38	20	31	96	266	51
2008	66	17	85	58	59	88	55
2009	94	34	60	44	140	94	251
2010	72	69	138	116	126	45	26
Promedio 30^{&}	80	79	62	69	82	140	150

&.- Promedio histórico de 30 años para el departamento de Paysandú (1965-1994).

La discusión anterior parece ir en contra, de que es mayor la demanda y por tanto que se espera una respuesta superior al N, en la medida que se eleva el potencial, concepto implícito en el ajuste a Z 3.0 (Baetghen. 1992). Sin embargo es abundante la información nacional disponible en cuanto a que si el potencial se encuentra anteriormente limitando por otros factores de manejo o del ambiente, las necesidades de N son inferiores (Figura 7) y en general es suficiente un ajuste único en pos-emergencia.

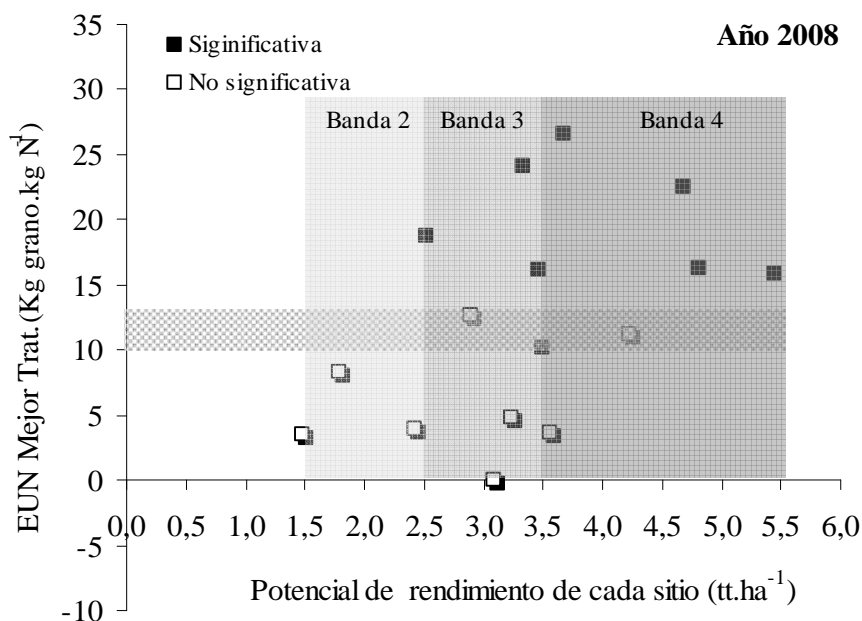


Figura 7. Eficiencia de uso del N (EUN) total agregado en función del potencial de cada sitio (sin incluir los ambientes deficientes en S), para cebada cervecera en el año seco 2008 (Red de N de la MNECC), en referencia a las bandas de potencial de Baetghen. (1992). Chacras de bajo potencial estuvieron asociadas a fechas de siembras posteriores al 30 de junio, en zonas con precipitaciones inferiores a los 100 mm durante el encañado y llenado de grano.

Cuando el potencial se ve condicionado, por ejemplo por la disponibilidad hídrica durante el período crítico definido por Fisher (1985), sea por deficiencia (Figura 7) o exceso (Figura 6), y más allá de que la oferta real de N también cambie con la condición hídrica específica, es altamente probable que las necesidades de N sean inferiores y la eficiencia del N agregado se reduzca. Sin embargo cuando esto no ocurre, el último ajuste del N a Z 3.0 y solo cuando el N se estima necesario, además de concretar rendimiento, la información disponible en Uruguay muestra tanto para cebada (Perdomo *et al.*, 1999a) como para trigo (Hoffman *et al.*, 1997), que también se concreta proteína en grano (Figura 8).

El agregado de N a Z 3.0 tanto para trigo como para cebada, utilizando las cantidades de N prevista por el modelo de Baethgen (1992), si bien no permitirían levantar el nivel de N en grano, como puede apreciarse en la Figura 8, si llevaría a evitar obtener muy bajos niveles que seguro comprometerían la calidad industrial. El ajuste objetivo del N en este estadio en base al modelo de Baethgen (1992) para el Uruguay, parece ser la forma más segura de manejar finalmente la relación entre la oferta total de N/rendimiento obtenido, determinante del nivel de proteína en grano, como fuese sugerido por Prystupa *et al.*, (2008).

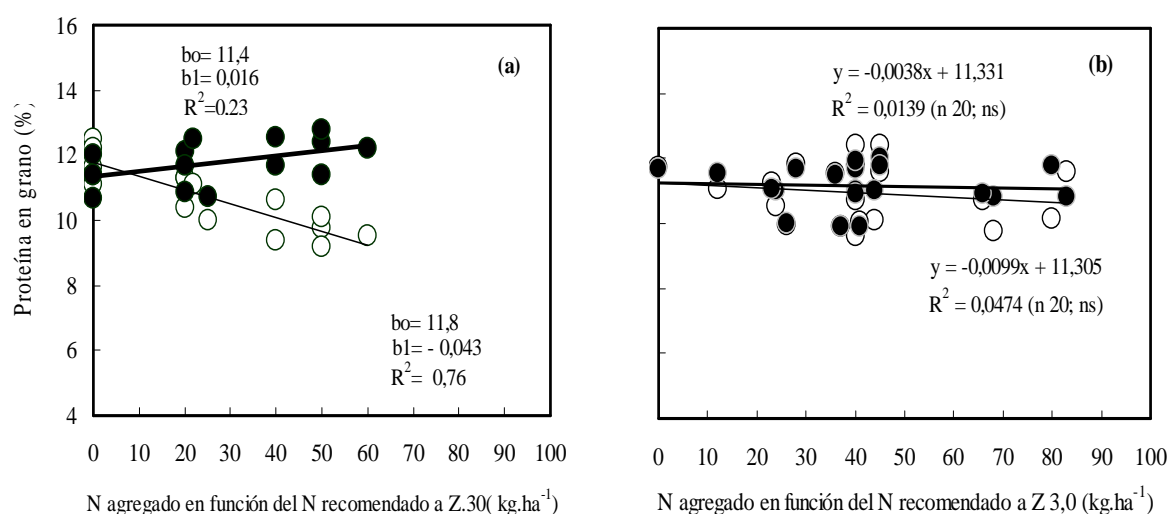


Figura 8. Nivel de proteína en grano de trigo (a) y cebada (b), en función del agregado de N a Z 3.0, según la recomendación en base a Baetghen (1992), para sitios experimentales ubicados en la región litoral. ●.- con nitrógeno a Z 3.0; ○.- sin nitrógeno a Z 3.0. (Cha y Duran. 2001 en trigo y resultados de la red de N de cebada cervecera año 2009, sin publicar).

CONSIDERACIONES FINALES.

Para las nuevas zonas agrícolas, antes de incursionar en la factibilidad de cambio del manejo del N, se hace necesario generar la información que posibilite un ajuste más preciso del resto de los componentes del manejo de cultivo. Para una proporción importante del área agrícola extra litoral W, deberíamos esperar, potenciales menores, más variables y mayores cambios en la dinámica del N, probablemente con un peso relativo mayor de los factores de pérdida como componente del efecto año.

Actualmente sigue siendo fuerte la evidencia de que en Uruguay, por la diversidad en tipo de suelos, variabilidad del régimen hídrico en invierno entre años y regiones, y el propio sistema de producción, la mejor alternativa (aunque de más compleja implementación) sigue siendo el monitoreo en los tres momentos en los que se basa la propuesta de Perdomo *et al.*, (1999a) y Hoffman *et al.*, (2001). Estrategias de manejo alternativos que hoy simplifiquen y que por tanto tiendan a elevar el nivel de adopción de un esquema de manejo de este nutriente (Hoffman y Ernst. 2007), tanto para el área tradicionalmente agrícola, como para la nuevas zonas, a priori debería convivir con un nivel menor de precisión y en algunos años con mayor riesgo en cuanto a la concreción de potencial y calidad de grano.

Todo avance del conocimiento que permita reducir el costo y los tiempos de muestreo, o permitir la mejora de tecnologías de ajuste de N en tiempo real, sin que ello signifique resignar EUN y niveles de precisión, tendrán un impacto relevante en la mejora del manejo de este nutriente a nivel de producción.

REFERENCIAS

- Alvarez, R. 2007. Fertilización de Trigo Capítulo 7 In: Fertilización de cultivos granos y pasturas. Diagnóstico y recomendación en la región pampeana. Alvarez, R. 2007. Segunda edición – ISBN 950-29-0869-4. Editorial FAUBA- Argentina 91-120 p
- Arbeleche, P, Ernst, O y Hoffman, E. 2010. La Agricultura en Uruguay y su Evolución - Capítulo 1. In: Intensificación agrícola: oportunidades y amenazas para un País productivo y natural. García Prechac, F.2010. CSIC –FAGRO-UDELAR. Uruguay.
- Baethgen, W. 1992. Fertilización nitrogenada de cebada cervecera en el litoral oeste del Uruguay. INIA La Estanzuela. Serie Técnica N° 24.
- Carriquiry, M., Morón, A.; Sauwchik, J. 1999. Potencial de mineralización de suelos del área agrícola del Uruguay. In: Comisión V Fertilidad de Suelos y Nutrición de Plantas. 14 Congreso Latinoamericano de ciencias de suelos. Chile, Nov. CD-Rom.
- Cha, G y Durán J. 2001. Respuesta al agregado de N tardío (Z 30 y Z 47) en rendimiento y calidad de trigo (*Triticum aestivum*). Tesis Ing. Agr. Montevideo Uruguay. Facultad de Agronomía. 92p.
- Ernst, O.; Ritorni, F. 1983. Manejo de trigo sobre rastrojos de sorgo. Tesis de Ing. Agr. Montevideo. Uruguay. Facultad de Agronomía-UDELAR. 98p
- Ernst, O.; Torres, D.; Chao, L.; Utermark, M. 1995. Sistemas de laboreo para trigo. In: Notas técnicas. Facultad de Agronomía-UDELAR. Nro 41: 19p
- Fisher R.A. 1985. Number of kernels en wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. J. Agric. Sci. Cambridge. 105: 255-267
- García, A.; Morón, A.; Quincke. A. 2009. El indicador del potencial de mineralización (PMN): Posible uso para recomendación de fertilización en trigo por el método de balance. In: Mejores practicas de manejo para una mayor eficiencia en la nutrición de cultivos. Simposio de Fertilidad. IPNI Cono Sur- Fertilizar AC. Mayo del 2009. Rosario-Argentina.218-220 p
- Hoffman E, Perdomo C y Ernst O. 1997. Fertilización nitrogenada en cultivos de invierno. EEMAC. Facultad de Agronomía. Revista Cangüé No. 10. 33-36p.
- Hoffman, E.; Perdomo, C.; Ernst, O.; Bordolli, M.; Pastorini, M.; Pons, C.; Borghi, E. 2001. Propuesta de manejo de la fertilización nitrogenada para cultivos de invierno en Uruguay. In: Seminario Nacional de discusión técnica. Junio del 2001. Paysandú-Uruguay. EEMAC-FAGRO-UDELAR.
- Hoffman, E., Ernst, O. 2007 Diagnóstico del manejo de la fertilización en cultivos de secano en Uruguay.. In. Seminario Internacional de Nutrición Vegetal. Criterios para la fertilización de cultivos y pasturas. Mayo del 2007. IPNI- FAGRO-UDELAR-INIA Paysandú. Uruguay. CD-Rom.
- Hoffman, E ; Mesa P; Fernández, R; Cadenazzi, M.. 2008 Caracterización de cultivares de trigo. Primer ciclo de Baguette 11, Baguette 13, Biointa 1002, Biointa 3000 y segundo ciclo de Biointa 1001. Informe a Criaderos Abril del 2008. EEMAC-Facultad de Agronomía-UDELAR. Uruguay.
- Hoffman, E, Fernández, R, Baeten, A, y Cadenazzi, M, 2009 Caracterización de cultivares de trigo Segundo ciclo de Biointa 1002, Biointa 3000, Baguette 11 y Baguette 13. Primer ciclo de: Nogal, Atlax, Centauro, Baguette 19 y Baguette 9. En 11^{ra} Jornada sobre rendimiento y calidad de trigo. Mesa Nacional del Trigo. Mercedes. 2009. 29p
- Hoffman, E., Perdomo, C.; Ernst, O.; Bordoli, M.; Pastorini, M., Pons, C.; Borghi, E. 2010. Propuesta para el manejo del nitrógeno en cultivos de invierno en Uruguay. In. Informaciones Agronómicas del Cono sur. IPNI-Instituto Internacional de Nutrición de Planta- ISSN 1666-7115- RPI. 782346. Nro 46. Junio del 2010. Argentina. 13-18p.

- Hoffman, Fajardo, Baeten, y Cadenazzi. M, 2010b. Caracterización de cultivares de trigo Segundo ciclo Nogal, Atlax, Centauro, Baguette 19 y Baguette 9. Primer ciclo de: Bointa 3004, INIA 2354, INIA Chimango, Cristalino y Meteoro. En 12^{ra} Jornada sobre calidad de trigo. Mesa Nacional del Trigo. Durazno. 33 p
- MGAP. 2009. Encuentras agrícola. Estadísticas Agropecuarias DIEA Invierno 2009- Serie Nro 279. http://www.agroterra.com.uy/archivos/encuesta_1_Encuesta%20Invierno%2009.pdf
- Molfino, J. H., Califra, A. 2004a. Evaluación del drenaje natural de las tierras del Uruguay (Primera aproximación). Departamento Estudios Básicos de Suelos y Evaluación de Tierras DSA/RENARE/MGAP.
- Molfino, J. H., Califra, A. 2004b. Evaluación del almacenaje natural de las tierras del Uruguay (Primera aproximación) Departamento Estudios Básicos de Suelos y Evaluación de Tierras DSA/RENARE/MGAP.
- Perdomo C.; Hoffman E.; Pons C.; Pastorini M. 1999a. Soil Nitrate Critical Levels and Nitrogen Requirements for Malting Barley in Uruguay; ASA, CSSA, SSSA Annual Meetings; Salt Lake City, Utah, USA.
- Perdomo, C.; E. Hoffman; M. Pastorini y C. Pons. 1999b. Fertilización en Cebada Cervecera. In: www.fagro.edu.uy/eemac/web/investig.html.
- Perdomo C; y J. M. Bordolli. 1999. Ajuste de la Fertilización Nitrogenada en Trigo y su Relación con el Contenido de Proteína en Grano. In: Resúmenes de la Primer Jornada sobre Rendimiento y Calidad de Trigo. Mesa Nacional de Trigo. Mercedes. 41-48.p.
- Perdomo, C.; Hoffman, E.; Pons, C.; Borghi, E. 2001. Fertilización en cebada Cervecera. Boletín de Divulgación Facultad de Agronomía - UDELAR - OIEA Gestión de la Nutrición de las Plantas, el Suelo y el Agua (ARCAL XXII). In: <http://www.fagro.edu.uy/talleres/cebada/Fert/Fert en Cebada w.html>.
- Perez, C., Hoffman, E. y Arbeletche, P. 2010 El cultivo de soja en Uruguay. In: Capítulo 6, Las enfermedades de la soja en el MERCOSUR Sillón, M. y Muñoz, R.. En imprenta
- Prystupa, O.; Bergh, R.; Ferraris, G.; Loewy, T.; Ventimiglia, L.; Gutiérrez Boem F.H.; Couretor, L. 2008. Fertilización nitrogenada y azufrada en cebada cervecera Cv. Scarlett. In. Informaciones Agronómicas del Cono sur. IPNI-Instituto Internacional de Nutrición de Planta- ISSN 1666-7115. Nro 38. Junio del 2008. Argentina. 5-11p
- Stanford, G.; Smith, S.J. 1972. Nitrogen mineralization potentials of soil. Soil Science Society of America Journal 36: 465-472
- Zadoks, J., T. Chang y C. Konzak. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Weed Res. 14:415-421.

SESIÓN 3

LIMITANTES IMPUESTAS POR EL ESTRÉS BIÓTICO A LA PRODUCCIÓN DE TRIGO Y CEBADA

REDUCCIONES EN EL RENDIMIENTO Y SUS COMPONENTES DEBIDO A ENFERMEDADES FÚNGICAS FOLIARES EN TRIGO

Román A. Serrago, Ramiro Carretero y Daniel Miralles
Universidad de Buenos Aires, IFEVA y CONICET, Argentina.
serrago@agro.uba.ar

INTRODUCCIÓN

En Argentina como en otras partes del mundo, las pérdidas de rendimiento causadas por las principales enfermedades foliares en trigo (i.e. “roya de la hoja”, “Septoriosis de la hoja” y “mancha amarilla”) han sido usualmente relacionadas a parámetros que cuantifican la enfermedad a nivel de planta, usando índices tales como incidencia y/o severidad (i.e. el número de órganos afectados/el número total de órganos evaluados x 100 o el área afectada del órgano/el área total evaluada x 100, respectivamente); o usando modelos basados en el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (Teng y Yuen, 1991). Estos modelos, aunque muy usados en términos prácticos debido a la simplicidad en la determinación de la incidencia y/o la severidad, están generalmente restringidos a las situaciones en donde fueron originalmente desarrollados y funcionan no tan eficientemente cuando se extrapolan a otras condiciones (Gaunt, 1995). Para desarrollar modelos que contemplen el efecto de las enfermedades en el rendimiento con una aproximación más realista y dilucidar cuales atributos del cultivo son afectados por las enfermedades foliares, es necesario comprender como las enfermedades foliares afectan los atributos ecofisiológicos que determinan el rendimiento a nivel de planta y de cultivo.

El rendimiento puede ser descripto como el producto de la materia seca total producida durante el ciclo del cultivo y la proporción de esa biomasa que es alojada en los granos (i.e. índice de cosecha). La producción de biomasa depende de (i) la radiación interceptada acumulada (RIA) y (ii) la eficiencia de uso de la radiación (EUR) (Monteith, 1977; Gardner et al., 1985; Johnson, 1987). De acuerdo a la ecuación derivada de la ley de Beer (Monteith y Unsworth, 1990), la radiación interceptada (RI) en un momento determinado es una función del índice de área foliar (IAF) y del coeficiente de extinción lumínica (k) determinado por la arquitectura del canopeo. Las enfermedades foliares pueden reducir RI debido a disminuciones en el IAF, las cuales están asociadas con procesos de senescencia foliar (Bergamin Filho et al., 1997; Jesus Junior et al., 2001; Bancal et al., 2007). La RI puede ser dividida en dos componentes, (i) la fracción de la radiación absorbida por el área sana (RA) y (ii) la fracción de radiación interceptada por áreas sintomáticas y muertas. La RA puede ser calculada como el producto de la RI y la parte sana del área foliar, la cual puede ser estimada como la resta entre 100 y la severidad de las enfermedades.

El otro parámetro que define la producción de biomasa es la EUR y parece ser más conservativa que la RIA. Sin embargo, los efectos de las enfermedades foliares en la EUR pueden ser explicados por (i) la reducción en la actividad fotosintética del área sana (también llamada β de Bastiaans) a nivel de hoja (Bastiaans, 1993; Béasse et al., 2000; Robert et al., 2004) o (ii) a la distribución vertical de las enfermedades entre los diferentes estratos foliares dentro del canopeo (Johnson, 1987; Bancal et al., 2007). Existe evidencia contradictoria de cómo este atributo es afectado por las enfermedades foliares. Las investigaciones llevadas a cabo en diferentes cultivos mostraron que el principal efecto de las enfermedades foliares fue sobre la captura y absorción de radiación, con nulo efecto en EUR (Waggoner y Berger, 1987; Bergamin Filho et al., 1997; Bryson et al., 1997; Jesus Junior et al., 2001; Bancal et al., 2007). Contrariamente, Madeira et al. (1994) trabajando con cultivos de vicia (Vicia faba) los cuales

fueron infectados con *Ascochyta fabae*, mostró que la producción de biomasa fue reducida ca. 20% debido principalmente a reducciones en EUR. Béasse et al. (2000) exploró los efectos de *Mycosphaerella pinodes* en los determinantes fisiológicos de la generación de biomasa de cultivos de arveja (*Pisum sativum* L.) mostrando menores valores de EUR en los cultivos infectados y ningún efecto sobre la radiación interceptada.

Las enfermedades foliares pueden afectar tanto el NG como el PG, dependiendo del estadio fenológico en el cual ocurre la infección (Madden y Nutter, 1995). Reducciones en el PG debido a infecciones por enfermedades foliares fueron ampliamente descritas en la literatura, principalmente asociadas con caídas en la duración del área foliar reduciendo la radiación interceptada durante el periodo de llenado de granos (Gooding et al., 2000; Dimmock y Gooding, 2002; Ruske et al., 2003; Robert et al., 2004). Sin embargo, diferentes evidencias en trigo mostraron amplias variaciones en la respuesta en PG cuando se realizaron aplicaciones de fungicidas durante el periodo de llenado de granos (Cornish et al., 1990; Gooding et al., 1994; Pepler et al., 2006). Estas variaciones podrían estar asociadas a: (i) el momento de la aplicación del fungicida de acuerdo a la biomasa del grano acumulada en ese momento (Dimmock y Gooding, 2002) y/o (ii) la cantidad de recursos disponibles por grano cuando el fungicida es aplicado. De acuerdo a este último punto, diferentes resultados fueron encontrados en la literatura. Kramer et al. (1980) hipotetizó que cultivares no tolerantes (i.e. grandes variaciones en el PG debido a enfermedades foliares) mostraron una relativamente baja relación fuente-destino y entonces cualquier pérdida en la capacidad fotosintética del canopeo no pudo ser compensada con la re-translocación de reservas. Contrariamente, Zilberstein et al. (1985) no pudo encontrar una asociación entre cultivares tolerantes (i.e. bajos o nulas variaciones en PG debido a enfermedades foliares) y no tolerantes y el tamaño del destino.

Durante el periodo de llenado de granos, la disponibilidad de asimilados para llenar los granos es provista por diferentes fuentes, como ser: (i) la radiación absorbida acumulada (RAA) y (ii) las reservas almacenadas en los tallos y que podrían ser re-translocados a los granos (Bingham et al., 2009). La disponibilidad de reservas, depende de las condiciones de crecimiento exploradas por el cultivo antes de antesis y su movilización es principalmente afectada por: (i) el tamaño del destino, (ii) las condiciones ambientales y (iii) los cultivares (Blum, 1998). En aquellas situaciones donde las enfermedades foliares reducen la RAA durante el llenado de granos, la importancia de las reservas almacenadas en tallos se vuelven particularmente importantes dependiendo del tamaño de destinos previamente establecido, para llenar completamente los granos formados (Gallagher et al., 1975; Zilberstein et al., 1985; Cornish et al., 1990; Gaunt y Wright, 1992). Probablemente, las diferencias encontradas en las reducciones en PG, debido a enfermedades foliares, podrían ser mejor explicadas por un modelo simple que incorpore las relaciones fuente-destino en términos de la RAA disponible por grano (RAAG) y la cantidad y capacidad de movilización de reservas almacenadas antes de antesis.

El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos de las enfermedades foliares aparecidas durante el periodo de llenado de granos sobre la captura y utilización de la radiación evaluando su efecto sobre el PG. La RAA y las reservas en tallos fueron medidas durante el periodo de llenado de granos para determinar su contribución relativa para el llenado de granos en cultivos de trigo sanos y enfermos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se condujeron experimentos en condiciones de campo durante cinco estaciones de crecimiento (2002, 2004, 2005, 2007 y 2008) en cuatro diferentes localidades (3 en la región

pampeana de Argentina y una en el noreste de Francia). Los experimentos en Argentina fueron llevados a cabo en: (i) el campo experimental del departamento de producción vegetal de la Universidad de Buenos Aires (34°35'S, 58°29'W) (BA), (ii) la estación experimental del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), EEA Pergamino, provincia de Buenos Aires (33°56'S, 60°34'W) (P) y (iii) en un lote comercial en la localidad de Arrecifes, Buenos Aires (34°05'S, 60°00'W) (A). En Francia, el experimento fue llevado a cabo en la estación experimental del INRA-EGC Grignon (48°51'N, 1°57'E) (G). Tres diferentes cultivares comerciales de trigo (i.e. Nidera Baguette 10, Klein Pegaso y Klein Don Enrique) fueron incluidos en los experimentos llevados a cabo en Argentina y dos cultivares comerciales (i.e. Isengrain -IS- y Soisson -SO-) fueron usados en los experimentos conducidos en Francia; los cultivares difirieron entre sí en precocidad, resistencia a “roya de la hoja”, “manchas foliares” y también en su rendimiento potencial. Para asegurar la infección de los cultivos y poder así establecer los tratamientos de control de enfermedades, los experimentos conducidos en Buenos Aires (2004, 2005, 2007 y 2008) se inocularon artificialmente con esporas de “roya de la hoja”. En los experimentos llevados a cabo en Pergamino, Arrecifes y Grignon (Francia) la aparición de las enfermedades en las parcelas fue debida a infecciones naturales (tratamientos E). Las parcelas correspondientes a los tratamientos sanos (S) fueron regularmente pulverizadas con fungicidas del tipo de los triazoles (750 cc ha⁻¹ de tebuconazole) cada 15 días para prevenir la infección con enfermedades foliares. La aplicación del fungicida se realizó a partir de la visualización de los primeros síntomas de la enfermedad. Para estimar los efectos de las enfermedades foliares sobre la producción de biomasa, el rendimiento y los componentes numéricos (NG y PG), se tomaron muestras de biomasa aérea de entre 0.3 y 0.5 m lineales en las hileras centrales de las parcelas (salvo en los estadios de antesis y madurez fisiológica, donde el tamaño de la muestra fue de 1 m). De todas las muestras se tomaron sub-muestras que fueron usadas para la medición de los diferentes componentes del área foliar. Para ello, las láminas de las hojas fueron separadas desde los tallos y vainas y aquellas hojas con, al menos, una porción verde en sus tejidos fueron pegadas en una hoja en blanco y digitalizadas con un escáner (con una resolución de 300 ppi). Las imágenes digitales fueron luego analizadas usando Assess program © (Lamari, 2002) para determinar el área foliar verde y no verde de las sub-muestras. Para llevar estos valores a unidad de superficie y entonces obtener el índice de área foliar verde (IAFV) y el índice de área foliar no verde (IAFNV), tanto las muestras de biomasa como las sub-muestras fueron puestas en estufa a 60 °C por 72 hs y luego pesadas. La transformación de los valores de área verde y no verde en valores de IAFV e IAFNV fueron realizados mediante sus pesos secos. El IAFV fue entonces obtenido de la suma del IAFV y del IAFNV.

El porcentaje del área foliar no verde a través del ciclo del cultivo (AFNV %) para cada estrato foliar en particular y el área bajo la curva del AFNV durante el período de llenado de los granos (ABAFNV), fueron calculados de acuerdo a las ecuaciones 1 y 2:

$$AFNV_i(\%) = (IAFNV_i / IAFV_i) \times 100 \quad \text{ec. 1}$$

donde i indica la posición vertical del correspondiente estrato foliar.

$$ABAFNV = \sum_{i=1}^{n-1} [(X_i + X_{i+1}) / 2] (t_{i+1} - t_i) \quad \text{ec. 2}$$

donde x representa el porcentaje de área foliar no verde (AFNV) en el momento t.

El AFNV (%) fue considerado como una aproximación de la epidemia de enfermedades foliares.

La RI fue estimada de acuerdo a la ecuación derivada de la ley de Beer (Monteith y Unsworth, 1990) ecuación 3:

$$RI_{(t)} = 1 - \exp^{-k \times IAFV_{(t)}} \quad \text{ec. 3}$$

donde $RI_{(t)}$ es la fracción de la radiación interceptada en un momento determinado y K es el coeficiente de extinción lumínica.

El coeficiente de extinción lumínica (k) usado para las estimaciones fue 0.62, el cual fue calculado desde los datos publicados por Osman (1971) alrededor de floración para cultivares de trigo primaverales. La RA fue estimada de acuerdo a la ecuación 4:

$$RA_{(t)} = RI_{(t)} \times (IAFV / IAFV) \quad \text{ec. 4}$$

Los valores de RI y RA para cada día fueron multiplicados por la correspondiente cantidad de radiación solar fotosintéticamente activa incidente e integrados a través del tiempo durante el período de llenado de granos para obtener la radiación interceptada acumulada (RIA) y la RAA, respectivamente. La EUR fue estimada durante el período de llenado de granos considerando la radiación interceptada (EUR_{int}) o absorbida (EUR_{abs}) y fue calculada como la pendiente de la radiación entre la biomasa acumulada y la RIA o la RAA, respectivamente. Las reservas fueron determinadas en los experimentos realizados en Grignon, Francia y en BA2007. Para ello, las raíces, los tallos más vainas, las láminas de las hojas y las espigas fueron separados y secados a 60°C por 72 hs. Las reservas fueron determinados solo en los tallos más vainas por extracción secuencial en etanol y agua, usando el método de determinación de anthrona desarrollado por Yemm y Willis (1954). La dinámica de las reservas en tallos fueron caracterizadas ajustando el siguiente modelo bi-lineal, ec. 5:

$$\begin{aligned} y &= a + bx(x \leq c) \\ y &= a + bc + d(x - c)(x > c) \end{aligned} \quad \text{ec. 5}$$

El modelo considera a las reservas (carbohidratos solubles en agua-CSA) (y) en relación a los días después de antesis (x) como una respuesta bi-lineal. Los parámetros con interés biológico fueron: (i) a , el cual representa los CSA en antesis (CSA_A), (ii) b , la tasa de almacenaje de los CSA (CSA_{TA}), (iii) c , el día después de antesis en el cual se alcanzó el máximo valor de CSA ($Día_{MAX}$) y (iv) d , la tasa de utilización de CSA (CSA_{TU}). El máximo valor de CSA (CSA_{MAX}) y el contenido de CSA alcanzado en madurez fisiológica (CSA_{MF}) fueron calculados a partir de los valores calculados por el modelo correspondiente a la ec. 4.

RESULTADOS

En la mayoría de los experimentos las enfermedades se desarrollaron después de antesis, durante el llenado de granos, aunque con diferente grado de incidencia y severidad dependiendo del año y del sitio experimental. Ninguna diferencia consistente fue observada entre tratamientos de nitrógeno en el AFNV (%) o el ABAFNV durante el período de llenado de granos (Figura 1).

Ninguna diferencia significativa fue observada entre tratamientos de fungicida (dentro de cada experimento) en la biomasa aérea en antesis. Los valores medios, considerando todos los experimentos, fueron de $850 \pm 251 \text{ g m}^{-2}$ y de $886 \pm 263 \text{ g m}^{-2}$ para tratamientos E y S,

respectivamente. Sin embargo, la biomasa aérea a cosecha, tomada como promedio de todos los experimentos, fue un 11% mayor en los tratamientos S ($1703 \pm 443 \text{ g m}^{-2}$), respecto de los tratamientos E ($1533 \pm 409 \text{ g m}^{-2}$). El rendimiento también fue mayor ($749 \pm 271 \text{ g m}^{-2}$) en los tratamientos S respecto de los tratamientos E ($646 \pm 246 \text{ g m}^{-2}$). En términos relativos, las mayores diferencias en rendimiento entre tratamientos de fungicida fueron encontradas en G2004IS (15.3% para N_0 y 17.1% para N_1), BA2007 (34.7% para N_1), BA2005 (47.0% para N_1) y A2002 (57.4%).

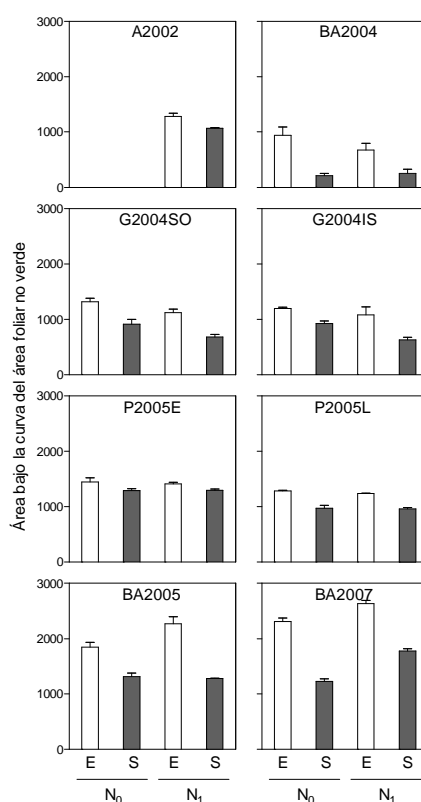


Figura 1. Área bajo la curva del área foliar no verde (ABAFNV) calculada durante el periodo de llenado de granos para todos los experimentos evaluados en este capítulo. E y S representan a los tratamientos enfermos y sanos, respectivamente.

La RAA calculada durante el período de llenado de granos fue mayor en los tratamientos S ($246 \pm 87 \text{ MJ m}^{-2}$) respecto de los tratamientos E ($184 \pm 74 \text{ MJ m}^{-2}$), ya que la aplicación de fungicidas incrementó la RAA ca. 34%, siendo este incremento mayor en N_1 (ca. 37 %) que en el N_0 (ca. 30%) (Tabla 3.2). Las variables EUR_{int} y EUR_{abs} calculadas durante el período de llenado de granos, mostraron un rango de variación de entre ca. 0.6 y 3.8 g MJ^{-1} y entre ca. 2.6 y 5.4 g MJ^{-1} para EUR_{int} y EUR_{abs} , respectivamente. Ambas eficiencias (i.e. EUR_{int} y EUR_{abs}) no fueron estadísticamente afectadas por las enfermedades foliares en ninguna situación experimental (Tabla 1). La EUR_{int} (promedio de todos los experimentos) mostró una leve tendencia a ser mayor en los tratamientos S con respecto a los tratamientos E ($2.64 \pm 0.65 \text{ g MJ}^{-1}$ y $2.43 \pm 0.82 \text{ g MJ}^{-1}$, respectivamente). Sin embargo, la EUR_{abs} promedio de todos los experimentos fue similar entre los tratamientos de fungicida (i.e. $3.54 \pm 0.57 \text{ g MJ}^{-1}$ y $3.44 \pm 0.78 \text{ g MJ}^{-1}$ para tratamientos E y S, respectivamente).

Tabla 1. Radiación absorbida acumulada (RAA) y eficiencia de uso de la radiación calculada como la radiación interceptada acumulada (EUR_{int}) y como la radiación absorbida acumulada (EUR_{abs}) para tratamientos enfermos (E) y sanos (S). Los códigos de los experimentos y tratamientos de N son mostrados en la tabla 2.1.

Código del experimento	Nitrógeno	RAA ($MJ\ m^{-2}$) ¹		EUR_{int} ($g\ MJ^{-1}$) ²		EUR_{abs} ($g\ MJ^{-1}$) ²	
		E	S	E	S	E	S
A2002	N ₁	49.3 b	73.1 a	0.57 a	1.56 a	3.86 a	5.43 a
BA2004	N ₀	165.1 b	216.4 a	3.59 a	2.35 a	4.37 a	2.63 a
	N ₁	169.2 b	192.3 ab	3.53 a	3.80 a	4.30 a	4.25 a
G2004SO	N ₀	261.4 b	346.3 ab	2.23 a	2.39 a	3.16 a	3.12 a
	N ₁	291.3 ab	375.5 a	2.28 a	2.28 a	3.33 a	2.86 a
G2004IS	N ₀	290.8 a	323.3 a	1.94 a	1.96 a	2.79 a	2.64 a
	N ₁	322.0 a	385.4 a	2.16 a	2.49 a	2.88 a	3.06 a
P2005E	N ₀	132.2 a	156.6 a	2.91 a	3.00 a	3.47 a	3.88 a
	N ₁	145.2 a	170.1 a	2.89 a	3.52 a	3.84 a	3.52 a
P2005L	N ₀	153.8 c	204.7 b	3.36 a	3.01 a	4.16 a	3.52 a
	N ₁	171.0 bc	252.6 a	2.64 a	3.15 a	3.46 a	3.90 a
BA2005	N ₀	170.8 b	190.4 b	2.21 a	2.19 a	2.89 a	2.87 a
	N ₁	149.1 b	243.4 a	2.93 a	3.49 a	4.37 a	4.19 a
BA2007	N ₀	150.7 b	291.7 a	1.79 a	2.17 a	3.37 a	2.74 a
	N ₁	132.8 b	268.2 a	1.40 a	2.24 a	2.89 a	2.99 a

¹Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$) para la interacción nitrógeno x fungicida dentro de cada experimento.

²Letras diferentes indican diferencias significativas ($p<0.05$) para los tratamientos de fungicida dentro de cada experimento y tratamiento de nitrógeno.

Con la excepción de BA2005 N₁ donde las enfermedades foliares redujeron el NG, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos de fungicida para esta variable. En promedio, el NG (considerando todo el set de datos) fue 19614 granos m^{-2} y 20752 granos m^{-2} para los tratamientos E y S, respectivamente. En contraposición a lo observado en el NG, las enfermedades foliares significativamente redujeron el PG en una alta proporción de los experimentos. Así, en promedio, el PG fue 32.2 mg grano⁻¹ y 35.3 mg grano⁻¹ para los tratamientos E y S, respectivamente, y el rango de PG varió desde 20.9 a 39.3 mg grano⁻¹ para el tratamiento E y desde 26.4 a 44.9 mg grano⁻¹ para el tratamiento S. Las mayores reducciones en el PG debido a las enfermedades foliares fueron encontradas en A2002 (ca. 21%), BA2005 N₁ (ca. 20%) y BA2007 N₁ (ca. 19%), mientras que en otros experimentos el PG fue poco o no fue afectado por las enfermedades foliares (e.g. BA2004, P2005 y BA2005 N₀). Los incrementos en el PG, expresadas en términos relativos respecto a los tratamientos E, debido a las aplicaciones de fungicidas, no fueron individualmente asociadas ni con el tamaño del destino (expresado por el NG), ni con el tamaño de la fuente de los tratamientos E (expresado por el RAA). Sin embargo, cuando la respuesta en el PG debido a la aplicación de fungicidas fue relacionada con la RAA por grano (RAA_G), se observó una asociación negativa la cual fue significativa en términos estadísticos ($r^2=0.80$; $p<0.05$) (Figura 2a). De este modo, a mayor cantidad de fuente disponible por grano, menor fue la respuesta a la aplicación de

fungicidas en cuanto al PG. Por el contrario, cuando cada grano que fue fijado en el cultivo no tuvo suficiente fuente para completar su llenado, existieron importantes incrementos en el PG cuando se aplicaron fungicidas (Figura 2a). Es importante remarcar, como fue evidente en la Figura 2a, que los datos obtenidos en los experimentos de Francia no pudieron ser correctamente ajustados a la relación negativa encontrada para los experimentos de Argentina, y por lo tanto fueron excluidos de la relación general encontrada entre la respuesta en el PG y la RAA_G (Figura 2a). Sin embargo, cuando la disponibilidad de fuente por grano fijado fue corregida por el PG de los tratamientos S (RAA_{GW} - considerada en esta tesis como una estimación del PG potencial) todos los datos, incluyendo los experimentos llevados a cabo en Francia, fueron ajustados en una única relación lineal ($r^2=0.79$; $p<0.05$; Figura 2b).

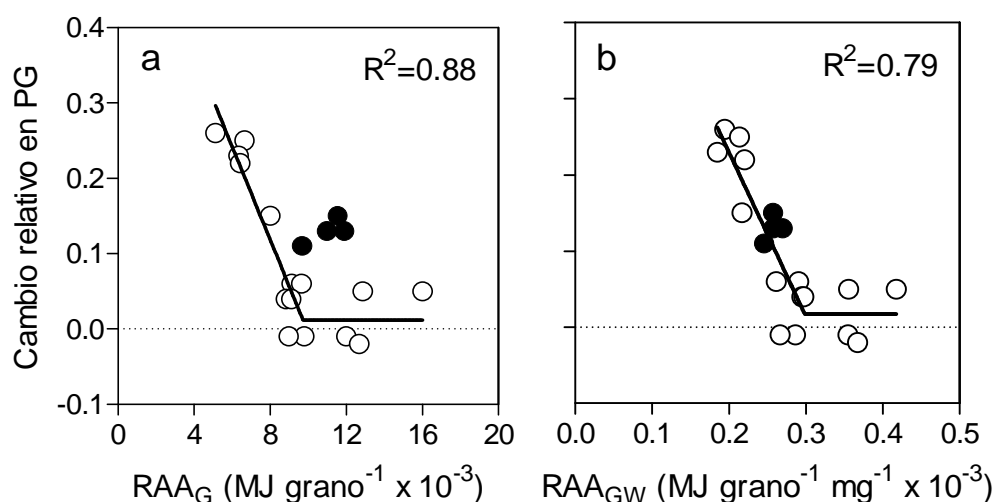


Figura 2. Relación entre los cambios relativos en peso de grano (PG) debido a la aplicación de fungicidas y (a) RAA_G y (b) RAA_{GW} . Símbolos vacíos y llenos representan los valores correspondientes a los experimentos de Argentina y Francia, respectivamente. La línea de regresión ajusta los valores correspondientes a los experimentos de Argentina (panel izquierdo) y de Argentina y de Francia juntos (panel derecho).

