



UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
ESCUELA PARA GRADUADOS



**DEFICIENCIA HÍDRICA DURANTE EL PERÍODO DE
CRECIMIENTO DE LAS ESPIGAS EN TRIGO Y
ESTRATEGIAS DE TOLERANCIA AL ESTRÉS EN
DIFERENTES CULTIVARES**

Marcelo Gabriel Cantarero

Tesis

**Para optar al grado académico de
Doctor en Ciencias Agropecuarias**

Córdoba, 2018

**DEFICIENCIA HÍDRICA DURANTE EL PERIODO DE
CRECIMIENTO DE LAS ESPIGAS EN TRIGO Y
ESTRATEGIAS DE TOLERANCIA AL ESTRÉS EN
DIFERENTES CULTIVARES**

Comisión Asesora de Tesis

Director: Dr. Pablo E. Abbate

Asesores: Dra. Mónica Balzarini

Dr. Alberto León

Tribunal Examinador de Tesis

Dra. Eliana López Colomba

Dr. Fernando Salvagiotti

Dra. Mónica Balzarini

Presentación Formal Académica

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Universidad Nacional de Córdoba



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución
No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

AGRADECIMIENTOS

Durante todo este tiempo son muchos los que por su dedicación y afecto dejaron una gran impronta en mi memoria. Quiero destacar muy especialmente a un gran amigo, compañero y muchas veces casi un padre de consejos, al Ing. Agr. Oscar Rubiolo. Seguramente desde esa estrella estarás contento de ver este logro del cual fuiste artífice desde los comienzos de mi actividad como investigador y docente.

A mi Director de tesis, Dr. Pablo E. Abbate, por su enorme aporte e inquietud permanente en iluminar con sus ideas el trabajo realizado.

A la Dra. Mónica Balzarini por su gran capacidad de análisis y por enseñarme que la estadística no es una rama dura de la ciencia.

Al Ing. Agr. Julio Dardanelli quien se animó a contagiarme ese grado de locura que es necesario tener para dedicarse a la investigación.

A mis compañeros de cátedra, de la FCA y a todos los alumnos de grado que de alguna u otra manera han sido el soporte del trabajo realizado durante todos estos años, y que comprendieron la naturaleza comprometida de aquel que tiene la misión de enseñar sin olvidar las palabras de Khalil Gibran: *“Aquel que desee convertirse en maestro del hombre, debe empezar por enseñarse a sí mismo antes de enseñar a los demás; y debe enseñar primero con el ejemplo antes de que lo haga verbalmente. Pues aquel que se enseña a sí mismo y rectifica sus propios procedimientos, merece más respeto y estimación que el que enseña y corrige a otros, eximiéndose a él mismo”*.

DEDICATORIA

A mi esposa Andrea

A mis hijos Matías y Santiago

A Gabriela y Martin

RESUMEN

En esta tesis se estudió (1) el efecto del estrés hídrico sobre la determinación del rendimiento en trigo y su relación con el ambiente climático, (2) la respuesta del rendimiento de diferentes cultivares con estrategias contrastantes en la composición de sus componentes ecofisiológicos, y (3) la magnitud de la interacción genotipo \times ambiente hídrico en un gran número de cultivares. Bajo condiciones de estrés hídrico, el rendimiento en grano estuvo más asociado con NG que con PG. La relación entre NG y PSE fue modificada por la deficiencia de agua respecto a aquella obtenida sin limitación hídrica. La magnitud de la caída en NG por efecto de la deficiencia de agua fue más alta que la esperada para condiciones bajo riego. Esto sugiere que la reducción en NG en condiciones de sequía, no solo depende de la disponibilidad de asimilados para el crecimiento de las espigas, sino también de las características del ambiente, el cual causa efectos detrimentales adicionales sobre la determinación de NG. La inclusión de una variable climática como el déficit de presión de vapor mejoró la estimación de NG en condiciones de estrés hídrico. Respecto a los cultivares, aquel con mayor rendimiento en condiciones potenciales (sin deficiencia de agua) posee una combinación de componentes ecofisiológicos particulares, y alguno de estos se mantienen o son estables en situaciones con limitada oferta hídrica, lo que le permite también ser un genotipo con mayor rendimiento en situaciones de estrés. El cultivar con mejor comportamiento ante condiciones de estrés hídrico, produjo el mayor número de granos por unidad de superficie y el mayor peso seco de espigas al final del período de crecimiento de las espigas. El PSE se asoció con una mayor partición a las estructuras reproductivas y no a una mayor tasa de crecimiento del cultivo, ya que fue uno de los cultivares que más redujeron el peso seco total durante ese período. El PSE es un carácter mucho más conservativo, es decir que se manifiesta en condiciones de alta y baja oferta hídrica, por lo que puede ser un rasgo ventajoso para seleccionar genotipos más productivos en secano. Por su parte la fertilidad de las espigas también aparece como otro rasgo que combinado con alto PSE generan una mayor número de granos por unidad de superficie en condiciones de estrés hídrico. No se detectaron efectos de la condición hídrica sobre el peso potencial del grano y sobre la capacidad de la fuente durante el período de llenado de los granos. No obstante, algunas interacciones detectadas merecen tomar con más precaución estos resultados. Niveles de estrés hídrico como los generados en Córdoba pueden

reducir el peso potencial del grano y la magnitud de esta respuesta es genotipo dependiente. Por su parte, las limitaciones a nivel de la fuente pueden ser mucho más importantes en ambientes como el de Balcarce, con mayor potencial de rendimiento. En la última sección de esta tesis se estableció que la interacción Genotipo \times Ambiente hídrico es menor a los efectos individuales del genotipo y del ambiente. Esto significa que aquellos cultivares promisorios en ambientes de mayor potencial también tienen la oportunidad de ser más productivos en ambientes con moderado nivel de estrés hídrico. Sin embargo, el progreso genético, en este tipo de ambientes no ha sido importante a pesar de que existe gran variabilidad genética entre los materiales argentinos disponibles en la actualidad. Esto pone en evidencia que la selección de cultivares con mecanismos de tolerancia al estrés, no sólo debe orientarse directamente a través del rendimiento, sino que debe complementarse con caracteres secundarios relacionados con la adaptación al estrés.

Palabras Claves: Trigo, estrés hídrico, rendimiento, componentes ecofisiológicos, interacción genotipo por ambiente hídrico.

ABSTRACT

In this thesis was studied: (1) the effect of water stress on the determination of wheat yield and its relationship with environment variables, (2) the yield response of cultivars with contrasting strategies in the constitution of ecophysiological components was explored, and (3) the magnitude of the genotype \times hydric environment interaction. Under conditions of water stress, grain yield was more associated with NG than with PG. The relationship between NG and PSE was modified by the water deficit respect to that obtained without water limitation. The decrease in NG due to water deficit was higher than expected under irrigation. This suggests that the reduction in NG under drought conditions depends not only on the availability of assimilates for the spike growth, but also on the characteristics of the environment, which causes additional detrimental effects on the determination of NG. The inclusion of a climatic variable such as vapor pressure deficit improved the estimation of NG under water stress conditions. Regarding cultivars, the one with the highest yield under potential condition has a particular combination of ecophysiological components that allows it to be a genotype with greater performance in water stress situations. The cultivar with better behavior under water stress produced the highest number of grains per unit area and the highest dry weight of spikes at the end of the spike growth period. The PSE was associated with a greater partition to the reproductive structures and not with a higher growth rate of the crop, since it was one of the cultivars that most reduced the total dry weight during that period. The PSE is a more conservative trait, so it can be an advantageous feature to select genotypes more productive for rainfed crops. The spikes fertility also appears as another trait that, combined with high PSE, generate a greater number of grains per unit area under water stress conditions. No effects of the water condition were detected on the grain potential weight and on the capacity of the source during the grain filling period. However, some detected interactions deserve to take these results with more caution. Levels of water stress such as those generated in Córdoba can reduce the potential weight of the grain and the magnitude of this response is genotype dependent. On the other hand, limitations at the source level can be much more important in environments such as Balcarce, with higher yield potential. In the last section of this thesis, it was established that the Genotype \times Water Environment interaction is smaller than the main effects of genotype and environment. This means that those promising culti-

vars in higher potential environments also have the opportunity to be more productive in environments with water stress. However, genetic progress in these types of environments has not been important, despite the fact that there is a great genetic variability among the Argentine materials available today. This shows that the selection of cultivars with stress tolerance mechanisms should not only be oriented directly through yield, but should be complemented with secondary characters related to adaptation to stress.

Key words: Wheat, water stress, yield, ecophysiological components, genotype by water environment interaction.