La dinámica de los CSA mostró dos diferentes fases: (i) una fase inicial de acumulación neta de CSA (fase de almacenaje) que representa el incremento neto en el contenido de CSA desde antesis (CSA_A) hasta su máximo valor (CSA_{MAX}) determinado por la tasa de almacenaje de CSA (CSA_{TA}) y (ii) una segunda fase donde los CSA son consumidos (fase de utilización) representando la movilización neta desde los órganos de reserva dentro de la planta a los granos en crecimiento, desde CSA_{MAX} hasta el contenido de CSA en madurez fisiológica (CSA_{MF}). El contenido de CSA_{MAX} fue reducido por las enfermedades foliares solo en BA2007 (ca. 17%), no observándose cambios en dicho parámetro en los experimentos realizados en Grignon, Francia (Tabla 2). En el mismo sentido, los parámetros que describen la etapa de almacenaje de CSA (i.e. CSA_A y CSA_{TA}) no fueron afectados por las enfermedades foliares, no observándose diferencias entre cultivos S y E (Tabla 2). De acuerdo a la etapa de utilización de CSA, los CSA_{MF} fueron reducidos por las enfermedades foliares (con la excepción de G2004IS N₁). Estas reducciones fueron consecuencia de diferencias en la tasas de utilización de CSA (CSA_{TU}), ya que las enfermedades foliares incrementaron la utilización de CSA durante el periodo de llenado de granos (Tabla 2).

Tabla 2. Máximo contenido de CSA (CSA_{MAX}), día en el cual el máximo contenido de CSA fue alcanzado ($Día_{MAX}$) y los parámetros que describen: (i) la fase de almacenaje; el contenido de CSA en antesis (CSA_A) y la tasa de almacenaje de CSA (CSA_{TA}) y (ii) la fase de utilización; la tasa de utilización de CSA (CSA_{TU}) y el contenido de CSA en madurez fisiológica (CSA_{MF}), medidos en tallos mas vainas en los experimentos de Grignon, Francia y Buenos Aires, Argentina. N y F representan los tratamientos de nitrógeno y fungicidas y su interacción (N x F). E y S representan tratamientos sanos y enfermos, respectivamente.

Experimento	Genotipo	Nitrógeno	CSA_{MAX} ($mg\ g^{-1}$)		$Día_{MAX}$ (día)		Fase de almacenaje				Fase de utilización			
							CSA_A ($mg\ g^{-1}$)		CSA_{TA} ($mg\ g^{-1}\ día^{-1}$)		CSA_{TU} ($mg\ g^{-1}\ día^{-1}$)		CSA_{MF} ($mg\ g^{-1}$)	
			E	S	E	S	E	S	E	S	E	S	E	S
G2004	Soisson	N ₀	346.	341.	12.	15.	251.	240.	8.6	7.1	11.	10.	61.	100.
			0	1	9	5	0	3	7	0	9	7		
		N ₁	338.	352.	13.	14.	234.	252.	7.9	7.2	11.	10.	38.	59.1
			2	6	8	7	4	0	7	6	3			
		N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
		F	ns	ns	ns	ns	ns	***	*					
		N x F	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns			
G2004	Isengrain	N ₀	403.	399.	16.	11.	288.	293.	7.4	9.4	17.	10.	11.	63.9
			8	1	8	8	5	5	0	7	2			
		N ₁	387.	380.	13.	14.	242.	251.	11.	8.8	14.	13.	6.1	3.9
			9	0	1	9	2	9	9	3	5			
		N	ns	ns	***	ns	ns	ns	ns	**				
		F	ns	ns	ns	ns	*	ns						
		N x F	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns					
BA2007	K. Pegaso	N ₀	233.	270.	15.	16.	92.6	82.9	10.	11.	17.	10.	5.7	90.8
			2	4	5	8			8	6	1	4		
		N ₁	201.	254.	15.	19.	105.	109.	6.8	7.9	13.	12.	5.7	72.6
			0	8	5	7	6	0			3	3		
		N	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns				
		F	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***				
		N x F	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns					

Los asteriscos indican el nivel de significancia como: * ($p < 0.1$), ** ($p < 0.05$) y *** ($p < 0.01$); ns = no significativo.

Con el objetivo de comprobar si los cambios en el PG debido a las enfermedades foliares fueron consecuencia de cambios en el PG potencial o debidos a limitaciones en la fuente de asimilados para el llenado de los granos, en dos años (2007 y 2008) se realizaron tratamientos de modificación en la relación fuente-destino (i.e. desespiguillados). En los tratamientos S la liberación de recursos durante el llenado de granos (i.e. a través de los tratamientos de desespiguillado) no produjo aumentos significativos en el PG en ningún año ni en ninguna posición de espiguilla. En este sentido, el PG en los tratamientos de desespiguillado fue, para las posiciones apicales y centrales de las espiguillas, de 32.2 mg y de 36.8 mg para el año 2007 y de 29.3 mg y 33.6 mg para el año 2008. Sin embargo, en los tratamientos E el comportamiento observado en el PG ante la liberación de recursos fue diferente respecto de lo observado en los tratamientos S ya que incrementó el PG (Figura 3).

En el año 2007, la liberación de recursos aumento el PG ca. 25 y ca. 20% en las espiguillas apicales y centrales, respectivamente. Del mismo modo, en el año 2008 la liberación de recursos aumentó el PG ca. 16% y ca. 22% en las espiguillas apicales y centrales, respectivamente (Figura 3).

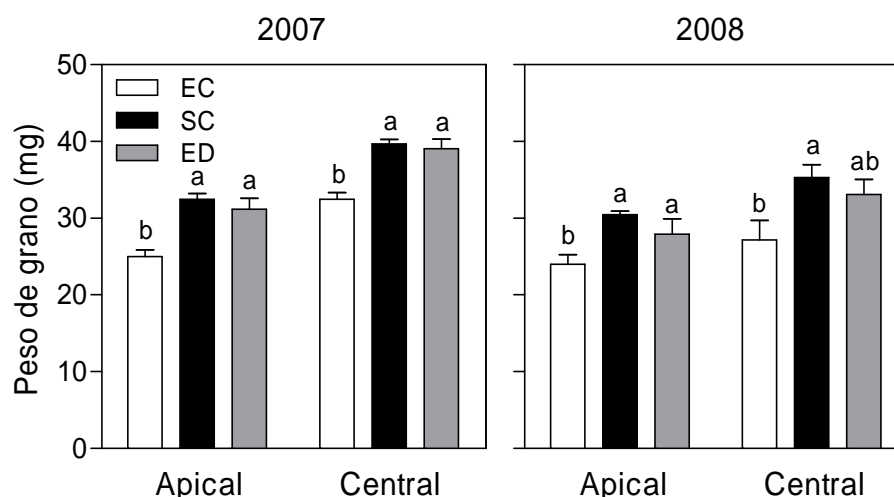


Figura 3. Peso de grano para las dos posiciones de espiguilla dentro de las espigas de vástagos principales en el año 2007 y en el año 2008. E y S corresponden a tratamientos enfermos y sanos, respectivamente. D y C corresponde a espigas desespiguilladas y controles sin desespiguillar, respectivamente. Letras distintas indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

MODELO DE PREDICCIÓN DE RESPUESTA AL FUNGICIDA

En la Figura 4 se esquematiza la respuesta esperada en el PG al control de enfermedades foliares en cultivos con bajo y alto potencial de rendimiento. De esta manera, la respuesta será alta (i.e. máximos de hasta un 25% según los resultados encontrados en esta tesis) en cultivos con elevado potencial de rendimiento pero con escasa fuente disponible durante el llenado de grano (i.e. bajos valores de RAA), mientras que la respuesta será baja o nula en cultivos con bajo potencial de rendimiento y con suficiente área foliar durante el llenado de granos (i.e. altos valores de RAA) que permita cubrir la demanda de los destinos previamente generados. Entre estas dos situaciones extremas, también podemos esperar respuestas intermedias (i.e. entre 5% y 10%) en cultivos con bajo potencial de rendimiento y bajos valores de RAA y en cultivos con alto potencial de rendimiento y elevados valores de RAA durante el llenado de granos.

Además del mecanismo principal que controla la respuesta en el PG anteriormente descrito, los resultados encontrados en este trabajo permitieron especular con un segundo mecanismo vinculado con el PG potencial. Si bien en este trabajo no se condujeron experimentos que permitan confirmar estas especulaciones, el hecho de que en los experimentos realizados en Francia (con mayor PG en las situaciones sanas) la respuesta en el PG fue mayor que en los experimentos de Argentina a igualdad de RAA_G permitiría dar sustento a estas especulaciones.

En la Figura 4 se puede observar que cuando un cultivo de alto potencial de rendimiento con altos valores de cobertura durante el llenado de granos tiene además alto PG potencial la respuesta esperada al control de enfermedades foliares en el PG puede ser también media-alta (i.e. entre 10% y 20%).

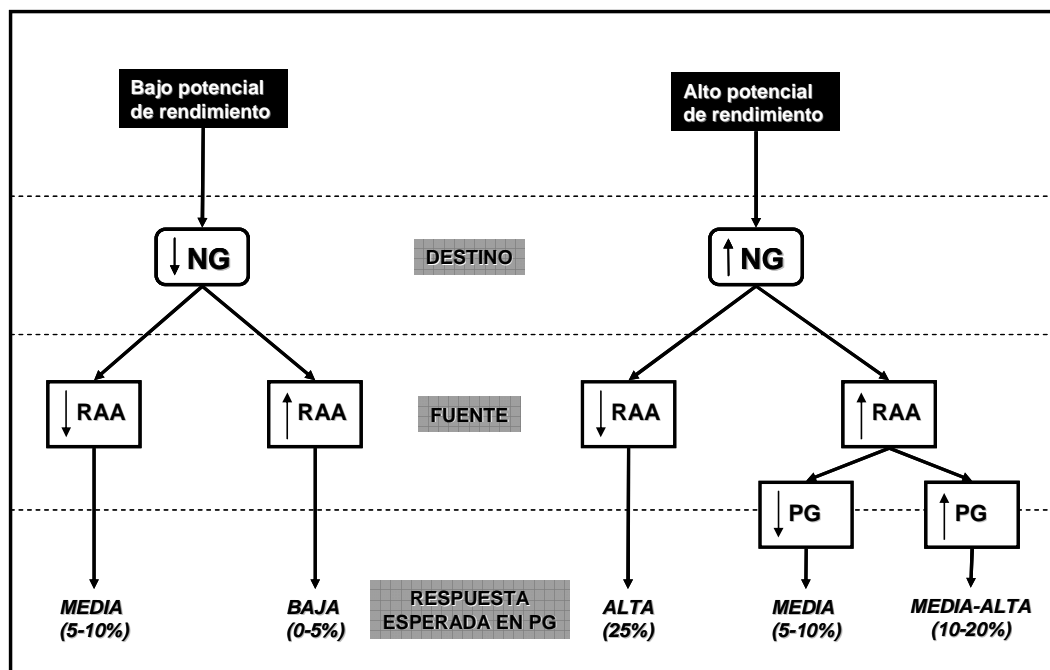


Figura 4. Esquema sencillo para describir la respuesta esperada en el PG al control de enfermedades foliares en cultivos con bajo y alto potencial de rendimiento. En estos últimos se le agrega la condición de alto PG potencial (experimentos de Francia).

BIBLIOGRAFÍA

- Bancal, M.-O., Robert, C., Ney, B., 2007. Modelling wheat growth and yield losses from late epidemics of foliar diseases using loss of green leaf area per layer and pre-anthesis reserves. *Ann. Bot.* 100, 777-789.
- Bastiaans, L., 1993. Effects of leaf blast on photosynthesis of rice.1. Leaf photosynthesis. *Neth. J. Plant Pathol.* 99, 197-203.
- Béasse, C., Ney, B., Tivoli, B., 2000. A simple model of pea (*Pisum sativum*) growth affected by *Mycosphaerella pinodes*. *Plant Pathol.* 49, 187-200.
- Bergamin Filho, A., Carneiro, S.M.T.P.G., Godoy, C.V., Amorim, L., Berger, R.D., Hau, B., 1997. Angular leaf spot of Phaseolus beans: Relationship between disease, healthy leaf area and yield. *Phytopathology* 87, 506-515.
- Bingham, I.J., Walters, D.R., Foulkes, M.J., Paveley, N.D., 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. *Ann. Appl. Biol.* 154, 159-173.
- Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100, 77-83.
- Bryson, R.J., Paveley, N.D., Clark, W.S., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., 1997. Use of in-field measurements of green leaf area and incident radiation to estimate the effects of yellow rust epidemics on the yield of winter wheat. *Eur. J. Agron.* 7, 53-62.
- Cornish, P.S., Baker, G.R., Murray, G.M., 1990. Physiological responses of wheat (*Triticum aestivum*) to infection with *Mycosphaerella graminicola* causing Septoria tritici blotch. *Aust. J. Agric. Res.* 41, 317-327.
- Dimmock, J.P.R.E., Gooding, M.J., 2002. The effects of fungicides on rate and duration of grain filling in winter wheat in relation to maintenance of flag leaf green area. *J. Agric. Sci.* 138, 1-16.

- Gallagher, J.N., Biscoe, P.V., Scott, R.K., 1975. Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *J. Appl. Ecol.* 12, 319-336.
- Gardner, F.P., Pearce, R.B., Mitchel, R.L., 1985. *Physiology of crop plants*. Iowa State University Press, USA.
- Gaunt, R.E., 1995. The relationship between plant disease severity and yield. *Annu. Rev. Phytopathol.* 33, 119-144.
- Gaunt, R.E., Wright, A.C., 1992. Disease-yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. *Plant Pathol.* 41, 688-701.
- Gooding, M.J., Dimmock, J.P.R.E., France, J., Jones, S.A., 2000. Green leaf area decline of wheat flag leaves: the influence of fungicides and relationships with mean grain weight and grain yield. *Ann. Appl. Biol.* 136, 77-84.
- Gooding, M.J., Smith, S.P., Davies, W.P., Kettlewell, P.S., 1994. Effects of late-season applications of propiconazole and tridemorph on disease, senescence, grain development and the breadmaking quality of winter wheat. *Crop Prot.* 13, 362-370.
- Jesus Junior, W.C., Vale, F.X.R., Coelho, R.R., Hau, B., Zambolim, L., Costa, L.C., Bergamin Filho, A., 2001. Effects of angular leaf spot and rust on yield loss of *Phaseolus vulgaris*. *Phytopathology* 91, 1045-1053.
- Johnson, K.B., 1987. Defoliation, Disease, and Growth: A reply. *Phytopathology* 77, 1495-1497.
- Kramer, T., Gildemacher, B.H., Ster, M., Parlevliet, J.E., 1980. Tolerance of spring barley cultivars to leaf rust, *Puccinia hordei*. *Euphytica* 29, 209-216.
- Lamari, L., 2002. *ASSESS: Image Analysis Software for Plant Disease Quantification*. APS, University of Manitoba, Winnipeg, Canada.
- Madden, L.V., Nutter, F.W.J., 1995. Modeling crop losses at field scale. *Can. J. Plant Pathol.* 17, 124-137.
- Madeira, A.C., Clark, J.A., Rossall, S., 1994. Growth and light interception in field bean (*Vicia faba*) infected by *Ascochyta fabae*. *J. Agric. Sci.* 123, 225-232.
- Monteith, J.L., 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B*, pp. 277-294.
- Monteith, J.L., Unsworth, M.H., 1990. *Principles of environmental physics*. Edward Arnold, London.
- Osman, A.M., 1971. Dry-matter production of a wheat crop in relation to light interception and photosynthetic capacity of leaves. *Ann Bot* 35, 1017-1035.
- Pepler, S., Gooding, M.J., Ellis, R.H., 2006. Modelling simultaneously water content and dry matter dynamics of wheat grains. *Field Crops Res.* 95, 49-63.
- Robert, C., Bancal, M.-O., Nicolas, P., Lannou, C., Ney, B., 2004. Analysis and modelling of effects of leaf rust and *Septoria tritici* blotch on wheat growth. *J. Exp. Bot.* 55, 1079-1094.
- Ruske, R.E., Gooding, M.J., Jones, S.A., 2003. The effects of adding picoxystrobin, azoxystrobin and nitrogen to a triazole programme on disease control, flag leaf senescence, yield and grain quality of winter wheat. *Crop Prot.* 22, 975-987.
- Teng, P.S., Yuen, J.E., 1991. Epidemic models: lesions from plant pathology. In: Levin, M.A., Strauss, H.S. (Eds.), *Risk Assessments in Genetic Engineering*. McGraw-Hill, New York, pp. 272-296.
- Waggoner, P.E., Berger, R.D., 1987. Defoliation, Disease, and Growth. *Phytopathology* 77, 393-398.
- Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extract by anthrone. *Biochemistry* 57, 508-514.

Zilberstein, M., Blum, A., Eyal, Z., 1985. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of postanthesis speckled leaf blotch stress. *Phytopathology* 75, 226-230.

CONTROL GENÉTICO DE ENFERMEDADES: ACERCAMIENTOS PARA IDENTIFICACIÓN Y UTILIZACIÓN DE GENES DE RESISTENCIA CUALITATIVA, CUANTITATIVA Y TOLERANCIA

Ariel Julio Castro

Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay.

vontruch@fagro.edu.uy

INTRODUCCIÓN

Las enfermedades son una de las principales limitantes de los cultivos agrícolas en América Latina, siendo causantes de importantes pérdidas en rendimiento y calidad. Una forma de control del problema es el control químico con fungicidas. Estas aplicaciones pueden ser afectada por las condiciones ambientales en el momento de aplicación, son poco viables en los sistemas de subsistencia y pueden afectar la sustentabilidad económica del cultivo en los sistemas más empresariales. El desarrollo de cultivares con un mejor comportamiento sanitario es el mecanismo más económico y apropiado desde el punto de vista ambiental para el control de las enfermedades en plantas. Es un objetivo clave en los programas de mejoramiento genético y la durabilidad de ese mejor comportamiento es un factor de gran importancia y requiere un conocimiento profundo de las especificidades del sistema huésped-patógeno.

En términos clásicos, los principales mecanismos mediante los cuales la planta puede reducir los daños por enfermedad se clasifican en tres grandes tipos: escape, tolerancia y resistencia. El escape, mediante el cual la planta evita que sus momento más susceptibles no coincidan con el momento de desarrollo del patógeno, es explotado mediante herramientas fenológicas y de manejo. Por razones de espacio no lo desarrollaremos en el presente trabajo.

La tolerancia es la capacidad de mantener el comportamiento productivo en presencia de la enfermedad. A modo de ejemplo en casos donde no hay diferencias en la sintomatología de la enfermedad (similares niveles de infección) se pueden observar diferencias en el comportamiento agronómico y fisiológico siendo los cultivares más tolerantes aquellos que presentan menores mermas en su comportamiento (Cuadro 1). Uno de los problemas prácticos del uso de la tolerancia como criterio de selección es que no es simple de determinar y requiere un contraste entre cultivares y entre comportamientos en presencia y ausencia de enfermedad para su determinación.

La clasificación de la resistencia genética es un tema controversial, con abundante literatura en torno a los méritos de los distintos tipos de resistencia. Los fenotipos resistentes constituyen un continuo, desde las respuestas hipersensitivas propias de los sistemas con patógenos biotrofos, hasta mecanismos que implican una modesta reducción en la tasa de desarrollo de la enfermedad. El término “resistencia cualitativa” se refiere a una respuesta a la enfermedad que puede ser fácilmente descrita en términos de resistente (R) vs. susceptible (S). Es generalmente asociada a relaciones gen a gen (Flor, 1946) y significa que para la expresión de la resistencia debe darse la interacción de un gen de avirulencia en el patógeno y un gen de resistencia en el huésped. El término “resistencia cuantitativa” refiere, en cambio, a un tipo de resistencia que no permite una fácil clasificación (R vs. S) y puede ser descrita en base al porcentaje de severidad, donde el alelo resistente, permite cierto desarrollo de síntomas bajo condiciones favorables para el desarrollo de la enfermedad. Una de las ventajas teóricas de la resistencia cuantitativa es su potencialmente mayor probabilidad de ser durable (Parlevliet, 1989). Un sistema gen a gen no permanecerá efectivo si el patógeno adquiere la virulencia correspondiente. Los riesgos del uso de resistencia del tipo gen a gen son bien

conocidos (Johnson, 1981; Vanderplank, 1963, 1968) y existe evidencia que la evolución de la virulencia del patógeno puede ser más rápida que la capacidad de los fitomejoradores en incorporar nuevas resistencias en las variedades (Parlevliet, 1977).

Cuadro 1. Comparación del comportamiento de dos variedades de trigo (susceptible: cv. Barkai, resistente: cv. Miriam) frente a dos tratamientos: el tratamiento “Protegido” corresponde a aplicaciones del fungicida Folicur durante todo el desarrollo del cultivo y el tratamiento “Inoculado” corresponde a la inoculación semanal con *Septoria tritici* a partir del GS33). Adaptado de Zuckermann et al. (1997).

Cultivar	Tratamiento	Peso de grano (mg)	Clorofila ($\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$)	Tasa de fijación de CO_2 ($\mu\text{mol h}^{-1}\text{cm}^{-2}$)	Flujo neto de CO_2 ($\text{mmol CO}_2 \text{ espiga}^{-1}\text{día}^{-1}$)
Susceptible	Protegido	35.8 a	60.8 b	2.25 a	-69.6
	Inoculado	29.5 b	7.9 d	1.14 b	-163.2
Tolerante	Protegido	37.3 a	91.0 a	2.14 a	-12.0
	Inoculado	35.5 a	36.6 c	2.00 a	-12.0

IDENTIFICACIÓN DE COMPONENTES GENÉTICOS

La detección de los componentes genéticos de la resistencia y la tolerancia a las principales enfermedades que atacan los cultivos agrícolas puede ser un elemento importante en el desarrollo de una estrategia eficiente de producción de nuevos genotipos de dichos cultivos con comportamiento sanitario superior. El avance registrado en el desarrollo de herramientas genómicas de análisis ha aportando información precisa para el ajuste de estrategias de desarrollo acelerado de germoplasma.

En el caso de la resistencia cualitativa, que puede ser identificada en poblaciones segregantes en forma discreta (esto es en términos de resistente vs. susceptible), se puede identificar directamente su localización mediante análisis de ligamiento (un ejemplo de esto puede verse en Castro et al., 2003a). En casos de herencia epistática la detección de los factores determinantes de la resistencia puede implicar el uso de técnicas más complejas (Castro et al., 2002).

El desarrollo de marcadores moleculares abundantes y polimórficos y procedimientos de análisis y detección de QTL (revisados por Doerge, 2002) han provisto de herramientas para el análisis de los componentes genéticos de la resistencia de tipo cuantitativo, permitiendo asociar dichas variables a regiones específicas del genoma. La técnica ha sido ampliamente utilizada en trigo y cebada para la detección de QTLs asociados a la resistencia a las principales enfermedades de dichos cultivos (Hayes et al., 2003; Williams, 2003; Buerstmayr, 2009; <http://wheat.pw.usda.gov/GG2/index.shtml>).

Un abordaje alternativo y más reciente para la identificación de asociaciones entre alelos en marcadores y caracteres de interés es el mapeo por desequilibrio de ligamientos (DL) o mapeo asociativo (Cardon y Bell, 2001). Su uso permite el análisis de una base genética más amplia que los cruzamientos bi-parentales típicos del análisis de QTL y evita la necesidad de la construcción de poblaciones de mapeo específicas (ver revisión de Gupta et al., 2005) permitiendo utilizar recursos existentes e información fenotípica previamente colectada (Kraakman et al., 2004). Se ha utilizado para la detección de asociaciones con resistencia a enfermedades (Ivandic et al., 2003; Roy et al., 2010; Maccaferri et al., 2010).

En resumen, se dispone de herramientas adecuadas como para la identificación y localización de los componentes genéticos de los distintos tipos de resistencia y tolerancia. La limitante se encuentra por un lado en la disponibilidad real de fuentes de los caracteres objetivo y por el otro en la capacidad de caracterizar fenotípicamente el germoplasma. Esto último es particularmente limitante en el caso de la tolerancia donde los fenotipos objetivos están escasamente definidos.

UTILIZACIÓN DE COMPONENTES GENÉTICOS

Si se dispone de información adecuada respecto a los factores genéticos que afectan las variables objetivo (en nuestro caso distintos tipos de resistencia y tolerancia a enfermedades), la disponibilidad de un creciente número de herramientas genómicas (marcadores, mapas de ligamiento, bases de datos de expresión génica) permite la utilización de técnicas de selección asistida por marcadores para la acumulación (también llamada piramidización) de genes favorables en una base genética de buena adaptación. La localización de los QTLs o genes objetivo permite reducir las respuestas correlacionadas negativas a la selección, a la vez que combinar objetivos de selección múltiples. En esquemas de introgresión mediante retrocruzamiento el uso de selección asistida con marcadores moleculares flanqueando la región genómica de interés de forma complementaria tiene un gran efecto en la reducción del problema del efecto de arrastre o “linkage drag”, en particular al permitir identificar puntos de crossing over flanqueando la región objetivo (Frisch et al, 1999).

La acumulación de genes de resistencia de tipo vertical o hipersensible ha sido propuesta como una alternativa para aumentar la durabilidad de la resistencia (Schaffer y Roelfs, 1985) al minimizar la posibilidad de que una mutación única quiebre todos los genes de resistencia (Mundt, 1991). Los resultados de Singh et al. (2001) en arroz muestran que la acumulación de genes puede proveer de un mayor espectro de resistencia que el uso de genes individuales (Cuadro 2). La estrategia ha sido utilizada en varios cultivos, entre ellos trigo (Liu et al., 2000; Miedaner et al., 2006).

Cuadro 2. Tamaño de lesión (en centímetros) provocada por distintos aislamientos *Xanthomona oryzae* inoculada en la variedad de arroz PR-106 y líneas derivadas de esta que contienen diversas combinaciones de genes de resistencia (Singh et al., 2001)

Genes de resistencia	Aislamientos de <i>X. oryzae</i>			
	1	2	3	4
<i>xa5</i>	3.5	4.8	12.8	7.5
<i>xa13</i>	5.5	14.0	2.0	4.0
<i>Xa21</i>	0.5	2.5	2.5	1.0
<i>xa5+ xa13</i>	2.5	4.0	4.0	3.0
<i>xa5+Xa21</i>	0.4	1.5	2.0	0.8
<i>xa13+ Xa21</i>	0.5	2.6	0.3	0.5
<i>xa5+ xa13+ Xa21</i>	0.2	0.4	0.5	0.2
Ninguno	10.5	25.0	21.0	16.0

La acumulación de genes de resistencia cuantitativa, aún no conociendo con exactitud las características específicas de su efecto, puede reducir el nivel de enfermedad en forma más o menos aditiva, como comprobaron Castro et al. (2003b) en cebada (Cuadro 3) y Tucker et al. (2006) en trigo. En ambos casos la información genotípica actuó como un complemento imprescindible para la identificación de los individuos con QTLs de resistencia acumulados.

Por último la acumulación de genes y/o QTLs de resistencia cuantitativa y cualitativa permite combinar las ventajas de ambos tipos, asociando la efectividad de la resistencia cualitativa con la durabilidad de la resistencia cuantitativa que actúa como un seguro ante la eventualidad del quiebre de la primera. Este tipo de acumulación no es viable en base a la selección fenotípica debido al efecto enmascarador de la resistencia cualitativa: mientras dicha resistencia permanezca efectiva, es imposible identificar la presencia de resistencia cuantitativa. Este fenómeno es el que explica lo que Vanderplank (1968) llamó en efecto "Vertifolia", es decir la pérdida progresiva de los niveles de resistencia cuantitativa al seleccionar por resistencia cualitativa. La disponibilidad de herramientas de análisis genómico, al ofrecer una herramienta al valor fenotípico para caracterizar los genotipos, permite como demuestran Castro et al. (2003a) superar esa limitante. En dicho trabajo los autores acumularon dos QTLs de resistencia cuantitativa y un gen de resistencia cualitativo a la roya estriada en cebada.

Cuadro 3. Medias mínimo-cuadráticas para severidad y área bajo la curva de desarrollo de la enfermedad y estimadores mínimo-cuadráticos de la tasa de infección, en todos los casos para roya estriada, de líneas de una población de cebada donde se combinaron tres QTLs de resistencia a roya estriada, de acuerdo a la presencia y ausencia de los alelos de resistencia. Los valores en la misma columna seguidos por la misma letra no se diferencian significativamente ($p < 0.05$) (Castro et al., 2003b).

Localización de QTL			n	Severidad ¹	ABCDE ²	Tasa infección ³
1H	4H	5H				
No	No	No	25	50.8 a	850 a	0.0402 a
No	Si	No	18	25.0 d	438 c	0.0227 d
Si	No	No	29	31.7 c	587 b	0.0278 c
No	No	Si	9	40.2 b	648 b	0.0317 b
Si	Si	No	19	15.8 e	241 d	0.137 f
No	Si	Si	2	7.7 f	160 d	0.0085 g
Si	No	Si	11	21.1 d	341 cd	0.0194 e
Si	Si	Si	2	8.9 ef	226 d	0.0130 f
r ² de la regresión (%)				46.0	44.6	61.1

¹ Medida como porcentaje máximo de área foliar infectada

² Área bajo la curva de desarrollo de la enfermedad: medida como integral de la curva de desarrollo

³ Calculada como el coeficiente de regresión después del ajuste del modelo de regresión múltiple con los datos transformados (usando la transformación de Gompertz)

CONCLUSIONES

Existen a nivel regional las herramientas para utilizar genes y/o QTLs de resistencia o tolerancia en el desarrollo de nuevos genotipos adaptados y con mejor comportamiento sanitario mediante selección asistida. La acumulación heterógena de factores genéticos (p.e. QTLs + tolerancia, genes de resistencia cualitativa + QTLs, etc.) aparece como un camino posible de mejorar la durabilidad del comportamiento sanitario deseable.

Las principales limitantes son por un lado la disponibilidad de un número reducido de fuentes de resistencia a las principales enfermedades adecuadamente identificadas y localizadas (elemento esencial para una estrategia eficiente de selección asistida) y por el otro las dificultades de identificación adecuada de fuentes de tolerancia promisorias. Los avances que se logren en este último punto en cuanto a identificar fenotipos objetivos tendrán un impacto relevante en el desarrollo de nuevo germoplasma.

REFERENCIAS

- Buerstmayr H., Ban T., Anderson J.A., 2009. QTL mapping and marker-assisted selection for Fusarium head blight resistance in wheat: a review. *Plant Breeding* 128: 1-26
- Cardon L.R., Bell J.I., 2001. Association study designs for complex diseases. *Nature Rev. Genet.* 2: 91-99
- Castro A., Capettini F., Corey A., Filichkina T., Hayes P.M., Kleinhofs A., Kudrna D., Richardson K., Sandoval-Islas S., Rossi C., Vivar H., 2003a. Mapping and Pyramiding of qualitative and quantitative resistance to stripe rust in barley. *Theor. Appl. Genet.* 107: 1329-1336
- Castro A., Chen X., Corey A., Filichkina T., Hayes P.M., Mundt C., Richardson K., Sandoval-Islas S., Vivar H., 2003b. Pyramiding Quantitative Trait Locus (QTL) alleles determining resistance to Barley Stripe Rust: Effects on adult plant resistance. *Crop Science* 43: 2234-2239
- Castro A., Chen X., Hayes P.M., Knapp S.J., Line R.F., Toojinda T., Vivar H., 2002. Coincident QTL which determine seedling and adult plant resistance to stripe rust in barley. *Crop Science* 42: 1701-1708
- Doerge R.C., 2002. Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nature Reviews Genetics* 3: 43-52.
- Flor H., 1946. Genetics of pathogenicity in *Melampsora lini*. *J. Agric. Res.* 73: 335-357.
- Johnson R., 1981. Durable resistance: definition of, genetic control, and attainment. *Phytopathology* 71: 567-568.
- Frisch M., Bohn M. y Melchinger A.E., 1999. Comparison of selection strategies for marker-assisted backcrossing of a gene. *Crop Science* 39: 1295-1301.
- Gupta P.K., Rustgi S., Kulwal P.L., 2005. Linkage disequilibrium and association studies in higher plants: Present status and future prospects. *Plant Molecular Biology* 57: 461-485
- Hayes P.M., Castro A., Marquez-Cedillo L., Corey A., Henson C., Jones B.L., Kling J., Mather D., Matus I., Rossi C., Sato K., 2003. Genetic Diversity for Quantitatively Inherited Agronomic and Malting Quality Traits. In: R. VonBothmer, R. and K. Sato (ed.). *Diversity in Barley*, p.201-226. Elsevier Science B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- Ivandic V., Thomas W.T.B., Nevo E., Zhang Z., Forster B.P., 2003. Association of SSRs with quantitative trait variation including biotic and biotic stress tolerance in *Hordeum spontaneum*. *Plant Breed.* 122: 300-304
- Kraakman A.T.W., Niké R., Van den Berg P., Stam P., Van Eeuwijk F., 2004. Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars. *Genetics* 168: 435-446.
- Liu J., Liu D., Tao W., Li W., Wang S., Chen P., 2000. Molecular marker-facilitated pyramiding of different genes for powdery mildew resistance in wheat. *Plant Breed.* 119:21-24
- Maccaferri M., Sanguineti M.C., Mantovani P., Demontis A., Massi A., Ammar K., Kolmer J.A., Czembor Z.H., Ezrati S., Tuberosa R., 2010. Association mapping of leaf rust response in durum wheat. *Mol. Breed.* 26: 189-228
- Miedaner, T., Wilde F., Steiner B., Buerstmayr H., Korzun V., Ebmeyer E., 2006. Stacking quantitative trait loci (QTL) for Fusarium head blight resistance from non-adapted sources in an European elite spring wheat background and assessing their effects on deoxynivalenol (DON) content and disease severity. *Theor. Appl. Genet.* 112: 562-569

- Mundt C.C., 1991. Probability of mutation to multiple virulence and durability of resistance gene pyramids: further comments. *Phytopathology* 81: 240-242.
- Parlevliet J.E., 1977. Evidence of differential interaction in the polygenic *Hordeum vulgare* – *Puccinia hordei* relation during epidemic development. *Phytopathology* 67: 776-778
- Parlevliet J.E., 1989. Identification and evaluation of quantitative resistance. p. 215-248 In: K.J. Leonard, W.E. Fry (eds), *Plant disease epidemiology*, Vol. 2. McGraw-Hill, New York.
- Roy J.K., Smith K.P., Muehlbauer G.J., Chao S., Close T.J., Steffenson B.J., 2010. Association mapping of spot blotch resistance in wild barley. *Mol. Breed.* 26: 243-256
- Schafer J.F., Roelfs A.P., 1985. Estimated relationship between numbers of urediniospores of *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* and rates of occurrence of virulence. *Phytopathology* 75: 749-750.
- Singh S., Sidhu J.S., Huang N., Vikal Y., Li Z., Brar D.S., Dhaliwal H.S., Khush G.S., 2001. Pyramiding three bacterial blight resistance genes (*xa5*, *xa13*, *Xa21*) using marker-assisted selection into indica rice cultivar PR106. *Theor. Appl. Genet.* 102: 1011-1015.
- Tucker D.M., Griffey C.A., Liu S., Saghai Maroof M.A., 2006. Potential for effective marker-assisted selection of three quantitative trait loci conferring adult plant resistance to powdery mildew in elite wheat breeding populations. *Plant Breeding* 125: 430-436
- Vanderplank J.E., 1963. *Plant diseases: epidemics and control*. Academic Press, New York.
- Vanderplank J.E., 1968. *Disease resistance in plants*. Academic Press, New York.
- Williams KJ, 2003. The molecular genetics of disease resistance in barley. *Austr. J. Agric. Res.* 54: 1065-1079
- Zuckerman E., Eshel A. y Eyal Z., 1997. Physiological aspects related to tolerance of spring wheat cultivars to *Septoria tritici* blotch. *Phytopathology* 87:60-65.

SESIÓN 4

POSTERS

IDENTIFICACIÓN DE ATRIBUTOS ECOFISIOLÓGICOS FAVORABLES PARA INCREMENTAR EL RENDIMIENTO POTENCIAL EN TRIGO UTILIZANDO UNA POBLACIÓN DE LÍNEAS DOBLE HAPLOIDE

Guillermo A. García¹, Fernanda G. González^{3,4}, Gustavo A. Slafer⁵ y Daniel J. Miralles^{1,2,3}.

¹ Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina. ² IFEVA, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires; Argentina. ³ CONICET; Argentina. ⁴ EEA INTA Pergamino, Argentina. ⁵ Universidad de Lleida, España.

garcia@agro.uba.ar

INTRODUCCIÓN

El trigo pan (*Triticum aestivum* L.), al ser el cultivo más sembrado y una de las principales fuentes de calorías a nivel mundial (FAO, 2010), juega un rol central frente a la creciente demanda global de alimentos, principalmente en países en vías de desarrollo. Dado que la introducción sustentable de nuevas y grandes áreas de cultivo es poco probable, incrementar la productividad de la superficie ya utilizada parecería ser la solución más conveniente para aumentar la producción mundial de trigo (Borlaug, 2007). En este sentido, el progreso en rendimiento continúa siendo el factor de mayor impacto sobre el crecimiento de la producción, y la ganancia en rendimiento potencial sigue siendo el principal componente de este progreso (Fischer, 2007). Si bien el rendimiento potencial en trigo ha sido exitosamente incrementado mediante la selección empírica por rendimiento per se, durante los últimos años ha evidenciado una caída en la tasa de progreso genético, la cual podría mejorarse a través del enfoque interdisciplinario de estudios que combinen diferentes niveles de aproximación - i.e. molecular, ecofisiológico y genético - (Slafer, 2003; Edmeades et al., 2004). La biología molecular ha tenido importantes avances en los últimos años, desarrollando el potencial para identificar y mapear varios genes mayores o QTLs (*loci* de carácter cuantitativo) asociados a caracteres relativamente complejos, lo cual se ha comenzado a utilizar en trigo (Snape et al., 2007). Sin embargo, es importante reconocer la importancia de las interacciones genotipo x ambiente en la expresión de los QTLs, y de éstos en diferentes fondos génicos, lo cual requiere un mejor análisis (Collard et al., 2005). La correcta evaluación fenotípica es en la actualidad un factor más limitante que la disponibilidad de herramientas moleculares a la hora de incrementar nuestro conocimiento (Snape and Moore, 2007). Por lo tanto, resulta de interés estudiar en una población genética, i.e. líneas endocriadas recombinantes (RILs), líneas doble haploides (DH), etc., molecularmente caracterizada atributos funcionalmente asociados al rendimiento.

La generación del rendimiento es un proceso complejo que puede ser analizado de una forma más sencilla a través de sus componentes numéricos, i.e. número de granos por unidad de superficie (NG) y sus subcomponentes, y el peso medio de estos granos (PG). Sin embargo, esta aproximación ha sido reconocida como poco eficiente desde el punto de vista ecofisiológico, dado que hasta que no se comprendan mejor las frecuentes relaciones negativas entre subcomponentes será difícil predecir el efecto de la manipulación de un componente simple del rendimiento (Slafer, 2003). En este sentido, una simple aproximación ecofisiológica que expresa el rendimiento como la biomasa producida durante el ciclo por un índice de cosecha (IC - i.e. partición de biomasa a los órganos cosechables) ha sido ampliamente adoptada para analizar el progreso en rendimiento y plantear estrategias para incrementarlo. La ganancia genética en rendimiento durante el siglo XX ha sido fundamentalmente asociada a un mayor IC, producto de la introgresión de genes de enanismo

(*Rht*), sin una sustancial modificación de la biomasa total producida (Slafer and Andrade, 1991; Calderini et al., 1999). Sin embargo, futuros incrementos en el IC a través de esta vía son poco probables dado que la altura de la planta se relaciona parabólicamente con el rendimiento, encontrándose la mayoría de los cultivares modernos en el rango óptimo (ca. entre 0.7 y 1 m; Miralles and Slafer, 1995). Por lo tanto, en el futuro las aproximaciones más viables para el aumento en el rendimiento estarían vinculadas con incrementos en la biomasa total (y eventualmente aumentos paralelos en el IC) más que con incrementos aislados en la partición de biomasa a grano. La determinación del NG, el cual es el componente que mejor explica las variaciones en rendimiento (e.g. Magrin et al., 1993; Calderini et al., 1999), ha sido ecofisiológicamente analizada mediante la aproximación propuesta por Fischer (1983). Basándose en la disponibilidad de asimilados, es posible expresar el NG (y por ende el rendimiento), como el resultado del peso seco de las espigas a floración por el coeficiente de fertilidad de las mismas (i.e. número de granos establecidos por unidad de peso de espiga en AT). Estos atributos ecofisiológicos, relativamente independientes y fácil de estimar, podrían manipularse para mejorar el NG, y por ende el rendimiento potencial en trigo (Fischer, 1983; 2008).

Este trabajo intenta identificar y analizar aquellos atributos ecofisiológicos que podrían resultar útiles para incrementar el rendimiento potencial en trigo, fundamentalmente a través de un mayor NG. Por lo cual, el objetivo es caracterizar la variabilidad en generación del rendimiento presente en una población de líneas DH, ya caracterizada molecularmente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales y ambientes.

Se utilizó una población DH de trigo, obtenida en el CIMMYT por cruzamiento de dos materiales comerciales primaverales de alto rendimiento potencial que presentan diferentes estrategias para su generación (Bacanora, de alto NG y bajo PG, y Weebill, de bajo NG y alto PG). La población está compuesta por 105 líneas y ha sido caracterizada molecularmente en el John Innes Centre (Snape, comunicación personal), obteniéndose 215 marcadores moleculares a una distancia promedio de 5.5 cM. Estos materiales fueron evaluados en el Campo Experimental de la FAUBA, Buenos Aires, Argentina (35°35'S, 59°29'O, 25 msnm) durante 2009 (BA-09), y en el CENEB, Ciudad Obregón, México (27°25'N, 109°54'O, 38 msnm) durante la campaña 2009/10 (CO-09/10). Las fechas de siembra fueron las aconsejadas para materiales primaverales en cada ambiente (principios de Julio en BA-09 y principios de Diciembre en CO-09/10), y las densidades de siembra fueron entre 180 y 200 plantas m⁻² en BA-09, y entre 160 y 180 plantas m⁻² en CO-09/10. En ambos ambientes, los ensayos fueron conducidos sin limitaciones hídrico-nutricionales, y se realizaron controles químicos de adversidades fitosanitarias.

Evaluaciones

Se determinó la fenología de cada material, de acuerdo a la escala propuesta por Zadoks et al. (1974), estimando la duración de cada etapa en unidades de tiempo térmico para lo cual se consideró una temperatura base de 0°C (Kirby et al., 1985). Además se realizaron estimaciones de partición de biomasa en antesis y madurez fisiológica, y determinaciones de rendimiento y componentes numéricos y fisiológicos. Los diferentes atributos considerados se describen en la Tabla 1.

Análisis estadístico

Se utilizó un modelo mixto (MM), considerando un diseño posterior de filas y columnas para cada ensayo, dado que el diseño experimental fue diferente entre ambientes (completamente aleatorizado con 3 repeticiones en BA-09, y alfa-lattice con 2 repeticiones en CO-09/10). A través del MM se estimaron BLUEs (mejor estimador lineal insesgado) de cada material, en cada uno de los ambientes, para cada atributo. Estos estimadores se utilizaron para analizar el rango de variabilidad, relaciones funcionales y correlaciones (análisis multivariado) entre atributos. Los genotipos, los ambientes, y el genotipo x ambiente fueron considerados efectos fijos; mientras que filas y columnas dentro de cada ambiente fueron consideradas efectos aleatorios.

Tabla 1. Atributos (unidades) evaluados en la población bajo estudio, y test de efectos fijos para cada uno de éstos, de acuerdo al modelo mixto establecido. Los asteriscos indican valores p menores a 0.01.

Atributo	Descripción (unidades)	test efectos fijos (valor p)		
		AMB	ENT	ENT*AMB
AT	Duración del ciclo a antesis -Z6.5- (°Cd)	*	*	*
VE	Duración de la etapa emergencia -Z1.1- primer nudo -Z3.1- (°Cd)	*	*	*
FET	Duración de la fase de elongación del tallo (°Cd)	*	*	*
drFET	Duración relativa a antesis de la fase de elongación del tallo	*	*	*
BA _{AT}	Biomasa aérea en antesis (gm ⁻²)	*	*	0,19
PSE _{AT}	Peso seco de espiga en antesis (gm ⁻²)	*	*	0,08
CFE _{AT}	Coefficiente de fertilidad de espiga en antesis (NGg ⁻¹)	*	0,17	0,80
BA _{MF}	Biomasa aérea en madurez fisiológica (gm ⁻²)	*	*	*
IC	Índice de cosecha	*	*	*
CFE _{MF}	Coefficiente de fertilidad de espiga en madurez fisiológica (NGg ⁻¹)	*	*	0,18
Rto	Rendimiento (gm ⁻²)	*	*	*
NG	Número de granos m ⁻²	*	*	0,08
PG	Peso de grano (mg)	*	*	*
esp	Espigas m ⁻²	*	0,02	0,22
NG/esp	Número de granos espiga ⁻¹	*	*	*

RESULTADOS PRELIMINARES

En todos los atributos analizados, tanto el ambiente como el genotipo tuvieron efecto significativo, registrándose interacción entre estos componentes en la mayoría de los casos (Tabla 1). La diferencia más marcada entre ambientes fue la duración del ciclo a antesis, la cual en todos los casos fue ca. 150°Cd superior en CO-09/10. Este comportamiento se atribuyó a las diferencias en el fotoperíodo medio explorado durante la etapa entre los dos ambientes, el cual abarcó un rango de entre 12.2 y 12.5 hs en BA-09 y entre 11.6 y 11.8 hs en CO-09/10, donde resultó menos inductivo. Por lo tanto, se decidió analizar por separado cada ambiente.

La utilización de un biplot de los dos componentes principales permitió explicar, considerando todos los atributos evaluados, ca. la mitad de la variación presente en cada uno de los ambientes, siendo mayor la dispersión en BA-09 (Figura 1). Cuando se considera un tercer componente el porcentaje de variación explicado asciende al 67% en ambos casos (datos no mostrados). En ambos ambientes se observó variabilidad transgresiva en todos los

atributos evaluados y los parentales mantuvieron las diferentes estrategias en generación del rendimiento con un ciclo similar. Considerando los ángulos formados por los vectores correspondientes a cada uno de los atributos evaluados, el rendimiento se correlacionó mejor con el NG y la biomasa a madurez que con el PG y el IC, siendo este comportamiento más claro en CO-09/10 (Figura 1). Cuando se analizaron los subcomponentes del NG, este se correlacionó tanto con el número de espigas por unidad de superficie como con el número de granos por espigas en BA-09, mientras que en CO-09/10 lo hizo solo con el primer subcomponente. En el caso de la aproximación ecofisiológica propuesta por Fischer (1983), no se observó una fuerte correlación entre el NG y el peso seco de las espigas a floración o el coeficiente de fertilidad de las mismas.

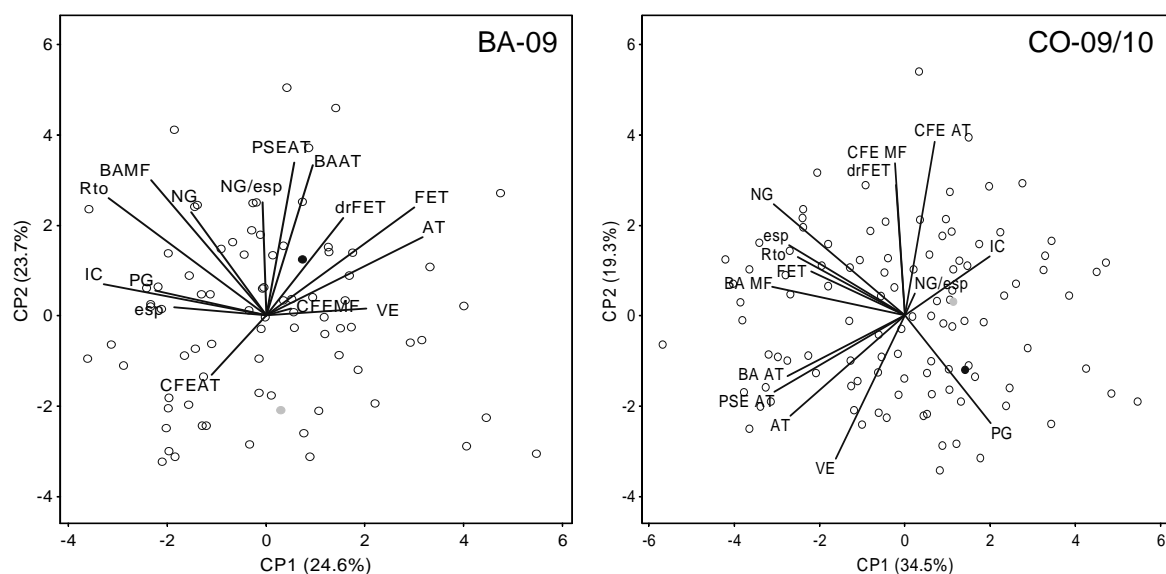


Figura 1. Biplot del primer y segundo componente principal para cada ambiente, de los diferentes atributos y materiales evaluados. Los materiales son representados por símbolos (líneas DH: vacíos; Bacanora: grises; Weebill: negros) y los atributos por vectores (ver descripción en Tabla 1).

En ambos ambientes la variabilidad en rendimiento fue similar en orden de magnitud a la registrada en sus componentes numéricos (i.e. NG y PG), siendo mayor en BA-09 en todos los casos (Figuras 2). Las variaciones en rendimientos tendieron a asociarse más con cambios en el NG que con cambios en el PG, lo cual fue más claro en CO-09/10, ambiente donde estos dos componentes tendieron a asociarse negativamente. El rango de rendimiento, así como también el de NG y PG, explorado en cada ambiente fue diferente (Figura 2). En BA-09 se obtuvieron los mayores rendimientos, con un mayor NG, mientras que en CO-09/10 los PG tendieron a ser superiores. Estos comportamientos pueden explicarse por los niveles de radiación y las temperaturas medias exploradas en cada ambiente. El NG se correlacionó positivamente ($r=0.74$) con el cociente fototermal explorado durante la fase de elongación del tallo en ese ambiente, el cual fue de entre 2 y $2.2 \text{ MJm}^{-2}\text{d}^{-1}\text{°C}^{-1}$ en BA-09 y de entre 1.7 y $2 \text{ MJm}^{-2}\text{d}^{-1}\text{°C}^{-1}$ en CO-09/10; mientras que el PG se correlacionó negativamente ($r=-0.63$) con la temperatura media explorada durante el llenado de granos, la cual fue de entre 18 y 20°C en BA-09 y de entre 17 y 19°C en CO-09/10.

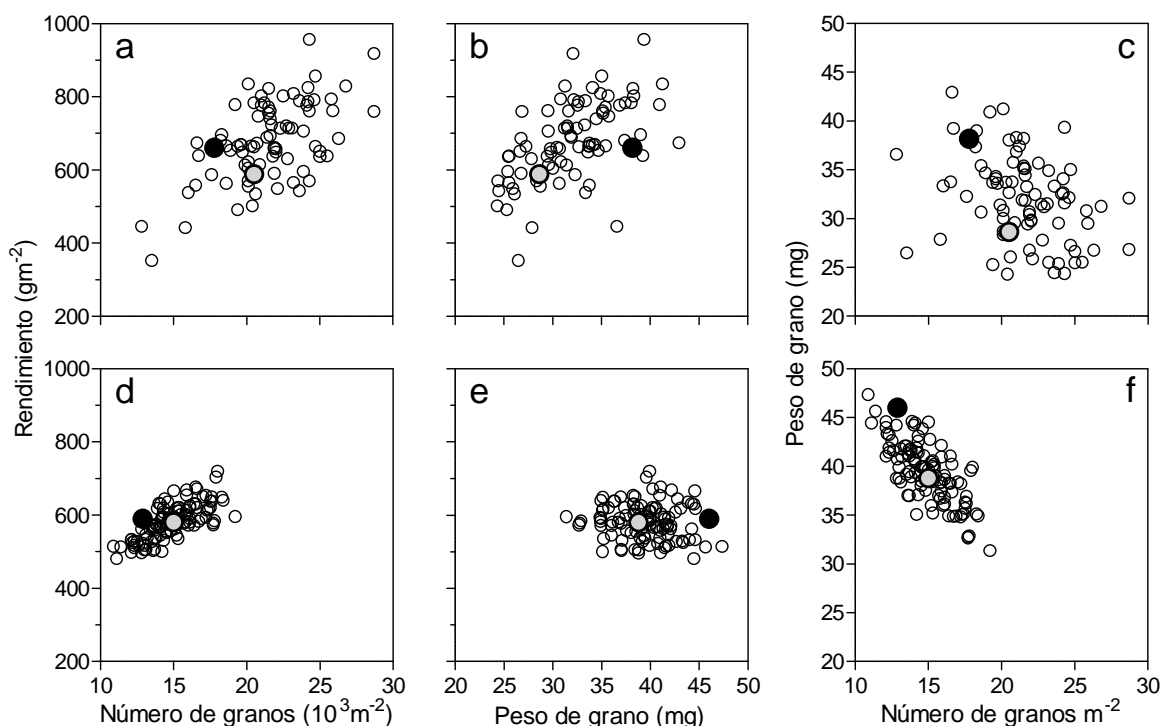


Figura 2. Rendimiento en función del número (a, d) y peso de los granos (b, e), y contraste entre estos dos componentes numéricos (c, f); en los ambientes evaluados (BA-09, panel superior, y CO-09/10, panel inferior), identificando las líneas DH (símbolos vacíos) y los parentales Bacanora (símbolos grises) y Weebill (símbolos negros).

Cuando una aproximación ecofisiológica es considerada, la variación en biomasa a madurez fisiológica fue de similar magnitud que la registrada en el rendimiento, lo cual no ocurrió con el IC que presentó un rango de variación más acotado (Figura 3). El rendimiento mostró una fuerte relación positiva con la biomasa producida durante el ciclo en ambos ambientes ($r^2 > 0.8$; $p < 0.001$, en ambos casos), mientras que el IC se mantuvo relativamente constante, principalmente en CO-09/10, no observándose relación alguna entre los dos atributos ecofisiológicos de esta aproximación.

Estos resultados preliminares muestran una importante variabilidad poblacional, debido fundamentalmente a la segregación transgresiva, en lo que respecta a estrategias de generación del rendimiento, pensando en un mayor NG o un mayor PG, aunque los cambios en el primero de estos componentes continúa siendo lo que mejor explica las variaciones en el rendimiento. Esta variabilidad podría utilizarse para seleccionar, por ejemplo, materiales contrastantes en PG para un similar NG y llevar adelante estudios con mayor grado de detalle. Por otro lado, cuando se analiza el rendimiento, por medio de una sencilla aproximación ecofisiológica, se observa una clara relación positiva entre la biomasa producida a lo largo del ciclo y el rendimiento. Este resultado concuerda con lo propuesto por varios autores como una vía factible de mejora. Sin embargo, la producción de biomasa resulta ser un proceso casi tan complejo como el rendimiento en sí, por lo cual es necesario analizar su generación e identificar atributos claves que podrían estar variando en la población bajo estudio.

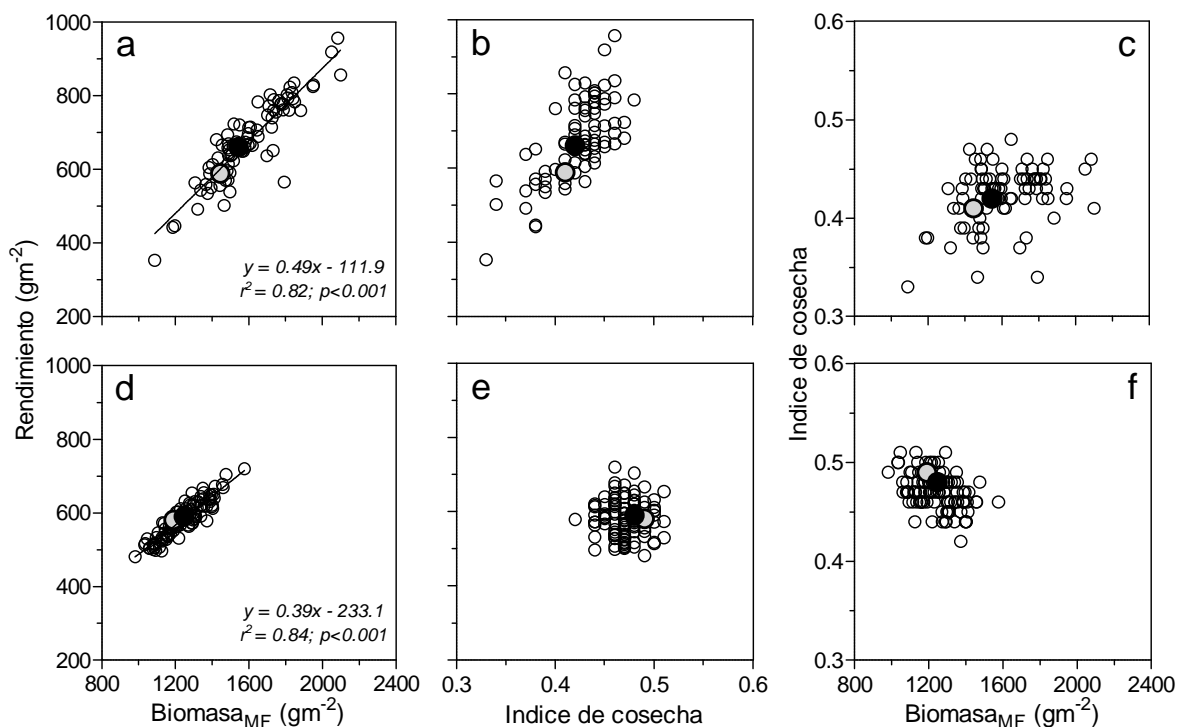


Figura 3. Rendimiento en función de biomasa aérea en madurez fisiológica (a, d) e índice de cosecha (b, e), y contraste entre estos dos componentes fisiológicos (c, f); en los ambientes evaluados (BA-09, panel superior, y CO-09/10, panel inferior), identificando las líneas DH (símbolos vacíos) y los parentales Bacanora (símbolos grises) y Weebill (símbolos negros).

BIBLIOGRAFÍA

- Borlaug, N., 2007. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica* 157, 287-297.
- Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 1999. Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In: Satorre, E.H., Slafer, G.A. (Eds.), *Wheat: ecology and physiology of yield determination*. Food Products Press, New York, pp. 351-377.
- Collard, B.C.Y., Jahufer, M.Z.Z., Brouwer, J.B., Pang, E.C.K., 2005. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142, 169-196.
- Edmeades, G.O., McMaster, G.S., White, J.W., Campos, H., 2004. Genomics and the physiologist: bridging the gap between genes and crop response. *Field Crops Res.* 90, 5-18.
- FAO, 2010. FAOSTAT Crops Production Database www.faostat.fao.org
- Fischer, R.A., 1983. Wheat. In: Smith, W.H., J., B.S. (Eds.), *Symposium on potential productivity of field crops under different environments* IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 129-154.
- Fischer, R.A., 2007. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 145, 99-113.
- Fischer, R.A., 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.* 105, 15-21.
- Kirby, E.J.M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1985. Variation in development of wheat and barley in response to sowing date and variety. *J. Agric. Sci.* 104, 383-396.

- Magrin, G.O., Hall, A.J., Baldy, C., Grondona, M.O., 1993. Spatial and interannual variations in the photothermal quotient: implications for the potential kernel number of wheat crops in Argentina. *Agric. For. Meteorol.* 67, 29-41.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 1995. Yield, biomass and yield components in dwarf, semi-dwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breed.* 114, 392-396.
- Slafer, G.A., 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Ann. Appl. Biol.* 142, 117-128.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica* 58, 37-49.
- Snape, J., Foulkes, M., Simmonds, J., Leverington, M., Fish, L., Wang, Y., Ciavarrella, M., 2007. Dissecting gene x environmental effects on wheat yields via QTL and physiological analysis. *Euphytica* 154, 401-408.
- Snape, J., Moore, G., 2007. Reflections and Opportunities: Gene Discovery in the Complex Wheat Genome. *Wheat Production in Stressed Environments*, pp. 677-684.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14, 415-421.

DISCRIMINACION ISOTÓPICA DE CARBONO COMO CRITERIO DE SELECCIÓN INDIRECTA PARA RENDIMIENTO DE GRANO EN TRIGO EN AMBIENTES DE SECANO

Carlos G. Martínez-Rueda¹, Cándido López-Castañeda², Gaspar Estrada-Campuzano¹
¹Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma del Estado de México, Estado de México. ²IREGEP, Colegio de Postgraduados, Estado de México.
cgmartinezr@uaemex.mx

La discriminación isotópica de carbono (Δ) se ha propuesto como un criterio de selección indirecta para mayor eficiencia transpiratoria y rendimiento de grano (RG) en trigo (*Triticum aestivum* L.). En el presente trabajo se estudió la variación genética de Δ y RG en dos grupos líneas avanzadas (M_6) de trigo harinero, previamente seleccionadas bajo condiciones limitantes o no limitantes de humedad. Dos grupos de 25 líneas se evaluaron bajo condiciones de secano durante 2001 en dos localidades contrastantes (Montecillo y Tecamac) en el valle central de México. Los resultados obtenidos indicaron que la variabilidad genética inducida por mutagénesis y las dos estrategias utilizadas durante el proceso de selección originaron cambios significativos en Δ , RG y rendimiento de biomasa (RB) entre y dentro de los grupos de líneas avanzadas. Δ se correlacionó positivamente con RG ($r = 0.44$; $P < 0.01$) y RB ($r = 0.49$; $P < 0.01$) solo en el ambiente con mayor déficit de humedad (Tecamac). El análisis genético mostró que Δ es un carácter altamente heredable ($h^2 = 0.65$), con menor interacción Genotipo x Ambiente y con una alta correlación genética con RG ($r_{g\Delta, RG} = 0.92$; $P < 0.01$), lo cual sugiere que Δ puede utilizarse eficientemente como criterio de selección indirecta para elevar el rendimiento de grano en trigo en condiciones de secano.

INTRODUCCIÓN

La selección para incrementar el rendimiento de grano en trigo y otros cultivos anuales en condiciones de baja disponibilidad de humedad es uno de los problemas más complejos cuando se realiza mejoramiento genético para condiciones de secano. En este tipo de ambientes las plantas pueden estar sujetas a deficiencias hídricas edáficas que ocurren con diferente grado de intensidad y duración a través del ciclo fenológico del cultivo. La eficiencia transpiratoria (ET), definida como la proporción de biomasa producida en la parte aérea por la cantidad total de agua transpirada por el cultivo, es un carácter fisiológico determinante del rendimiento de grano, principalmente en regiones donde los cultivos disponen prioritariamente del agua de lluvia retenida en el suelo para su crecimiento y desarrollo (Condon y Richards, 1992). Sin embargo, a pesar de que se ha demostrado que la ET es un carácter heredable (Condon *et al.*, 1990; Malik *et al.*, 1999), su uso en programas de mejoramiento se ha visto limitado, debido a que su medición directa en experimentos de campo implica un gran consumo de tiempo y recursos. La demostración teórica (Farquhar *et al.*, 1982) y la evidencia empírica de que la discriminación isotópica de carbono (Δ) puede proveer una medida indirecta de la ET (Farquhar y Richards, 1984) dieron origen a diversas investigaciones sobre la posible utilización de Δ como criterio de selección en programas de fitomejoramiento. Las plantas C_3 , discriminan en contra del isótopo ^{13}C durante la fotosíntesis, este proceso depende de la relación entre la concentración de CO_2 intercelular y atmosférico (C_i/C_a) de tal manera que un alto valor de Δ (ET baja) derivado de una alta relación C_i/C_a puede atribuirse a una mayor conductancia estomática de las plantas (Ehleringer 1990). En el caso del trigo y otras especies C_3 se ha demostrado que Δ está

negativamente correlacionado con ET (Farquhar y Richards, 1984; Edhaie *et al.*, 1991; Hall *et al.*, 1994) y también se ha utilizado eficientemente como criterio de selección indirecta para incrementar el rendimiento de grano, particularmente bajo condiciones de estrés hídrico (Condon *et al.*, 1987, Merah *et al.*, 1999, 2001, Rebetzke *et al.*, 2002).

Los objetivos del presente trabajo de investigación fueron: (1) Estudiar en dos grupos de líneas avanzadas de trigo harinero seleccionadas en ambientes contrastantes de humedad, la variación genética y la interacción Genotipo x Ambiente en Δ , RG y sus principales componentes fisiológicos, (2) Estudiar las relaciones entre Δ y RG bajo dos diferentes ambientes de secano y (3) Estimar la eficiencia de la selección para rendimiento de grano y sus componentes fisiológicos, utilizando a Δ como criterio de selección indirecta.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Material Genético

Se evaluaron dos grupos de 25 líneas M_6 seleccionadas visualmente por el método genealógico a partir de un compuesto balanceado M_2 obtenido por mutagénesis inducida mediante la aplicación de radiaciones Gamma ^{60}Co a semillas de trigo harinero, variedad Salamanca S-75. El primer grupo de líneas se seleccionó continuamente bajo condiciones limitantes de humedad (secano o sequía) y se denominó: Líneas seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (LSCLH), mientras que el segundo grupo se seleccionó en un inicio bajo condiciones limitantes de humedad hasta la generación M_3 y de M_4 a M_6 bajo condiciones no limitantes de humedad (ambientes de alta precipitación o riego) y se denominó: Líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad (LSCNLH).

2. Ambientes de evaluación y diseño experimental

La evaluación del material genético se llevó a cabo bajo condiciones de temporal durante el verano de 2001 en dos localidades: Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, ubicado en Montecillo, Edo. de México (19°29'N, 98°53'O y 2245 msnm) y Campo Agrícola Experimental del Colegio de Postgraduados, ubicado en Tecámac, Edo. de México (18°43'N, 98°51'O y 2463 msnm). En cada localidad se evaluaron las 50 líneas bajo un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones. La parcela experimental fue de dos surcos de 3 m de longitud distanciados a 0.25 m, considerándose como parcela experimental útil a los dos metros interiores de los dos surcos. La siembra de los experimentos se llevó a cabo el 23/06/2001 en Montecillo y el 29/06/2001 en Tecámac, bajo condiciones favorables de humedad en el suelo. La densidad de siembra utilizada fue equivalente a 100 kg de semilla ha^{-1} . Antes de la siembra se aplicó al suelo una dosis de fertilización de 40-40-00 y en la etapa de amacollamiento se realizó una segunda aplicación de 40 unidades de Nitrógeno. El control de malezas se realizó con deshierbes manuales y mediante la aplicación de la mezcla física de los herbicidas Bromoxinil y Tiafensurón-metilo a dosis de 1.5 L ha^{-1} y 25 g ha^{-1} , respectivamente. No se presentaron daños significativos por el ataque de plagas y enfermedades durante el ciclo de cultivo. La cosecha se realizó los días 24 y 25 de octubre en Montecillo y los días 30 y 31 de octubre de 2001 en Tecámac. Durante la estación de crecimiento se registró una precipitación de 237 mm en Tecámac y 296 mm en Montecillo.

3. Variables de estudio

En cada parcela experimental se registró en la etapa de madurez fisiológica el rendimiento de biomasa sin considerar las raíces (RB, g m⁻²) cosechando las plantas presentes en un área de 0.5 m². Una vez que se obtuvo su peso seco total se trillaron las plantas y se registró el rendimiento de grano (RG, g m⁻²) ajustado a 14% de humedad y se calculó el índice de cosecha (IC) dividiendo el RG sobre el RB.

La determinación de Δ se llevó a cabo siguiendo la metodología descrita por Condon *et al.*, (1987). De la semilla obtenida de cada parcela experimental se tomaron muestras de 50 g, posteriormente se secaron a la estufa a 80 °C por un periodo de 48 h. En seguida, la semilla de cada muestra se pulverizó en partículas con un tamaño aproximado de 0.1 mm en un molino ciclónico. La composición isotópica de carbono de las muestras se determinó a partir de una submuestra de 50 mg del grano molido en el laboratorio del Plant Environmental Department, Research School of Biological Sciences, Australian National University en Canberra, Australia.; con un espectrómetro isotópico de masas modelo VG Micrommas 602D, utilizándose la siguiente ecuación

$$\Delta (\%) = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p)$$

donde δ_a es la composición isotópica del aire en el cual crecen los cultivos, con respecto a una fuente estándar de CO₂ obtenido de la combustión de una roca natural denominada PeeDee Belemnite (Hubick *et al.*, 1986), δ_p es la composición isotópica (¹³C/¹²C) del material vegetal. La determinación del contenido de cenizas en el grano (CG) se determinó en una submuestra de 1.5g de cada muestra del grano molido que se preparó para la determinación de Δ ; las submuestras se llevaron a peso constante secándolas a 80°C por un periodo de 24 h, posteriormente se colocaron en crisoles de porcelana y se sometieron a combustión en una mufla a una temperatura de 600 °C por un periodo de 6 h, registrándose el peso de los residuos minerales (cenizas) que quedaron después de la combustión. El contenido de cenizas se obtuvo al dividir el peso de los residuos entre el peso de la submuestra y se expresó en mg g⁻¹ de materia seca del grano.

4. Análisis genético-estadístico.

Con los datos de los dos ambientes se realizaron los análisis de varianza y covarianza. La comparación de medias entre los grupos se hizo mediante contrastes con las sumas de cuadrados de cada grupo. Las componentes de varianza y covarianza de los efectos genotípicos y de interacción genotipo x ambiente de las 50 líneas de trigo M₆ fueron estimadas a partir de combinaciones lineales apropiadas de las esperanzas de los cuadrados medios y productos medios cruzados de los análisis de varianza y covarianza combinados, asumiendo efectos aleatorios para los genotipos y ambientes. La heredabilidad en sentido amplio (h^2) para cada carácter fue calculada con base en los promedios de cada parcela como:

$$h^2 = \frac{\sigma_g^2}{\left(\sigma_g^2 + \frac{\sigma_{ge}^2}{e} + \frac{\sigma_e^2}{re} \right)} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_p^2}$$

donde: σ_g^2 = Varianza genotípica de las líneas; σ_p^2 = Varianza fenotípica de las líneas; σ_{ge}^2 = varianza de la interacción de líneas x ambientes; σ_e^2 = varianza del error conjunto; e =número de ambientes; r =número de repeticiones.

Con los componentes de varianzas y covarianzas genéticas se calcularon las correlaciones genotípicas entre Δ y el resto de los caracteres, siguiendo los procedimientos descritos por Falconer y Mackay (1996) y la eficiencia de la selección indirecta para cada carácter, tomando como criterio de selección indirecta a la discriminación isotópica de carbono ($ERS_{\Delta,X}$) con base a la siguiente expresión:

$$ERS_{\Delta,X} = \frac{RC_X}{R_X} = r_{g\Delta} \left(\frac{h_{\Delta}}{h_X} \right)$$

Donde: $ERS_{\Delta,X}$ = Eficiencia relativa de la respuesta a la selección indirecta para el carácter X tomando como criterio de selección indirecta a Δ ; RC_X/R_X = Respuesta genética correlacionada del carácter X debida a la selección sobre Δ ; h_{Δ} y h_X = Raíz cuadrada de la heredabilidad de Δ y del carácter X, respectivamente; $r_{g\Delta}$ = Correlación genotípica entre los caracteres X y Δ . Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el procedimiento GLM y la opción MANOVA de SAS Versión 6.12 (SAS Institute, 1990).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los ambientes de secano se caracterizan por presentar variaciones en el régimen térmico y en la cantidad y distribución de la precipitación durante la estación de crecimiento; variaciones ambientales que pueden causar estrés hídrico a los cultivos con diferente intensidad, lo que puede verse reflejado en mayores efectos de interacción genotipo x ambiente (G x A). En el presente trabajo la precipitación acumulada durante la estación de crecimiento fue mayor en Montecillo (296 mm) que en Tecámac (237 mm) lo que explica las marcadas diferencias observadas entre ambos ambientes (Cuadro 1). Tal y como se esperaba, las diferencias entre los dos grupos de líneas fueron relativamente mayores en el ambiente menos favorable (Tecámac). Las líneas seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad a partir de la generación M_3 (LSCNLH) mostraron mayor potencial de rendimiento en los dos ambientes que líneas seleccionadas exclusivamente en condiciones limitantes de humedad (LSCLH). Esto puede ser un indicativo de que cuando la selección se practica en ambientes con y sin restricciones de humedad (LSCNLH) se puede fijar una mayor proporción de genes que confieren mayor conductancia estomática y/o mayor eficiencia fotosintética.

La relación positiva observada en RG y RB con Δ , sobre todo en el ambiente más seco, Tecámac, (Figura 1) sugiere que Δ puede ser utilizado para la selección de genotipos con mayor eficiencia en el uso del agua y rendimiento de grano en condiciones de sequía (Condon *et al.*, 1987); la relación positiva entre Δ y RB pudo estar influenciada tanto por la conductancia estomática como por la capacidad fotosintética de la planta, de tal manera que una alta conductancia estomática conducente a una alta discriminación isotópica de carbono y una baja capacidad fotosintética, derivada de un área foliar grande con una baja tasa fotosintética por unidad de hoja hayan contribuido a la relación positiva entre el rendimiento biológico y discriminación isotópica de carbono (Condon *et al.*, 1987; Rebetzke *et al.*, 2003; Rebetzke *et al.*, 2006).

Por otro lado, se ha determinado que el rendimiento de grano (RG) y el rendimiento biológico (RB) correlacionan positiva y significativamente con Δ ; en trigo, ésta relación se determinó en el pedúnculo del tallo, el cual se desarrolló en condiciones favorables de humedad en campo antes de que ocurriera la típica sequía terminal, que se presenta durante el llenado del grano en ambientes Mediterráneos. Con base en estos resultados se propuso que la

discriminación isotópica de carbono, podría utilizarse como criterio de selección para el mejoramiento genético del rendimiento de grano, al considerar que este proceso fisiológico ofrece algunas ventajas para la selección, en comparación con otros criterios fisiológicos como son la conductancia de la hoja y la tasa fotosintética, que resultan difíciles de medir y sólo representan mediciones instantáneas, que difícilmente reflejan el comportamiento de la planta (Condon *et al.*, 1987). La discriminación isotópica de carbono es una medida que integra ambos procesos; la conductancia de la hoja o salida de vapor de agua de los estomas a la atmósfera y la tasa fotosintética o entrada de bióxido de carbono de la atmósfera al interior de la hoja, y debido a que su comportamiento es muy consistente en diferentes ambientes de campo e invernadero, se considera que es una característica fisiológica bajo control genético fuerte (Condon *et al.*, 1987).

Cuadro 1. Valores medios y análisis de varianza para discriminación de carbono (Δ), contenido de cenizas en el grano (CG), rendimiento de grano (RG), rendimiento biológico (RB) e (Índice de cosecha) de dos grupos de líneas M6 de trigo evaluadas en dos ambientes de temporal en el Estado de México.

Ambiente/Grupo	\square ‰	CG mg g ⁻¹	RG g m ⁻²	RB	IC
Tecámac					
LSCLH [†]	14.44 (13.83-15.02) [‡]	21.64 (19.41-23.18)	166 (123-244)	568 (188-1070)	0.28 (0.13-0.49)
LSCNLH [†]	14.73 (13.83-15.69)	21.23 (17.83-24.86)	183 (104-286)	655 (315-975)	0.28 (0.16-0.45)
Media general	14.59	21.30	182	622	0.29
Contrastes:					
LSCLH vs LSCNLH	**	ns	**	*	ns
Líneas / Grupos	*	**	**	*	**
Montecillo					
LSCLH	16.40 (15.40-17.34)	17.52 (15.38-19.74)	373 (191-602)	1014 (700-1420)	0.37 (0.19-0.49)
LSCNLH	16.29 (14.33-15.23)	17.22 (15.66-20.40)	418 (263-564)	1012 (620-1680)	0.36 (0.26-0.46)
Media general	16.37	17.25	400	1009	0.37
Contrastes					
LSCLH vs LSCNLH	ns	ns	*	ns	ns
Líneas / Grupos	ns	**	**	ns	ns
Fuente de Variación					
	Valores de F				
Ambientes	62.89*	414.62**	374.80**	14.17*	29.93**
Genotipos	1.54*	3.87**	1.81*	1.46	1.11
Grupos [†]	0.39	136.84**	7.10	0.67	11.77
Líneas / Grupos	0.34	39.36*	2.30	1.28	2.27
Gen. x Amb.	1.22	0.97	4.44**	1.09	1.78**
Grupos x Amb	5.47	0.09	3.26*	1.27	0.76
(Gen/Grupos)XAmb.	1.07	1.00	4.48	1.08	1.82**

*P<0.05; **P<0.01; ns = no significativo; [†] promedios estimados a partir de 25 líneas; [‡] rango de valores observados dentro de cada grupo.

La relación positiva entre el rendimiento de grano (RG) y la discriminación isotópica de carbono (Δ) puede explicarse por la influencia que la variación en la conductancia estomática y la capacidad fotosintética, tienen en la fijación del CO₂ para la formación del grano y la asignación de materia seca a las raíces o las pérdidas de asimilados por la respiración de la planta (Condon *et al.*, 1987). La discriminación isotópica de carbono

determinada en el grano integra la respuesta del genotipo al estrés hídrico, sobre todo después de la antesis cuando se inicia la formación del grano (Araus *et al.*, 2001; Merah *et al.*, 2001); en el presente trabajo de investigación las plantas estuvieron sometidas a un fuerte período de sequía durante el llenado del grano, el cual fue más severo en Tecámac que en Montecillo, por lo que la relación entre rendimiento de grano y Δ fue más estrecha en Tecámac.

La relación negativa y significativa del contenido de cenizas en el grano con el rendimiento de grano y el rendimiento biológico fue más estrecha en el ambiente con mayor grado de estrés hídrico (Tecámac), observándose también en este ambiente, que los tejidos vegetativos de las plantas y el grano presentaron mayor contenido de cenizas que en Montecillo. Estos resultados indican que la acumulación de minerales en el grano de las plantas fue afectado por el nivel de disponibilidad de humedad edáfica y la demanda evaporativa, sobre todo en el periodo de llenado del grano. La cantidad de precipitación ocurrida en el mes de septiembre en Tecámac fue mayor que la registrada en Montecillo y la temperatura mínima durante el mes de septiembre también fue ligeramente más alta en Tecámac que en Montecillo; éstas condiciones ambientales pudieron favorecer una mayor tasa de transpiración y mayor acumulación de minerales en el grano durante el periodo de llenado del grano (Tsialtas *et al.*, 2002).