TABLA DE CONTENIDOS

Contenido	Pág.
CAPÍTULO I	1
Deficiencia hídrica durante el período de crecimiento de las espigas en trigo y estrategias de tolerancia al estrés en diferentes cultivares	1
Introducción General	1
Componentes ecofisiológicos del rendimiento de trigo	5
Efectos del estrés hídrico sobre los componentes ecofisiológicos del rendimiento	5
Diferencias en las estrategias de tolerancia al estrés hídrico entre cultivares	8
Hipótesis y Objetivos de la tesis	10
CAPÍTULO II	12
Estrés hídrico durante el período de crecimiento de las espigas en ambientes con características climáticas contrastantes	12
Introducción	12
Materiales y Métodos	13
Experimentos	14
Mediciones y cálculos	15
Desarrollo, crecimiento y rendimiento del cultivo	15
Radiación interceptada por el cultivo	17
Contenido de agua en el suelo y consumo de agua del cultivo	17
Análisis estadísticos	18
Resultados	22
Variación climática entre experimentos	22
Consumo de agua	23
Peso seco del cultivo	25
Rendimiento y componentes	28
Asociación entre el número de granos y peso seco de espigas	30
Asociación entre variables y NG (Análisis de sendero)	32
Asociación entre el número de granos y las variables climáticas	33
Discusión	35
Estrés hídrico	35
Peso seco total del cultivo	36
Rendimiento y componentes	37
Peso seco de las espigas	38
Asociación entre el número de granos y el peso seco de las espigas	39
Efectos del estrés hídrico y el ambiente climático donde se genera el estrés.	41
Integración de resultados	41
Conclusiones	43
CAPÍTULO III	44
Estrategias de cultivares de trigo frente al estrés hídrico	44

Contenido	Pág.
Introducción	44
Materiales y Métodos	46
Experimentos	47
Mediciones	48
Análisis de datos	49
Resultados	50
Características climáticas y consumo de agua	50
Producción de peso seco y deficiencia de agua	51
Rendimiento y deficiencia de agua	55
Estabilidad del rendimiento y de sus componentes numéricos (NG y PG)	59
Componentes ecofisiológicos del número de granos y deficiencia hídrica	61
Peso seco de las espigas	62
Factor de fertilidad de las espigas	63
Duración del período de crecimiento de las espigas	64
Tasa de crecimiento de las espigas	65
Tasa de crecimiento del cultivo	66
Partición a espigas durante el PCE	67
Estabilidad de los componentes del rendimiento e interacción genotipo por ambiente	69
Peso potencial del grano y grado de limitación por fuente	71
Discusión	74
Rendimiento y deficiencia de agua	75
Número de granos y sus componentes	77
Peso del grano y sus componentes	79
Efecto de estrés hídrico sobre la estrategia de generación del rendimiento del cultivar. Integración de resultados	81
Conclusiones	83
CAPÍTULO IV	85
Interacción entre efectos de genotipo y ambiente hídrico	85
Introducción	85
Materiales y métodos	90
Análisis de datos	94
Resultados	95
Características climáticas de cada localidad	95
Rendimiento	97
Estimación de la ganancia genética para cada localidad	103
Discusión	105
Interacción entre efectos de genotipo y ambiente hídrico. Integración de resultados	108
Conclusiones	109

Contenido	Pág.
CAPÍTULO V	111
Conclusiones generales	111
BIBLIOGRAFÍA	114

LISTA DE TABLAS

Tabla	Título	Pag
2.1	Características relevantes de los experimentos principales conducidos en Balcarce y Córdoba y de los experimentos usados para validación de resultados.	15
2.2	VARIABLES CLIMÁTICAS PARA CADA EXPERIMENTO DURANTE EL PERÍODO DE CRECIMIENTO DE LAS ESPIGAS (PCE) EN EL TRATAMIENTO CON RIEGO DE LOS EXPERIMENTOS REALIZADOS EN BALCARCE (BP95 Y BA98) Y CÓRDOBA (CA98-1 Y CA98-2). LA ÚLTIMA COLUMNA INDICA EL RANGO DE VARIACIÓN (DIFERENCIA ENTRE EL MÁXIMO Y EL MÍNIMO EXPRESADO COMO PORCENTAJE DE LA MEDIA).	20
2.3	Efectos de la disponibilidad de agua sobre: el consumo de agua (C), el peso seco del cultivo (PST) y el índice de área verde (IAV) al comienzo y fin del periodo de crecimiento de las espigas (PCE); tasa de crecimiento del cultivo (TCC), radiación fotosintéticamente activa interceptada (IRFA) y eficiencia de uso de la radiación (EUR) durante PCE en los experimentos BA98, BP95, CA98-1 y CA98-2 para el cultivar PROINTA Oasis.	24
2.4	Efecto de la disponibilidad de agua sobre: Rendimiento en grano seco (RG), número de granos (NG), peso seco por grano en madurez (PG), peso seco de las espigas (descontando el peso del grano) al final de su periodo de crecimiento (PSE), fertilidad de espigas (FE, <i>i.e.</i> número de granos por unidad de PSE), duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE), partición a espigas (PESP) y tasa de crecimiento de las espigas (TCE) durante el PCE, en los experimentos BP95, BA98, CA98-1 y CA98-2.	28
2.5	Porcentaje de la variabilidad total explicada por el experimento (E), nivel de agua (A) y la interacción $E \times A$ de: rendimiento en grano (RG), número de granos (NG), peso seco por grano en madurez (PG), peso seco de las espigas (excluyendo el peso del grano) (PSE), número de granos por unidad de peso seco de las espigas en el fin del PCE (FE), duración del PCE (DPCE), partición a espigas (PESP), tasa de crecimiento del cultivo y de las espigas (TCE y TCC).	29
2.6	Efecto de la disponibilidad de agua sobre el peso del grano (PG), el peso potencial por grano (PPG) y el grado de limitación por destinos (GLD), en los experimentos BA98 y BP95 para el cultivar PROINTA Oasis.	30
2.7	Estimación del número de granos (NG) usando diferentes variables climáticas con la Ec. [18].	35
2.8	Efecto de la deficiencia de agua en Balcarce (B-; promedio de los tratamientos con baja disponibilidad de agua) y Córdoba (C-; promedio de los tratamientos con baja disponibilidad de agua). Valores positivos o negativos indican aumento o reducción y están expresados en porcentaje respecto al	42

Tabla	Título	Pag
	tratamiento con riego	
3.1	Fechas de siembra (Siembra), emergencia (Emerg), antesis (Ant), inicio (iPCE) y fin (fPCE) del período de crecimiento de las espigas y madurez fisiológica (MF), para cada localidad (BA00 es la localidad de Balcarce y CA00 la de Córdoba) y nivel de agua (riego y secano).	48
3.2	Promedio mensual de temperatura media del aire (TMED) y radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA incidente) para los experimentos BA00 y CA00. Los valores entre paréntesis indican la media histórica para el período 1961-2000.	51
3.3	Consumo de agua durante el ciclo (C), peso seco total del cultivo al inicio (PST _i) y al final (PST _f) del PCE y peso seco total a madurez (PST), eficiencia de uso del agua en relación al PST (EUA _{PST}) y al rendimiento (EUA _g), para los cultivares Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal en cada localidad (BA00 y CA00) con riego y secano.	52
3.4	Rendimiento en grano seco (RG), número de granos por unidad de superficie (NG) y peso individual del grano (PG) para cada tratamiento evaluado.	53
3.5	Componentes de varianza como porcentaje respecto de la variabilidad total. Efecto de la localidad (L), nivel de agua (A) y las interacciones localidad × nivel de agua (L×A), localidad × cultivar (L×C), nivel de agua × cultivar (A×C), localidad × nivel de agua × cultivar (L×A×C) de: rendimiento en grano (RG), número de granos (NG) y peso seco por grano en madurez (PG).	59
3.6	Pendiente, ordenada al origen y R ² de la regresión entre el rendimiento (RG), el número de granos por unidad de superficie (NG) y el peso por grano (PG), respecto al índice ambiental, calculado como el desvío de la media del rendimiento de cada cultivar en cada ambiente y la media general. En sentido horizontal letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre cultivares (P<0,05).	61
3.7	Peso seco de las espigas al final del PCE (PSE), factor de fertilidad (FE), duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE), tasa de crecimiento de las espigas (TCE), tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y partición a espigas (PESP) durante PCE para cada localidad (BA00 y CA00) en cada nivel de agua (riego y secano para los cultivares Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal).	62
3.8	Componentes de varianza como porcentaje respecto de la variabilidad total. Efecto de la localidad (L), nivel de agua (A) y las interacciones localidad × nivel de agua (L×A), localidad × cultivar (L×C), nivel de agua × cultivar (A×C), localidad × nivel de agua × cultivar (L×A×C) de: peso seco de las espigas (PSE), factor de fertilidad de las espigas (FE), duración del período	68