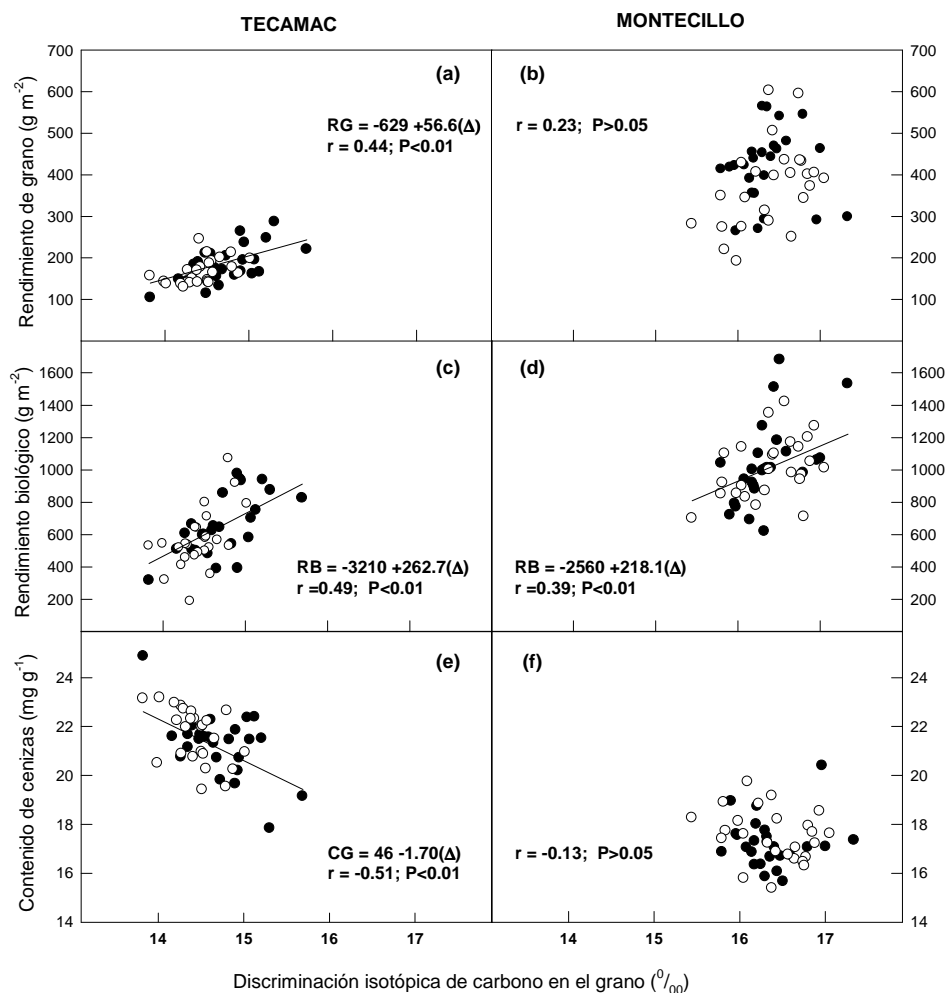


Figura 1. Relación entre discriminación isotópica de carbono y rendimiento de grano (a,b), rendimiento biológico (c,d) y contenido de cenizas en el grano (e,f) en 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones limitantes de humedad (○) y 25 líneas de trigo seleccionadas en condiciones no limitantes de humedad (●)

La acumulación de minerales en los diferentes tejidos de la planta es resultado del movimiento pasivo de los iones al interior de la planta a través de la transpiración (Masle et al., 1992); el contenido de minerales o cenizas en la planta o el grano (CG) está relacionado positivamente con el cociente transpiratorio (1/eficiencia transpiratoria) o la discriminación isotópica de carbono (Δ) en los tejidos de la planta o el grano en especies C_3 (Frank et al., 1997), aunque en algunos casos, esta relación puede ser negativa o estar ausente (Ray et al., 1999); por esta razón es importante determinar si en trigo bajo condiciones de estrés hídrico, la medición del CG puede ser confiable para estimar la variación en Δ , sobre todo en situaciones en las que el alto costo y la facilidad para realizar los análisis de Δ , representan una limitante para la selección de genotipos con mayor eficiencia en el uso del agua.

Cuadro 2. Componentes de varianza genética (σ^2_G), de interacción genotipo x ambiente (σ^2_{GA}) y del error (σ^2_E); heredabilidad (h^2); correlaciones genotípicas (r_g) y eficiencia relativa de la selección indirecta para discriminación isotópica de carbono ($ERS_{\Delta,X}$) en 50 líneas M_6 de trigo.

Carácter	σ^2_G	σ^2_{GA}	σ^2_E	h^2	$r_{g \Delta,X}$	$ERS_{\Delta,X}$
Δ	0.504	0.041	0.999	0.65		
CG	0.043	0.004	0.142	0.49	-0.37*	32 %
RG	1767.936	3576.995	1903.172	0.44	0.92**	112 %
RB	7609.073	2652.030	61617.660	0.31	0.82**	118 %
IC	0.001	0.002	0.005	0.23	0.79**	133 %

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

La discriminación isotópica de carbono (Δ) está asociada negativamente con la eficiencia transpiratoria o eficiencia en el uso del agua; valores bajos de Δ se utilizan para la selección indirecta de genotipos con alto rendimiento de grano en ambientes de secano con problemas de sequía (Rebetzke et al., 2006). Los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación indican que la heredabilidad de la discriminación de carbono fue alta, por lo que su utilización para la selección de genotipos con mayor eficiencia en el uso del agua y rendimiento de grano, podría lograrse en ambientes de temporal con deficiencias hídricas, al considerar el potencial que Δ tiene al integrar la eficiencia transpiratoria en el periodo en que la biomasa y el rendimiento de grano se forman en el cultivo; además este carácter fisiológico es fácil de medir y se puede determinar en un gran número de genotipos en corto tiempo. Se ha demostrado recientemente que la selección indirecta para mayor biomasa y rendimiento de grano vía bajos valores de Δ puede ser más eficiente que la selección directa para cualquiera de estos caracteres en generaciones tempranas de un programa de mejoramiento genético enfocado a ambientes con deficiencias hídricas (Rebetzke et al., 2002).

El contenido de cenizas en el grano también presentó alta heredabilidad, por lo que su utilización como criterio de selección para incrementar el rendimiento de grano en ambientes con deficiencias hídricas debe considerarse como una posibilidad de selección por alta biomasa y rendimiento de grano en los programas de mejoramiento genético (Monneveux et al., 2005; Misra et al., 2006). La relación negativa entre discriminación isotópica de carbono y contenido de cenizas en el grano y la alta heredabilidad de estos caracteres, sugiere que cualquiera de ellos puede utilizarse eficientemente para la selección en ambientes de secano con limitaciones de humedad. Sin embargo, en circunstancias en las que no se disponga de un

laboratorio con el equipo para la determinación de la discriminación isotópica de carbono, se podría emplear la determinación del contenido de cenizas en el grano que es un método más económico y fácil de medir.

CONCLUSIONES

La variabilidad genética inducida por mutagénesis y las dos estrategias utilizadas durante el proceso de selección de los grupos de líneas avanzadas de trigo originaron cambios significativos en discriminación isotópica de carbono, rendimiento grano y biomasa. En trigo harinero, bajo condiciones secano y con mayor déficit de humedad, la discriminación isotópica de carbono se correlaciona positivamente con el rendimiento de grano y biomasa, y negativamente con el contenido de cenizas en el grano. Los resultados obtenidos confirman que la discriminación isotópica de carbono presenta mayor heredabilidad, baja interacción Genotipo X Ambiente y una alta correlación genética con rendimiento de grano, lo cual sugiere que la discriminación isotópica de carbono puede utilizarse eficientemente como criterio de selección indirecta para elevar el rendimiento de grano de trigo en condiciones de secano.

BIBLIOGRAFIA.

- Araus, J. L., J. Casadesús, and J. Bort. 2001. Recent tools for the screening of physiological traits determining yield. In: *Application of Physiology in wheat Breeding*. M P Reynolds, J L Ortiz-Monasterio, and A McNab (eds.) Mexico, D.F., CIMMYT. p:59-77.
- Condon A.G., R.A. Richards and G. D. Farquhar. 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Science* 27: 996-1001.
- Condon, A. G., G. D. Farquhar, and R. Richards. 1990. Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat. *Leaf gas exchange and whole plant studies*. *Australian Journal of Plant Physiology*. 17:9-22.
- Condon A. G. and R. Richards. 1992. Broad sense heritability and genotype x environment interaction for carbon isotope discrimination in field-grown wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*. 43:921-934.
- Ehdaie, B., A. E. Hall, G. D. Farquhar, H. T. Nguyen, and J. G. Waines. 1991. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Science* 31:301-313.
- Ehleringer, J.R. 1990. Correlations between carbon isotope discrimination and leaf conductance to water vapour in common beans. *Plant Physiology*. 93:1422-1425.
- Falconer D.S. and T.F.C Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*, 4th Edition. Longman, Harlow, London. pp: 312-334.
- Farquhar G. D. and R. A. Richards. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 11:539-552.
- Farquhar, G.D. M.H. O'Leary and J.A. Berry. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- Frank, A.B., I.M Ray, J.D. Berdahl, and J.F. Karn. 1997. Carbon isotope discrimination, ash and canopy temperature in three wheatgrass species. *Crop Science* 37: 1573-1576.
- Hall A. E., R. A. Richard, A. G. Condon, G. C. Wright, and G. D. Farquhar 1994 Carbon isotope discrimination and plant breeding. *Plant Breeding Reviews* 12:81-113.

- Malik T. A., D. Wright, and D. S. Virk. 1999. Inheritance of net photosynthesis and transpiration efficiency in spring wheat, *Triticum aestivum* L. under drought. *Plant Breeding* 118:93-95.
- Masle, J., G.D. Farquhar and S.C. Wong. 1992. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. *Australian Journal of Plant Physiology* 19: 709-721.
- Merah O., E. Deleens, and P. Monneveux. 1999. Grain yield, carbon isotope discrimination, mineral and silicon content in durum wheat under different precipitation regimes. *Physiology Plantarum* 107:387-394.
- Merah O., E. Deleens, I. Souyris, and P. Monneveux. 2001. Ash content might predict carbon isotope discrimination and grain yield in durum wheat. *New Phytologist* 149:275-282.
- Misra, S.C., R. Randive, V.S. Rao, M.S. Sheshshayee, R. Serraj, and P. Monneveux. 2006. Relationship between carbon isotope discrimination, ash content and grain yield in wheat in the peninsular zone of India. *Journal of Agronomy and Crop Science* 192:352-362.
- Monneveux, P., M.P. Reynolds, R. Trethowan, H. González-Santoyo, R.J. Peña and F. Zapata. 2005. Relationship between grain yield and carbon isotope discrimination in bread wheat under four water regimes. *European Journal of Agronomy* 22: 231-242.
- Ray, I.M., M.S. Townsend, C.M. Muncy, and J.A. Henning. 1999. Heritabilities of water-use efficiency traits and correlations with agronomic traits in water-stressed alfalfa. *Crop Science* 39:494-498.
- Rebetzke, G. J., A. G. Condon, R. A. Richards, and G. D. Farquhar. 2002. Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Science* 42:739-745.
- Rebetzke, G. J., A. G. Condon, R. A. Richards, and G. D. Farquhar. 2003. Gene action for leaf conductance in three wheat crosses. *Australian Journal of Agricultural Research* 54:381-387.
- Rebetzke, G.J., R.A. Richards, A.G. Condon and G.D. Farquhar. 2006. Inheritance of carbon isotope discrimination in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 150:97-106.
- SAS Institute. 1990. SAS/STAT User's Guide, Version 6.12 4th Edition. SAS Institute, Inc. Cary NC, USA. 479 p.
- Tsialtas, J.T., M. Kassioumi and D. Veresolou. 2002. Evaluating leaf ash content and potassium concentration as surrogates of carbon isotope discrimination in grassland species. *Journal of Agronomy and Crop Science* 188:168-175.

AVALIAÇÃO DO POTENCIAL PRODUTIVO EM TRIGO AO LONGO DO CICLO UTILIZANDO UM SENSOR ATIVO DE REFLECTÂNCIA

Christian Bredemeier, Danielle Almeida, Clever Variani, Alexandre T. Rosa, Cléber Henrique L. de Souza
Faculdade de Agronomia, UFRGS, Brasil.
bredemeier@ufrgs.br

Estudos relacionados com o comportamento do NDVI ao longo do desenvolvimento da cultura indicam que valores de NDVI no florescimento da planta estão relacionados ao rendimento de grãos. O objetivo do trabalho foi avaliar a relação entre o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) no florescimento e o rendimento de grãos em diferentes cultivares de trigo sobre resteva de soja ou milho. O experimento foi conduzido no município de Eldorado do Sul-RS, em 2009. Os tratamentos constaram de quatro cultivares de trigo, quatro doses de N na base (sem N, 20, 40 e 60 kg ha⁻¹) e cinco doses de N em cobertura (sem N, 20, 40, 60 e 80 kg ha⁻¹). A reflectância do dossel foi avaliada pelo radiômetro Greenseeker, que fornece a medida do NDVI. As leituras foram realizadas no estádio de seis folhas completamente expandidas e por ocasião do florescimento das plantas. Na colheita, foi determinado o rendimento de grãos. O NDVI medido nos dois estádios avaliados apresentou alta relação com o rendimento de grãos para as quatro cultivares de trigo cultivadas após milho ou soja.

INTRODUÇÃO

Atualmente, tem se verificado um aumento no interesse em buscar ferramentas que auxiliem na correta utilização de insumos. O uso racionalizado de insumos visa tanto uma maior economia para o agricultor, como também minimizar o impacto ambiental resultante da atividade agrícola.

A estimativa do potencial produtivo ao longo do ciclo é importante para auxiliar a tomada de decisões de determinadas práticas de manejo. Essa estimativa do potencial produtivo pode ser feita através de métodos diretos, que são geralmente análises destrutivas da quantidade de massa seca por planta ou o teor de N no tecido vegetal, sendo formas precisas de expressar a possível resposta da planta ao N aplicado. Porém, a amostragem a campo e o processo de determinação laboratorial são demorados, resultando em um procedimento de custo elevado e limitada aplicação prática. A agilização de avaliações a campo do estado nutricional das plantas utiliza instrumentos que permitem caracterizar as propriedades óticas da folha e do dossel, tais como transmitância, absorvância e reflectância.

A reflectância é uma técnica utilizada no sensoriamento remoto, como forma de identificar a curva de acúmulo de biomassa das culturas ao longo do seu ciclo. Diversos estudos indicam que o desenvolvimento das plantas, estresses e o rendimento de grãos estão relacionados à reflectância espectral da vegetação e podem ser quantificados através de índices de vegetação (Labus et al., 2002). Índices de vegetação podem ser obtidos através de diferentes fórmulas, as quais são baseadas na diferença de resposta espectral apresentada pela vegetação nas bandas do vermelho (V) e infravermelho próximo (IVP). O comprimento de onda na faixa espectral do vermelho é absorvido pelas clorofilas, tornando os valores de reflectância decrescentes à medida que aumentam os teores de clorofila. Já no infravermelho próximo, os valores de reflectância aumentam com o aumento da biomassa da parte aérea. A relação entre a quantidade de radiação absorvida e refletida pelo dossel e pelo solo determina a reflectância, a qual é associada à quantidade de biomassa e ao teor de clorofila presente. O

índice de vegetação mais utilizado em pesquisas relacionadas à dinâmica da cobertura vegetal é o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI - *Normalized Difference Vegetation Index*).

Recentemente, a reflectância foi adaptada para uso em nível terrestre, com o desenvolvimento do sensor Greenseeker (NTECH INDUSTRIES, 2010). Este aparelho utiliza diodos de emissão de radiação nas faixas do vermelho (650 nm) e infravermelho próximo (770 nm). A leitura de reflectância é calculada por um microprocessador interno, fornecendo o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI), que é transmitido a um computador portátil adaptado ao sensor. A principal vantagem deste equipamento é a possibilidade de realizar um grande número de amostragens não destrutivas e rápidas, admitindo a leitura em tempo real em diversos pontos da lavoura, em alta resolução espacial, permitindo a observação da variabilidade.

O objetivo do presente trabalho foi avaliar a relação entre o NDVI avaliado no estádio de seis folhas completamente expandidas e no florescimento e o rendimento de grãos em diferentes cultivares de trigo.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento de campo foi conduzido em 2009 na Estação Experimental Agronômica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (EEA/UFRGS), em Eldorado do Sul (RS), situada na Depressão Central do Rio Grande do Sul, em uma altitude média de 46 m acima do nível do mar. O solo da área experimental pertence à unidade de mapeamento São Jerônimo, caracterizado como um Argissolo Vermelho Distrófico típico (STRECK et al., 2002). O clima é subtropical de verão úmido quente, do tipo Cfa, conforme a classificação de Koppen. A precipitação pluvial média anual em Eldorado do Sul é de 1440 mm e a temperatura média mensal varia entre 14 e 25°C, entre o mês mais frio e mais quente.

A semeadura foi realizada em 1º de julho, na densidade de 300 sementes aptas por m². Foram semeadas quatro cultivares de trigo (Abalone, Marfim, Raízes e Quartzos), sobre resteva (resíduos) de lavouras de milho e soja. Os tratamentos constaram de diferentes doses de N aplicadas por ocasião da emergência das plantas (sem N, 20, 40 e 60 kg ha⁻¹ de N, na forma de uréia) e cinco doses de nitrogênio em cobertura (sem N, 20, 40, 60 e 80 kg ha⁻¹ de N, na forma de uréia), aplicadas no momento de emissão da sexta folha do colmo principal. As diferentes doses foram aplicadas visando simular as mais variadas condições de desenvolvimento das plantas e assim obter diferentes níveis de NDVI e de rendimento.

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos casualizados, com delineamento de tratamentos em parcelas sub-divididas, com quatro repetições. Cada unidade experimental foi composta por 13 linhas de 3 m de comprimento, espaçadas em 0,18 m, perfazendo uma área de 7,02 m². Nas parcelas principais foram alocados os tratamentos com diferentes doses de N aplicadas na emergência das plantas e, nas sub-parcelas, os tratamentos com diferentes doses de N em cobertura.

A reflectância do dossel foi avaliada através do uso do radiômetro Greenseeker. Este equipamento fornece duas medidas: o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) e a razão vermelho/infravermelho próximo (R/NIR). O aparelho foi posicionado paralelamente à cultura, em uma altura entre 0,8 e 1,0 m acima do topo do dossel. As leituras foram realizadas por ocasião do deslocamento linear sobre a unidade experimental vs. a largura útil captada pelo sensor (0,7 m). Após o acionamento do sensor, ocorre a leitura de um ponto sobre o dossel a cada 0,1 segundo, totalizando cerca de 40 pontos medidos em cada parcela. A leitura correspondente ao florescimento das cultivares Marfim, Raízes e Quartzos foi realizada no dia 25 de setembro de 2009, enquanto que na cultivar Abalone a leitura foi

realizada em 05 de outubro de 2009. A leitura referente ao estágio de seis folhas expandidas foi realizada no dia 26 de agosto de 2009.

O rendimento de grãos foi obtido através da colheita de uma área de 4,32 m² em cada parcela, o que corresponde às oito linhas centrais de cada parcela, descontando-se cinco linhas laterais das bordaduras. Após a trilha, foi determinado o peso de grãos por unidade experimental e extrapolado para rendimento de grãos (em kg ha⁻¹), na umidade de 13%.

A incidência de doenças e plantas daninhas foi controlada ao longo do ciclo de desenvolvimento das plantas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O coeficiente de determinação (R²) indica que existe alta correlação entre o NDVI e o rendimento de grãos, tanto nas leituras realizadas no estágio de seis folhas completamente expandidas, quanto no florescimento, como mostra a Tabela 1. Os dados utilizados para determinar os coeficientes de determinação consistiram da fusão entre os dados obtidos dos tratamentos sobre restos culturais de soja e milho.

Tabela 1. Coeficiente de determinação (R²) da relação entre o NDVI avaliado no estágio de seis folhas expandidas e no florescimento e o rendimento de grãos em diferentes cultivares de trigo.

Cultivar	NDVI 6 ^a folha vs. Rendimento de grãos	NDVI florescimento vs. Rendimento de grãos
Abalone	0,77	0,93
Marfim	0,94	0,88
Raízes	0,87	0,88
Quartzo	0,74	0,89

A correlação entre o NDVI avaliado no estágio de seis folhas expandidas e o rendimento de grãos foi verificada através dos diferentes tratamentos que receberam adubação de base e não receberam adubação de cobertura. Os valores de NDVI foram menores para os tratamentos que não receberam nitrogênio na base, obtendo-se também menores rendimentos para esses tratamentos. À medida que se aumentou as doses de nitrogênio, houve o aumento do NDVI, o que se refletiu no aumento do rendimento de grãos.

A estimativa do potencial de rendimento de grãos utilizando o NDVI no estágio de seis folhas expandidas pode ser utilizada para determinar práticas de manejo, como a aplicação de diferentes doses de nitrogênio em cobertura de acordo com o potencial produtivo apresentado pela cultura.

Já para a correlação entre o NDVI avaliado no florescimento e o rendimento de grãos foram utilizados a combinação de todos os tratamentos com N na base e em cobertura. Mesmo com a união dos dados de condições de cultivo sobre resíduos culturais de milho e soja, estes apresentaram alta correlação para as quatro cultivares testadas (Tabela 1). Nas Figuras 1 e 2, são apresentados os dados referentes da relação entre NDVI no florescimento e o rendimento de grãos separadamente para a condição após cultivo de milho e após soja.

O NDVI obtido por ocasião do florescimento das cultivares de trigo sobre resíduo cultural de soja variou entre 0,50 e 0,84, enquanto que o rendimento de grãos obtido para as cultivares de trigo analisadas nesse experimento sobre restos culturais de soja variou entre 1754 kg ha⁻¹ e 4726 kg ha⁻¹. O aumento do NDVI e o aumento do rendimento de grãos foram correspondentes ao aumento da quantidade de nitrogênio disponibilizado através da adubação mineral.

Na Figura 1, é apresentada a relação entre o NDVI avaliado por ocasião do florescimento e o rendimento de grãos das quatro cultivares de trigo cultivadas após soja, onde pode ser observada uma alta correlação entre esses dados. Para todas as cultivares testadas, o rendimento de grãos aumentou com o aumento do NDVI por ocasião do florescimento.

Para as mesmas cultivares, sobre resíduo cultural de milho, o Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) obtido por ocasião do florescimento variou entre 0,41 e 0,82, enquanto que o rendimento de grãos variou entre 997 kg ha⁻¹ e 4099 kg ha⁻¹, apresentando valores mais baixos quando comparado às mesmas cultivares cultivadas sobre resíduo cultural de soja (Figuras 1 e 2). Como pode ser visto na Figura 2, o NDVI medido no florescimento e o rendimento de grãos apresentaram maior correlação quando as plantas de trigo foram cultivadas sobre resteva de milho.

A reflectância medida na faixa do infravermelho próximo apresenta tendência crescente à medida que a quantidade de biomassa da parte aérea aumenta com o desenvolvimento da cultura. A máxima reflectância na porção do infravermelho próximo é observada durante o espigamento (Hamada & Pinto, 2001). Desse modo, os maiores valores de NDVI observados no experimento são atingidos quando a cultura apresenta máximo acúmulo de biomassa associado a maiores doses de nitrogênio, uma vez que a reflectância no infravermelho próximo é um dos componentes do NDVI e o fornecimento de nitrogênio aumenta os teores de clorofila, ocasionando menor reflectância na faixa do vermelho, sendo este o outro componente do NDVI. Com a maturação fisiológica, os valores de NDVI começam a diminuir devido à senescência e a translocação dos fotoassimilados para o enchimento dos grãos.

Observações seqüenciais de NDVI geram perfis temporais que mostram o desenvolvimento da cultura desde a emergência até a maturação fisiológica e senescência, ou seja, permitem o monitoramento do crescimento e desenvolvimento das culturas agrícolas ao longo de todo seu ciclo. Em estimativas de rendimento de grãos de trigo, em escala regional, valores de NDVI coletados no final do desenvolvimento vegetativo são mais adequados (Labus et al., 2002). Isto pode ser visualizado nas Figuras 1 e 2, onde se observa que à medida que aumentam os valores de NDVI, por ocasião do florescimento, aumenta linear e concomitantemente o rendimento de grãos, mostrando que há uma alta relação entre estas duas variáveis.

A sensibilidade do sensor GreenSeeker em detectar diferentes quantidades de biomassa, como também os teores relativos de clorofila, possibilitaram a verificação das correlações registradas entre os valores mensurados e a produtividade grãos apresentados na Tabela 1 e Figuras 1 e 2. Desta forma, o sensor ótico ativo utilizado apresenta alto potencial para o manejo do N na cultura do trigo, pois a ocorrência de variabilidade em áreas de produção de grãos é bastante comum e geralmente é aplicada uma dose média de N, fazendo com que alguns locais da lavoura recebam subdoses, que se refletem em menor potencial produtivo da cultura, e outros locais recebam uma dose maior do que as plantas podem assimilar. Assim, o uso excessivo de fertilizantes nitrogenados, além de gerar um custo maior de produção, pode causar danos ambientais, uma vez que este fertilizante é bastante móvel no solo.

O NDVI medido no período do florescimento pode ser uma ferramenta para tomada de decisão, como práticas de manejo que envolvam o uso de defensivos agrícolas e aplicações de nitrogênio no emborrachamento/florescimento, visando o aumento do teor de proteína nos grãos, assim como pode ser utilizado a fim de se detectar a variabilidade da área para posterior investigação de suas causas.

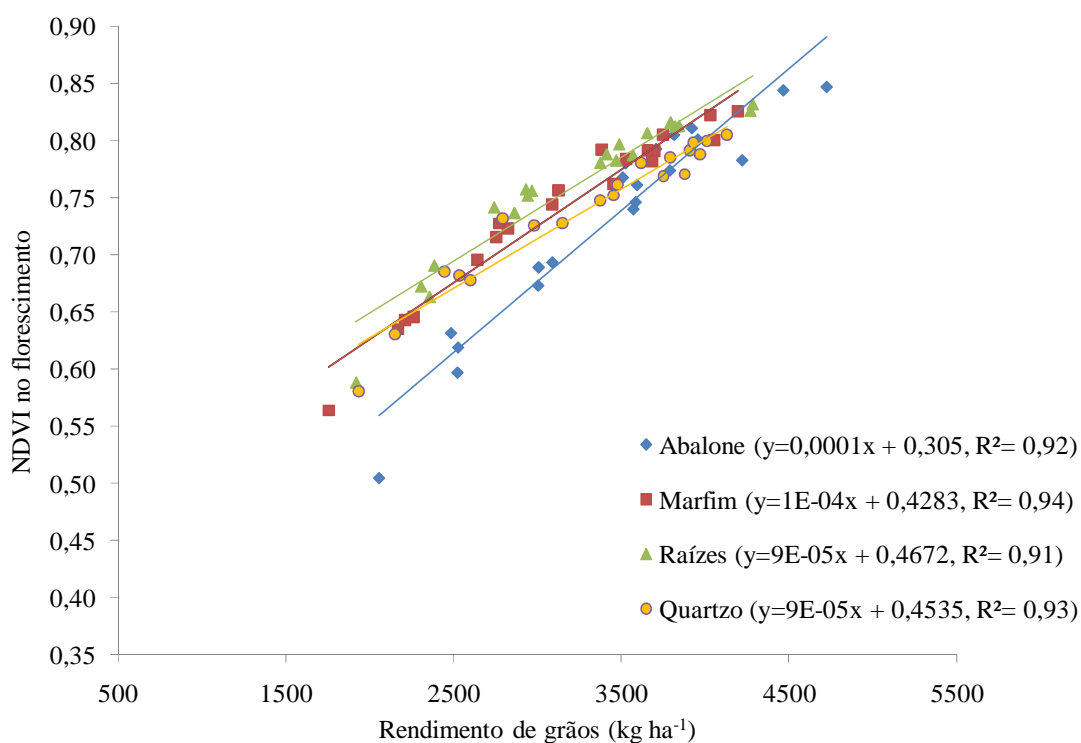


Figura 1. Relação entre Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) no florescimento e o rendimento de grãos de quatro cultivares de trigo cultivadas após soja.

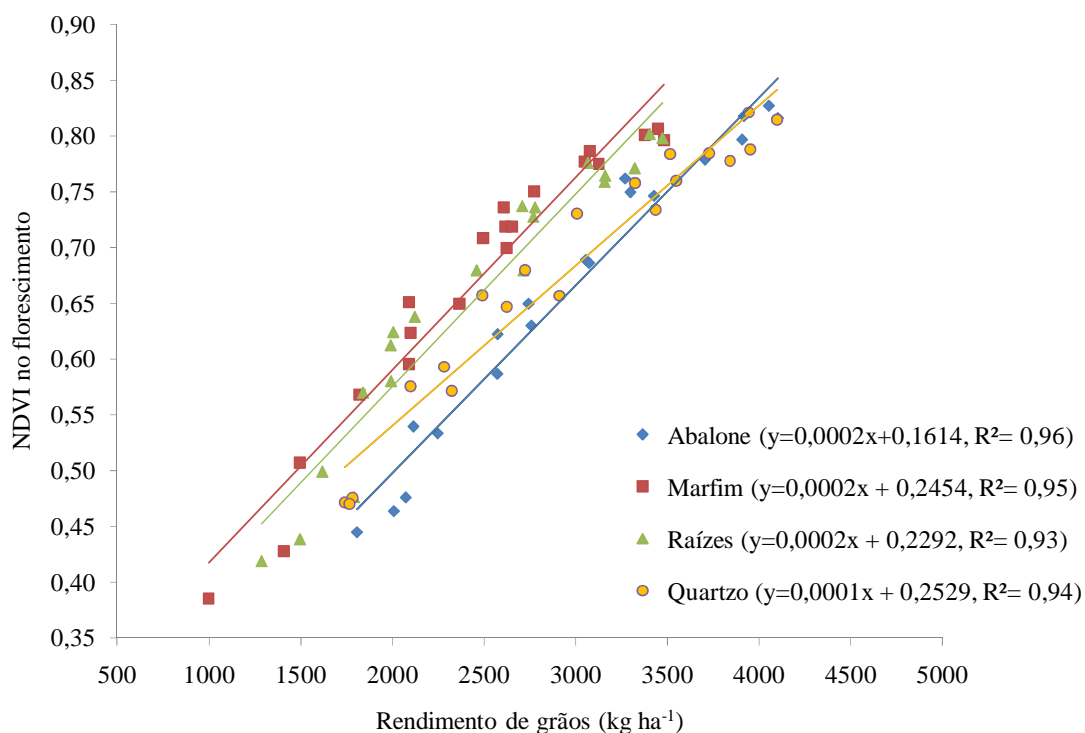


Figura 2. Relação entre Índice de Vegetação por Diferença Normalizada (NDVI) no florescimento e o rendimento de grãos de quatro cultivares de trigo cultivadas após milho.

CONCLUSÃO

O NDVI medido no estágio de seis folhas expandidas e no florescimento está relacionado com o rendimento de grãos. O NDVI apresenta valores mais elevados no período do florescimento, indicando maior acúmulo de biomassa e nitrogênio nos tecidos. A maior produção de biomassa está ligada a rendimentos de grãos mais elevados. Sendo assim, a medição do NDVI é um eficiente estimador do rendimento de grãos em trigo. O uso desta tecnologia pode ser uma ferramenta alternativa e eficaz para o produtor, auxiliando na tomada de decisão no manejo da cultura, de acordo com o potencial de rendimento estimado.

REFERÊNCIAS

- Hamada, E.; Pinto, H.S. Avaliação do desenvolvimento do trigo utilizando medidas radiométricas em função de graus-dia. In: Anais Simpósio Brasileiro De Sensoriamento Remoto, 10., 2001, Foz do Iguaçu. São José dos Campos: INPE, 2001. p.95-101.
- Labus, M.P.; Nielsen, G.A.; Lawrence, R.L.; Engel, R.; Long, D.S. Wheat yield estimates using multi-temporal NDVI satellite imagery. *International Journal of Remote Sensing*, v.23 n.20, p.4169-4180, 2002.
- Ntech Industries, Ukiah, CA, USA. *Greenseeker manuals downloads*. Disponível em: <<http://www.ntechindustries.com/greenseeker-manual.html>>. Acesso em: 21 maio 2010.
- Streck, E. V.; Kämpf, N.; Dalmolin, R. S. D. et al. *Solos do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre: Emater/RS, UFRGS, 2002. 107 p.

DETERMINACIÓN DE LAS BASES GENÉTICAS DE CARACTERES AGRONÓMICOS EN CEBADA (*Hordeum vulgare* L.) EN GERMOPLASMA REPRESENTATIVO DEL MEJORAMIENTO EN URUGUAY

A. Locatelli¹, J. Mosqueira¹, L. Gutierrez¹, P.M. Hayes², A. Castro¹

¹Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay; ²Oregon State University, USA.

aloca@fagro.edu.uy

La Cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.) es el segundo cultivo de invierno en importancia y tiene como destino la producción de malta para la elaboración de cerveza, utilizándose para otros destinos rechazos o excedentes. El desarrollo de cultivares con adaptación, potencial creciente de rendimiento y alta calidad maltera es esencial para su viabilidad como opción agrícola. Se trata de una de las especies agrícolas con mayor desarrollo de genómica, debido a sus características genéticas: especie perfectamente diploide, genoma de tamaño medio, adaptación para desarrollo en condiciones controladas y ciclo relativamente breve. La amplia información generada en genómica del cultivo (<http://barleyworld.org/>; <http://wheat.pw.usda.gov/>; Franckowiak et al., 1997; Kleinhofs y Han, 2001; Ramsay et al., 2000; Szüks et al., 2009), si bien es de acceso público, tiene una utilidad limitada en Uruguay por dos causas fundamentales: la primera es que varias de las variables más importantes a nivel local no están incluidas en los análisis, y la segunda que el germoplasma incluido no es representativo del utilizado en el mejoramiento nacional. Por lo anterior, el conocimiento de las bases genéticas y la ubicación de las regiones vinculadas a características agronómicas de interés para el Uruguay es sumamente limitado.

El objetivo del presente trabajo es avanzar en la determinación de las regiones genómicas asociadas a las variables agronómicas de mayor importancia en el cultivo, utilizando para este fin herramientas de análisis de desequilibrio de ligamientos. Este método presenta, comparado con el análisis de QTL en poblaciones balanceadas (Flint-García et al., 2003), una mayor resolución, la posibilidad de utilizar una base genética más amplia, elevada robustez en los resultados, mayor número de análisis por locus (en poblaciones biparentales sólo se cuenta con 2 alelos por locus) y la posibilidad de utilizar información fenotípica previamente colectada (Kraakman et al., 2004; Gupta et al., 2005).

Se utilizó una población de 76 genotipos de cebada primaverales, compuesta de variedades históricas comercialmente utilizadas en Uruguay y líneas avanzadas de programas de mejoramiento, variedades comerciales de importancia histórica, ancestros comunes y fuentes de calidad maltera. La caracterización fenotípica se realizó en cinco ensayos parcelarios de campo, sembrados en dos localidades de Uruguay: Paysandú (Estación experimental 'Dr Mario A. Cassinoni' - 58°03'W, 32°55'S) y Ombúes de Lavalle (57°50'W, 33°55'S). Los ensayos de Paysandú fueron tres, sembrados el 16/7/07 (Pay07), 24/6/08 (Pay08a) y 4/8/08 (Pay08b), siendo dos los de Ombúes de Lavalle sembrados el 9/7/07 (Col07) y 10/7/08 (Col08). Se evaluaron un total de 13 variables agronómicas: altura de planta (ph), rendimiento (yld), biomasa (bm), índice de cosecha (hin), clasificación de grano en porcentaje de primera (granos con diámetro mayor a 2,8mm; sf > 2.8) y porcentaje de primera más segunda (granos con diámetro mayor a 2,5mm; sf > 2.5), peso de 1000 granos (tgm), espigas por m² (spm²), granos por espiga (gs), y granos por m² (gm²), coeficiente de variación de granos por espiga (cvgs), tiempo a floración (hd) y duración del período de llenado de grano (lg) para todas las variedades. El diseño experimental fue un α -látice con bloques incompletos al azar con seis testigos repetidos. La caracterización genotípica se

realizó utilizando la plataforma Illumina Goleen Gate Assay con un set de 1536 SNPs (BOPA1, barley oligonucleotide pool assay, (<http://wheat.pw.usda.gov/GG2/Barley/>)). Se descartaron marcadores con alelos en baja frecuencia ($MAF < 10\%$), alelos sin datos y de baja calidad, incluyéndose 1033 SNPs en el análisis. Para la definición de la posición de los marcadores se utilizó el mapa consenso elaborado por Close et al., (2009) y posteriormente fueron ubicados en los segmentos (bins) elaborados por Kleinhofs y Graner, (2001).

Para la identificación de asociaciones entre marcadores moleculares y caracteres cuantitativos se utilizó el software TASSEL, versión 2.0.1 (Bradbury et al., 2007). El modelo utilizado fue el linear mixto (MLM, $Q + K$). Se consideró asociación marcador - carácter significativa a las que presentaran una FDR (false discovery rate) = 0.05 (Benjamini y Hochberg, (1995). Para corregir el efecto de la estructura poblacional, se estimó una matriz de ésta (Q matrix) utilizando el programa "STRUCTURE" versión 2.2, (Pritchard et al., 2000). Para corregir la posible confusión entre alelos idénticos por estado y por descendencia, se elaboró la matriz de coancestrías utilizando la metodología descrita por Condón (2006), al que como input se le introdujo el coeficiente de coancestría (f) de los individuos (Malecot, 1949). Para el análisis de asociación se utilizaron las medias ajustadas de todas las variables determinadas.

Las localidades presentaron condiciones ambientales contrastantes para los ensayos, destacándose Col07 y Col08 como de bajo potencial de rendimiento, básicamente por irregularidades en la implantación, por el contrario, Pay07, Pay08a y Pay08b fueron ensayos de alto potencial (Cuadro 1). Todos los caracteres medidos, menos $sf > 2.8$, $sf > 2.5$ y tgm presentaron interacción genotipo-ambiente significativa. Se encontraron 79 asociaciones significativas (QTL) para la totalidad de las características evaluadas, promediando 6.6 regiones por carácter (Figura 1). Se observó una tendencia a detectar mayor número de asociaciones marcador-carácter en los ambientes de mayor potencial (Pay08a y Pay08b). Se detectaron 53 regiones asociadas significativamente a algún carácter solo para los ensayos de alto potencial y solo 12 para los de bajo potencial, siendo 14 las regiones que se encontraron en ambas condiciones. En muchos de los casos los efectos fueron significativos en un solo ambiente, pero no se detectaron cambios de fase favorable en los alelos detectados en los diferentes ambientes. Los cromosomas en los que más se detectaron regiones con alta concentración de efectos de QTL fueron el 2H, 4H y 7H, en orden decreciente. Las variables para las que se encontró mayor número de asociaciones significativas fueron las de clasificación física y peso de grano.

Se detectaron efectos de QTLs para todos los caracteres analizados. Para las variables $sf > 2.8$ y $sf > 2.5$ se detectaron efectos significativos en los 5 ensayos sobre el brazo corto del cromosoma 2H (11_20748; 56.3 cM). Este marcador se encontró asociado a dichas variables con un valor de p siempre menor a 0.001, llegando en algunos casos a valores inferiores a 0.000001. El 71% de los genotipos tienen el alelo favorable de este marcador. Para rendimiento en grano (yld) se detectaron 8 regiones con efecto de QTL. El QTL con mayor efecto fue mapeado sobre el cromosoma 1H (11_11509; 135.6 cM), con efectos para Pay08a y Pay08b con un $p \leq 0.0001$ y $p \leq 0.00001$ respectivamente. El 53% de los materiales evaluados tuvieron el alelo favorable.

Cuadro 1. Medias por experimento de las principales variables medidas. Inscripción en universidades locales, 2005

	Col07	Col08	Pay07	Pay08a	Pay08b
yld*	2448	1920	3728	5096	4582
spm2	380	241	511	537	584
Gs	17.7	20.7	20.7	26.4	22.7
Tgm**	36.5	39.5	37.1	36.5	35.1
Bm*	4936	3887	10020	17012	11152
Hin	0.408	0.402	0.319	0.297	0.374

* en kilogramos por hectárea.

** en gramos

Se pudieron identificar regiones genómicas asociadas a características agronómicas, estableciéndose una base de información genotípica para sucesivos estudios, en el marco del primer reporte sobre asociaciones marcador-carácter significativas para la mayoría de las variables agronómicas de interés local en variedades utilizadas en el Uruguay. La información generada establece una base para desarrollar herramientas genómicas de apoyo a los programas de mejoramiento nacionales.