Tabla	Título	Pag
	de crecimiento de las espigas (DPCE), tasa de crecimiento de las espigas y del cultivo durante el PCE (TCE y TCC) y partición a espigas (PESP).	
3.9	Pendiente, ordenada al origen y coeficiente de determinación (R^2) para la relación entre cada componente ecofisiológico y el índice ambiental para los cultivares Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal.	70
3.10	Peso potencial del grano (PPG) y grado de limitación por fuente (LF) para cada localidad (BA00 y CA00), nivel de agua (Riego y Secano) para los cultivares Buck Charrúa, Las Rosas INTA, PROINTA Pigüé y PROINTA Puntal.	72
3.11	Porcentaje de la variabilidad total explicada por el efecto de la localidad (L), nivel de agua (A), cultivar (C), y las interacciones localidad \times nivel de agua ($L \times A$), localidad \times cultivar ($L \times C$), nivel de agua \times cultivar ($A \times C$), localidad \times nivel de agua \times cultivar ($L \times A \times C$) de: peso potencial del grano (PPG) y el grado de limitación por fuente (LF).	73
3.12	Efecto de la deficiencia de agua para el cultivar Puntal (Pun-), Pigüé (Pig-), Las Rosas (Lro-) y Charrúa (Cha-) en promedio a través de BA00 y CA00. Valores positivos o negativos indican aumento o reducción y están expresados como porcentaje respecto a la condición con riego.	81
3.13	Mejora del rendimiento considerando la mejor combinación de componentes ecofisiológicos. El valor expresado en la fila 3 surge de multiplicar el valor de la fila 1 por el 2; el de la fila 5 surge de multiplicar el valor de la fila 3 por el 4, y el valor de la fila 7 surge de multiplicar el valor de la fila 5 por el 6. La mejora del rendimiento porcentual (fila 8) es respecto de Puntal en CA00 en secano	83
4.1	Nómina de cultivares evaluados para las campañas 2005, 2010 y 2013 en las localidades de Balcarce y Marcos Juárez. Ciclo del cultivar (Ciclo) clasificado como largo a intermedio (L-I) e intermedio a corto (I-C), Año de Liberación (AL) y país de origen del cultivar (Origen).	91
4.2	Fechas de siembra (Siembra), y fechas promedio de espigazón (Espig) y madurez (Madurez), entre paréntesis se indica el valor del desvío estándar. Número de cultivares (NC), porcentaje de cultivares de origen argentino (%Arg) y rendimientos (RG) promedio (Medio), mínimo (Min) y máximo (Max) en cada año y localidad (Loc).	94
4.3	Características climáticas promedio de las campañas 2005, 2010 y 2013 y promedio de largo plazo para cada localidad (Loc) y fecha de siembra (Siembra) para el ciclo completo (C) y durante el período crítico (PCE); radiación global (Rad), temperatura media (TMED), cociente fototérmico (Q), precipitación (PP) y evapotranspiración (ET_0). Se muestran además las precipitaciones ocurridas durante los meses de barbecho (Barb).	96

Tabla	Título	Pag
4.4	Rendimiento promedio de todos los cultivares (Gral, incluye los cvs de referencia), de los cuatro cultivares comunes o de referencia (Com), de los dos mejores (2mej) y rendimiento relativo de los cultivares comunes respecto a la media general (%Gral) y de los dos mejores respecto a los comunes (%Com) para cada campaña y localidad.	101
4.5	Contribución porcentual de los efectos del genotipo (G), el ambiente (A) y de la interacción G×A. También se muestra el desvío estándar (DE) y la varianza para todas las campañas y cada una por separado.	102

LISTA DE FIGURAS

Figura	Título	Pag
1.1	Evolución del rendimiento de trigo en Argentina para el período 1969-2017. Datos del Ministerio de Agroindustria (MAGyP, 2017).	3
2.1	Caída porcentual del consumo de agua del tratamiento de secano respecto al regado, al inicio y durante los períodos de crecimiento de las espigas y llenado del grano para los experimentos realizados en Balcarce (BP95 and BA98) y en Córdoba (CA98-1 and CA98-2) con el cultivar PROINTA Oasis.	25
2.2	Caídas en el peso seco total del cultivo antes y durante el PCE y para el período de llenado para los experimentos en Balcarce (BP95 y BA98) y Córdoba (CA98-1 y CA98-2).	26
2.3	Tasa media de crecimiento del cultivo en función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada promedio (IRFA) durante el periodo de crecimiento de las espigas, para los experimentos realizados en Balcarce (BP95 y BA98) y Córdoba (CA98-1 y CA98-2) para el cultivar PROINTA Oasis. Símbolos llenos corresponden a tratamientos con riego y símbolos abiertos a tratamientos de secano. Las diferencias mínimas significativas para TCC e IFRA se muestran en la Tabla 2.3. La línea punteada fue obtenida de Abbate <i>et al.</i> (1997).	27
2.4	Tasa media de crecimiento de las espigas (TCE) en función de la tasa media de crecimiento del cultivo (TCC) en los experimentos realizados en Balcarce (BP95 y BA98) y Córdoba (CA98-1 y CA98-2) para el cultivar PROINTA Oasis. Símbolos llenos corresponden a tratamientos con riego y símbolos vacíos a tratamientos de secano. Las diferencias mínimas significativas para TCE son mostradas en Tabla 2.4 y para TCC en Tabla 2.3. La línea punteada fue obtenida de Abbate <i>et al.</i> (1997).	32
2.5	Análisis de sendero (Path analysis) entre el número de granos por unidad de superficie (NG) y sus componentes ecofisiológicos para la condición con riego (a) y secano (b): fertilidad de la espiga (FE, granos g ⁻¹), peso seco de las espigas (PSE, g m ⁻²), duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE, d), tasa de crecimiento de las espigas (TCE, g m ⁻² d ⁻¹), partición a espigas (PESP, %) y tasa de crecimiento del cultivo (TCC, g m ⁻² d ⁻¹). Líneas sólidas indican efectos directos; líneas punteadas indican efectos indirectos sobre NG.	33

Figura	Título	Pag
2.6	Relación entre el número de granos (NG) y el peso seco de las espigas (PSE) para los experimentos conducidos en Balcarce (BP95 y BA98) y en Córdoba (CA98-1 y CA98-2); los datos de PN94 y PA99 fueron tomados de Caviglia <i>et al.</i> (2001); la línea punteada o de referencia fue obtenida de Abbate <i>et al.</i> (1997) y Lázaro and Abbate (2012). Las diferencias mínimas significativas se muestran en la Tabla 2.4.	34
3.1	Peso seco total producido al inicio (PSTi) y al final (PSTf) del PCE, y a madurez del cultivo (PST) para las condiciones de Balcarce y Córdoba con riego (BA00+ y CA00+) y en secano (BA00- y CA00-). Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre ambientes para cada momento de muestreo ($P < 0,05$).	53
3.2	Peso seco total producido al inicio (PSTi) y al final (PSTf) del PCE, y a madurez del cultivo (PST) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun). Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas para cada momento de muestreo ($P < 0,05$).	54
3.3	Rendimiento de los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) en riego (barras blancas) y en secano (barras negras). Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).	56
3.4	Número de granos (NG) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad. Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).	57
3.5	Peso por grano (PG) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad. Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).	58
3.6	Relación entre el rendimiento (a), número de granos (b) y del peso por grano (b) en función del índice ambiental, calculado como el desvío del rendimiento de cada ambiente (combinación de localidad por nivel de agua) respecto de la media general, para los cultivares Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal. Los parámetros de las rectas se presentan en la Tabla 3.6.	60
3.7	Peso seco de las espigas (PSE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.	63
3.8	Factor de fertilidad (FE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.	64

Figura	Título	Pag
3.9	Duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.	65
3.10	Tasa de crecimiento de las espigas (TCE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.	66
3.11	Tasa de crecimiento del cultivo (TCC) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.	67
3.12	Partición hacia el crecimiento de las espigas (PESP) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.	68
3.13	Contribución relativa de los efectos del ambiente (A), el genotipo (G) y de la interacción genotipo por ambiente ($G \times A$) para el rendimiento y sus componentes.	69
3.14	Limitación por fuente para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.	73
3.15	Relación entre el peso individual del grano (PG) y el peso potencial del grano (PPG) para la condición con riego (símbolos abiertos) y en secano (símbolos cerrados). La línea punteada indica la relación 1:1.	74
4.1	Evolución del rendimiento a nivel nacional (a) y para las provincias de Buenos Aires (b) y Córdoba (c) para la serie histórica 1969-2017. Datos de MAGyP, 2017.	89
4.2	Balance entre las precipitaciones y la evapotranspiración ($PP-ET_0$) durante el ciclo (barras negras) y durante el período crítico (barras blancas) en MJ y BA para las tres campañas. Se muestra el promedio de las dos fechas de siembra de cada localidad y año.	97
4.3	Relación entre el rendimiento en las localidades de Balcarce (BA) y Marcos Juárez (MJ) para las campañas 2003 (a), 2010 (b) y 2013 (c). Los símbolos negros indican los dos mejores cultivares en cada campaña. La línea punteada representa la relación 1:1.	98

Figura	Título	Pag
4.4	Relación entre el rendimiento de cada cultivar en MJ y BA y el ITE para las campañas 2005 (a), 2010 (b) y 2013 (c). Los círculos negros muestran los dos cultivares de mayor rendimiento que coinciden en BA y MJ en cada campaña.	100
4.5	Variabilidad genotípica expresada como desvío estándar del rendimiento para las campañas 2003, 2010 y 2013.	102
4.6	Rendimiento relativo de los dos mejores cultivares respecto de los cultivares comunes (%Com) en cada campaña para Balcarce (a) y Marcos Juárez (b). También se muestra sobre el eje y secundario el rendimiento promedio a través de todos los cultivares (Rend Gral) y el de los dos mejores cultivares (Rend 2Mej).	104

LISTA DE ABREVIATURAS

Abreviatura	Descripción
RG	Rendimiento en grano por unidad de superficie (g m^{-2})
NG	Número de granos por unidad de superficie (número m^{-2})
PG	Peso por grano (mg)
PPG	Peso potencial por grano (mg)
PSE	Peso seco de las espigas por unidad de superficie (g m^{-2})
FE	Factor de fertilidad de las espigas (granos g^{-1})
PCE	Período de crecimiento de las espigas
DPCE	Duración del período de crecimiento de las espigas (días)
PSC	Peso seco del cultivo por unidad de superficie (g m^{-2})
TCC	Tasa de crecimiento del cultivo ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
TCE	Tasa de crecimiento de las espigas ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
PESP	Partición hacia el crecimiento de las espigas (%)
GLD	Grado de limitación por destinos (%)
LF	Limitación por fuente (%)
AFE	Área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
IAV	Índice de área foliar verde ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)
RFA	Radiación fotosintéticamente activa (MJ m^{-2})
FRFA _i	Fracción de RFA interceptada por el cultivo
RFA _i	RFA incidente en la capa más baja de hojas secas del cultivo
RFA ₀	RFA incidente sobre el canopeo del cultivo
IRFA _i	RFA interceptada diaria ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
IRFA	RFA interceptada promedio durante PCE ($\text{MJ m}^{-2} \text{d}^{-1}$)
EUR	Eficiencia de uso de la radiación (g MJ^{-1})
C	Consumo de agua acumulado (mm)
PE	Precipitación efectiva (mm)
R	Lámina de riego (mm)
ΔS	Cambio en el agua almacenada dentro del perfil del suelo
P	Precipitación (mm)

CAPÍTULO I

DEFICIENCIA HÍDRICA DURANTE EL PERIODO DE CRECIMIENTO DE LAS ESPIGAS EN TRIGO Y ESTRATEGIAS DE TOLERANCIA AL ESTRÉS EN DIFERENTES CULTIVARES

INTRODUCCIÓN GENERAL

En el año 2050 la población mundial será de 9100 millones de personas, un 34 % superior a la de hoy en día. Para alimentar a esta población, la producción de alimentos (excluyendo los alimentos empleados en la producción de biocombustibles) deberá aumentar un 70 % (FAO, 2009). Según la FAO, el 80 % del incremento de la producción requerido provendría del aumento del rendimiento por unidad de superficie y de la intensificación de los sistemas productivos por unidad de tiempo, en tanto que tan sólo el 20 % procedería de la expansión de las tierras cultivables.

En el ámbito mundial la tasa de crecimiento del rendimiento de los principales cereales ha disminuido de manera continuada y pasó del 3,2 % anual en 1960 al 1,5 % en 2000 (FAO, 2009). El desafío al que se enfrenta la tecnología es invertir esta disminución, ya que un incremento lineal continuado del rendimiento, tras la tendencia registrada durante las últimas cinco décadas, no será suficiente para satisfacer las necesidades alimentarias. Por su parte, el cambio climático y el incremento de la producción de biocombustibles constituyen graves riesgos para la seguridad alimentaria a largo plazo. A pesar de que los países del hemisferio sur no son los principales causantes del cambio climático, podrían sufrir la mayor proporción de las repercusiones en forma del descenso del rendimiento y del incremento de la frecuencia de los episodios meteorológicos extremos (Easterling *et al.*, 2000). Entre estos últimos puede destacarse la ocurrencia de sequías, las cuales tienen un fuerte impacto en la producción agrícola.

En la región pampeana y en gran parte de las principales regiones extra-pampeanas de la Argentina, la agricultura extensiva está actualmente orientada a la producción de granos de soja, maíz, trigo y girasol. Con estos cultivos, en las últimas décadas, el sector experimentó una transformación productiva muy significativa (Andrade y Satorre, 2015). Este proceso se caracterizó por un incremento desbalanceado de los distintos cultivos de cosecha, con un desproporcionado aumento de la superficie destinada al cultivo de soja. La consolidación de este cultivo como dominante en la rotación agrícola de amplias zonas, ha contribuido a establecer una rotación poco diversa y potencialmente inestable desde la perspectiva económica, ecológica y de la conservación del suelo.

En este contexto, otros cultivos como el maíz y el trigo surgen como componentes importantes, los cuales, al ser incorporados a la rotación, tienen una contribución sustancial al funcionamiento y mantenimiento de la calidad de los recursos y potencial productivo de los suelos. El trigo en particular, por permitir la realización del doble cultivo, *i.e.*: trigo/soja, se constituye en un factor clave, ya que, al contribuir a mejorar el balance de carbono y aprovechamiento del agua de lluvia, impacta positivamente en la producción y rentabilidad a mediano y largo plazo de todo el sistema.

El promedio histórico de superficie destinada al cultivo de trigo en Argentina (período 1969-2017) ha sido de aproximadamente 5 millones de ha, con fluctuaciones que van desde 3 a 7 millones (MAGyP, 2017). Esta variación interanual refleja efectos relacionados con la oferta de recursos (por ej.; disponibilidad de agua), precio del producto o cambios en las políticas internas (por ej.: nivel de retenciones). No obstante, para el mismo período, el rendimiento promedio logrado a nivel nacional, ha tenido un incremento sostenido (MAGyP, 2017; Fig. 1.1) lo que marca una continua mejora tanto en la tecnología de manejo del cultivo como en la genética utilizada.

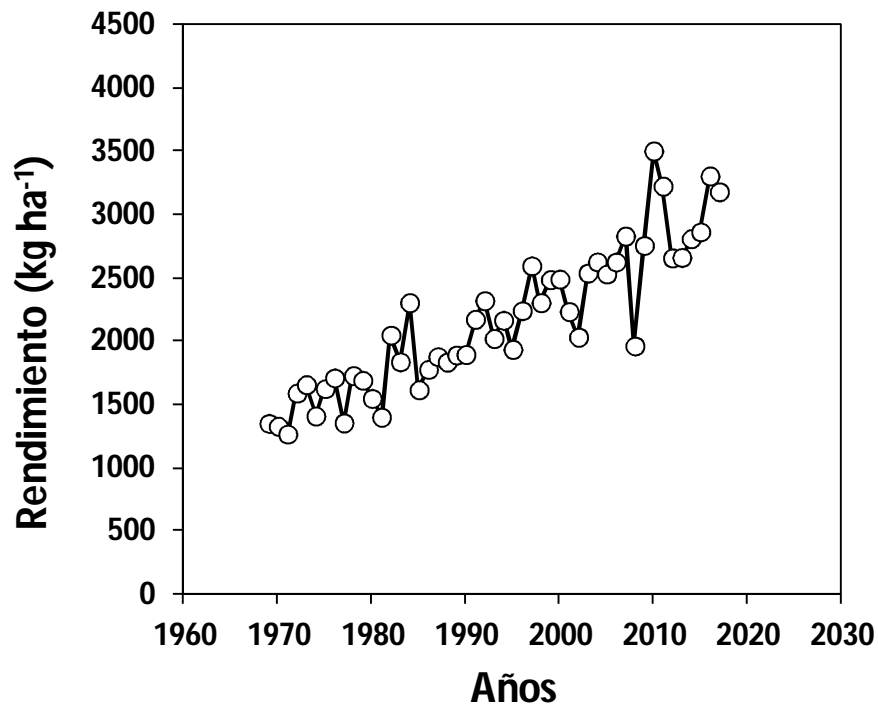


Fig. 1.1. Evolución del rendimiento de trigo en Argentina para el período 1969-2017. Datos del Ministerio de Agroindustria (MAGyP, 2017).