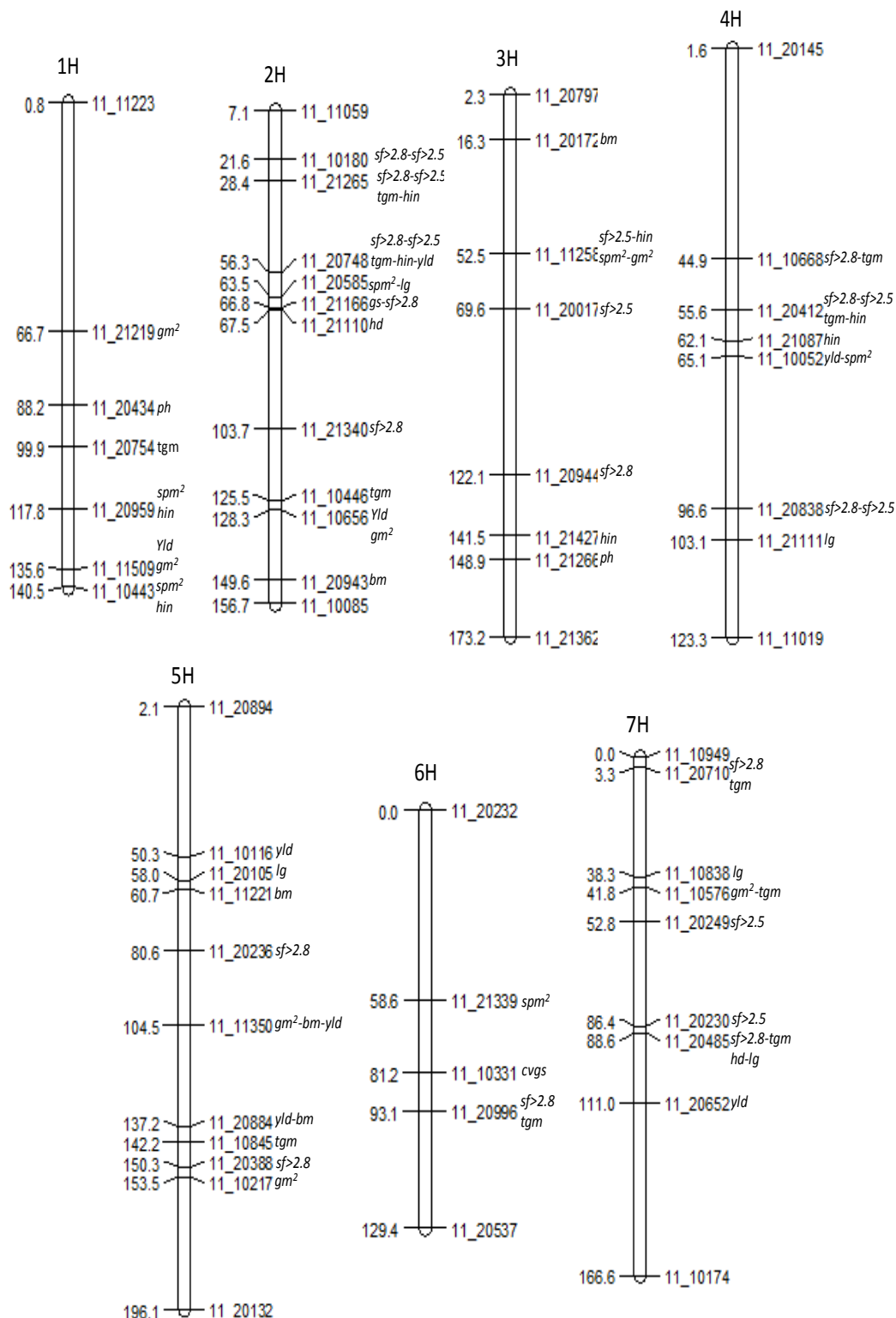


Figura. 1. Mapa de ligamiento a partir de los 1033 SNPs para el mapeo asociativo de las características de interés en la población de 76 genotipos. El orden de los marcadores y las distancias en centimorgans están basadas en el BOPA 1 (Close et al, 2009). Las distancias en centimorgans están ubicadas a la izquierda de los cromosomas. Los marcadores y los QTLs encontrados, con sus abreviaturas, están a la derecha de los cromosomas.

REFERENCIAS

- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the false discovery rate – a practical and powerful approach to multiple testing. *J R Stat Soc B Methodol.* 57, 149-155.
- Bradbury, P.J., Zhang, Z., Kroon, D.E., Casstevens, T.M., Ramdoss, Y., Buckler, E.S., 2007. Tassel: software for association mapping of complex traits in diverse samples. *Bioinformatic application note.* 23, 2633-2635.
- Close, T.J., Prasanna, R.B., Bhat, P.R., Wu, Y., Rostoks, N., Ramsay, L., Druka, A., Stein, N., Svensson, J.T., Wanamaker, S., Bozdog, S., Rose, M.L., Moscou, M.J., Chao, S., Varshney, R.K., Szücs, P., Sato, K., Hayes, P.M., Matthews D.E, Kleinhofs, A., Muehlbauer, G.J., DeYoung, J., Marshall, D.F., Madishetty, K., Fenton, R.D., Condamine, P., Graner, A., Waugh, R., 2009. Development and implementation of high-throughput SNP genotyping in barley. *BMC Genomics.* 10: 582.
- Condón, F., 2006. Genetic grain, diversity, and marker-trait association in Minnesota barley germplasm. Ph.D Diss Minnesota State University St Paul, MN.
- Flint-Garcia, S.A., 2003. Structure of Linkage Disequilibrium in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54, 357–74.
- Franckowiak, J., 1997. Revised linkage maps for morphological markers in barley, *Hordeum vulgare*. *Barley Genetics Newsletter* 26, 9-21.
- Gupta, P.K., Rustgi, S., Kulwal, P.L., 2005. Linkage disequilibrium and association studies in high plants: Present status and future prospects. *Plant Molecular Biology.* 57, 461-485.
- Kleinhofs, A., Graner, A., 2001. An integrated of the barley genome. In: Philips R.L, I.K, Vasil (eds) *DNA-based markers in plants*, 2nd edn. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, pp 187-200.
- Kleinhofs, A. and F. Han., 2001. Molecular mapping of the barley genome. In: J.L.M.-C. G. A. Slafer, J. L. Araus, R. Savin and I. Romagosa (Ed.), *Barley Science. Recent advances from molecular biology to agronomy of yield and quality*. Food Product Press, New York.
- Kraakman, A.T.W., Niks, R.E., Van den Berg, M.M.M., Stam, P., Van Eeuwijk, A., 2004. Linkage Disequilibrium Mapping of Yield and Yield Stability in Modern Spring Barley Cultivars. *Genetic Society of America.* 168, 435-446.
- Malecot, A., 1949. *Les mathématiques de l’heredite*. Masson & Cie. Paris.
- Pritchard, J.K., Stephens, M., Donnelly, P., 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetic of society of America.* 155, 945-959.
- Ramsay, L., Macaulay, M., Ivanissevich, S.D., MacLean, K., Cardle, L., Fuller, J., Edwards, K.J., Tuvevsson, S., Morgante, M., Massari, A., Maestri, E., Marmioli, N., Sjakste, T., Ganal, M., Powell, W. and Waugh, R., 2000. A simple sequence repeat-based linkage map of barley. *Genetics* 156, 1997-2005.
- Szücs, P., Blake, V.C., Bhat, P.R., Chao, S., Close, T.J., Cuesta-Marcos, A., Muehlbauer, G.J., Ramsay, L., Waugh, R., Hayes, P.M., 2009. An integrated resource for barley linkage map and malting quality QTL alignment. *The Plant Genome* 2, 134-140.

SENSIBILIDAD DE TRIGO Y CEBADA AL ANEGAMIENTO A LO LARGO DE SU CICLO ONTOGÉNICO

Romina de San Celedonio^{1,2}, Juan M. Brihet¹, L. Gabriela Abeledo^{1,2} y Daniel J. Miralles^{1,2,3}

¹Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina. ²CONICET; Argentina

³IFEVA, Argentina.

romina@agro.uba.ar

RESUMEN

La ocurrencia de eventos de anegamiento genera mermas en el rendimiento final alcanzado tanto en trigo como en cebada. Sin embargo, la magnitud de la pérdida de rendimiento dependerá de (i) la susceptibilidad diferencial entre especies al anegamiento, y (ii) el momento ontogénico en el cual tenga lugar el evento. El objetivo general del presente trabajo fue analizar la respuesta del rendimiento de trigo y cebada a tratamientos de anegamiento aplicados en distintos momentos del ciclo ontogénico y establecer el período de mayor susceptibilidad a este fenómeno en cada una de las especies. Para ello, utilizando un cultivar de trigo y otro de cebada, se establecieron disponibilidades hídricas contrastantes en distintos momentos ontogénicos del ciclo: control (sin anegar) y períodos de anegamiento de 20 días de duración abarcando desde la aparición de la primer hoja (H) del cultivo hasta madurez fisiológica. Las mediciones realizadas fueron: rendimiento, número y peso de los granos, biomasa total aérea a madurez e índice de cosecha. El anegamiento generó mermas en el rendimiento independientemente del estado ontogénico en cuestión, siendo el período centrado en antesis (At) el que presentó el mayor grado de susceptibilidad tanto en trigo como en cebada asociado principalmente a una reducción en el número final de granos establecidos. Eventos de anegamiento ocurridos durante la etapa inmediatamente previa a antesis y durante el llenado de granos generaron, a su vez, disminuciones en el peso de los granos. Los tratamientos H4-7 a H10-At fueron los que generaron las mayores mermas en la biomasa total, mientras que cuanto más avanzado el anegamiento en el ciclo del cultivo, mayor la disminución en la partición de biomasa hacia los granos.

INTRODUCCIÓN

A escala mundial, entre 10 y 15 millones de hectáreas de trigo (c. 10% del área destinada al cultivo) sufren ocasional o frecuentemente anegamiento cada año, limitando fuertemente los rendimientos obtenidos bajo condiciones productivas (Sayre *et al.*, 1994). Más de una tercera parte del área bajo riego en el mundo es afectada por este fenómeno, aspecto que se agravará en los próximos años, aún en áreas de secano, debido al aumento de las variaciones climáticas (García *et al.*, 2007) y la acción del hombre en los sistemas agrícolas (Turner y Asseng, 2005). El anegamiento temporario del suelo ocurre como consecuencia de una total o parcial saturación de los poros de aire en el perfil, los que son reemplazados por agua. El origen más frecuente de este fenómeno es cuando las precipitaciones o el agua de riego se acumulan en la superficie del suelo por un período dado, como consecuencia de deficiencias en la capacidad de infiltración del perfil.

El efecto negativo del anegamiento se asocia principalmente a disminuciones en la concentración de oxígeno en suelo, ya que la difusión de gases en el agua disminuye diez mil veces (Armstrong, 1979). De esta manera, el oxígeno del suelo es rápidamente agotado y éste se vuelve hipóxico o anóxico en pocas horas. Las condiciones de anoxia debido a anegamiento también causan el cierre estomático y, consecuentemente, una disminución en la

tasa de fotosíntesis a nivel de hoja (Yordanova y Popova, 2001), reduciendo la producción de fotoasimilados y de acumulación de biomasa.

Desde el punto de vista agronómico, la tolerancia al anegamiento radica en el mantenimiento de un rendimiento en grano relativamente alto respecto de un cultivo sin dicha limitación, haciendo que el cultivo pueda ser viable en áreas con probabilidad de riesgo de anegamiento. En términos generales, la literatura coincide en que las pérdidas de rendimiento por efecto del anegamiento suelen ser menores en trigo (Canell *et al.*, 1984; Zhang *et al.*, 2006) y más marcadas en cebada (Canell *et al.*, 1984); coincidiendo con lo que se observa a nivel de lote de producción para ambas especies en Argentina. Sin embargo, son escasos los trabajos *ad hoc* donde ello se haya puesto a prueba. Los estudios realizados sobre el tema indican que en el cultivo de cebada el anegamiento puede reducir los rendimientos en un rango del 20-25%, aunque las pérdidas pueden superar el 50% dependiendo del grado de desarrollo del cultivo (Setter *et al.*, 1999). Estas pérdidas se asocian principalmente a una menor cantidad de espigas (-21%) y granos por espiga establecidos (-15%), viéndose también el peso de granos fuertemente afectado (Cannell *et al.*, 1984). En trigo, las pérdidas suelen ser menores, aunque también hay evidencias de disminuciones en la producción de materia seca y el rendimiento final del 16 y 24% respectivamente, asociándose la disminución del rendimiento principalmente a diferencias en el número de espigas establecidas (-11%) (Cannell *et al.*, 1984; Zhang *et al.*, 2006).

También hay evidencias de distintos grados de sensibilidad al anegamiento entre variedades de la misma especie. Pang *et al.* (2004) encontraron diferencias entre genotipos de cebada en sus respuestas al anegamiento y en su recuperación una vez que el suelo fue drenado. En ese estudio, el peso seco de los vástagos disminuyó entre 20-35% y el de raíces entre 30-50%, respecto del tratamiento control, luego de tres semanas de anegamiento.

No son bien conocidos los mecanismos de respuesta que tienen las especies en estudio (trigo y cebada) para tolerar en mayor o menor medida una situación de anegamiento, máxime considerando que aún períodos breves de anegamiento afectan el crecimiento del cultivo (Malik *et al.*, 2002). Conocer dichos mecanismos sería de gran ayuda para el manejo agronómico de los cultivos, y tendría un uso potencial para futuros programas de mejoramiento de modo de diseñar materiales adaptados a las restricciones mencionadas (Zhou *et al.*, 2007). A su vez, analizar comparativamente la susceptibilidad de trigo y cebada al anegamiento contribuirá a establecer pautas de manejo diferenciales entre especies.

Bajo este contexto, se plantea analizar la respuesta del rendimiento de trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.) a tratamientos de anegamiento aplicados en distintos momentos del ciclo ontogénico y establecer el período de mayor susceptibilidad a este fenómeno en cada una de las especies, analizando los principales parámetros ecofisiológicos afectados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó un ensayo bajo invernáculo utilizando macetas de 10 litros, las que se rellenaron con tierra fértil. Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado con 8 repeticiones por tratamiento. Los tratamientos correspondieron a la combinación de los siguientes factores:

Cultivar: un cultivar de trigo (Klein Chajá) y uno de cebada cervecera (Scarlett), ambos de alto potencial de rendimiento y fenología semejante.

Anegamiento: dos disponibilidades hídricas contrastantes en distintos momentos ontogénicos, (i) disponibilidad de agua equivalente al 80% de capacidad de campo durante

todo el ciclo del cultivo (Control, **Cont**) y (ii) disponibilidad hídrica sobre saturación (2 cm de agua sobre el nivel del suelo) durante distintos estadios ontogénicos del cultivo: (ii.1) 1-4 hojas aparecidas (**H1-4**), (ii.2) 4-7 hojas aparecidas (**H4-7**), (ii.3) 7-10 hojas aparecidas (**H7-10**) (ii.4) 10 hojas aparecidas-Antesis (**H10-At**) (ii.5) Antesis-Madurez Fisiológica (**At-MF**). Los períodos de anegamiento tuvieron una duración de 20 días continuos (coincidiendo con los estadios fenológicos detallados).

Para reproducir las condiciones de anegamiento, las macetas se colocaron dentro de contenedores de 1 m x 1 m y 0,5 m de profundidad conteniendo agua, quedando sumergidas bajo un pelo de agua de 2 cm. Durante los períodos del cultivo en los que no se aplicó el anegamiento, el contenido hídrico del perfil se mantuvo a 80% de capacidad de campo. A lo largo del ciclo del cultivo se monitoreó periódicamente el contenido de humedad volumétrica del suelo (AT Theta Kit HH2 Moisture content, Delta Devices, UK).

El ensayo fue conducido con alta disponibilidad nitrogenada (150 kgN/ha a siembra) y control de adversidades bióticas. La densidad de siembra fue de 6 plantas por maceta (equivalente a 190 plantas/m²).

Desde siembra, se siguió la fenología del cultivo utilizando la escala de Zadoks et al. (1974) y se registró el número de hojas aparecidas cada 2-3 días siguiendo la metodología propuesta por Haun (1973). Alcanzada la madurez del cultivo se cosechó la biomasa aérea de las macetas y se cuantificó el peso seco total y de espigas. Finalmente se trillaron las espigas para obtener rendimiento y se midieron sus principales componentes numéricos (Número de granos y Peso de granos). El índice de cosecha (IC) fue estimado como el cociente entre el rendimiento y la biomasa total a madurez.

RESULTADOS

En términos generales, el anegamiento afectó el rendimiento independientemente de la especie en cuestión ($p < 0,001$) pero con distinto grado de intensidad dependiendo del momento del ciclo del cultivo en el cual tuvo lugar el evento de estrés. Las pérdidas relativas de rendimiento debido al anegamiento, respecto para cada especie del control sin anegar, tendieron a ser mayores en trigo que en cebada y aumentaron a medida que avanzó la fenología del cultivo, encontrándose disminuciones de hasta 364 g/m² en cebada (At-MF) y 312 g/m² en trigo (H7-10), equivalentes al 36 y 38% de reducción del rendimiento respectivamente. Para cebada, los períodos más sensibles al anegamiento se detectaron alrededor de floración (Tratamientos H10-At y At-MF; $p < 0,01$), mientras que anegamientos más tempranos en la fenología del cultivo no produjeron cambios significativos en el rendimiento. En trigo, al igual que en cebada, los períodos alrededor de floración fueron los más afectados por el anegamiento. Sin embargo, el tratamiento H7-10 también se identificó como uno de los más afectados, con reducciones en el rendimiento similares a los encontrados en H10-At y At-MF, lo que implicaría un período de susceptibilidad al anegamiento más amplio en este cultivo. Estos resultados discrepan, en parte, con los encontrados en la bibliografía, donde se sugiere que los períodos reproductivos tempranos son los más afectados por el anegamiento (Gardner y Flood, 1993) mientras que el período de llenado de granos es uno de los menos sensibles (Bao, 1997). Sin embargo, Setter y Waters (2003), en un *review* realizado sobre el efecto del anegamiento y el rendimiento en trigo y cebada, concluyen que los períodos de mayor susceptibilidad fueron el inmediatamente posterior a la emergencia del cultivo y el período reproductivo tardío centrado en antesis. La discrepancia entre trabajos estaría basada en la variabilidad genotípica que existe en la susceptibilidad al estrés por anegamiento (Pang *et al.*, 2004).

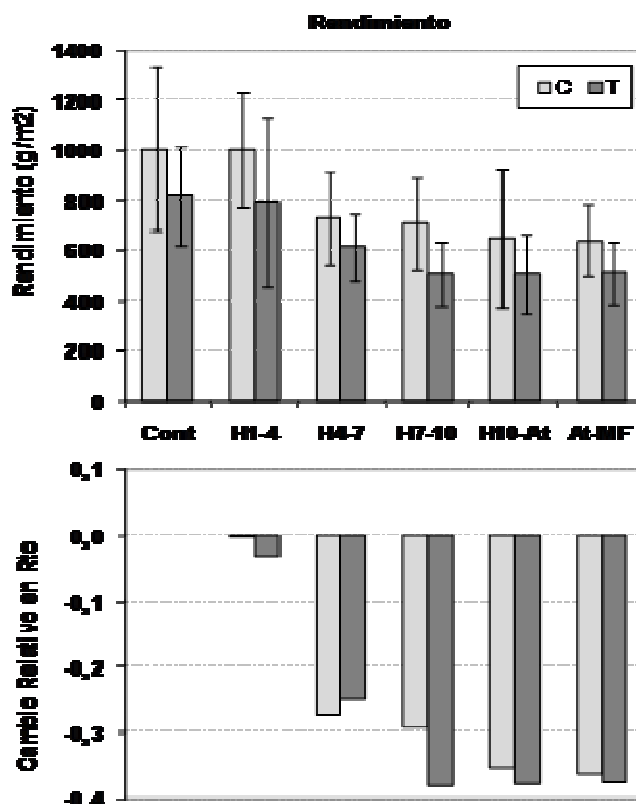


Figura 1. Rendimiento en grano (g/m^2 , panel superior), en trigo (T) y cebada (C) y cambio relativo del rendimiento respecto del control para cada especie (panel inferior) para distintos momentos de anegamiento. Cont=Control, Hi=Hoja número i, At=Antesis y MF=Madurez Fisiológica.

Al descomponer el rendimiento en sus principales componentes numéricos (Número y Peso de los granos), se encontró que las disminuciones de rendimiento debido a anegamiento estuvieron asociadas a caídas tanto en el número como en el peso de los granos. Las mayores mermas del número de granos se dieron en los períodos previos a antesis (H7-10 y H10-At), independientemente de la especie en cuestión, llegando a pérdidas en el número de granos del 30% en ambos cultivos.

Sobre el peso de los granos, el efecto negativo del anegamiento fue marcado a medida que avanzó el estado ontogénico del cultivo a partir de H10 (especialmente en trigo), alcanzando caídas del 30% en trigo y 37% en cebada en el tratamiento At-MF.

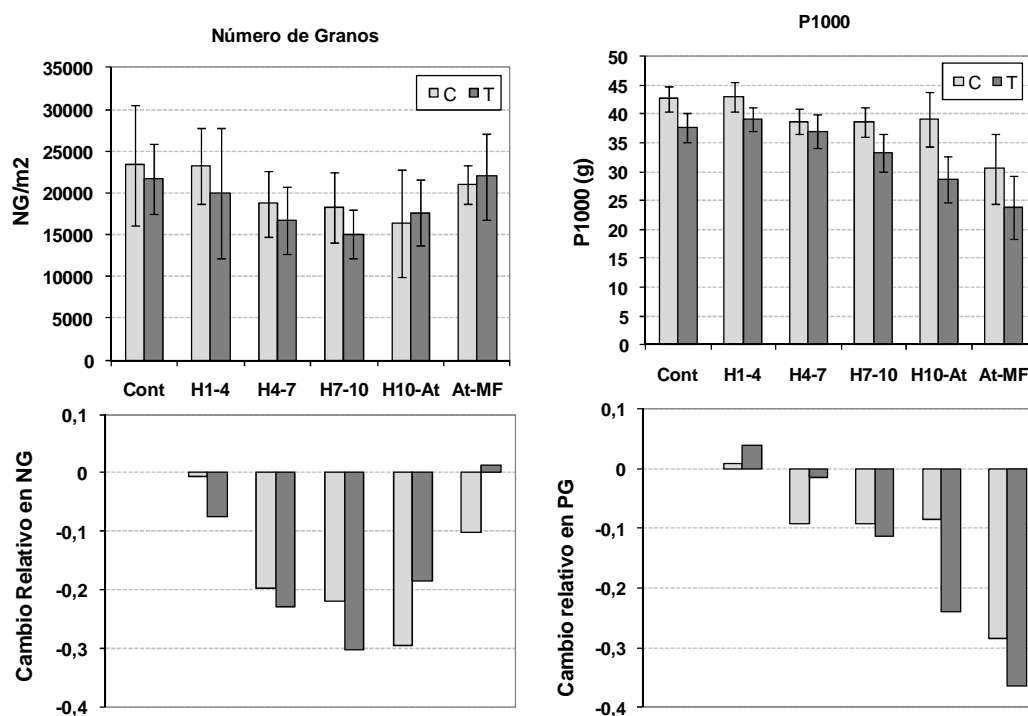


Figura 2. Variación absoluta (paneles superiores) en el número de granos (paneles izquierdos) y peso de mil granos (paneles derechos) y cambio relativo respecto del control (paneles inferiores) en cultivos de trigo (T) y cebada (C) sometidos a distintos momentos de anegamiento a lo largo de su ontogenia (referencias en Figura 1).

Al relacionar el rendimiento con sus principales componentes numéricos, se encontró que éste estuvo asociado principalmente con el número de granos para ambos cultivos en forma lineal y positiva ($r^2 > 0,90$ para el conjunto de datos), coincidiendo con lo aceptado en la bibliografía (Fischer, 1985). Sin embargo, para el tratamiento At-MF, en el caso de cebada, el rendimiento fue explicado en mayor medida por el peso de los granos ($r^2 = 0,84$) más que por el número de granos ($r^2 = 0,21$), debido a la gran caída sobre este componente que produjo el anegamiento durante el llenado de los granos. El efecto negativo del anegamiento sobre el peso de los granos asociado a los tratamientos H10-At y At-MF coincide con los estados del ciclo del cultivo en los que se define el peso potencial y final del grano (Calderini *et al.*, 2001).

El rendimiento de los cultivos de grano también puede ser expresado en términos de biomasa, como el producto de la Biomasa total producida a madurez (BT) y la proporción de ésta que es destinada a los órganos reproductivos (IC). La biomasa total producida tuvo una alta asociación con el rendimiento final obtenido en ambos cultivos ($r^2 = 0,72$ en cebada y $0,92$ en trigo), dado que el anegamiento produjo una disminución de la biomasa total producida a madurez, independientemente de la especie ($p < 0,01$). Las caídas producidas fueron del 10 al 34%, siendo los resultados consistentes con los que obtuvieron Pang *et al.* (2004) para varios genotipos. Los tratamientos H4-7 a H10-At fueron los que generaron las mayores mermas en la BT ($p < 0,01$).

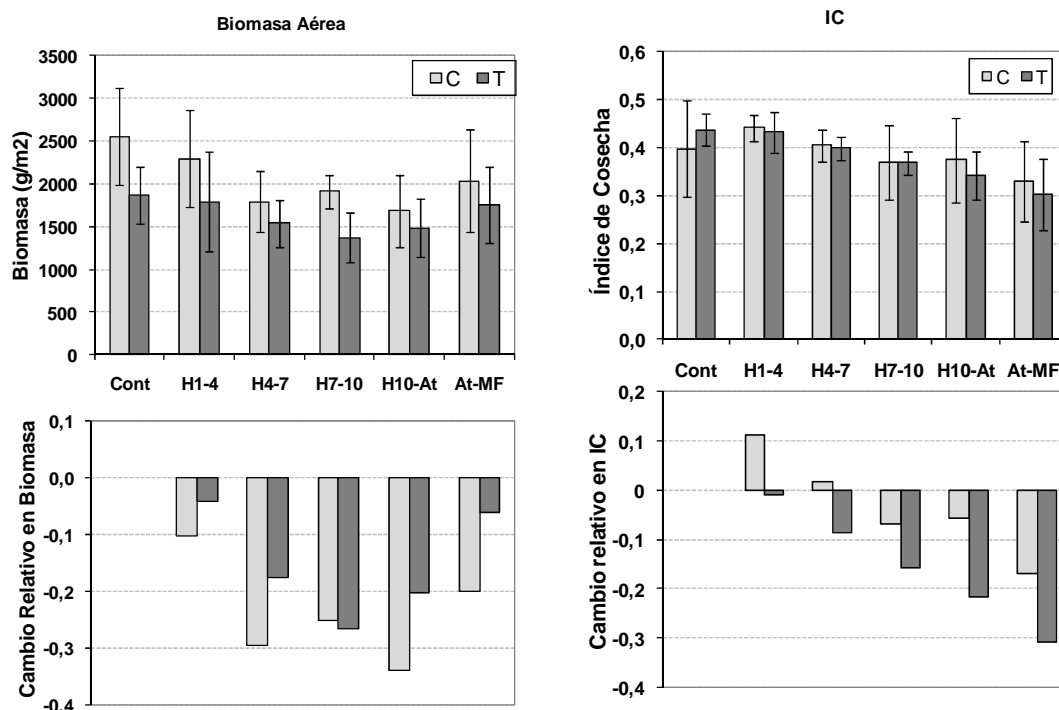


Figura 3. Variación absoluta (paneles superiores) en la biomasa aérea final (paneles izquierdos) e Índice de cosecha (IC, paneles derechos) y sus cambios relativos respecto del control (paneles inferiores) en cultivos de trigo (T) y cebada (C) sometidos a distintos momentos de anegamiento a lo largo de su ontogenia (referencias en Figura 1).

El índice de cosecha (IC) también fue modificado por el anegamiento ($p < 0,01$). En trigo, las caídas en el IC fueron más marcadas cuanto más avanzado en el ciclo se produjo el evento de anegamiento, alcanzando mermas de hasta el 32%. En cebada, el efecto del anegamiento sobre el IC fue de menor magnitud (Figura 3); de hecho, se observó para los tratamientos tempranos un leve aumento del IC respecto del control, lo que compensó parcialmente las disminuciones en biomasa final, y permitió entonces alcanzar para este evento de anegamiento un rendimiento en granos no significativamente distinto al del control.

CONCLUSIONES

El anegamiento afectó en forma negativa el rendimiento de trigo y cebada y sus componentes, tanto numéricos (número y peso de granos), como de biomasa (biomasa final e índice de cosecha).

No se encontraron diferencias importantes entre trigo y cebada en su respuesta a los tratamientos de anegamiento, ya sea, considerando la magnitud del daño producido, como el momento del ciclo con mayor sensibilidad. En ambos casos, el efecto negativo del anegamiento fue más marcado cuanto más avanzado en el ciclo del cultivo se produjo el evento, siendo el período alrededor de floración el que mostró mayor sensibilidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Armstrong W, 1979. Aeration in higher plants. *In: Advances in Botanical Research*. Ed. HW Woolhouse. Vol 7. Pp. 225-332. Academic Press, London.
- Bao X, 1997. Study on identification stage and index of waterlogging tolerance in various wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agriculturae Shanghai* 13: 32-38.
- Calderini DF, Savin R, Abeledo LG, Reynolds MP, Slafer GA, 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119: 199-204.
- Cannell RQ, Belford RK, Gales K, Thomson RJ, Webster CP, 1984. Effect of waterlogging and drought on winter wheat and winter barley grown on clay and sandy loam soil. *Plant Soil* 80: 53-66.
- Fischer RA, 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 100: 447-461.
- García JA, Gallego MC, Serrano A, Vaquero JM, 2007. Trends in block-seasonal extreme rainfall over the Iberian Peninsula in the second half of the twentieth century. *J. Climate* 20: 113 -130.
- Gardner WK, Flood RG, 1993. Less waterlogging damage with long season wheats. *Cereal Res. Comm.* 21: 337-343.
- Haun JR, 1973. Visual Quantification of Wheat Development. *Agron. J.* 65: 116-119.
- Malik AI, Colmer TD, Lmabers H, Setter T, Schortemeyer M, 2002. Short -term waterlogging has long -term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytolog.* 153: 236-255.
- Pang J, Zhou M, Mendham N, Shabala S, 2004. Growth and physiological responses of six barley genotypes to waterlogging and subsequent recovery. *Austr. J. Agric. Res.* 55: 895-906.
- Sayre KD, Van Ginkel M, Rajaram S, Ortiz Monasterio I, 1994. Tolerance to waterlogging losses in spring bread wheat: effect of time of onset on expression. *Ann. Wheat Newsletter* 40: 165 -171. Colorado State University.
- Setter TL, Burgess P, Waters I, Kuo J, 1999. Genetic diversity of barley and wheat for waterlogging tolerance in Western Australia. *In: Proceedings of the 9th Australian Barley Technical Symposium*. Melbourne. Australian Barley Technical Symposium Inc.
- Setter TL, Waters I, 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil* 253: 1-34.
- Turner NC, Asseng S, 2005. Productivity, sustainability, and rainfall-use efficiency in Australian rainfed Mediterranean agricultural systems. *Aust. J. Agric. Res.* 56: 1123–1136.
- Yordanova RY, Popova LP, 2001. Photosynthetic response of barley plants to soil flooding. *Photosynthetica* 39: 515 -20.
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF, 1974. A decimal code for the growth stage of cereals. *Weed Res.* 14: 415-421.
- Zhang H, Turner NC, Poole ML, Simpson N, 2006. Crop production in the high rainfall zones of southern Australia - potential, constraints and opportunities. *Aust. J. Exp. Agric.* 46: 1035-1049.
- Zhou MX, Li HB, Mendham NJ, 2007. Combining Ability of Waterlogging Tolerance in Barley. *Crop Sci.* 47: 278–284.

SENSIBILIDAD DE LOS DETERMINANTES DEL PESO DE LOS GRANOS DE TRIGO A ALTAS TEMPERATURAS

Carolina Lizana^{1,2} y Daniel Calderini²

¹Escuela de Graduados, ²Instituto de Producción y Sanidad Vegetal, Universidad Austral de Chile, Chile.

carolina.lizana@uach.cl

INTRODUCCIÓN

Las altas temperaturas afectan el peso de los granos de trigo en diferentes magnitudes dependiendo del nivel térmico, duración, momento, genotipo y peso potencial de grano (Stone, 2000; Stone y Nicolas, 1995). La mayor parte de la investigación sobre efectos de la temperatura en el peso de los granos se ha enfocado en temperaturas moderadamente altas (15-32°C) durante todo el llenado de granos (i.e. Wardlaw et al., 1989b; Tashiro and Wardlaw, 1989; Randall and Moss 1990; Hunt et al., 1990; Wheeler et al., 1996; Wardlaw et al., 2002; Ugarte et al., 2006; Prasad et al., 2008) o en golpes de calor, i.e. pocos días sobre 32°C (Stone and Nicolas, 1995 a,b,c; Stone and Nicolas, 1996; Spierz et al., 2006). Existe menos información acerca del efecto de cortos períodos de temperaturas, moderadamente altas (15-32°C) tanto en pre como en post-antesis, sobre el peso de los granos.

Respecto de período pre-antesis (i.e. Bo a At), varios experimentos han demostrado que altas temperaturas afectan en paralelo el número y peso de los granos (Hunt et al., 1990; Prasad et al., 2008) y se ha establecido que existe una amplia superposición en la determinación de ambos componentes del rendimiento entre bota y el cuaje de los granos (Ugarte et al., 2006). El peso de grano sería afectado por altas temperaturas en pre-antesis principalmente como consecuencia de una reducción en el peso de los carpelos (Calderini et al., 1999a,b; Calderini et al., 2001).

En post-antesis la disminución del peso de los granos ha sido asociada con acortamiento del período de llenado, reducción en la tasa de crecimiento de los granos (Sofield et al., 1977; Gibson and Paulsen, 1999; Hunt et al., 1990), reducción del número de células del endosperma y baja acumulación de almidón (Nicolas et al., 1984). Otros determinantes del peso de los granos como el máximo contenido hídrico (Pepler et al., 2006) y la expresión de expansinas identificadas en granos de trigo en crecimiento (Lizana et al., 2010), podrían ser sensibles a altas temperaturas, afectando el peso final de grano. Por otra parte, las consecuencias de temperaturas moderadamente altas sobre los rasgos de calidad (especialmente sobre la concertación de proteínas en los granos), durante el periodo pre-antesis, no han sido documentadas. Durante el llenado de granos, los golpes de calor han mostrado efectos positivos sobre la concentración de proteína en los granos debido al mayor efecto relativo de la temperatura sobre la síntesis de almidón (Lingle y Chevalier, 1984) pero temperaturas moderadamente altas (15-27°C) han inducido sólo pequeños cambios (0.7-2.2%) en la concentración de proteína de los granos (Wardlaw et al., 2002).

La magnitud de los cambios en el peso y la calidad de los granos a altas temperaturas en períodos pre y post-antesis, estaría condicionada por la sensibilidad de los determinantes del peso de los granos generados en cada etapa y la relación entre esos determinantes. Hasta el momento no se han publicado trabajos en los que se evalúe el efecto de temperaturas integrando los períodos pre y post-antesis sobre las principales variables asociadas al peso final de los granos. Por otra parte, la respuesta del peso de los granos al estrés térmico podría ser diferente en genotipos cuyo rendimiento se compone de alto número y bajo peso de granos

o bajo número y alto peso de grano. Este conocimiento permitiría mejorar la respuesta al estrés térmico en programas de mejora y a través del manejo de los cultivos.

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del momento y la intensidad térmica, sobre los determinantes fisiológicos pre y post-antesis del peso de los granos de trigo en cultivares con distinto tamaño potencial. Esto permitirá avanzar en el conocimiento de la determinación del peso de los granos e identificar los rasgos asociados a tolerancia del peso y calidad de los granos a altas temperaturas.

MATERIALES Y MÉTODOS

1 Manejo del experimento

Se realizó un experimento en la Estación Experimental de la Universidad Austral de Chile (39° 38` S), durante la temporada 2007-2008, en condiciones de campo. Los tratamientos consistieron en 2 genotipos de trigo contrastantes en peso de grano (Pandora INIA y Huayún INIA), 3 regímenes térmicos (un testigo a temperatura ambiente T0, dos tratamientos de incremento térmico por encima del ambiente T1 y T2) y 3 momentos de tratamiento: entre bota y antesis (Bo-At), al inicio del llenado de granos (3 a 15 días dda, ILG) y mitad del llenado de granos (20 a 32 dda, MLG). Las temperaturas medias de cada tratamiento se presentan en la tabla 1. Para incrementar la temperatura se utilizaron invernaderos portátiles con calefactores regulados por sensores térmicos. Las parcelas (9 hileras x 2 m) fueron manejadas para asegurar la sanidad y evitar déficit nutricionales y de agua.

Tabla 1. Temperaturas medias en cada uno de los tratamientos térmicos y genotipos. T0: temperatura ambiente; T1 y T2 son dos niveles de temperatura sobre el ambiente durante bota a antesis (Bo-At), inicio del llenado de granos (ILG) y mitad del llenado de granos (MLG).

Período	Pandora INIA			Huayún INIA		
	T0	T1	T2	T0	T1	T2
Bo-At	14,1	16,9	19,9	14,1	16,6	19,7
ILG	16,5	20,2	23,3	16,2	20,1	24,0
MLG	17,8	21,6	24,8	17,8	22,5	24,7

2 Mediciones

Se registraron las fechas de bota, espigazón y antesis usando la escala propuesta por Zadoks et al. (1974). El peso de los carpelos florales se determinó en 4 posiciones de grano de 4 espiguillas centrales de 5 espigas de tallos principales. Los carpelos fueron extraídos cuando el florete número 3 en relación con su distancia desde el raquis se encontraba en el estado de Waddington 10 (Waddington et al, 1983).

Desde antesis en adelante se siguió el peso fresco, seco, el contenido hídrico y las dimensiones de granos individuales de las 4 posiciones dentro de la espiguilla. Se muestrearon las dos espiguillas centrales de dos espigas por parcela, dos veces por semana hasta c.a. 50 días después de antesis. El peso de los granos fue determinado inmediatamente después de muestreados y después de ser secados por 48 h a 65°C en una balanza electrónica (Mettler Toledo, XP205DR, Greifensee, Switzerland). El peso de grano final, la tasa de

llenado de granos y el momento de madurez fisiológica fueron estimados usando un modelo bi-lineal, descrito por dos ecuaciones con un punto de quiebre (ver Calderini et al., 1999a). El punto de quiebre representa el tiempo térmico desde antesis a madurez fisiológica (cuando el llenado de granos ha finalizado) y fue calculado como la suma de temperaturas promedio diaria $[(T_{max} + T_{min})/2]$ usando como base 0°C (e.g. Hay and Kirby 1991; Slafer et al. 1994, Calderini et al. 1996).

La dinámica de agua del grano se obtuvo de la diferencia entre el peso fresco y seco de los granos muestreados desde antesis. Considerando que el contenido hídrico de los granos sigue una función parabólica, se ajustó un modelo tri lineal para estimar la tasa de aumento de agua en los granos ($\text{mg } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), el contenido hídrico estabilizado (CHE, mg), tiempo térmico hasta alcanzar el CHE ($^{\circ}\text{Cd}$), el tiempo térmico hasta el inicio de la pérdida de agua de los granos ($^{\circ}\text{Cd}$) y la tasa de pérdida de agua en los granos ($\text{mg } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), similar a Pepler et al. (2006). El ajuste del modelo fue realizado usando la técnica de optimización de Table curve V 2.0 (Jandel 1991).

El largo, ancho y alto de los granos de trigo fue medido con un pie de metro electrónico (6 inch/150 mm Digital Calipers, China). El máximo valor de las dimensiones y el momento en que estas fueron alcanzadas se calcularon utilizando el mismo modelo que describió la dinámica del peso de los granos.

Con el objetivo de determinar el número de células del endosperma se muestrearon 3 espigas por parcela 20 días después de antesis que fueron conservadas en una solución de formalina, ácido acético y alcohol (FAA). Los núcleos de las células del endosperma fueron contados en las 4 posiciones de 2 espiguillas centrales de cada espiga ($n=18$) de acuerdo con la metodología de Gleadow et al. (1982). Para alcanzar este objetivo los granos fueron divididos en endosperma, pericarpio y embrión. En tejido endospermático fue digerido con celulasa y α -amilasa y los núcleos celulares teñidos con el reactivo de Feulgen. Los núcleos fueron contados en un hemocitómetro, dos veces cada muestra utilizando un microscopio de luz a 10X (Axiolab, Carl Zeiss).

El contenido de nitrógeno fue determinado para posiciones de grano específicas utilizando el método de Kjeldahl y a concentración de proteína en la harina fue estimada multiplicando por 5.7 (Merril and Watt, 1973).

Los datos del experimento fueron analizados por un análisis de varianza de 3 vías. Se utilizaron análisis de regresión para evaluar el grado de asociación entre las variables en estudio.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El peso de los granos fue significativamente afectado por el genotipo, la posición del grano, la fenofase y el régimen térmico. El peso de los granos del genotipo Pandora, fue en promedio más sensible a altas temperaturas que en el cultivar Huayún (Tabla 2). La reducción del peso de los granos en posiciones específicas dentro de la espiguilla varió entre 4 y 19% en Pandora y entre 1.4 y 15% en Huayún. Los granos distales, de menor peso potencial dentro de la espiguilla, fueron más afectados en términos relativos por las altas temperaturas que los granos de posiciones basales (Figura 1A).