La mayor parte de la producción argentina de trigo se realiza en regiones sub húmedas y semiáridas donde la disponibilidad de agua es la principal limitante. En la región triguera sub húmeda, el cultivo está expuesto a períodos de deficiencias hídricas moderadas en diferentes momentos del ciclo, originados por la distribución irregular de las precipitaciones (Magrín, 1990; Savin *et al.*, 1995; Brisson *et al.*, 2001; Andrade y Satorre, 2015). Por su parte, en la región triguera semiárida, el cultivo depende en mayor medida del agua almacenada en el perfil al momento de la siembra, dada la baja ocurrencia de precipitaciones durante el ciclo del cultivo. En este ambiente el estrés hídrico normalmente ocasiona sequías extremas a partir de encañazón, las cuales reducen el rendimiento afectando principalmente al número de granos producidos por unidad de superficie (Abbate *et al.*, 2001a).

En una detallada revisión bibliográfica realizada por Reynolds *et al.* (2005), en donde se analizan diferentes rasgos de las plantas para adaptarse a la sequía, estos autores mencionan que debido a que los patrones de precipitación y demanda durante el ciclo del

cultivo muestran gran variación geográfica, los rasgos que confieren adaptación en ambientes específicos pueden diferir. Por lo tanto, el conocimiento de los mecanismos involucrados en (i) la determinación del rendimiento y (ii) el comportamiento diferencial entre materiales genéticos ante limitaciones hídricas, es imprescindible para mejorar el manejo de los sistemas de producción y la selección de cultivares promisorios en programas de mejoramiento genético.

De acuerdo a Araus *et al.* (2008) un programa de mejora genética puede lograrse a través de dos vías: (a) seleccionando directamente un rasgo primario (tal como el rendimiento) en un ambiente determinado o, (b) indirectamente a través de un rasgo secundario que debe estar relacionado con un mayor rendimiento potencial y/o a un mejor comportamiento del cultivo cuando crece en un ambiente bajo estrés. Sin embargo, puesto que el rendimiento es un rasgo bajo control multigénico y está caracterizado por su baja heredabilidad y alta interacción genotipo \times ambiente, el primer método (conocido como tradicional o empírico) necesita complementarse con el segundo. En este contexto, la mejora genética sobre una base fisiológica que identifique atributos positivos, asociados con el rendimiento, aparece como una excelente opción.

Desagregando el rendimiento del cultivo de trigo, este se puede considerar como el producto entre el número de granos por unidad de superficie (NG) y el peso por grano (PG), frecuentemente expresado como peso de mil granos. Ante fluctuaciones ambientales el NG generalmente es el componente que mayor asociación suele tener con el rendimiento, variando más que el PG. Varios estudios han demostrado que el período crítico durante el cual se determina el NG está ubicado en una ventana dentro del ciclo del cultivo que se inicia aproximadamente desde mediados de encañazón y finaliza cuando el grano comienza su etapa efectiva de llenado del grano. Los primeros trabajos realizados por Willey y Holliday (1971) y Fischer (1975) encontraron que aplicando sombreos en esa etapa para reducir el crecimiento del cultivo, produjeron una mayor reducción del NG, que cuando éstos eran realizados en otras etapas. Por lo tanto, aquellas condiciones que reducen el crecimiento del cultivo en este período, reducirán el rendimiento a través de una menor fijación de granos (NG).

Se ha establecido que, en ausencia de limitaciones hídricas y nutricionales, el NG y el peso seco de las espigas por unidad de superficie en el momento de floración (PSE), se

relacionan positivamente. Además, el PSE se asocia positivamente con la radiación y negativamente con la temperatura, durante el período crítico (Fischer, 1985; Thorne y Wood, 1987; Abbate *et al.*, 1995; Abbate *et al.*, 1997; Fischer, 2011). El PSE refleja la cantidad de asimilados por unidad de superficie destinados (particionados) por el cultivo a la producción de órganos reproductivos, lo cual determina la supervivencia de las flores diferenciadas y subsecuentemente el NG (Rawson y Bagga, 1979; Brooking y Kirby, 1981; Fischer, 1983; Slafer *et al.*, 1994; Abbate *et al.*, 1995; Abbate *et al.*, 1997).

Componentes ecofisiológicos del rendimiento de trigo

Varias han sido las aproximaciones para establecer los componentes ecofisiológicos del rendimiento. Entre estas, Fischer (1983) propuso que el rendimiento del cultivo de trigo se puede analizar considerando al NG como el producto entre: (i) la duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE), (ii) la tasa de crecimiento del cultivo durante esa etapa (TCC), (iii) la partición del peso seco a espigas (PESP), y (iv) el número de granos por unidad de peso seco de espigas producido, el cual se considera un factor de fertilidad de las espigas (FE). Por otro lado, Abbate *et al.*, 2001b y Abbate *et al.*, 2005, propusieron considerar el PG como el producto entre: (i) su peso potencial (*i.e.* el peso que puede alcanzar el grano sin limitaciones de asimilados para su llenado) y (ii) el grado en que el llenado está limitado por la capacidad de los destinos (*i.e.* el complemento del grado de limitación por fuente). Es de esperar que un aumento en cualquiera de estos componentes ecofisiológicos produzca una mejora en el rendimiento.

Efectos del estrés hídrico sobre los componentes ecofisiológicos del rendimiento

En condiciones de adecuado suministro de agua, Abbate *et al.* (1997) encontraron que la caída en NG, provocada por cambios en la cantidad de radiación durante el PCE, se debió principalmente a una menor tasa de crecimiento del cultivo. Por su parte, la partición hacia las espigas se asoció negativamente con la tasa de crecimiento del cultivo y se produjo poco cambio del factor de fertilidad de las espigas. Además, no se observaron cambios en la DPCE. En este trabajo, la DPCE fue medida como el intervalo durante el cual las

espigas acumularon desde el 5 % al 100 % del peso seco que ellas alcanzaron 7 días después de anthesis, excluyendo el peso del grano.

Si bien, experiencias como las mencionadas anteriormente detallan los mecanismos que desencadenan una reducción del rendimiento cuando se altera el ambiente radiativo, pocos son los estudios que han abordado de la misma manera el efecto que ocasiona la deficiencia de agua sobre la determinación del rendimiento y particularmente sobre los componentes ecofisiológicos del rendimiento. Aunque la cantidad de radiación interceptada es importante en la determinación del rendimiento cuando otros factores no son limitantes, la deficiencia de agua constituye con mayor frecuencia, el recurso más restrictivo del rendimiento.

La deficiencia hídrica reduce la interceptación de radiación solar (Gallagher y Biscoe, 1978; Robertson y Giunta, 1994) a través de una menor expansión, una menor exposición de la superficie foliar (por enrulamiento y acartuchamiento), o por muerte de hojas (Abbate *et al.*, 1994). Además, la deficiencia de agua puede reducir el crecimiento del cultivo a través de una menor fotosíntesis foliar (Subrahmanyam *et al.*, 2006) y eficiencia de uso de la radiación (Gallagher y Biscoe, 1978; Robertson y Giunta, 1994; Abbate *et al.*, 1995 y 1997).

Estrés hídrico durante el PCE, podría reducir NG operando principalmente a través de un menor crecimiento del cultivo (Fischer, 1981) y también por otras causas que no estén relacionadas con el suministro de asimilados a las espigas (Robertson y Giunta, 1994). Por otra parte, el estrés anterior al PCE podría reducir el NG sólo a través de la vía que opera reduciendo el crecimiento del cultivo, si es que este no recupera el área foliar necesaria durante el PCE para lograr la máxima captura de radiación solar.

Estos mecanismos no han sido debidamente investigados en trigo cuando hay limitaciones en la oferta de agua. Fischer (2011) muestra que la deficiencia de agua opera a través de la reducción del PSE y como consecuencia genera reducción en el NG, no obstante la relación entre estas variables es distinta a la obtenida en condiciones de adecuada oferta hídrica, ya que algunos cultivares mostraron reducción proporcionalmente mayor del NG respecto a la caída en PSE. Este autor sugiere esto puede ser debido al desencadenamiento de macho esterilidad provocada por causas que disminuyen la viabilidad del polen. En maíz, Boyer y Westgate (2004) y Zinselmeier *et al.* (1995) encontraron evidencias de

efectos de la sequía que no operan a través del crecimiento del cultivo sobre la determinación de NG. En este sentido, dichos autores encontraron que la reducción en el potencial agua del ovario afectó la partición de peso seco a la espiga provocando reducción de la capacidad del ovario como destino de asimilados. Por el contrario, Andrade *et al.* (2002) sugieren que estos efectos en maíz son relativamente pequeños y/o se correlacionan sólo con la tasa de crecimiento durante el período crítico de determinación de NG. En la literatura no existen evidencias que muestren si las características meteorológicas del ambiente en donde se genera el estrés hídrico pueden ser las responsables de aquel cambio en la relación entre NG y PSE en trigo.

Respecto a la determinación del PG, bajo condiciones de estrés hídrico durante el período de llenado, los granos son de menor tamaño, reducen el rendimiento, y resultan con defectos comerciales que se castigan durante el proceso de comercialización (granos chuzos). La fuente de asimilados para el abastecimiento del carbono necesario para el crecimiento del grano, proviene de la fotosíntesis actual, la cual depende de la actividad fotosintética del canopeo luego de la floración. Esta fuente normalmente disminuye debido a la senescencia natural de las hojas durante esta etapa, y el estrés hídrico puede exacerbar este mecanismo (Blum, 1998). No obstante, hay trabajos que demuestran que el rendimiento en el cultivo de trigo, en condiciones de baja oferta radiativa, está más limitado por el número de destinos (NG) que por la capacidad de la fuente durante el llenado (Abbate *et al.*, 1997; Borrás *et al.*, 2004). Borrás *et al.* (2004) demostraron que la eficiencia de utilización de reservas almacenadas en el tallo para el crecimiento del grano, fue mucho mayor para trigo que para maíz o soja; por lo que el trigo, parece ser menos dependiente de la producción de asimilados generados por el canopeo durante el período de llenado, respecto a aquellos cultivos. Estos autores también mencionan que el momento en que se determina el peso potencial del grano y los niveles de radiación que exploran los cultivos durante el período crítico de determinación de granos y durante el llenado son también responsables de estas diferencias. Teniendo en cuenta estas consideraciones, el análisis del PG a partir del producto entre su peso potencial (*i.e.* el peso que puede alcanzar el grano sin limitaciones de asimilados para su llenado) y el grado en que el llenado está limitado por la capacidad de los destinos (*i.e.* el complemento del grado de limitación por fuente), puede ser una útil manera de entender los procesos que afectan este componente en condiciones de limitada oferta hídrica.

Diferencias en las estrategias de tolerancia al estrés hídrico entre cultivares

Los cultivares de trigo pueden poseer distintos mecanismos (o estrategias) para generar su rendimiento. En esta tesis el concepto de estrategia hace referencia a la distinta combinación de componentes ecofisiológicos para alcanzar un determinado nivel de rendimiento.

La introducción de los genes de enanismo ha permitido obtener cultivares con mayor partición del peso seco a espigas hasta el inicio del llenado de los granos (Brooking y Kirby, 1981; Fischer y Stockman, 1986; Youssefian *et al.*, 1992). Además, se han observado diferencias importantes en el factor de fertilidad de las espigas entre cultivares con genes de enanismo (Abbate *et al.*, 1998). Este carácter puede ser evaluado en programas de mejoramiento genético desde generaciones tempranas y posee una baja interacción $G \times A$ (Martino *et al.*, 2015). También existen diferencias entre cultivares en la contribución del PG al rendimiento (Sayre *et al.*, 1997), y no necesariamente la mejora en el FE se asocia de manera negativa con el peso por grano (compensación) que puedan contra balancear la mejora en el NG producto de mayor FE (González *et al.*, 2014; Martino *et al.*, 2015).

Entre cultivares, las diferencias en la tasa de crecimiento y en la duración del período en que crecen las espigas parecen ser menores (Sayre *et al.*, 1997; Abbate *et al.*, 1998; González *et al.*, 2003). No obstante, hay evidencias que muestran que una mayor duración de esta etapa podría incrementar el rendimiento como consecuencia de mayor peso seco de espigas (PSE) y por consiguiente de mayor número de flores fértiles que sobreviven hasta anthesis (Fischer, 1985; Miralles *et al.*, 2000; González *et al.*, 2003; Foulkes *et al.*, 2011; González *et al.*, 2011.).

La mayoría de estos trabajos citados hasta aquí, se han realizado en condiciones sin limitaciones hídricas. Sin embargo, poco se sabe del impacto que las deficiencias de agua tienen sobre las distintas estrategias de diferentes genotipos para generar el rendimiento. Es importante conocer qué componentes fisiológicos son más estables y confieren mejor comportamiento ante distintos niveles de oferta hídrica.

El rendimiento *per se* es un carácter que posee baja heredabilidad, tiene un control poligénico y significativa interacción genotipo \times ambiente, esto ha obstaculizado la selec-

ción directa por rendimiento en programas de mejoramiento genético vegetal conducidos bajo condiciones de estrés hídrico (Cattivelli *et al.*, 2008).

Según Araus *et al.* (2002) desde una perspectiva ecofisiológica los cambios que ocurren como respuesta al estrés abiótico pueden ser divididos en dos categorías: a) aquellos que confieren a las plantas la capacidad de tolerar eventos de estrés extremo (sobrevivencia) y b) aquellos que maximizan la productividad bajo un rango relativamente amplio de condiciones no tan extremas. En términos de rendimiento, la primera tiene penalidades en condiciones menos severas; mientras que la segunda se expresa independientemente del grado de estrés y no representa una penalidad para la expresión del rendimiento potencial debido a que estos genotipos pueden mantener alto rendimiento aún en condiciones de estrés moderado.

Por su parte, los programas de mejoramiento genético han realizado la selección a través de dos mecanismos: (a) directamente, a través de un rasgo tal como el rendimiento, en un determinado ambiente (llamado mejoramiento empírico o tradicional) y (b) indirectamente, para rasgos secundarios relacionados con un mayor rendimiento potencial y/o un mejor comportamiento del cultivo cuando crece en un ambiente con estrés. Como se mencionó anteriormente, la primera vía (rendimiento *per se*) es a través de un rasgo de herencia cuantitativa con control multigénico y está caracterizada por baja heredabilidad y alta interacción genotipo \times ambiente. Los programas de mejoramiento tradicional (empírico) parecen estar alcanzando un *plateau*, por lo tanto, deben complementarse con metodologías de selección analíticas (vía indirecta). El conocimiento de los mecanismos ecofisiológicos involucrados en la ganancia genética y la magnitud de la interacción genotipo \times ambiente de estos rasgos es una opción de alto valor. En este sentido, la prueba de líneas o cultivares promisorios en ensayos multiambientales contribuyen a interpretar la naturaleza de la interacción $G \times A$ y al objetivo de incrementar la ganancia futura en rendimiento (Araus *et al.*, 2008).

Las limitaciones de programas de mejoramiento tradicional son más evidentes cuando se selecciona por adaptación al estrés (por ej.: sequía) debido a la interacción $G \times E$, la cual disminuye también la heredabilidad (Richards, 1996; Araus *et al.*, 2002). Numerosas estrategias han sido propuestas para explorar los patrones de la interacción $G \times A$ por el impacto que ésta tiene en los programas de mejoramiento vegetal. Cuando la interacción

G×A es significativa se deben utilizar estrategias de análisis apropiadas, ya que la comparación de medias de genotipos que no considera la variabilidad debida a la interacción G×A puede ser errónea (Kang, 1990, 1998, 2002). Examinando la interacción G×A, ésta puede dividirse en dos categorías: (1) interacción G×A con cambio de rango, también conocida como interacción “*crossover*” (Cornelius *et al.*, 1996) y (2) interacción G×A sin cambio de rango o interacción “*noncrossover*”. Según Araus *et al.* (2008), los efectos de la interacción cruzada no son frecuentemente observados, aún en condiciones extremas. Esto sugiere, en general, que genotipos seleccionados en ambientes de alto rendimiento producen más que aquellos con bajo rendimiento potencial, cuando son sembrados en un amplio rango de ambientes (Calderini y Slafer, 1999; Araus *et al.*, 2002; Slafer y Araus, 2007). En consecuencia, aquellos cultivares de mayor rendimiento en ambientes de alta productividad (bajo nivel de estrés hídrico) deberían ofrecer también ventajas en ambientes con moderado nivel de estrés hídrico, es decir la magnitud de la interacción G×A no debería ser mayor a los efectos del genotipo.