La magnitud de la respuesta en el peso de los granos dependió del momento de aumento de la temperatura. Los incrementos térmicos en pre-antesis produjeron una mayor caída en el peso de los granos que los tratamientos equivalentes durante el llenado de granos (Figura 1B, Figura 3). Al mismo tiempo, el peso de los granos se asoció negativamente con la temperatura media en cada etapa del ciclo (Figura 2).

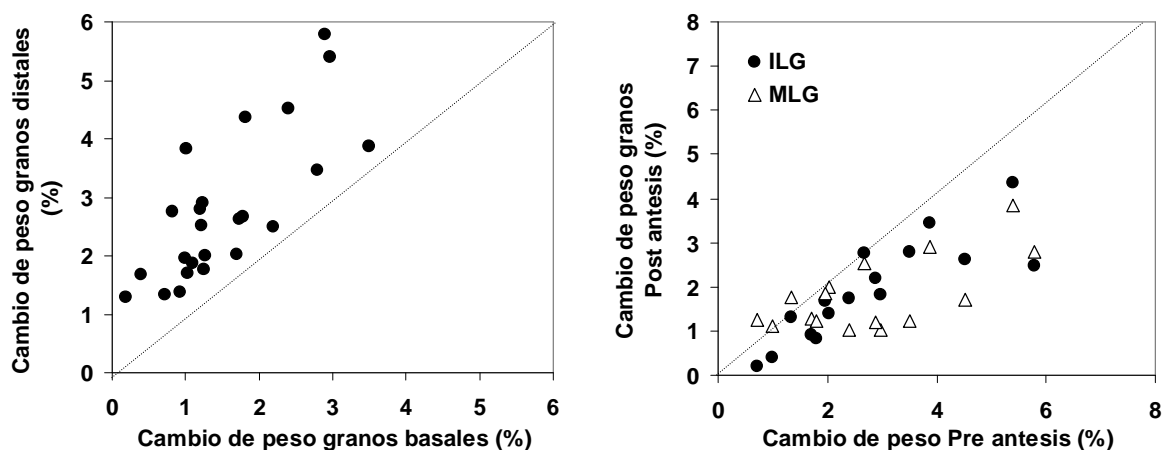


Figura 1. Asociación entre el peso de los granos de posiciones distales y basales dentro de la espiguilla (A) y entre el cambio en el peso de grano en distintas etapas del desarrollo de los granos (B).

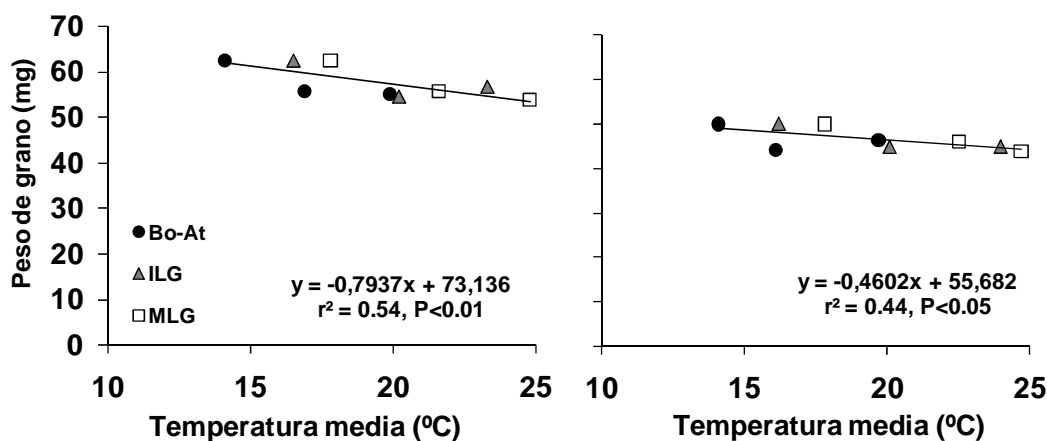


Figura 2. Asociación entre el peso de grano de la posición 3 dentro de la espiguilla y la temperatura media en distintas fenofases: bota a antesis (Bo-At), inicio del llenado de granos (ILG) y mitad del llenado de granos (MLG) en los genotipos Pandora INIA (A) y Huayún INIA (B).

La dinámica de acumulación de biomasa y el contenido hídrico de los granos fue diferente entre los tratamientos dependiendo del nivel de temperatura y la fenofase pero mostró un patrón similar entre posiciones de grano. La Figura 3 muestra el crecimiento de los granos de la posición 3. La tasa de llenado de granos fue más afectada por altas temperaturas (tanto en pre como en post-anthesis) que la duración del llenado de granos, produciendo como consecuencia un menor peso. El efecto más importante sobre la tasa de llenado fue encontrado en el nivel de temperatura más alto durante ILG en ambos genotipos (Fig 3 B y E). En este tratamiento, la tasa de ingreso de agua a los granos fue reducida por las altas temperatura en paralelo con un retraso en el momento de alcanzar el contenido hídrico estabilizado. En todos los tratamientos de incremento térmico el inicio de la pérdida de agua de los granos se adelantó respecto del control, por lo tanto el tiempo en que los granos mantuvieron el contenido hídrico estabilizado fue menor en los tratamientos calefaccionados durante las diferentes fenofases (Figura 3).

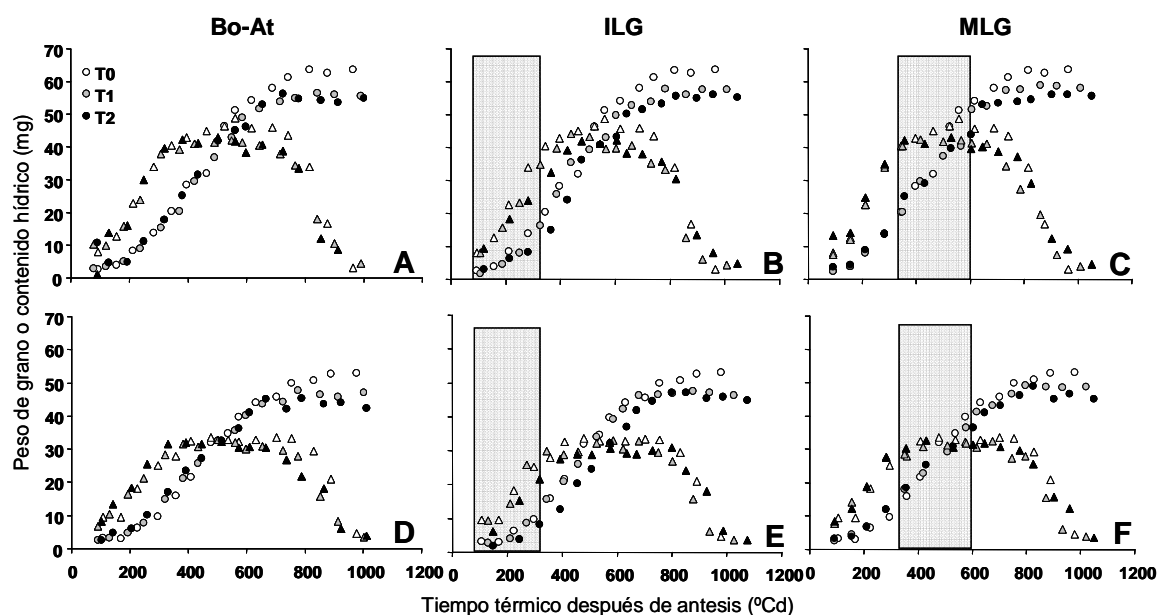


Figura 3. Dinámica del peso y agua de los granos de Pandora (A,B,C) y Huayún (C,D,E) con aumentos de temperatura en Bo-At, ILG y MLG. El área sombreada representa el momento de aumento de temperatura en los tratamientos en post antesis.

El contenido hídrico estabilizado (CHEst) de los granos fue el componente del rendimiento que más se asoció con su peso final ($r^2 = 0.93$, $P < 0.01$), sin embargo, la dinámica de agua fue diferencialmente afectada entre genotipos. En Pandora la tasa y duración del plateau hídrico fueron los rasgos más asociados con el peso de grano de los tratamientos térmicos en ILG ($r^2 = 0.53$ y 0.46 , $P < 0.05$ respectivamente) mientras que en Huayún fue el tiempo térmico hasta alcanzar el CHEst ($r^2 = 0.45$, $P < 0.05$). En todos los tratamientos el aumento térmico indujo un aumento de la tasa de pérdida de agua de los granos respecto del control, que coincidió con el cese anticipado de acumulación de reservas en los granos (Figura 3).

De las dimensiones de los granos el largo, que es el que se alcanza más tempranamente en post antesis, fue la mejor asociada con el peso final en ambos genotipos ($r^2 = 0.65$, $P < 0.01$).

Los determinantes del peso de los granos más afectados por las altas temperaturas fueron el peso de los carpelos en antesis y el número de células del endosperma (Tabla 2). El peso de los carpelos se asoció significativamente con el peso de granos en ambos genotipos ($r^2 = 0.53$, $P < 0.05$) mientras que el número de células del endosperma sólo se asoció ($r^2 = 0.54$, $P < 0.05$) con el PG en Huayún. La mejor asociación entre los determinantes del peso de los granos pre y post antesis fue encontrada entre el peso de los carpelos y el contenido hídrico máximo ($r^2 = 0.48$, $P < 0.05$), que fue el rasgo más asociado con el peso final de grano. Además, el peso de los carpelos mostró una asociación lineal con la duración del CHEst en Pandora ($r^2 = 0.52$, $P < 0.05$) y con la tasa de llenado de granos ($r^2 = 0.41$, $P < 0.05$) y el número de células del endosperma en Huayún ($r^2 = 0.54$, $P < 0.01$). Estos resultados podrían indicar que los efectos térmicos pre-antesis reducen el peso potencial de los granos de trigo modificando los patrones de contenido hídrico y acumulación de biomasa en etapas más avanzadas del llenado de granos.

Respecto a la calidad de los granos, el contenido de proteína de la harina no varió ($P > 0.10$) por efecto de los tratamientos térmicos en las distintas etapas pero se asoció significativamente con el tamaño de los granos a lo largo de los genotipos, posiciones dentro de la espiguilla y tratamientos térmicos ($r^2 = 0.71$, $P < 0.01$).

Tabla 2. Cambio en los determinantes del peso de los granos de trigo por unidad de aumento de temperatura en distintas etapas pre y post antesis.

Variable	Cambio relativo de la variable respecto al control por unidad de temperatura (% °C ⁻¹)	
	Pandora	Huayún
Peso de grano (mg)	-1.4 (-2.4)	-0.9 (-1.9)
Proteína en la harina (%)	(-0.04)	(+0.06)
<i>Pre antesis</i>		
Peso de carpelos florales (mg grano ⁻¹)	-0.10 (-3.9) *	-0.09 (-5.6) *
<i>Inicio llenado de granos</i>		
Tasa de llenado de granos (mg °Cd ⁻¹)	-3.0 (-2.5) *	-2.4 (-2.5) *
Duración del llenado de granos (°Cd ⁻¹)	+1.35 (+0.22)	-0.88 (-0.13)
Tasa de aumento del contenido hídrico (µg °Cd ⁻¹)	-2.7 (-2.0) *	+3.1 (+3.7) *
TT a contenido hídrico estabilizado (°Cd ⁻¹)	+0.63 (+0.2)	-8.8 (-2.2) *
Duración del plateau hídrico (°Cd ⁻¹)	-15.4 (-4.1) *	-1.6 (-0.3)
Contenido hídrico estabilizado (mg)	-0.60 (-1.4)	-0.18 (-0.6)
Tasa de elongación del grano (µm °Cd ⁻¹)	-0.88 (-3.5) *	+0.60 (+3.7) *
Duración de elongación del grano (°Cd ⁻¹)	+2.91 (+1.3)	-4.23 (-1.5)
Largo máximo de grano (µm)	-58.1 (-0.8)	-8.26 (-0.1)
Número de células del endosperma	-2682 (-4.8) *	-1319 (-2.5) *
<i>Mitad de llenado de granos</i>		
Tasa de disminución de agua en los granos (µg °Cd ⁻¹)	-14.7 (-8.0) *	-8.86 (-6.1) *

* Indican efectos significativos por efecto de los tratamientos.

CONCLUSIONES

Los granos de menor peso potencial dentro de la espiguilla, como aquellos de posiciones distales, fueron los más sensibles a altas temperaturas. El peso de granos fue mas sensible a los aumentos de temperatura entre bota y antesis y se asoció significativamente a cambios en el peso de los carpelos florales. El peso de los carpelos en antesis y el contenido hídrico máximo fueron los determinantes más asociados con el peso final de los granos en ambos genotipos, pero la regulación del peso final parece ser diferente entre ellos. El peso final en el genotipo de grano pequeño (Huayún) durante ILG fue mejor explicado por el número de células del endosperma y largo de grano, mientras que la duración del plateau hídrico fue mas explicativo en el genotipo de grano grande (Pandora). La concentración de proteínas en la harina se asoció bien con el tamaño de grano final, por lo tanto es esperable que estrés más severos que los impuestos en este experimento, afecten paralelamente el tamaño de los granos y la concentración de proteína.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por CONICYT, proyecto Fondecyt 1040125. Carolina Lizana mantuvo una beca de doctorado CONICYT durante el desarrollo de la investigación.

REFERENCIAS

- Calderini, D.F., Miralles, D.J., Sadras, V.O., 1996. Appearance and growth of individual leaves as affected by semidwarfism in isogenic lines of wheat. *Ann. Bot.* 77,583-589.
- Calderini, D.F., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 1999a. Genetic gains in wheat yield and main physiological changes associated with them during 20th century. In wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination. Eds E.H. Satorre and G.A. Slafer. New York: Food Product Press. pp 351-377
- Calderini, D.F., Abeledo, L.G., Savin, R., Slafer, G.A., 1999b. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *J. Agric. Sci.* 132,453-459.
- Calderini, D.F., Savin, R., Abeledo, L.G., Reynolds, M.P., Slafer, G.A., 2001. The importance of the period immediately preceding anthesis for grain weight determination in wheat. *Euphytica* 119, 199-204.
- Gibson, L.R., Paulsen, G.M., 1999. Yield components of wheat grown under high temperature stress during reproductive growth. *Crop Sci.* 39,1841-1846.
- Gleadow, R.M., Dalling, M.J., Gerald, M.H., 1982. Variation in Endosperm Characteristics and Nitrogen Content in Six Wheat Lines. *Aust. J. Plant Physiol.* 9,539-551.
- Hay, R.K.M., Kirby, E.J.M., 1991. Convergence and synchrony-a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 42, 661-700.
- Hunt, L.A., Poorten, G., Pararajasingham, S., 1991. Post anthesis temperature effects on duration and rate of grain filling in some winter and spring wheat. *Can. J. Plant Sci.* 71, 609-617.
- Jandell, 1991. Table curve v. 3.0. User's Manual for Version 3.0 AISN Software. Jandel Scientific. Corte Madera, CA.
- Lingle, S.E., Chevalier, P., 1984. Movement and metabolism of sucrose in developing barley kernels. *Crop Sci.* 24,315-319.
- Lizana, C. X., Riegel, R., Gomez, L., Herrera, J., Isla, A., McQueen-Mason S., Calderini, D.F., 2010. Expansins expression is associated with grain size dynamic in wheat (*Triticum aestivum* L.) *J. Exp. Bot.* 61, 1147-1157
- Merrill, A.L., Watt, B.K., 1973. Energy value of foods, basis and derivation. United States Department of Agriculture Handbook, vol. 74. USDA, Washington, DC.
- Nicolas, M.E., Gleadow, R.M., and Dalling, M.J., 1984. Effects of drought and high temperature on grain growth in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 11, 553-566.
- Pepler, S., Gooding, M.J., Ellis, R.H., 2006. Modeling simultaneously water content and dry matter accumulation of wheat grains. *F. Crop. Res.* 95,49-63.
- Prasad, P.V.V., Pisipati, Z., Ristic, U., Bukovnik, Fritz, A.K., 2008. Impact of nighttime temperature on physiology and growth of spring wheat. *Crop Sci.* 48, 2372-2380.
- Randall, P.J., Moss, H.J., 1990. Some effects of temperature regime during grain filling on wheat quality. *Aust. J. Agric. Res.* 41, 603-617.
- Slafer, G.A., Satorre, E.H., Andrade, F.H., 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological. changes. p. 1-68. In G.A. Slafer (ed.) Genetic Improvement of Field Crops. Marcel Dekker, New York.

- Sofield, I., Evans, L.T., Cook, M.G., Wardlaw, I.F., 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 4,785-797.
- Spiertz, J.H.J., Hamer, R.J., Xu, H., Primo-Martin, C., Don, C., van der Putten, P.E.L., 2006. Heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.): Effects on grain growth and quality traits. *Eur. J. Agron.* 25, 89-95.
- Stone, P.J., Nicolas, M.E., 1995a. A survey of the effects of high temperature during grain filling on yield and quality of 75 wheat cultivars. *Aust. J. Agric. Res.* 46,475-492.
- Stone, P.J., Nicolas, M.E., 1995b. Effect of timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties in heat tolerance. I Grain growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 22,927-934.
- Stone, P.J., Nicolas, M.E., 1995c. Comparison of sudden heat stress with gradual exposure to high temperature during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 22,935-944.
- Stone, P.J., Nicolas, M.E., 1996. Effect of the timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance II. Fractional protein accumulation. *Aust. J. Plant Physiol.* 23,739-749.
- Stone, P., 2000. The effect of heat stress on cereal yield and quality. In: *Crop responses and adaptations to temperature stress*. Food Product Press, USA. 302p
- Tashiro, T., Wardlaw, I.F., 1989. A comparison of the effect of high temperature on grain development in wheat and rice. *Ann. Bot.* 64, 59-65.
- Ugarte, C., Calderini, D. F., Slafer, G. A., 2006. Grain weight and grain number responsiveness to pre anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *F. Crop Res.* 100,240-248
- Waddington, S.R., Cartwright, P.M., Wall, P.C., 1983. A Quantitative Scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. *Ann. Bot.* 51,119-130.
- Wardlaw, I.F., Dawson, I.A., Munibi, P., 1989. The tolerance of wheat to high temperatures during reproductive growth II. Grain development. *Aust. J. Agric. Res.* 40,15-24.
- Wardlaw, I.F., 2002. Interaction between drought and chronic high temperature during kernel filling in wheat in a controlled environment. *Ann. Bot.* 90, 469-476.
- Wheeler, T.R., Hong, T.D., Ellis, R.H., Batts, G.R., Morison, J.I.L. and Hadley, P., 1996. The duration and rate of grain growth and harvest index of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to temperature and CO₂. *J. Exp. Bot.* 47, 623-630.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14, 415-421.

CRECIMIENTO RADICAL DE TRIGO Y EFICIENCIAS DE ABSORCIÓN Y UTILIZACIÓN DE NUTRIENTES (N, P, K Y CA) EN RESPUESTA A LA TOXICIDAD POR AL EN CONDICIONES DE CAMPO

Susana R. Valle^{1,2}, Dante Pinochet¹ y Daniel F. Calderini²

¹Instituto de Ingeniería Agraria y Suelos, Chile. ²Instituto de Producción y Sanidad Vegetal, Universidad Austral de Chile. Chile.

susanavalle@uach.cl

INTRODUCCIÓN

La acidez del suelo es una de las restricciones edáficas más importantes en el mundo para la producción de cultivos. Los suelos ácidos cubren cerca del 30% de la superficie mundial (von Uexküll and Mutert, 2004) siendo el problema de estos suelos la disminución del crecimiento de los cultivos debido principalmente a la toxicidad por Al (Kinraide, 1991; Pellet et al., 1996; De la Fuente and Herrera-Estrella, 1999). En Chile, cerca de un 40% de la superficie agrícola posee algún grado de acidez ($\text{pH} < 5.8$) (INE, 1998), y siendo en el sur del país el mayor porcentaje. En la zona centro-sur de Chile se concentra la mayor proporción del área sembrada de trigo pan del país (ODEPA, 2009).

La toxicidad por Al disminuye el crecimiento radical de los cultivos, lo que se evidencia en etapas muy tempranas (Delhaize et al., 1993; Pellet et al., 1996; Tang et al., 2002). La mayor parte de los estudios realizados sobre toxicidad por Al han sido realizados en condiciones controladas y por períodos cortos de tiempo (horas o días). Sin embargo son muy pocos los estudios bajo condiciones de campo que evalúan las respuestas de los cultivos abarcando el ciclo completo de los mismos. Esta información es necesaria para evitar extrapolaciones que pueden ser riesgosas desde los niveles de estudio moleculares o celulares a la escala de cultivos (Bingham, 2001; Sinclair and Purcell, 2005).

Entre los estudios que han evaluado el crecimiento de trigo a nivel de campo, los resultados son contrastantes. Así, Caires et al. (2008) encontraron que el crecimiento radical de trigo es mucho menos afectado que su rendimiento. Resultados similares fueron publicados por Valle et al. (2009). Por otra parte, Tang et al. (2003) encontró que la concentración de Al afecta de manera similar al crecimiento radical y rendimiento en trigo. Por lo cual, este trabajo evaluará cómo se afecta el crecimiento radical del trigo en etapas anteriores a cosecha.

Aunque el crecimiento radical se afecta fuertemente por la toxicidad por Al, poco se ha estudiado el efecto del Al sobre la absorción de nutrientes y la eficiencia de absorción y uso de los mismos a nivel de cultivo. Así, se desconoce si la menor producción de biomasa y rendimiento se deben a una menor absorción de nutrientes, a una menor eficiencia de absorción y utilización o ambas.

Por lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el crecimiento radical y eficiencia de absorción y uso de nutrientes en dos cultivares de trigo contrastantes en su sensibilidad al Al bajo condiciones de campo.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Descripción de Sitio, Tratamientos y Diseño Experimental

Se realizaron dos experimentos en la Estación Experimental Santa Rosa de la Universidad Austral de Chile en Valdivia ($39^{\circ} 47' \text{ S}$, $73^{\circ} 14' \text{ W}$) durante las temporadas 2005-06 y 2006-07, en un suelo Duric Hapludand. En ambos experimentos los tratamientos

consistieron en una combinación factorial de dos cultivares de trigo primaveral (Domo.INIA y Dalcahue.INIA, sensible y tolerante al Al, respectivamente) y 5 concentraciones de Al intercambiable en el suelo en cada año. Los tratamientos fueron dispuestos en bloques completos al azar con tres repeticiones.

Los niveles de Al del suelo se alcanzaron mediante la aplicación de sulfato de Al al suelo 3 meses previos a la siembra. El Al se incorporó con ayuda de un cultivador en los primeros 20 cm del suelo. Las concentraciones alcanzadas fueron: 0.02 (A10) - 0.25 (A11) - 0.41 (A12) - 0.51 (A13) - 0.74 (A14) en S1 y en S2: 0.04 (A10) - 0.34 (A11) - 1.37 (A12) - 1.86 (A13) - 2.73 (A14) $\text{cmol}(+) \text{kg}^{-1}$ (0.3-25.3% de saturación de Al en la temporada 2005-06 y en 0.5-61.3% en la temporada 2006-07). Los controles (A10) de ambas temporadas se encalaron para evitar la presencia de Al.

En ambas temporadas, las parcelas fueron de 12.5 m^2 (17 hileras de 5m de largo, separadas a 0.15m). Las fechas de siembra fueron el 24 y 28 de Agosto para la primera y segunda temporada, respectivamente, con una densidad de 350 semillas m^{-2} en ambas temporadas. Las parcelas se fertilizaron con 240 kg N ha^{-1} (divididas en 3 aplicaciones: 80 kg N ha^{-1} a la siembra, al comienzo y fin de macollaje. A la siembra se aplicaron 300 kg $\text{P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$ y 100 kg $\text{K}_2\text{O} \text{ ha}^{-1}$. Las malezas y enfermedades fueron periódicamente controladas. Se regó cuando fue necesario para suplir las precipitaciones.

2. Mediciones y Determinaciones

En ambos experimentos, se tomaron muestras de suelo de 0-20 cm (0-40 cm para medir N mineral) a la siembra. Las muestras se secaron al aire y tamizaron a 2 mm. En cada una se determinó N mineral mediante el método de Kjeldahl, (Jones, 2001), P-Olsen, Al intercambiable (extraído con KCl 1M), Ca, Mg, K y Na de intercambio (extraídos con acetato de amonio 1M a pH 7), pH en H_2O (1:2.5) y en CaCl_2 (1:2.5) (Sadzawka et al., 2004a).

En los estados de Doble Lomo (DL), Antesis (An) y Madurez (Mz) se muestreó biomasa aérea y radical. La biomasa aérea se cosechó en un metro lineal (0.15 m^2) y se dividió en 4 partes (según el estado fenológico): espigas, granos, láminas y tallos más vainas. En todas las partes de la planta y estados fenológicos las plantas se lavaron con agua destilada (para posterior análisis de tejidos) y secaron en estufa a 60 °C por 72 h. Las muestras secas se pesaron en una balanza electrónica (Shimadzu, Japan) y se molieron.

Las muestras de raíces se tomaron de 0-60 cm en DL y de 0-130 cm en An y Mz. Para ello, se utilizó el método del pinboard monolith (Anderson and Ingram, 1993). Las muestras de raíces fueron cuidadosamente lavadas con abundante agua, posteriormente el sistema radical fue seccionado en tramos de 5 cm en sentido vertical. Cada submuestra fue expuesta a hexametáfosfato de Na para remover el suelo adherido a ellas por 5 min y posteriormente se lavaron con abundante agua destilada. Las raíces se secaron en estufa a 60°C por 72 h para determinar su biomasa mediante una balanza analítica (Mettler Toledo, Spain). En cada submuestra se midió la longitud radical mediante el software WinRhizo (Regent Instrument Inc.), y se calculó la densidad radical. Después cada submuestra fue molida.

En madurez, se midió el contenido de P, Ca, K, y Al en cada parte de la biomasa aérea y radical (Sadzawka et al. 2004b) y N sólo en la parte aérea, por escasez de muestra radical (Jones 2001).

La eficiencia de absorción de nutrientes (UPE) se calculó como la relación entre la absorción del nutriente por el cultivo al suministro (ec. 1), el cual se estimó como la cantidad de nutriente disponible (Janssen, 1998), que fue considerado como la suma de nutrientes a la siembra (0-20 cm para P, Ca y K y, 0-40 cm para N) más la cantidad de nutrientes aportada por la fertilización.

$$UPE = (\text{kg nutriente absorbido})/(\text{kg nutriente disponible}) \quad (\text{ec. 1})$$

La eficiencia de utilización de nutrientes (UTE) se calculó como sigue (Moll et al., 1982):

$$UTE = (\text{g rendimiento de grano})/(\text{g del nutriente en la biomasa aérea}) \quad (\text{ec. 2})$$

3. Análisis estadístico y de los datos

El efecto de los tratamientos en las variables medidas y calculadas se evaluaron mediante un ANDEVA de dos vías y las diferencias entre tratamientos se evaluaron con el test LSD. Además se realizó análisis de regresión entre las variables y la concentración de Al intercambiable. Los parámetros de las regresiones se compararon mediante el test de T.

RESULTADOS

1. Efecto del Al sobre el crecimiento radical en DL, An y Mz

La biomasa radical varió entre 0.6-55.2 g m⁻², 3.4-139.7 g m⁻² y 8-117 g m⁻² en los estados de DL, An y Mz, respectivamente. La biomasa fue bien descrita cuantitativamente por las concentraciones de Al del suelo (Figura 1). Tanto la biomasa aérea como la radical disminuyeron fuertemente al aumentar la concentración de Al del suelo, pero con diferente sensibilidad (pendientes) entre los cultivares, principalmente en estados más avanzados de desarrollo (An y Mz) (Figura 1). La distribución de la biomasa radical fue fuertemente afectada por los niveles de Al ($p < 0.05$) en ambos cultivares y temporadas (Figura 2), además de ser significativa la interacción Cultivar x Al en la mayor parte de las estratas de raíces. La biomasa radical fue un buen descriptor de la acumulación de biomasa aérea, lo cual se evidencia desde estados tempranos de desarrollo (DL) (Figura 3). En los 3 estados fenológicos evaluados se encontraron diferencias debidas al efecto del Al. Sin embargo, en DL las diferencias entre cultivares fueron menores y al avanzar en el ciclo de cultivo (An y Mz) se observó un incremento en la producción de biomasa radical, acentuando las diferencias entre cultivares.

La densidad radical del cultivo fue afectada por los niveles de Al, cultivares e interacción entre los factores ($p < 0.05$). Los valores de densidad radical estuvieron entre 0.03 y 4.4 cm cm⁻³ en DL, entre 0.42 y 13.8 cm cm⁻³ en An y entre 0.7 y 13.6 cm cm⁻³ en Mz, respectivamente. Similar a la biomasa radical, la densidad radical fue bien descrita por la concentración de Al del suelo con claras diferencias en la sensibilidad de los cultivares a la exposición al Al ($R^2 = 0.71-0.94$, $p < 0.01$, $n = 20$; datos no mostrados).

2. Efecto del Al sobre la Eficiencia de Absorción (UPE) y de Utilización (UTE) de Nutrientes

La UPE de N, P, K y Ca fueron bien descritas en función de la concentración de Al del suelo (Figura 4). La UPE fue marcadamente afectada por la concentración de Al del suelo ($p < 0.001$) y por los cultivares ($p < 0.01$). La magnitud de la disminución del Al sobre la UPE fue similar entre los nutrientes (N, P y K), sólo se diferenció entre los cultivares. Aunque hubo un efecto de los niveles de Al y cultivares ($p < 0.05$) sobre la UTE, su disminución debido a la exposición al Al no fue tan marcada ni de efecto tan claro como en el caso de la disminución de la UPE.

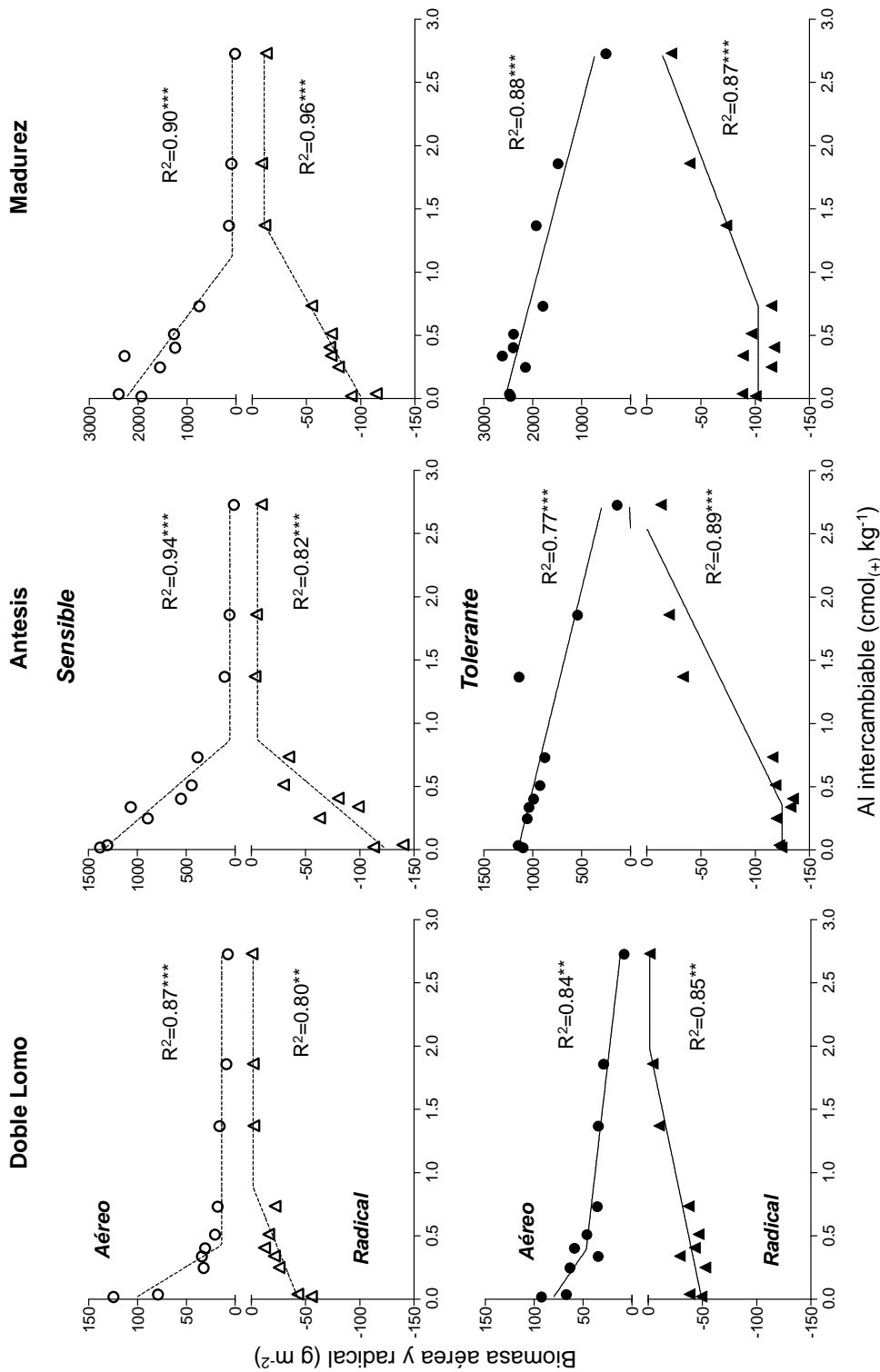


Figura 1. Relación entre la biomasa aérea (círculos) y radical (triángulos) y la concentración de Al intercambiable en el suelo para el cultivar sensible (Figuras superiores, símbolos vacíos) y tolerante (Figuras inferiores, símbolos llenos) al Al. Las líneas se ajustaron mediante análisis de regresión para el cultivar sensible (línea discontinua) y tolerante (línea continua).**, ***, p< 0.05, p< 0.01, y p< 0.001, respectivamente.

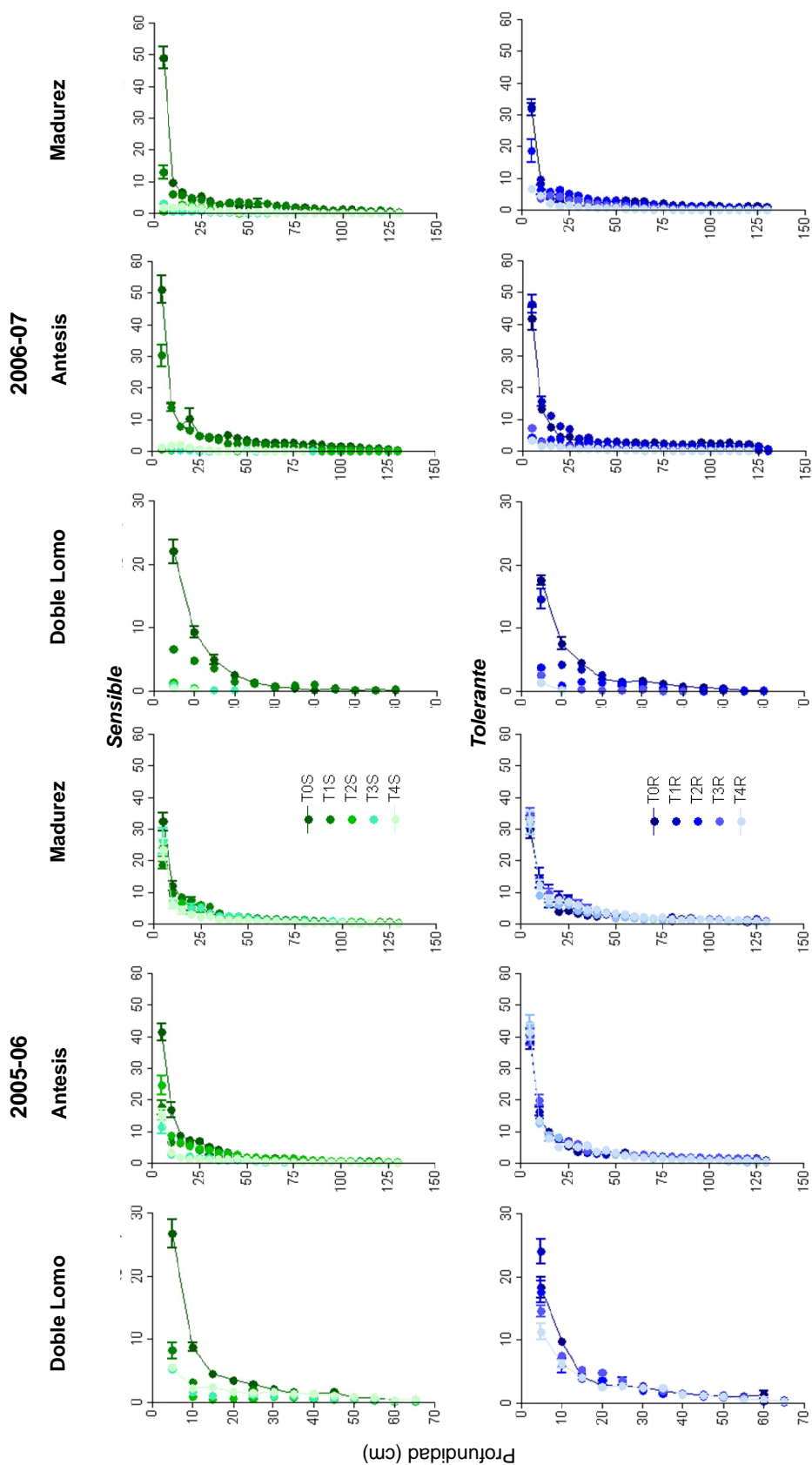
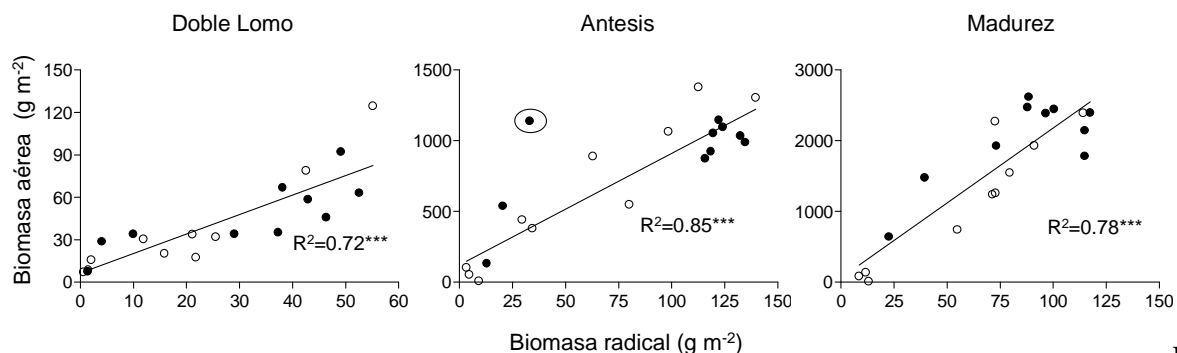


Figura 2. Biomasa radical (g m^{-2}) del trigo en tres estados fenológicos: Doble Lomo, Antesis y Madurez para el cultivar sensible (tonos verdes) y tolerante (tonos azules) al Al en ambas temporadas evaluadas.



Fi

Figura 3. Relación entre la biomasa aérea y radical para el cultivar sensible (círculos vacíos) y tolerante (círculos llenos) al Al en los tres estados fenológicos evaluados. Dato encerrado en círculo no fue considerado en el análisis de regresión. *, **, ***, $p < 0.05$, $p < 0.01$, y $p < 0.001$, respectivamente.

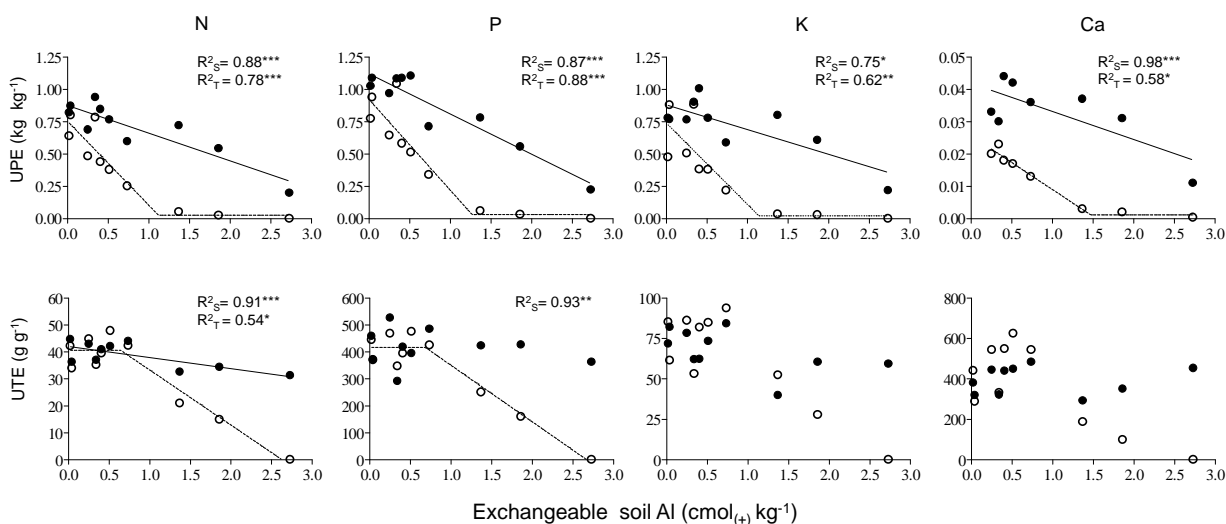


Figura 4. Relaciones entre la eficiencia de absorción (UPE) y de utilización (UTE) de nutrientes y la concentración de Al del suelo en el cultivar sensible (círculos vacíos) y tolerante (círculos llenos) al Al. Las líneas se ajustaron mediante análisis de regresión para el cultivar sensible (línea discontinua, y_s) y tolerante (línea continua, y_T). *, **, ***, $p < 0.05$, $p < 0.01$, y $p < 0.001$, respectivamente.

DISCUSIÓN

El efecto del Al sobre el crecimiento radical bajo condiciones controladas ha sido ampliamente demostrado (e.g., Delhaize et al., 1993; Bushamuka and Zobel, 1998). Sin embargo, la respuesta cuantitativa del crecimiento radical en condiciones de campo no ha sido reportado previamente en nuestro conocimiento. Más aún, este estudio muestra que las diferencias entre cultivares no es clara en estados tempranos de desarrollo (DL), sin embargo, avanzado el ciclo hay una “recuperación” del crecimiento radical y una marcada diferenciación entre cultivares. Considerando que la mayor parte de los estudios fisiológicos relacionados con la toxicidad por Al están enfocados a conocer las respuestas de las plantas en experimentos a corto plazo, la información presentada aquí, da una señal de alerta respecto de las extrapolaciones entre niveles de estudio, ya que las respuestas entre cultivares en DL no son las mismas que en An y C.

Un punto importante de destacar es la similitud en la respuesta de la UPE (N, P y K) en función del Al del suelo. Además, el hecho que la disminución de UPE sea mayor que en UTE, da cuenta de un ajuste interno en el cultivo, ya que prácticamente no cambia su requerimiento interno de nutrientes, sino que la acumulación de biomasa. Posibles causas de la caída de UPE por la toxicidad de Al es la menor biomasa ($R^2 = 0.48-0.73$, $p < 0.001$, $n = 20$) y densidad radical ($R^2 = 0.55-0.78$, $p < 0.001$, $n = 20$) para capturar los nutrientes, independiente del cultivar utilizado.

CONCLUSIONES

Este trabajo evaluó cuantitativamente las respuestas del sistema radical gatilladas por la toxicidad de Al. Los resultados mostrados aquí, dan cuenta de la dinámica del sistema radical de trigo sometido a Al. El crecimiento radical fue afectado por el Al del suelo en ambos cultivares, pero en forma diferencial para los estados fisiológicos y cultivares. Además la UPE y UTE, también fueron afectados en forma diferencial por el Al del suelo. La biomasa y densidad radical resultaron ser buenos descriptores de la UPE y acumulación de biomasa aérea. Por lo anterior, los resultados de este estudio podrían ser útiles en la modelación de la toxicidad por Al sobre el comportamiento del trigo.

REFERENCIAS

- Anderson, J.M., Ingram, J.S.I. 1993. Tropical soil biology and fertility a handbook of methods. C.A.B International.
- Bingham, I.J. 2001. Soil-root-canopy interactions. *Ann. Appl. Biol.* 138, 243–251.
- Bushamuka, V.N., Zobel, R.W. 1998. Maize and soybean tap, basal, and lateral root responses to a stratified acid, aluminum-toxic soil. *Crop Sci.* 38, 416–421.
- Caires, E.F., Garbuio, F.J., Churka, S., Barth, G., Corrêa, J.C.L. 2008. Effects of soil acidity amelioration by surface liming on no till corn, soybean, and wheat root growth and yield. *Eur. J. Agron.* 28, 57–64.
- De la Fuente, J.M., Herrera-Estrella, L., 1999. Advances in the understanding of aluminum toxicity and the development of aluminum-tolerant transgenic plants. *Adv. Agr.* 66, 103-120.
- Delhaize, E., Ryan, P.R., Randall, P.J., 1993. Aluminium tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). II. Aluminum-stimulated excretion of malic acid from root apices. *Plant Physiol.* 103, 695-702.
- INE, 1998. VI Censo Nacional Agropecuario 1997, INE, Santiago, Chile.
- Janssen, B.H. 1998. Efficient use of nutrient: an art of balancing. *Field Crops Res.* 56, 197-201.
- Jones, J.B. 2001. Laboratory guide for conducting soil tests and plant analysis. CRC Press LLC. Boca Raton, Florida.
- Kinraide, T.B., 1991. Identity of the rhizotoxic aluminum species. *Plant Soil.* 134, 167-178.
- Moll, R.H., Kamprath, E.J., Jackson, W.A. 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron J.* 74, 562-564.
- ODEPA. 2009.
<http://odepa.cl/servlet/articulos.ServletMostrarDetalle;jsessionid=47C3987E9304F9E3AF7A5186384D6B3D?idcla=12&idn=1736>
- Pellet, D.M., Papernik, L.A., Kochian, L.V., 1996. Multiple aluminum-resistance mechanisms in wheat. Roles of root apical phosphate and malate exudation. *Plant Physiol.* 112, 591-597.

- Sadzawka, A., Carrasco, M.A., Grez, R., Mora, M.L. 2004a. Métodos de análisis recomendados para suelos de chilenos. Comisión de Normalización y Acreditación. Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo.
- Sadzawka, A., Grez, R., Carrasco, M.A., Mora, M.L. 2004b. Métodos de análisis de tejidos vegetales. Comisión de Normalización y Acreditación. Sociedad Chilena de la Ciencia del Suelo.
- Sinclair, T.R., Purcell, L.C. 2005. Is a physiological perspective relevant in a “genocentric” age?. *J. Exp. Bot.* 56, 2777-2782.
- Tang, Y., Garvin, D.F., Kochian, L.V., Sorrells, M.E., Carver, B.F. 2002. Physiological genetics of aluminum tolerance in the wheat cultivar Atlas 66. *Crop Sci.* 42, 1541–1546.
- Tang, C., Rengel, Z., Diatloff, E., Gazey, C., 2003. Responses of wheat and barley to liming on a sandy soil with subsoil acidity. *Field Crops Res.* 80, 235-244.
- Valle, S.R., Carrasco, J., Pinochet, D., Calderini, D., 2009. Grain yield, above-ground and root biomass of Al-tolerant and Al-sensitive wheat cultivars under different soil aluminum concentrations at field conditions. *Plant Soil* 318, 299-310.
- von Uexküll, H.R., Mutert, E., 2004. Global extent, development and economic impact of acid soils. *Plant Soil* 171, 1-15.

COMPORTAMIENTO DIFERENCIAL DE DOS CULTIVARES DE CEBADA EN RESPUESTA A LA INFECCIÓN POR *Cochliobolus sativus* (MANCHA BORROSA) Y SU RELACIÓN CON LA TASA FOTOSINTÉTICA A INICIOS DE LLENADO DE GRANO

Esteban Hoffman¹, Luis Viega¹, Nicolás Glison¹, Ariel Castro¹, Silvia Pereyra² y Carlos Pérez¹

¹Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay. ² Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Uruguay.

tato@fagro.edu.uy

INTRODUCCIÓN

La mancha borrosa de la cebada es una enfermedad causada por el hongo patógeno hemibiotrófico *Cochliobolus sativus* (Ito & Kurib.) Drechsl. ex Dastur [anamorfo *Bipolaris sorokiniana* (Sacc. in Sorok.) Shoem., sin. *Helminthosporium sativum* Pamm., King and Bakke]. Es una de las enfermedades foliares más serias causando pérdidas de rendimiento significativas, además de afectar la calidad maltera del grano (Nutter et al., 1985; Kumar et al., 2002).

Esta enfermedad se ve favorecida por altas temperaturas (24-28°C) y alta humedad (9 a 24 hs de agua libre) (Pereyra y Stewart, 2004). En años propicios para su desarrollo, se cuantificaron pérdidas en el rendimiento en grano de hasta un 30% (Pereyra, 2005). Este aumento responde en parte a que los cultivares comerciales utilizados actualmente en Uruguay no manifiestan niveles adecuados de resistencia (Castro et al., 2005; Pereyra, 2005), y a que la práctica de siembra directa posibilita la sobrevivencia y esporulación del hongo en los rastrojos sobre la superficie (Stewart et al., 2001; Pereyra y Stewart, 2004). Esto determina que la vida útil de muchos cultivares se acorte implicando la necesidad constante de la inclusión de nuevos materiales genéticos, especialmente en la zona norte del país.

A su vez, si bien se dispone de un adecuado paquete tecnológico de fungicidas que controlan la enfermedad, las características de la misma han llevado a que en la práctica se recomienden aplicaciones apenas aparecen los primeros síntomas. Ello se debe a que los trabajos efectuados hasta el momento ubican a los niveles críticos de la enfermedad en valores muy bajos y con resultados no siempre exitosos (Pereyra, 2005).

El daño que provoca este patógeno depende de la virulencia del mismo (Arabi and Jawhar, 2004), la etapa de desarrollo de la planta, el grado de resistencia genética del cultivar (Nutter et al., 1985; Durveiller et al., 2005; Mercado Vergnes et al., 2006), y las condiciones ambientales prevalentes. Es de esperar que aquellos cultivares resistentes, presenten menores niveles de severidad y menores pérdidas de rendimiento en grano (Sharma et al., 2007). Sin embargo, han sido reconocidos genotipos de trigo y cebada con un comportamiento que consiste en pérdidas en rendimiento relativamente bajas ante niveles de severidad de mancha borrosa significativos (Durveiller et al., 2005). Estos materiales pueden ser considerados como tolerantes a la enfermedad (Bingham et al., 2009).

Para muchas enfermedades foliares, el efecto dominante que explica la mayor parte de la pérdida del rendimiento parece ser la disminución del área foliar debido a las manchas o lesiones que provocan los patógenos. Waggoner y Berger (1987), argumentan que el rendimiento en grano será proporcional al área verde remanente, pudiéndose predecir el mismo con tan sólo hacer un seguimiento de la epidemia. En diversos estudios se ha logrado una buena correlación de parámetros de la intensidad de la enfermedad (Simon et al., 2002; Ochoa and Parlevliet, 2007), o la disminución del área verde (van Oijen, 1990), con el

rendimiento en grano. Sin embargo en otros patosistemas no ocurre lo mismo debido a que al asociar directamente el área enferma con el rendimiento no se tienen en cuenta otras posibles implicancias fisiológicas (Duveiller et al., 2007). Para algunos patosistemas la reducción en la eficiencia del uso de la radiación (EUR) en el tejido sano o sin síntomas aparentes puede explicar mejor la disminución de rendimiento (Johnson, 1987). Una forma de evaluar la EUR es midiendo la tasa fotosintética neta (FN) en el área verde remanente.

En diversos patosistemas la FN en el tejido sano de una hoja enferma no se ve afectada y la pérdida de rendimiento estaría explicada por la pérdida de área verde (van Oijen, 1990; Lopes and Berger, 2001; Ochoa and Parlevliet, 2007). Sin embargo, en otros patosistemas, la FN disminuye en comparación con una hoja idéntica de una planta sana (Bastiaans, 1991; Bassanezi et al., 2001; Lopes and Berger, 2001; Robert et al., 2006).

Shtienberg (1992) examinó los efectos de diez patosistemas sobre la FN del huésped, y concluyó que las estimaciones visuales del daño no indican adecuadamente cuál es el efecto del patógeno sobre este proceso fisiológico. Las respuestas no estarían relacionadas con la especie ni del huésped, ni del patógeno, sino que responderían a la relación trófica que se desarrolla.

El objetivo del presente trabajo es determinar el grado de tolerancia de dos variedades de cebada con diferente grado de susceptibilidad a la infección por *C. sativus*, a través del estudio de la capacidad fotosintética de hojas asintomáticas al inicio del llenado de grano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron tres experimentos, en condiciones de campo, en la Estación Experimental “Dr. Mario A. Cassinoni” (EEMAC) en Paysandú (58°03'W, 32°55'S), en los años 2003, 2004 y 2006. Los cultivares sembrados fueron Estanzuela Quebracho y Norteña Carumbé, en parcelas de 3.6 m². En cada cultivar se dispuso un tratamiento testigo (con aplicación de fungicida) (FT) y un tratamiento inoculado con *C. sativus* (IT), en torno al inicio de encañado (GS 30) (Zadoks et al., 1974). El fungicida usado fue una mezcla comercial de Epoxiconazole + Carbendazim (Swing, Basf) a razón de 1.0 L.ha⁻¹. La inoculación se realizó con grano de sorgo (*Sorghum bicolor* L.) preinoculado con *C. sativus* a razón de 20 g.m⁻². Se registró el porcentaje de severidad a mancha borrosa durante el ciclo del cultivo y estado de desarrollo, una vez por semana a partir de GS30. En GS47, se midió la tasa fotosintética (IRGA, LiCor 6400) en tres hojas sin síntomas aparentes de la enfermedad, al mediodía en días completamente despejados. Se utilizó la hoja por debajo de la bandera (HB-1). A cosecha se determinó el rendimiento en grano (REND), número de granos por espiga (GE), número de espigas por superficie y peso de mil granos. Los valores relativos de las distintas variables se calcularon como el cociente entre el valor de IT y el valor de FT, expresado en porcentaje. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el procedimiento GLM del programa SAS (SAS Inst., 2004).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En ninguno de los tres años se presentaron condiciones favorables para la infección y desarrollo de *C. sativus*, de acuerdo a Pereyra y Stewart (2004). El año 2003 no fue propenso para el desarrollo de la enfermedad por las escasas precipitaciones y baja humedad relativa. Los otros dos años fueron más frescos y tampoco fueron lo suficientemente húmedos como para que se desarrollara una epifitía importante. Coincidentemente, los niveles de severidad (área foliar verde afectada por mancha borrosa), se evidenciaron tardíamente en el ciclo de cultivo (llenado de grano) no siendo elevados en ninguno de los tres años (Figura 1).

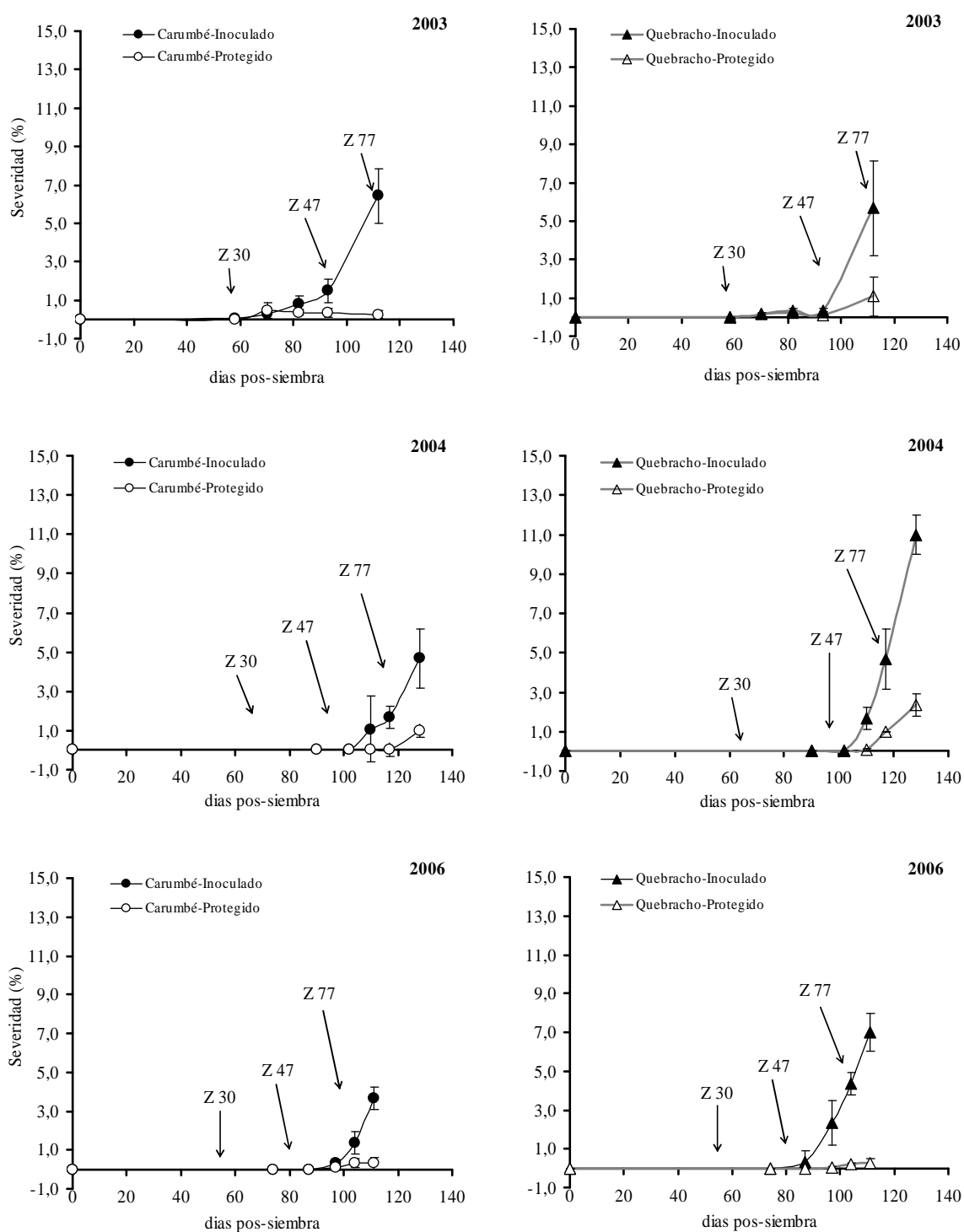


Figura 1. Evolución de la severidad de mancha borrosa (*Cochliobolus sativus*) para dos cultivares de cebada cervecera (Quebracho y Carumbé), inoculada y protegida con fungicidas, para el año 2003, 2004 y 2006. Barras verticales indican el desvío estándar.

No obstante, en los tres años y para ambos cultivares, se detectaron diferencias significativas en la severidad entre los tratamientos inoculados y protegidos. Las diferencias varietales en cuanto a la evolución de la severidad fueron escasas, aunque en los años 2004 y 2006 los niveles máximos fueron superiores en el cultivar Quebracho a partir de GS 77

(Figura 1). Tomando como referencia el valor de 3% como nivel crítico reportado por Pereyra (2005), para la variedad Quebracho, en el año 2003 los niveles de severidad del tratamiento inoculado superaron dicho valor a comienzos de llenado de grano, en ambos cultivares. En los años 2004 y 2006 dichos niveles se alcanzaron durante la segunda mitad del llenado de grano.

En los años 2003 y 2004, el rendimiento relativo en grano fue menor en el cultivar Quebracho (Figura 2). De la misma manera la tasa relativa de fotosíntesis a antesis en hojas HB-1, asintomáticas, fue menor en los mismos ensayos y cultivar (Figura 3).

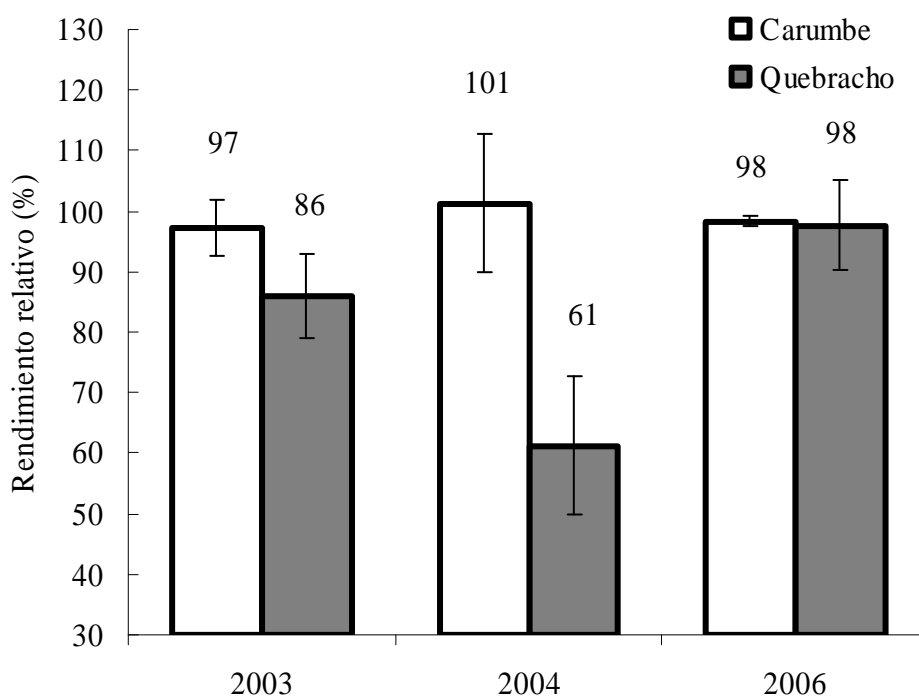


Figura 2. Reducción relativa del rendimiento en grano del tratamiento inoculado en relación al protegido para Carumbé y Quebracho en los tres años evaluados. Los números en la parte superior de cada columna son los valores promedios de cada año. Barras verticales indican desvío estándar.

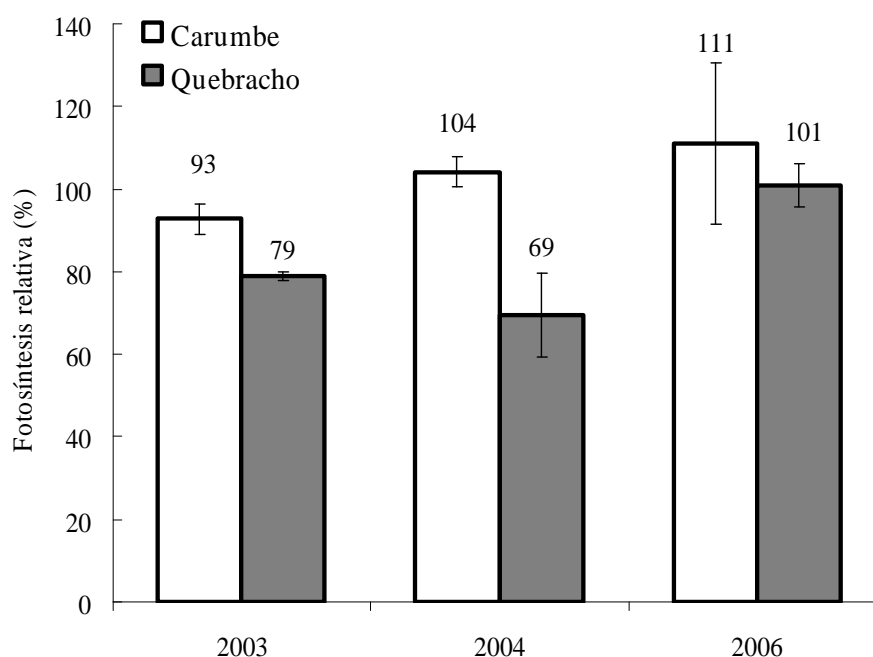


Figura 3. Tasa fotosintética relativa del tratamiento inoculado en relación al protegido, para cada año y cultivar. Los números en la parte superior de cada columna son los valores promedios de cada año. Barras verticales indican desvío estándar.

Si se comparan los descensos relativos de REND y FN se aprecia el mismo comportamiento en ambas variables, para el conjunto de situaciones estudiadas. La variedad Quebracho incrementa sus rendimientos relativos a medida que se incrementan los valores de fotosíntesis relativa, mientras que Carumbé no presenta asociación entre ambas variables ($r = 0.83$ y 0.22 , respectivamente). Una asociación similar se observa entre la disminución relativa del número de granos por espiga (GE relativa) del tratamiento inoculado respecto al protegido y la fotosíntesis relativa para ambas variedades ($r = 0.89$ y 0.36 , para Quebracho y Carumbé respectivamente) (Figura 4), siendo el único componente del rendimiento que muestra dicha tendencia. Estudios previos han mostrado el grado de dependencia entre el aporte de fotoasimilados a la espiga en momentos previos a la antesis y el número de estructuras florales que sobreviven (Viega et al, 2005), por lo que es probable que en cada situación estudiada el número final de granos por espiga se haya ajustado a las capacidades de aporte impuestas por los tratamientos.

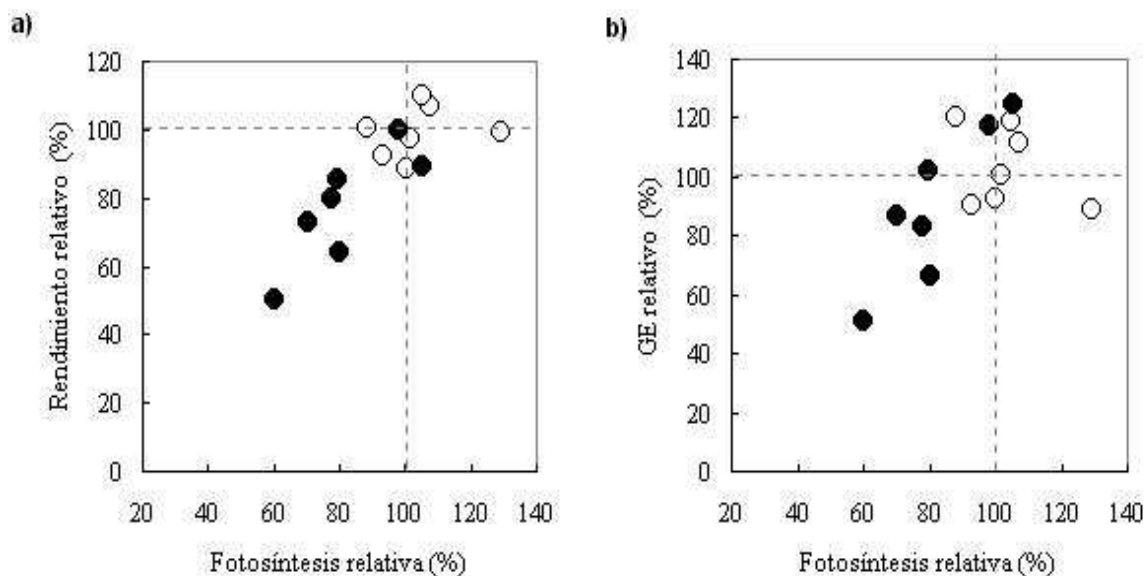


Figura 4. a) Rendimiento en grano relativo (%) de los tratamientos inoculados en relación al protegido en función de la fotosíntesis relativa (%) a inicios de llenado de grano del inoculado en relación al protegido. b) Número de granos por espiga relativo (%) de los tratamientos inoculados en relación al protegido en función de la fotosíntesis relativa (%). Los valores relativos son dentro de cada bloque, en los tres años. Carumbé (círculos abiertos), Quebracho (círculos cerrados).

Los resultados sugieren que la susceptibilidad de la variedad Quebracho a mancha borrosa se vincula a un descenso de la capacidad fotosintética del tejido verde sin síntomas aparentes. Mientras que Carumbé no aparenta afectarse más allá del área foliar perdida, siendo un ejemplo de cultivar tolerante, similar a lo reportado por Durveliller *et al.* (2005) en trigo con la misma enfermedad.

Como producto del estrés provocado por la infección de *C. sativus*, se evidencian efectos en zonas alejadas del lugar de infección en el caso de cultivares susceptibles como Quebracho en este estudio. En diversos patosistemas, como antracnosa (*Colletotrichum lindemuthianum*)-*Phaseolus vulgaris* (Bassanezi *et al.*, 2001; Lopes and Berger, 2001), *Pyricularia oryzae*-Arroz (*Oryza sativa*) (Bastiaans, 1991) y *Septoria tritici*-Trigo (Robert *et al.*, 2006), se han detectado cambios en actividad fotosintética en el área verde de hojas con síntomas, pero ninguno de ellos reporta efectos en la FN en hojas sanas de plantas enfermas.

En el caso de *C. sativus* se han identificado diversas fitotoxinas, entre ellas el helmintosporol y el prehelmintosporol, las cuales actúan afectando la permeabilidad de las membranas, las bombas de H^+ dependientes de ATP y el eflujo de Ca^{2+} , entre otros efectos (Kumar *et al.*, 2002; Olbe *et al.*, 1995; Briquet *et al.*, 1998). La sola aplicación de estas toxinas (helmintosporol 1M) en hojas sanas de trigo provoca la aparición de síntomas cloróticos y necróticos (Mercado Vergnes *et al.*, 2006). Hay evidencias de que fitotoxinas similares actúan sobre la desregulación de los estomas, como es el caso de la aplicación de la toxina producida por *Helminthosporium maydis* en hojas de maíz susceptibles a la misma, lo que provocó un rápido cierre estomático explicando la inhibición de la fotosíntesis (Arntzen *et al.*, 1973).

Los resultados aquí obtenidos demuestran que para el cultivar susceptible la FN fue afectada negativamente más allá de la pérdida de área foliar verde, coincidiendo con estudios en la interacción Marssonina-Álamo (Erickson *et al.*, 2003). La respuesta diferencial

observada en ambos cultivares frente a la infección por *C. sativus* remarca la escasa capacidad de predecir las pérdidas causadas por cierto nivel de enfermedad con la sola cuantificación de los síntomas (por ejemplo % de incidencia o severidad). Estudios en diversos patosistemas han comprobado que la relación entre la fotosíntesis y la severidad de la enfermedad medida en forma visual es altamente variable, dependiente del patógeno y de la fisiología del huésped.

BIBLIOGRAFÍA

- Arabi, M.I.E. and Jawhar, M. 2004. Identification of *Cochliobolus sativus* (spot blotch) isolates expressing differential virulence on barley genotypes in Syria. *J. Phytopath.* 152:461- 464.
- Arntzen, C.J.; Haugh, M.F. and Bobick, S. 1973. Induction of stomatal closure by *Helminthosporium maydis* pathotoxin. *Plant Physiol.* 52:569-574.
- Bassanezi, R.B.; Amorim, L.; Bergamin Filho, A.; Hau, B. and Berger, R.D. 2001. Accounting for photosynthetic efficiency of bean leaves with rust, angular leaf spot and anthracnose to assess crop damage. *Plant Pathol.* 50:443- 452.
- Bastiaans, L. 1991. Virtual and visual lesion size as a measure to describe reductions in leaf photosynthesis of rice due to leaf blast. *Phytopathol.* 81:611- 615.
- Bingham, I.J.; Walters, D.R.; Foulkes, M.J. and Paveley, N.D. 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. *Annals of Applied Biology* 154: 159-173.
- Briquet, M.; Vilret, D.; Goblet, P.; Mesa, M. and Eloy, M.C. 1998. Plant cell membranes as biochemical targets of the phytotoxin helminthosporol. *J. Bioenerg. Biomembr.* 30:285-295.
- Castro, M.; Pereyra, S.; Germán, S. y Vázquez, D. 2005. Resultados experimentales de evaluación de cultivares de cebada cervecera. Período 2003-2004-2005. *En: Resultados Experimentales de evaluación de trigos, cebadas y colza de los últimos tres años para el registro nacional de cultivares. Período 2003-2004-2005. Resultados Experimentales #4. INIA-INASE, Uruguay. pp. 17-30.*
- Duveiller, E.; Kandel, Y.R.; Sharma, R.C. and Shrestha, S.M. 2005. Epidemiology of foliar blights (spot blotch and tan spot) of wheat in the plains bordering the Himalayas. *Phytopath.* 95:248-256.
- Duveiller, E.; Singh, R.P. and Nicol, J.M. 2007. The challenges of maintaining wheat productivity: pests, diseases, and potential epidemics. *Euphytica* 157:417- 430.
- Erickson, J.E.; Stanosz, G.R. and Kruger, E.L. 2003. Photosynthetic consequences of Marssonina leaf spot differ between two poplar hybrids. *New Pathologist* 161: 577-583.
- Johnson, K.B. 1987. Defoliation, disease, and growth: a replay. *Phytopathol.* 77:1495-1497.
- Kumar, J.; Schäfer, P.; Hückelhoven, R.; Lancen, G.; Baltruschat, H.; Stein, E.; Nagarajan, S. and Kogel, K.H. 2002. *Bipolaris sorokiniana*, a cereal pathogen of global concern: cytological and molecular approaches towards better control. *Mol. Plant Pathol.* 3:185-195.
- Lopes, D.B. and Berger, R.D. 2001. The effects of rust and anthracnose on the photosynthetic competence of diseased bean leaves. *Phytopathol.* 91:212-220.
- Mercado Vergnes, D.; Renard, M.E.; Duveiller, E. and Maraite, H. 2006. Effect of growth stage on host sensitivity to helminthosporol toxin and susceptibility to *Cochliobolus sativus* causing spot blotch on wheat. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 68:14-21.

- Nutter Jr., F.W.; Pederson, V.D. and Foster, A.E. 1985. Effect of inoculations with *Cochliobolus sativus* at specific growth stages on grain yield and quality of malting barley. *Crop Sci.* 25:933-938.
- Ochoa, J. and Parlevliet, J.E. 2007. Effect of partial resistance to barley leaf rust, *Puccinia hordei*, on the yield of three barley cultivars. *Euphytica* 153:309-312.
- Olbe, M.; Sommarin, M.; Gustafsson, M. and Lundborg, T. 1995. Effect of the fungal pathogen *Bipolaris sorokiniana* toxin prehelminthosporol on barley root plasma membrane vesicles. *Plant Pathol.* 44:625-635.
- Pereyra, S. y Stewart, S. 2004. Manejo de enfermedades en cebada. *In: Jornada técnica cultivos de invierno.* INIA LE, Uruguay. Serie de Actividades de Difusión No.357. pp 2-11.
- Pereyra, S. 2005. Uso de fungicidas en cebada. *En. Jornada técnica cultivos de invierno.* INIA LE, Uruguay. Serie Actividades de Difusión N° 404. pp 5-9.
- Robert, C.; Bancal, M.O.; Lannou, C. and Ney, B. 2006. Quantification of the effects of *Septoria tritici* blotch on wheat leaf gas exchange with respect to lesion age, leaf number, and leaf nitrogen status. *J. Exp. Bot.* 57:225-234.
- Sharma, R.C.; Duveiller, E. and Ortiz-Ferrara, G. 2007. Progress and challenge towards reducing wheat spot blotch threat in the Eastern Gangetic Plains of South Asia: is climate change already taking its toll? *Field Crops Res.* 103:109-118.
- Shtienberg, D. 1992. Effects of foliar diseases on gas exchange processes: a comparative study. *Phytopathol.* 82:760-765.
- Simon, M.R.; Perelló, A.E.; Cordo, C.A. and Struik, P.C. 2002. Influence of *Septoria tritici* on yield, yield components, and test weight of wheat under two nitrogen fertilization conditions. *Crop Sci.* 42:1974-1981.
- Stewart, S.; Pereyra, S. y Díaz, M. 2001. Manchas foliares de trigo y cebada en siembra directa: conceptos y estrategias de control. Documento on-line N°36, www.inia.org.uy. INIA LE, Uruguay. pp.30.
- van Oijen, M. 1990. Photosynthesis is not impaired in healthy tissue of blighted potato plants. *Neth. J. Plant Path.* 96:55-63.
- Viega, L.; Hoffman, E.; González, S. y Olivo, N. 2005. Potencial de producción de cebada cervecera en Uruguay. Definición del número de granos por espiga. Facultad de Agronomía, Uruguay. Notas Técnicas N° 52. 20 p.
- Waggoner, P.E. and Berger, R.D. 1987. Defoliation, disease and growth. *Phytopathol.* 77:393-398.
- Zadoks, J.C.; Chang, T.T. and Konzak, C.F. 1974. A decimal code for the growth stage of cereals. *Weed Res.* 14:415-421.

ALTERACIONES EN LA RELACIÓN FUENTE-DESTINO Y SU IMPACTO SOBRE EL PESO Y LA CALIDAD DE LOS GRANOS EN CULTIVOS DE TRIGO PAN Y CEBADA CERVECERA.

Román A. Serrago¹, Ignacio Alzueta¹, Roxana Savin² y Gustavo A. Slafer².

¹Universidad de Buenos Aires, IFEVA y CONICET, Argentina; ²Universidad de Lleida, España.

serrago@agro.uba.ar

INTRODUCCIÓN

Considerando la determinación del rendimiento potencial, los cultivos de granos han sido caracterizados en términos de limitaciones por fuente (i.e. el suministro de fotoasimilados) o de limitaciones por destinos (i.e. la capacidad de fijar granos para usar los fotoasimilados disponibles) (Borrás et al., 2004; Bingham et al., 2009). Hasta el momento, los mayores esfuerzos para determinar el grado de limitación por fuente o por destinos han sido realizados en el cultivo de trigo (*Triticum aestivum* L.) existiendo un mayor grado de incertidumbre en el cultivo de cebada cervecera (*Hordeum vulgare* L.). En general se pudo establecer que el rendimiento, tanto el cultivo de trigo como el cultivo de cebada, está principalmente limitado por destinos, y que la limitación por fuente para el crecimiento de los granos es en general baja (Jenner, 1979; Slafer y Savin, 1994; Dreccer et al., 1997; Borrás et al., 2004; Savin et al., 2006). Sin embargo, es poco claro si estas respuestas generales son alteradas por las condiciones de crecimiento de los cultivos. En este sentido, Voltas et al. (1997) determinaron que el grado de limitación era diferente dependiendo del rendimiento alcanzado por los cultivos.

En situaciones sin limitaciones al crecimiento, los asimilados necesarios para el crecimiento de los granos en trigo y en cebada cervecera son aportados por tres fuentes principales, que en orden decreciente de importancia son: (i) la fotosíntesis de las hojas, (ii) la removilización de reservas desde los tallos y (iii) la fotosíntesis de las espigas. Si bien este orden jerárquico es relativamente estable, ante limitaciones al crecimiento (i.e. stress hídrico, plagas, enfermedades), las reservas en tallo pueden ser una fuente de asimilados proporcionalmente más importante que en situaciones sin limitaciones al crecimiento (Zilberstein et al., 1985; Gaunt y Wright, 1992). El aporte de los asimilados proporcionados por la fotosíntesis de las espigas es un aspecto menos explorado aún, sin embargo recientes investigaciones pudieron determinar su importancia ante situaciones en donde la fotosíntesis de las hojas se ve comprometida (Tambussi et al., 2007; Maydup et al., 2010).

En contraposición a lo referido a la economía del carbono en el cultivo, durante la etapa de llenado de grano existe una clara limitación por fuente nitrogenada (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997). Siendo, la principal fuente nitrogenada para los granos el nitrógeno acumulado previo a floración y que es removilizado hacia los granos durante el período de post-floración (Ehdaie y Waines, 2001; Bertheloot et al., 2008). Las variaciones en la proporción de N absorbido en pre / post-antesis suelen ser más acotadas en el cultivo de cebada, dada que algunos estudios indican que la mayor demanda de N en cebada se produce durante los primeros estadios de crecimiento, presentando luego una mayor eficiencia de translocación de N al grano (Delogu et al., 1998). Sin embargo, la calidad del grano no sólo está regulada por el contenido de N sino que depende también de la composición proteica de esos granos (Shewry y Halford, 2002), en función de la proporción de gliadinas y gluteninas presentes en los granos de trigo (Shewry et al., 2001) o los tipos de hordeínas en los granos de cebada (Savin y Molina-Cano, 2002).