A partir de las evidencias planteadas, resulta de interés estudiar con mayor detalle los efectos del estrés hídrico sobre los componentes ecofisiológicos del rendimiento en condiciones de campo, para evaluar si los mecanismos involucrados que son más ventajosos en condiciones potenciales lo siguen siendo ante deficiencias hídricas.

Hipótesis y objetivos de la tesis

A partir de los antecedentes se plantearon las siguientes *hipótesis*:

- 1) *Una deficiencia hídrica que involucra al PCE, además de afectar el rendimiento a través de un menor crecimiento del cultivo, tiene efectos directos sobre la reducción del número de granos, asociados a una variable climática que caracteriza al ambiente donde se genera el estrés (Capítulo II).*
- 2) *Los componentes ecofisiológicos (listados en el apartado Componentes Ecofisiológicos del Rendimiento) de un cultivar destacables en condiciones potenciales, también son destacables ante deficiencias de agua (Capítulo III).*

3) *Al comparar cultivares en un rango contrastante de ambientes caracterizados por diferente oferta hídrica (Capítulo IV), la interacción Genotipo × Ambiente hídrico es de menor magnitud que los efectos principales de genotipo y de ambiente.*

En consecuencia, los **objetivos generales** y **específicos** son los siguientes:

- 1) Analizar cómo la deficiencia hídrica afecta el rendimiento, sus componentes (NG y PG) y los determinantes ecofisiológicos de NG y PG en ambientes con características climáticas contrastantes.
 - a) Analizar los efectos del estrés hídrico sobre aspectos relacionados con el crecimiento y la partición hacia estructuras reproductivas durante el período de crecimiento de las espigas en condiciones bajo riego y secano.
 - b) Establecer la asociación entre los efectos de la sequía y las variables climáticas que caracterizan al ambiente de producción.
- 2) Analizar el comportamiento de los determinantes ecofisiológicos del rendimiento en condiciones potenciales (con riego) y frente a deficiencias hídricas para cultivares con diferentes estrategias de generación del rendimiento.
 - a) Analizar estrategias de generación del rendimiento que maximicen la productividad en ambientes con oferta limitada de agua.
 - b) Establecer la estabilidad del rendimiento y sus componentes (numéricos y ecofisiológicos) en condiciones de oferta limitada de agua.
 - c) Analizar las características que promueven la interacción Genotipo × Ambiente.
- 3) Cuantificar la magnitud de la interacción Genotipo × Ambiente hídrico a partir de ensayos multiambientales (con mayor número de cultivares).
 - a) Establecer la ganancia genética entre ambientes de alto potencial de rendimiento y con moderado nivel de estrés hídrico.

CAPÍTULO II

ESTRÉS HÍDRICO DURANTE EL PERIODO DE CRECIMIENTO DE LAS ESPIGAS EN AMBIENTES CON CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICAS CONTRASTANTES

INTRODUCCIÓN

La aproximación propuesta por Fisher (1984) considera que, en trigo, NG es el componente más asociado con el rendimiento, y éste puede ser analizado como el producto entre: (i) la duración del periodo de crecimiento de las espigas (DPCE), (ii) la tasa de crecimiento del cultivo durante esta fase (TCC), (iii) la partición de peso seco a las espigas (PESP), y (iv) el número de granos por gramo de espigas producido (FE). Este tipo de análisis ha sido previamente utilizado en trigo para examinar los efectos de la radiación solar (Fischer, 1985; Abbate *et al.*, 1997), el cultivar (Slafer *et al.*, 1990; Abbate *et al.*, 1998) y las deficiencias de nitrógeno (Thorne y Wood, 1987; Fischer *et al.*, 1993; Abbate *et al.*, 1995), fósforo (Lázaro *et al.*, 2010) y agua (Robertson y Giunta, 1994). El cambio en cualquiera de aquellos componentes puede causar variaciones en NG. Los primeros tres componentes definen el peso seco de las espigas por unidad de superficie (PSE) al comienzo del periodo de llenado del grano, y refleja la cantidad de asimilados utilizados por el cultivo para la formación y crecimiento de los órganos reproductivos, es decir, la supervivencia de las flores diferenciadas y por ende el NG. En ausencia de limitaciones hídricas y nutricionales, varios estudios han mostrado que NG y PSE están positivamente relacionados. En estas condiciones, los cambios en el PSE se deben a variaciones en el crecimiento del cultivo debidas a modificaciones tanto de la radiación interceptada como de la temperatura durante el PCE (Fischer, 1985; Thorne y Wood, 1987; Abbate *et al.*, 1995; Abbate *et al.*, 1997; Lázaro y Abbate, 2012).

El estrés hídrico reduce el crecimiento del cultivo a través de menor cantidad de radiación interceptada (Gallagher y Biscoe, 1978; Robertson y Giunta, 1994) producida por

reducción en la expansión foliar, por menor exposición de la superficie foliar (enrullamiento) o por senescencia foliar. Además, el estrés hídrico puede reducir el crecimiento del cultivo debido al decrecimiento en la actividad fotosintética (Subrahmanyam *et al.*, 2006) y de la eficiencia de uso de la radiación solar (EUR; Gallagher y Biscoe, 1978; Robertson y Giunta, 1994). Por ende, la deficiencia de agua durante el PCE puede reducir NG principalmente debido al menor crecimiento del cultivo.

Sin embargo, algunos trabajos muestran que, aunque el estrés hídrico opera principalmente a través de una reducción en el suministro de asimilados a las espigas durante el PCE (Fischer, 1984; Fischer, 2011), también produce reducción adicional en el número de granos por espiga debido a la ocurrencia de macho esterilidad (Fischer, 1973). Estos efectos directos (ej.: que no operan solo a través del crecimiento del cultivo) también han sido observados ante deficiencias de N (Abbate *et al.*, 1995) pero no ante deficiencias de P (Lázaro *et al.*, 2010). Sin embargo, estos efectos adicionales sobre NG no han sido claramente estudiados en presencia de estrés hídrico y en ambientes que contrastan climáticamente.

En consecuencia, el objetivo de este capítulo es analizar la respuesta del rendimiento frente al estrés hídrico sobre los componentes ecofisiológicos del NG, a fin de evaluar la hipótesis 1 según la cual: *“Una deficiencia hídrica que involucra al PCE, además de afectar el rendimiento a través de un menor crecimiento del cultivo, tiene efectos directos sobre la reducción del número de granos, asociados a una variable climática que caracteriza al ambiente donde se genera el estrés.”*

MATERIALES Y MÉTODOS

Para analizar los efectos de la deficiencia hídrica sobre la determinación del rendimiento se realizó un experimento en Córdoba (31° 30' S, 64° 00' O, altitud 360 m.s.n.m.) el cual involucró dos fechas de siembra (denominados CA98-1 y CA98-2) y dos en Balcarce (37° 45' S, 58° 18' O, altitud 130 m.s.n.m.) denominados BP95 y BA98. El suelo en Córdoba fue un Haplustol Entico de textura franco limosa (Soil Survey Staff, 2003) con 23 g kg⁻¹ de materia orgánica en los 20 cm superiores del suelo, mientras que en Balcarce fue un Argiudol Típico de textura franca con 55 g kg⁻¹ de materia orgánica en los 25 cm supe-

rios del suelo (Soil Survey Staff, 2003). El cultivar utilizado en ambas localidades fue PROINTA Oasis (trigo para pan, primaveral y aristado).

Experimentos

Un detalle de los experimentos se observa en la Tabla 2.1. La densidad de siembra varió desde 250 a 350 semillas m^{-2} . La densidad más baja fue usada para siembras de Junio, mientras que la más alta para siembras de Agosto. Las parcelas fueron de 5,5 a 15 m de longitud y de 21 a 25 hileras de ancho. Las hileras estuvieron distanciadas 0,20 m. El riego se realizó por medio de goteo, manteniendo el suelo sobre el 50% de agua útil hasta 2 m de profundidad en Córdoba o hasta la presencia de la tosca en Balcarce (*ca.* 1 m).

Los tratamientos con baja disponibilidad de agua (secano) se lograron bajo las condiciones de cada localidad, por lo que el aporte de agua varió entre fechas de siembra, años y localidades. Los experimentos fueron conducidos con labranza convencional, sin limitaciones de nutrientes, con adecuado control de malezas, plagas, enfermedades y tutorados para prevenir el vuelco. Las parcelas fueron fertilizadas con 11,1 a 20,0 g N m^{-2} dividida en dos aplicaciones, y 1,2 a 2,8 g P m^{-2} de acuerdo a la recomendación local, aplicada al voleo e incorporada antes de la siembra.