OBJETIVOS

Evaluar el efecto de cambios en la relación fuente-destino durante el llenado de granos sobre el peso y el porcentaje de nitrógeno final en granos de trigo pan y cebada cervecera.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con el fin de evaluar los objetivos propuestos, a mediados de noviembre de 2009 se sembraron dos ensayos bajo condiciones de campo en las localidades de Agramunt y Gimenezells en el noroeste de la región de Catalunya, España. Los ensayos consistieron en la combinación de los siguientes factores: (i) cultivares: un cultivar de trigo (Soisson) y otro de cebada (Sunrise), (ii) disponibilidad hídrica: sin o con riego a lo largo del ciclo del cultivo, y (iii) alteraciones en relaciones fuente-destino: control, aumento y disminución de la relación fuente-destino por grano. Los tratamientos para aumentar la relación fuente-destino consistieron en extraer al menos en 2 metros lineales de espigas el 50% de sus espiguillas fértiles (desespiguillado) en dos momentos: floración (D+0) y 7 días después de la misma (D+7). Mientras que los tratamientos para reducir la relación fuente-destino consistieron en sombrear el canopeo del cultivo, con una malla que interceptó el 75% de la radiación incidente, dejando la espiga descubierta (SH) y cubriendo totalmente el canopeo (ST).

El diseño del ensayo fue en sitios con parcelas sub-divididas con tres repeticiones por tratamiento, donde el sitio correspondió a las diferentes localidades, las parcelas a las combinaciones de las disponibilidades iniciales de agua a siembra, la sub-parcela a los genotipos, y las sub-sub-parcela a los tratamientos que alteraron las relaciones fuente-destino.

En floración de los cultivos se realizó un muestreo de biomasa y se determinó el contenido de CHS y N en tejidos vegetales.

A lo largo del período de llenado de grano se realizaron muestreos periódicos de biomasa para evaluar el contenido de CHS en tallos y se cuantificó la evolución del peso seco de los granos.

Al momento de madurez del cultivo se cuantificó la biomasa aérea total del cultivo y el rendimiento y sus componentes numéricos. Se determinó a su vez el contenido de CHS y N de la biomasa vegetativa y de N en los granos, a través del método de antrona (Yemm y Willis, 1954) y Kjendal, (Horwitz et al., 1975) respectivamente. Finalmente se estimó la absorción y removilización de N hacia los granos (Papakosta et al., 1991) y la Eficiencia biológica en el uso del Nitrógeno para el rendimiento (g MS gN^{-1}).

RESULTADOS

Los tratamientos de sombreo aplicados 7 días post-floración no afectaron significativamente el NG en ninguna de las situaciones exploradas (datos no mostrados). Por su parte los tratamientos de desespiguillados, tanto en antesis como 7 días post-antesis, redujeron el NG entre un 35% y un 50% según el momento de realizado el tratamiento y el cultivo considerado (datos no mostrados). Entonces, las diferencias encontradas en el rendimiento fueron principalmente explicadas por variaciones en el PG. La liberación de recursos en post-floración aumentó el peso de grano en trigo (ca. 12% y 15% para D+0 y D+7, respectivamente), pero no en cebada (ca. 4% y 5% para D+0 y D+7, respectivamente) (Figura 1). Las máximas respuestas encontradas en trigo están en el orden del 20%, coincidentes con las máximas respuestas encontradas en la literatura para este cultivo (Borrás et al., 2004).

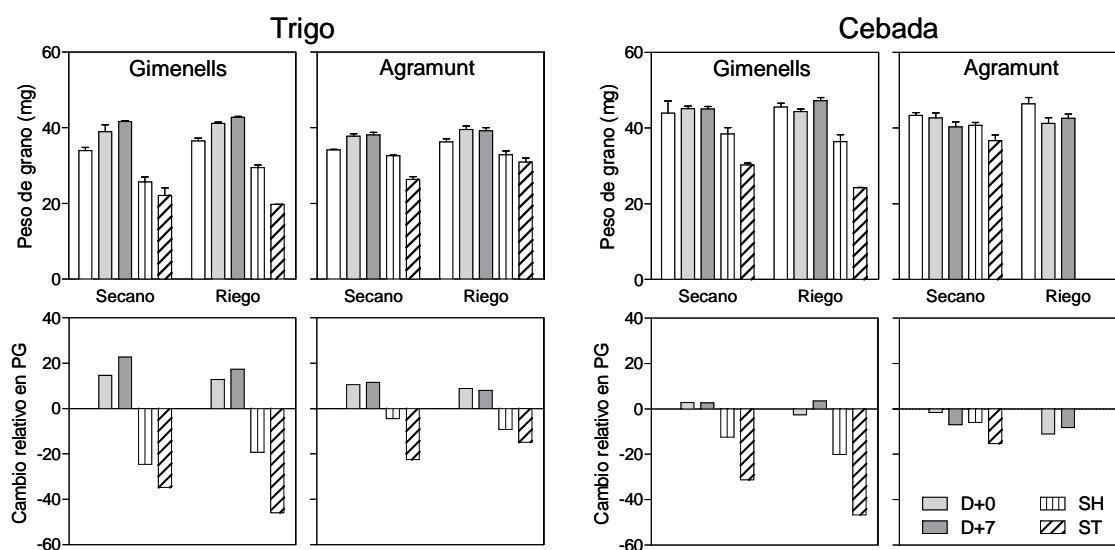


Figura 1. Peso de grano y cambio relativo en el peso de grano para los cultivos de trigo y cebada cervecera en las dos localidades y los regímenes hídricos. Las barras blancas representan los tratamientos control. D+0 y D+7 hacen referencia a los tratamientos de reducción del NG en antesis y 7 días post-antesis, respectivamente. SH y ST hacen referencia a los tratamientos de sombreado de espigas y sombreado total, respectivamente.

Cuando la cantidad de asimilados para el crecimiento de los granos fue restringido a través de sombreado impuesto a todo el canopeo, los cambios en el peso de grano fueron de mayor magnitud y diferentes según las localidades analizadas (Figura 1). En Giménells (localidad en donde los rendimientos alcanzados por los tratamientos control fueron mayores), las reducciones en el PG fueron de ca. 40% para trigo y cebada (Figura 1). Para la localidad de Agramunt, la reducción en el PG fue de ca. 20% y 15% para trigo y cebada cervecera.

Cuando el sombreado fue aplicado solo a las hojas (dejando fuera del sombreado a las espigas), las reducciones en el PG fueron de menor magnitud a las encontradas para los tratamientos de ST en todos los casos analizados. Al igual que para los tratamientos de ST, existieron diferencias entre las localidades analizadas. En Giménells las reducciones en el PG fueron de ca. 22% y 16% para trigo y cebada cervecera. En Agramunt, las reducciones en el PG fueron de entre 6 y 7% para trigo y cebada cervecera. Por su parte, las respuestas en el nivel de fotosíntesis de espigas estuvieron en línea con estos resultados.

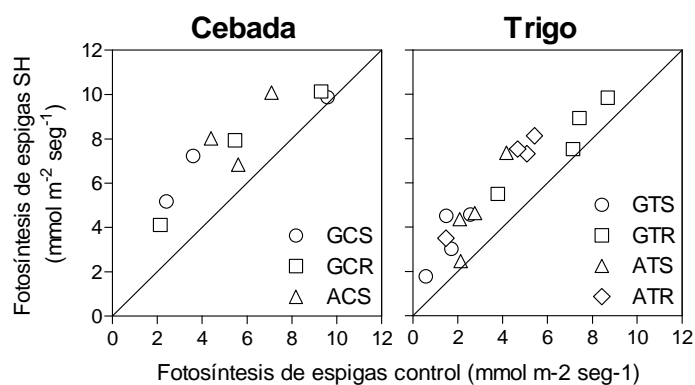


Figura 2. Fotosíntesis de espigas medida durante el llenado de los granos en los tratamientos control y sombreado de hoja (SH) para los cultivos de trigo (T) y cebada (C). G y A representan a las localidades de Giménells y Agramunt, respectivamente. S y R representan a los tratamientos de secano y riego, respectivamente.

En todos los casos evaluados y para ambos cultivos, el nivel de fotosíntesis de las espigas en las cuales sus hojas estaban sombreadas fue superior a los tratamientos control (Figura 2). En promedio, el incremento del nivel de fotosíntesis fue de ca. 60% en cebada y ca. 75% en trigo.

El nivel de asimilados remanentes en los tallos al final del llenado de granos fue diferente según el tratamiento considerado (Figura 3).

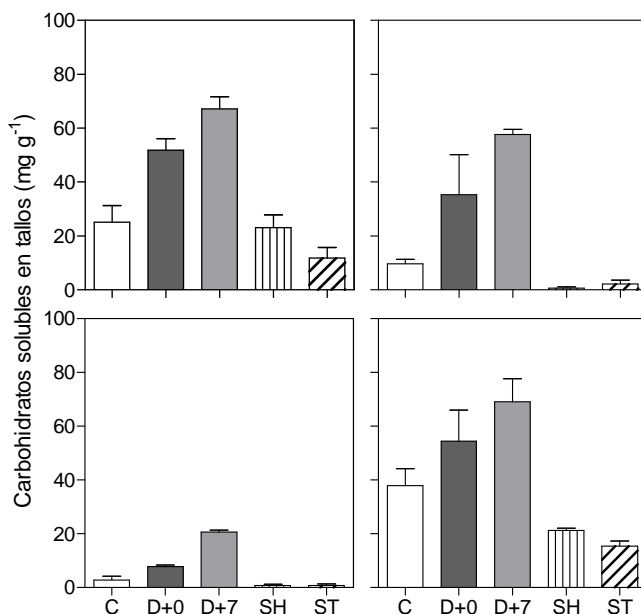


Figura 3. Contenido de carbohidratos solubles en los tallos al final del llenado de granos para los tratamientos control (C), desespiguillados (D+0 y D+7), sombreado de hojas (SH) y sombreado total (ST). En los paneles superiores e inferiores se representan a los cultivos de cebada y trigo, respectivamente, en los paneles izquierdos los ensayos bajo secano y en los derechos las situaciones bajo riego complementario, para la localidad de Giménez.

La reducción en la radiación incidente durante post-floración producto de los tratamientos de sombreado, forzaron al cultivo a movilizar mayor cantidad de asimilados desde los tallos determinando una menor concentración de CS en tallo al final del llenado de granos (Figura 3). Este comportamiento fue más marcado en ST con respecto a SH. Por otro lado, la reducción en el número de destinos aumentó la cantidad de CS en el tallo al final del llenado de granos.

Cuando analizamos la calidad de los granos, observamos que aumentos en la relación F:D en post-floración aumentó el porcentaje de nitrógeno en granos de trigo (ca. 21% y 26% para D+0 y D+7, respectivamente), y cebada (ca. 28% y 38% para D+0 y D+7, respectivamente) (Figura 4).

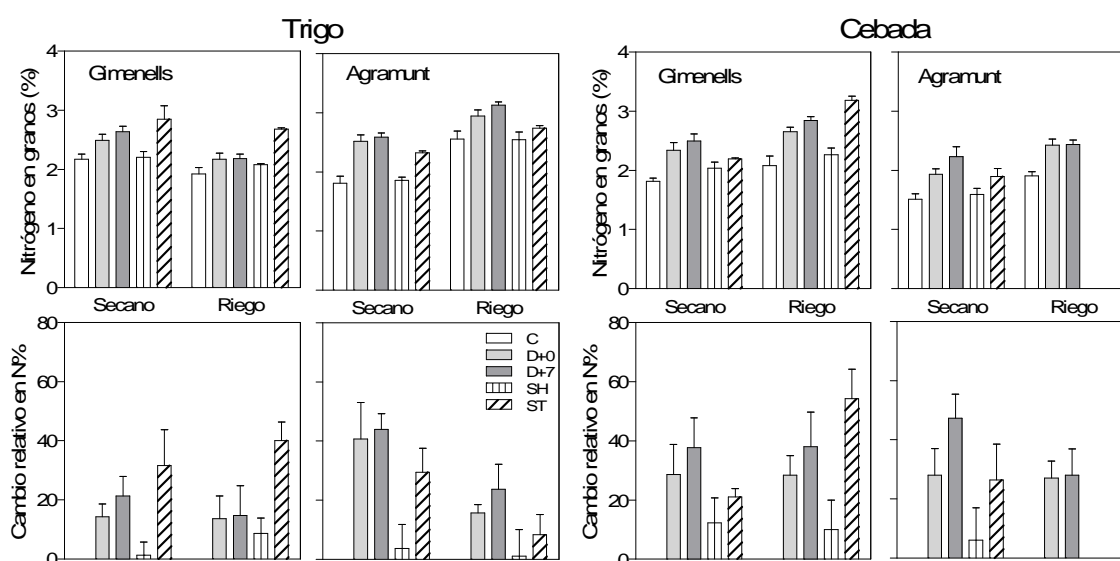


Figura 4. Porcentaje de nitrógeno y cambio relativo en el porcentaje de nitrógeno para los cultivos de trigo y cebada cervecera en las dos localidades y los regímenes hídricos. Las barras blancas representan los tratamientos control. D+0 y D+7 hacen referencia a los tratamientos de reducción del NG en antesis y 7 días post-antesis, respectivamente. SH y ST hacen referencia a los tratamientos de sombreado de espigas y sombreado total, respectivamente.

La respuesta a la concentración de nitrógeno en los granos cuando se impusieron sombreos sobre todo el canopeo, fue diferencial entre localidades y tratamientos de disponibilidad hídrica (Figura 4). En Gimennells el aumento en la concentración de N fueron de ca. 37% tanto para trigo como cebada (Figura 4), mientras que los tratamientos de disponibilidad hídrica mostraron respuestas de 26% y 47% para secano y riego, respectivamente. En la localidad de Agramunt, el aumento en el % de N fue ca. 19% y 26% para trigo y cebada mientras que los tratamientos de secano y riego mostraron respuestas de 27% y 8%, respectivamente.

Cuando el sombreado fue aplicado solo a las hojas (SH), los aumentos en la concentración de N fueron menores que los encontrados para los tratamientos de ST en todos los casos analizados. Al igual que para los tratamientos de ST, existieron diferencias entre las localidades analizadas. En Gimennells los aumentos del % N fueron de ca. 5% y 11% para trigo y cebada, mientras que en Agramunt, fueron de entre 2 y 6% para trigo y cebada, respectivamente.

El contenido total de nitrógeno en granos fue superior en el cultivo de trigo (ca. 6.1 g m^{-2}) que en cebada (ca. 4.4 g m^{-2}). A su vez, cuando los cultivos crecieron bajo riego la acumulación de N en granos fue superior que en secano (5.9 vs. 4.8 g m^{-2}). No se observaron diferencias en el contenido total de N en granos entre localidades y los tratamientos de alteración de fuente destino. La proporción del nitrógeno total en los granos que provino de la removilización y absorción de N durante post-floración varió entre especies (81% y 19%, respectivamente para cebada y trigo) y variedades (63% y 37%, respectivamente en trigo). En Agramunt el porcentaje proveniente de removilización fue de 63%, mientras que lo proveniente de absorción fue de 37%, mientras que en Gimennells se observó que el 78% provino de removilización y el 22% de absorción.

La partición diferencial de carbono y nitrógeno de trigo y cebada fue un determinante de las variaciones observadas en el porcentaje de nitrógeno en grano. A mayor IC/ICN menor fue el porcentaje de nitrógeno en grano ($r^2: 0.65$; $p < 0.001$), caracterizándose cebada por

presentar a madurez un índice IC/ICN sensiblemente superior a trigo (0.59 vs. 0.53, respectivamente) (Figura 5a). Esto indicaría que cebada particiona diferente a trigo, siendo éste último más eficiente en la partición de nitrógeno hacia los granos y cebada más eficiente en la partición de carbono.

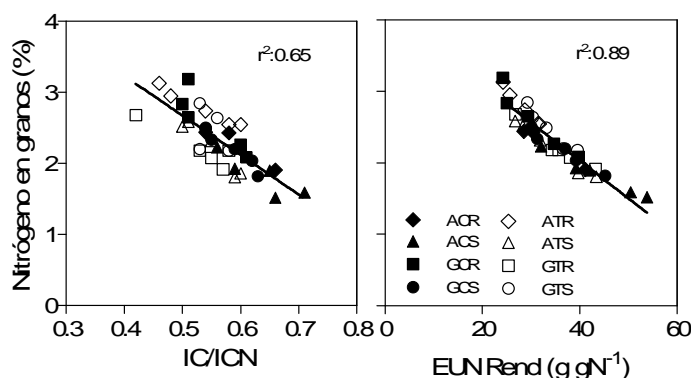


Figura 5. (a) Relación entre el porcentaje de nitrógeno en grano y el IC/ICN en madurez, y (b) relación entre el porcentaje de nitrógeno en grano y la eficiencia en grano en el uso del nitrógeno para cultivares de trigo (símbolos blancos) y cebada (símbolos negros), en Gimennells (G) y Agramunt (A), bajo secano (S) y riego (R) y diferentes relaciones fuente-destino.

A su vez, la eficiencia en el uso del nitrógeno para rendimiento (EUN_{rend}) fue de $33 \text{ g}_{grano} \text{ gN}^{-1}$ en trigo y $36 \text{ g}_{grano} \text{ gN}^{-1}$ en cebada. La EUN_{rend} fue un condicionante del porcentaje de nitrógeno en grano, cuando mayor fue la eficiencia para generar rendimiento, menor fue el porcentaje de N en grano observado ($r^2: 0.89$; $p < 0.001$) (Figura 5b).

REFERENCIAS

- Bertheloot, J., Andrieu, B., Fournier, C., Martre, P., 2008. A process-based model to simulate nitrogen distribution in wheat (*Triticum aestivum*) during grain-filling. *Functional Plant Biology* 35, 781-796.
- Bingham, I.J., Walters, D.R., Foulkes, M.J., Paveley, N.D., 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. *Ann. Appl. Biol.* 154, 159-173.
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146.
- Delogu, G., Cattivelli, L., Pecchioni, N., De Falcis, D., Maggiore, T., Stanca, A.M., 1998. Uptake and agronomic efficiency of nitrogen in winter barley and winter wheat. *European Journal of Agronomy* 9, 11-20.
- Dreccer, M.F., Grashoff, C., Rabbinge, R., 1997. Source-sink ratio in barley (*Hordeum vulgare* L.) during grain filling: effects on senescence and grain protein concentration. *Field Crops Res.* 49, 269-277.
- Ehdaie, B., Waines, J.G., 2001. Sowing date and nitrogen rate effects on dry matter and nitrogen partitioning in bread and durum wheat. *Field Crops Research* 73, 47-61.
- Gaunt, R.E., Wright, A.C., 1992. Disease-yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. *Plant Pathol.* 41, 688-701.
- Horwitz, W., Senzel, A., Reynolds, H., 1975. *Official Methods of Analysis*, 12th edn. Association of Official Analytical Chemists, Washington DC, USA.
- Jenner, C.F., 1979. Grain-filling in wheat plants shaded for brief periods after anthesis. *Funct. Plant Biol.* 6, 629-641.

- Maydup, M.L., Antonietta, M., Guiamet, J.J., Graciano, C., López, J.R., Tambussi, E.A., 2010. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 119, 48-58.
- Papakosta, D. K., Gagianas, A. A., 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. American Society of Agronomy, Madison, WI, ETATS-UNIS.
- Savin, R., Molina-Cano, J.L., 2002. Changes in malting quality and its determinants in response to abiotic stresses. In: Slafer, G.A., Molina-Cano, J.L., Savin, R., Araus, J.L., Romagosa, I. (Eds.), *Barley Science: Recent advances from molecular biology to agronomy of yield and quality*. Food Product Press, New York, pp. 523-550.
- Savin, R., Prystupa, P., Araus, J.L., 2006. Hordein composition as affected by post-anthesis source-sink ratio under different nitrogen availabilities. *Journal of Cereal Science* 44, 113-116.
- Shewry, P.R., Halford, N.G., 2002. Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. *Journal of Experimental Botany* 53, 947-958.
- Shewry, P.R., Tatham, A.S., Halford, N.G., 2001. Nutritional control of storage protein synthesis in developing grain of wheat and barley. *Plant Growth Regulation* 34, 105-111.
- Slafer, G.A., Savin, R., 1994. Source-sink relationship and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Res.* 37, 39-49.
- Tambussi, E.A., Bort, J., Guiamet, J.J., Nogués, S., Araus, J.L., 2007. The photosynthetic role of ears in C3 cereals: Metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Critical Reviews in Plant Sciences* 26, 1-16.
- Voltas, J., Romagosa, I., Araus, J., 1997. Grain size and nitrogen accumulation in sink-reduced barley under Mediterranean conditions. *Field Crops Res.* 52, 117-126.
- Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57, 508-514.
- Zilberstein, M., Blum, A., Eyal, Z., 1985. Chemical desiccation of wheat plants as a simulator of postanthesis speckled leaf blotch stress. *Phytopathology* 75, 226-230.

VARIACIÓN EN DESARROLLO Y RENDIMIENTO DE CEBADA EN RESPUESTA A FECHAS DE SIEMBRA INVERNALES

Gaspar Estrada-Campuzano, Carlos Martínez-Rueda, Edgar J. Morales-Rosales, Cándido López-Castañeda, Guadalupe Aguilar-Jasso, Rosalía López-Lugo.

Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma del Estado de México, México.

gestradac@uaemex.mx

RESUMEN

La fecha de siembra juega un papel preponderante en el desarrollo y productividad de los cultivos. En los valles altos de la mesa central de México, la cebada es un cultivo muy importante tanto para la alimentación de ganado como para producción de malta. No obstante lo anterior, en la región poco se sabe el grado de adaptación y potencial productivo de la cebada en siembras invernales. En base a lo anterior, los objetivos del presente trabajo fueron: i) Estudiar la variabilidad genotípica en desarrollo y rendimiento de cebada y ii) evaluar el efecto de distintas fechas de siembra invernales sobre el desarrollo y rendimiento de cebada. Un grupo de ocho líneas avanzadas de cebada, 3 variedades locales (Esperanza, Esmeralda y Cleopatra) y una introducida de Australia (O'Connor) se evaluaron bajo cuatro fechas de siembra a intervalos de 15 días cada una, bajo un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones. Los resultados revelaron diferencias significativas entre fechas de siembra y genotipos para las variables de desarrollo, biomasa aérea y rendimiento de grano. Las variedades fueron más precoces en relación con las líneas avanzadas. La biomasa acumulada a antesis se incrementó conforme se retrazó la fecha a excepción de la fecha 3 (28-12-00) la cual acumuló significativamente mayor biomasa a antesis. El rendimiento de grano fue mayormente sensible a las fechas de siembra 2 y 3 (13-12-00 y 28-12-00, respectivamente), debido a un menor número de granos, dado que el peso individual de este se incrementó conforme se retrasó la fecha de siembra.

INTRODUCCIÓN

Un apropiado desarrollo fenológico es la característica que tiene el efecto más dominante sobre la adaptación de los cereales a su ambiente, permitiéndole maximizar su productividad (Muchow et al., 1994; Passioura, 1996; Richards, 1996). En este sentido, se ha argumentado que el periodo de tiempo desde la emergencia del cultivo hasta la antesis es de vital importancia para mejorar la adaptabilidad del cultivo a distintos ambientes (Worland, 1996; Slafer y Whitechurch, 2001). La variabilidad en la duración de las etapas de desarrollo depende principalmente de la sensibilidad a los factores ambientales. Se sabe que el fotoperiodo es uno de los principales factores que regulan la tasa de desarrollo y la duración de las etapas que ocurren antes de antesis (Masle et al., 1989). Se ha establecido también, la importancia de la identificación de variabilidad genotípica en la duración de las etapas que componen el ciclo total antesis, dado que una mayor duración del periodo reproductivo sin modificar la duración del periodo a antesis, incrementaría el número de granos y por lo tanto el rendimiento de grano (Fischer, 1985; Savin y Slafer 1991; Whitechurch et al., 2007). En este sentido, las variaciones en la fecha de siembra podrían modificar la duración de las etapas ontogénicas del cultivo al exponerlo a condiciones cambiantes

de fotoperiodo, principalmente en siembras invernales. En los valles altos de la mesa central se sabe muy poco sobre el grado de adaptación y potencial productivo de la cebada en siembras invernales. En base a lo anterior, los objetivos del presente trabajo fueron: i) estudiar la variabilidad genotípica en desarrollo y rendimiento de cebada y ii) evaluar el efecto de distintas fechas de siembra invernales sobre el desarrollo y rendimiento de cebada.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se estableció bajo condiciones de riego durante el ciclo agrícola 2000/2001 en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Agrícolas de la Universidad Autónoma del Estado de México (19°17' Norte, 99°30' Oeste y 2640.5 msnm), en un suelo vertisol, bajo en materia orgánica, densidad aparente entre 1.04 a 1.31 g cm⁻³ y una profundidad variable entre 25 y 50 cm (Laboratorio de suelos, Facultad de Ciencias Agrícolas, UAEM., 1999). Se estudiaron 4 fechas de siembra y 12 genotipos de cebada maltera. Las fechas de siembra se realizaron a intervalos de 15 días (F1: 29-11-00, F2: 13-12-00, F3: 28-12-00, F4: 12-01-01) y el material genético consistió de 8 líneas de cebada y 4 variedades (Tabla 1).

Tabla 1. Cruza, origen y clasificación de los cultivares utilizados en los experimentos.

No.	Cultivar	Cruza	Origen	Clasificación
1	ESPERANZA		INIFAP	Seis hileras
2	O'CONNOR		AUSTRALIA	Dos hileras
3	ESMERALDA		INIFAP	Seis hileras
4	CLEOPATRA		INIFAP	Seis hileras
5	CPRSC-6-4M-3RM-1M-1RM-0TM	1	C.P	Seis hileras
6	CPRSC-5-2M-2MR-7M-0MR	2	C.P	Seis hileras
7	CPRSC-6-4M-2MR-6M-0MR	1	C.P	Dos hileras
8	CPRSC-6-8T-5SM-1T-0SM	1	C.P	Dos hileras
9	CPRSC-6-4M-2RM-11M-1RM	1	C.P	Dos hileras
10	CPRSC-6-5M-1RM-7M-1RM-0TM	1	C.P	Dos hileras
11	CPRSC-6-2M-1RM-9M-4RM-0TM	1	C.P	Dos hileras
12	CPRSC-6-2M-1RM-9M-5RM-0TM	1	C.P	Dos hileras

1 (Esperanza x O'Connor), 2 (Esperanza x Cerro Prieto), INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias), C.P (Colegio de Postgraduados)

Los cultivares dentro de cada fecha de siembra se establecieron bajo un diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones. La parcela experimental constó de 8.0 m² y la densidad de siembra utilizada fue de 100 kg de semilla por ha. Se registraron las principales etapas de desarrollo del cultivo, la producción de biomasa aérea en tres momentos (iniciación floral, antesis y madurez fisiológica) y el rendimiento de grano y sus principales componentes. Se realizaron análisis de varianza individuales y combinados para todas las variables estudiadas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La existencia de variabilidad genotípica en la duración del ciclo total a antesis o en la duración relativa de las etapas que la componen, ha sido sugerida de mucha utilidad para incrementar el rendimiento potencial de los cereales (Slafer et al., 1994; Whitechurch et al., 2007). Los resultados del presente trabajo mostraron que existe variabilidad genotípica en la

duración de cada una de las etapas de desarrollo, siendo estas afectadas significativamente por la fecha de siembra. En promedio las variedades presentaron un ciclo total más corto respecto a las líneas avanzadas (Figura 1).

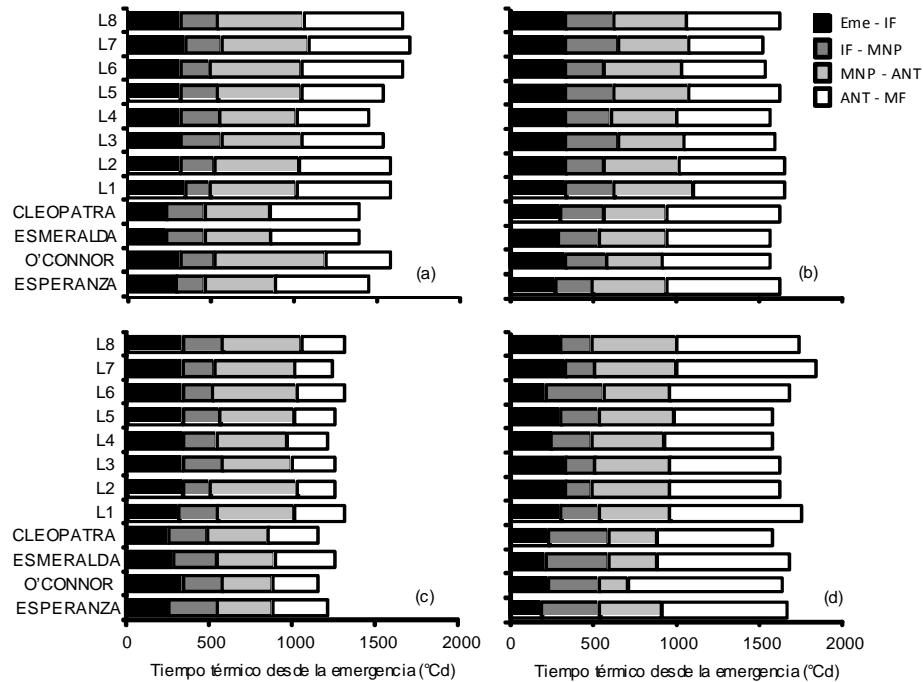


Figura 1. Duración de las principales etapas de desarrollo de 12 cultivares de cebada, cultivados en 4 fechas de siembra, F1 (a), F2 (b), F3 (c) y F4 (d).

La fecha de siembra provocó cambios en el rendimiento de grano, sin embargo, la magnitud de cambio no resultó estadísticamente significativa (Figura 2a), un efecto similar fue observado para la biomasa total a MF, con la diferencia que los cambios provocados por la fecha de siembra resultaron ser estadísticamente diferentes, siendo en las fechas de siembra 2 y 3 en las cuales se afectó de manera significativa la producción de biomasa. Por otro lado, la biomasa a antesis se modificó positivamente conforme se retrasó la fecha de siembra (Figura 2b), lo cual puede ser atribuido en parte a las bajas temperaturas (menores a 0°C) registradas en las dos primeras fechas de siembra. El índice de cosecha también se incrementó al retrasar la fecha de siembra, obteniéndose los valores más altos en la fecha 2 (Figura 2c).

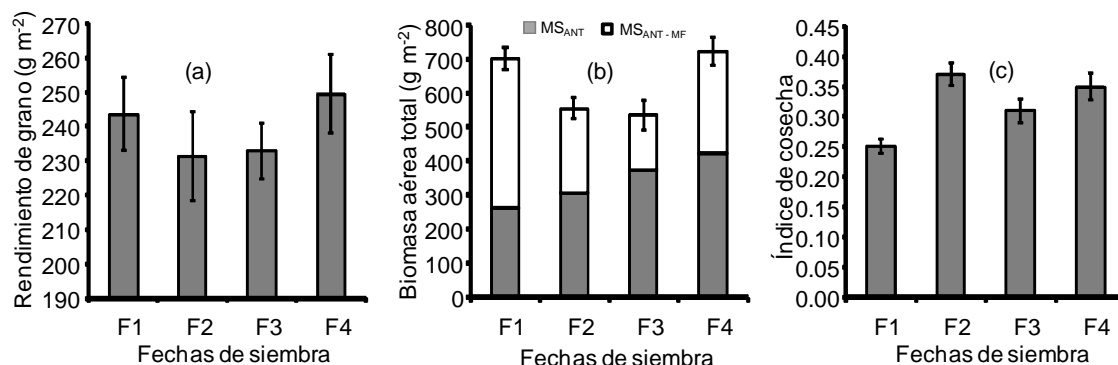


Figura 2. Rendimiento de grano (a), biomasa aérea (MS) en dos períodos del ciclo del cultivo (b) e índice de cosecha (c) de cebada cultivada en 4 fechas de siembra. Datos corresponden al promedio de 12 cultivares. Barras verticales indican el error estándar de la media.

El rendimiento de las variedades en promedio fue más bajo respecto al obtenido por el promedio de las líneas (Figura 3a), sin embargo estas presentaron en promedio índices de cosecha más bajos respecto de las variedades (Figura 3c). Las variedades tanto locales como introducidas produjeron en promedio menor biomasa en ambos periodos respecto a las líneas avanzadas (Figura 2), lo cual indica que el mejoramiento ha estado seleccionado indirectamente hacia una mayor biomasa, lo cual sería beneficioso dado que los incrementos en rendimiento en un futuro estarían dados principalmente por incrementos en la biomasa más que por su partición (Shearman et al., 2005).

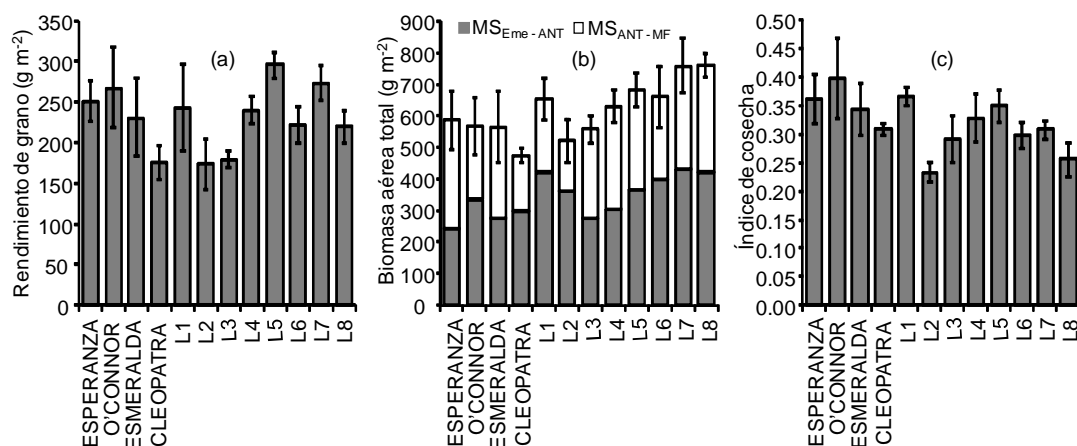


Figura 3. Rendimiento de grano (a), biomasa aérea en dos períodos (MS_{Eme-ANT}, MS_{ANT-MF}) (b) e índice de cosecha (c) para 12 cultivares de cebada. Datos corresponden al promedio de 4 fechas de siembra. Líneas verticales indican el error estándar de la media.

La fecha de siembra afectó el número de granos por unidad de superficie, obteniéndose los valores más altos en la fecha de siembra 1 (Figura 4a), siendo estos granos de menor peso individual (Figura 4b). Los valores más bajos en número de granos fueron observados en las fechas subsiguientes, siendo estos granos de mayor peso individual y no existieron diferencias significativas entre estas fechas en estos atributos (Figura 4a, b). Estos efectos compensatorios entre el número de granos y el peso son comunes en cereales de grano pequeño (Slafer et al., 1994).

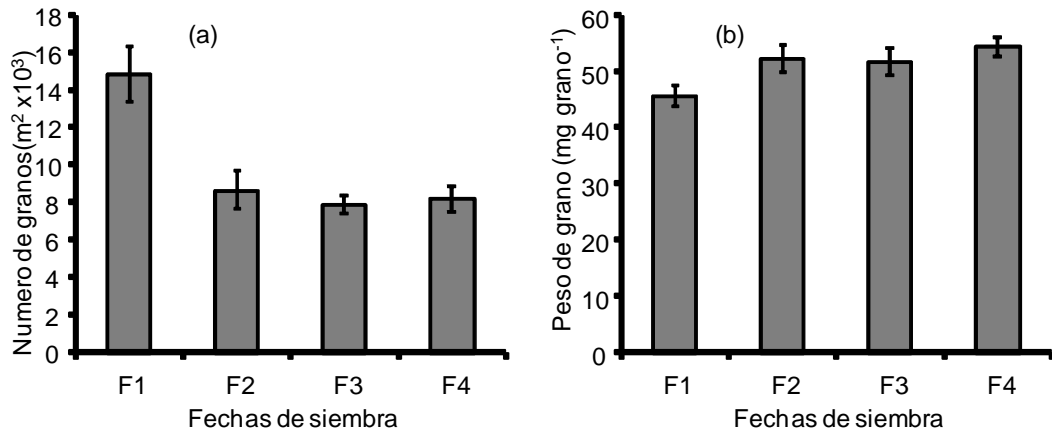


Figura 4. Número de granos por unidad de superficie (a) y peso individual de grano (b) de cebada cultivada en cuatro fechas de siembra. Datos corresponden al promedio de 12 cultivares. Barras verticales indican error estándar de la media.

Las variaciones en el número de granos entre genotipos (Figura 5a) fueron similares a aquellas observadas en el rendimiento de grano, mientras que la magnitud de las variaciones en el peso individual de grano entre grupos de genotipos (Figura 5b) no fueron tan marcadas. Lo anterior, pone de manifiesto amplia dependencia del rendimiento sobre el número de granos el cual se considera el principal componente del rendimiento de los cereales (Fischer, 2008; Peltonen-Sainio et al., 2007).

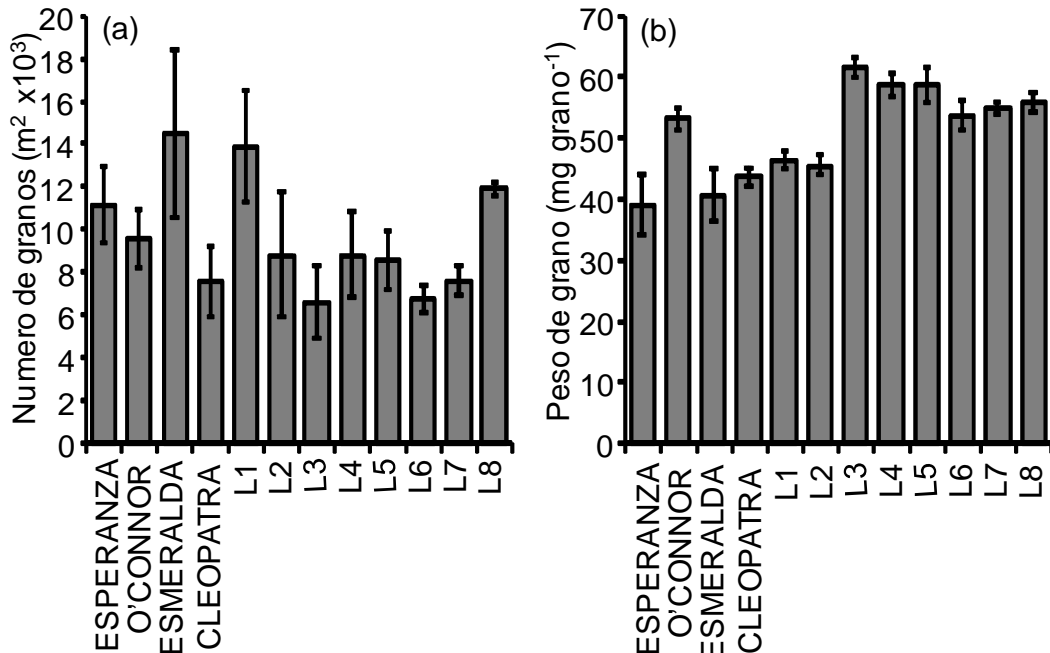


Figura 5. Número de granos por unidad de superficie (a) y peso individual de granos (b) para 12 cultivares de cebada. Los datos corresponden al promedio de 4 fechas de siembra. Las barras verticales indican el error estándar de la media.

REFERENCIAS

- Fischer, R.A., (1985). Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science Cambridge* 105, 447-461.
- 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.
- Masle, J., Doussinault, G., Sun, B., 1989. Response of wheat genotypes to temperature and photoperiod in natural conditions. *Crop Science* 29: 712–721.
- Muchow, R.C., Hammer, G.L., Vanderlip, R.L., (1994). Assessing climate risk to sorghum production in water-limited subtropical environments. II. Effects of planting date, soil water at planting, and cultivar phenology. *Field Crops Research* 36, 246-253.
- Passioura, J.B., (1996). Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20, 79-83.
- 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.
- Richards, R.A., (1996). Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regulation* 20, 157-166.
- Savin, R., Slafer, G.A., (1991). Shading effects on the yield of an Argentinean wheat cultivar. *Journal of Agricultural Science* 116, 1-7.
- Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., Foulkes, M.J., (2005). Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science* 45, 175-185.
- Slafer, G.A., Satorre, E.H., Andrade, F.H., (1994). Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: Slafer, G.A. (Ed.), *Genetic Improvement of Field Crops*. New York, pp. 1-68.: Marcel Dekker Inc
- Slafer, G.A., Whitechurch, E.M., (2001). Manipulating wheat development to improve adaptation and to research for alternative opportunities to increase yield potential. In: Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JL, McNab A (Eds), *Application of Physiology to Wheat Breeding*, CIMMYT, Mexico, DF, pp. 160-170.
- Whitechurch, E.M., Slafer, G.A., Miralles, D.J., (2007). Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley. *Journal of Agricultural and Crop Science* 193, 138-145.
- Worland, A.J., (1996). The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica* 89, 49-57.