Tabla 2.1. Características relevantes de los experimentos principales conducidos en Balcarce y Córdoba y de los experimentos usados para validación de resultados.

Localidad	Cod. Exp.	Nivel Agua	Diseño Exp.*	Siembra	Antesis	Inicio PCE#	Fin PCE
Balcarce	BP95	Riego	BCA (4)	18-Ago	22-Nov	02-Nov	28-Nov
		Secano			22-Nov	02-Nov	28-Nov
	BA98	Riego	BCA (4)	14-Jul	11-Nov	18-Oct	18-Nov
		Secano			11-Nov	17-Oct	18-Nov
Córdoba	CA98-1	Riego	PD (4)	16-Jun	15-Oct	18-Sep	19-Oct
		Secano			07-Oct	12-Sep	12-Oct
	CA98-2	Riego		23-Jul	30-Oct	12-Oct	04-Nov
		Secano			22-Oct	06-Oct	29-Oct
Datos para validación							
Paraná [†]	PN94	Secano	BCA (3)	--	27-Sep	07-Sep	04-Oct
	PA99	Secano	BCA (3)	--	04-Oct	14-Sep	11-Oct

* BCA, Bloques completos al azar; PD, parcela dividida en bloques completos (fecha de siembra como parcela principal), número de repeticiones entre paréntesis.
PCE: Período de crecimiento de las espigas, ver Materiales y Métodos.
[†]datos de Caviglia *et al.* (2001).

Mediciones y Cálculos

Desarrollo, crecimiento y rendimiento del cultivo

En todos los experimentos, se determinó la fecha de antesis (cuando el 50% de las espigas mostraron al menos una antera) por interpolación lineal a partir de mediciones tomadas sobre 40 espigas por parcela cada dos a cuatro días. El crecimiento del cultivo y de sus órganos principales (hojas, tallos más vainas, espigas mayores a 0,5 cm y granos, incluso los inmaduros) se midió a partir de muestras de material vegetal aéreo tomadas de una superficie de 0,5 m² previo a antesis, y de 0,8-1,0 m² a partir de ese estado. El peso seco del cultivo (PST) se determinó en al menos 4 momentos: (1) inmediatamente antes del inicio del período de crecimiento de las espigas (PCE), (2) aproximadamente a los 10 días después de la medición anterior, (3) a los 7 días después de antesis (fin del PCE, Abbate *et al.*, 1997) y (4) luego de la madurez del cultivo. Todas las fracciones vegetales se secaron a 56°C hasta peso constante antes de pesarlas.

De acuerdo a Abbate *et al.* (1997), la duración del PCE fue considerado como el intervalo en días cuando las espigas incrementaron desde el 5 al 100% su peso seco logrado

7 días después de antesis, descontando el peso del grano. El PST al comienzo y fin del PCE fue estimado por interpolación lineal entre el primer y segundo muestreo en función de la fecha. Tanto el primer muestreo de peso seco como el segundo se realizaron entre 5 días antes o después de la fecha de comienzo del PCE estimado, respectivamente. La diferencia entre la fecha del tercer muestreo y el fin del PCE fue de 0 a 2 días por lo que no se realizó ninguna corrección. La tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y de las espigas (TCE), durante el PCE, se calcularon como la relación entre la diferencia de sus respectivos pesos secos entre el comienzo y final del PCE, y la duración del PCE. La partición a espigas durante el PCE se calculó como el cociente porcentual entre la TCE y la TCC. El área foliar específica (AFE; $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) fue determinada midiendo el área verde de una sub muestra (un sola cara de la hoja y la proyección horizontal de tallos y espigas) de todos los órganos verdes (hojas, tallos y espigas cuando estuvieron presentes) con un integrador de área foliar LI-3000 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). El índice de área verde (IAV) fue calculado como el producto entre el peso seco de la parcela (g m^{-2}) y el AFE.

En madurez, se tomaron muestras de granos para la determinación del rendimiento. Se tomó una submuestra de granos para determinar el peso por grano (PG) contando y pesando al menos 500 granos. El NG se calculó como el cociente entre el rendimiento y PG. El factor de fertilidad de las espigas (FE) se calculó como el cociente entre NG y el peso seco de las espigas (sin granos) al final del PCE (Abbate *et al.*, 1997).

En los experimentos BA98 y BP95, se determinó el peso potencial del grano (PPG) podando espiguillas de acuerdo a la metodología utilizada por Fischer y HilleRisLambers (1978) y Abbate *et al.* (1997). En cada tratamiento, entre tres y cinco días luego de antesis, se seleccionaron cinco pares de espigas con el mismo número de espiguillas y fecha de antesis. Las espiguillas de un miembro de cada par fueron removidas, dejando solamente las cuatro espiguillas centrales de cada espiga, dos de cada lado del raquis. En madurez, fueron cosechados los granos correspondientes a las espigas podadas y no podadas. Los granos fueron contados y secados hasta peso constante. El grado de limitación por destinos (GLD) fue calculado como la relación porcentual entre el PG de las espigas no podadas y podadas (Abbate *et al.*, 2001b) y el grado de limitación por fuente como el complemento de 100% del GLD. El PPG fue estimado como la relación entre el PG de la parcela y el GLD (Abbate *et al.*, 2001b).

Radiación interceptada por el cultivo

La fracción de radiación fotosintéticamente activa (RFA=0,5 de la radiación global) que fue interceptada por el cultivo (R_i) fue calculada como $(1-RFA_i/RFA_0)$, donde RFA_i fue la RFA incidente en la capa más baja de hojas secas del cultivo y RFA_0 fue la RFA incidente sobre el canopeo del cultivo. La RFA_i y RFA_0 fueron medidas con un sensor lineal cuántico (LI-COR 191SB, LI-COR) de una longitud igual a cuatro entresurcos, el cual estuvo conectado a un radiómetro (LI-COR 188 B). Las mediciones fueron tomadas al mediodía, cada 15 días, ubicando el sensor perpendicular a las hileras, con aproximadamente un registro por cada metro de parcela. La R_i para cada día entre mediciones fue calculada por interpolación lineal. La RFA interceptada ($IRFA_i$; $MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$) para cada día fue calculada como el producto de su correspondiente R_i y la RFA incidente. La eficiencia de uso de la radiación (EUR, $g\ MJ^{-1}$) fue calculada como la relación entre la TCC y la $IRFA_i$ promedio ($IRFA$) durante el PCE.

Contenido de agua en el suelo y consumo de agua del cultivo

El contenido volumétrico de agua fue medido cada siete días hasta la madurez del cultivo. Las mediciones fueron tomadas a intervalos de 20 cm de profundidad con sonda de neutrones. En Córdoba, la profundidad de medición fue 2 m en las parcelas regadas y 3 m en las de secano; en Balcarce, las mediciones fueron tomadas solamente hasta la profundidad de la tosca. El contenido de agua del suelo medido en la capa más profunda cambió $\leq 10\%$ a lo largo del período experimental; por ende, la pérdida de agua por drenaje profundo fue despreciable. El contenido volumétrico de agua en cada capa fue acumulado a través de la profundidad para calcular el agua almacenada en el perfil del suelo. El consumo de agua (C) acumulado (mm) fue determinado acumulando el balance de agua entre sucesivos contenidos de agua del suelo de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$C = PE + R + \Delta S \quad \text{Ec. [1]}$$

Donde PE (mm) es el agua suministrada al suelo por la precipitación efectiva, R (mm) es la lamina de riego y ΔS (mm) es el cambio en el agua almacenada dentro del perfil del suelo. La PE fue calculada a partir de la precipitación diaria (P, mm), usando una

ecuación propuesta por Dardanelli *et al.* (1992) para valores diarios mayores que 15 mm y para suelos con características superficiales similares a las de estos experimentos:

$$PE = 2.43 P^{0.667} \quad \text{Ec. [2]}$$

La eficiencia de aplicación de riego se asumió del 100%.

Los registros climáticos fueron obtenidos de una estación meteorológica ubicada entre 0,5 and 2,0 km de cada sitio experimental.

Análisis estadísticos

Para analizar la varianza de los datos se utilizó un modelo lineal mixto. El modelo incluyó los efectos principales (Experimento y Nivel de Agua) y su interacción como criterio de clasificación. Las diferencias entre las medias de los tratamientos en cada experimento cuando el análisis de varianza fue significativo se evaluó mediante la diferencia mínima significativa de Fisher. El nivel de significancia usado fue $P < 0,05$ en todos los tests estadísticos.

Se utilizaron modelos de regresión lineal para evaluar la relación entre componentes de rendimiento a través los niveles de agua o localidades y se realizó la comparación de los coeficientes de regresión (Steel y Torrie, 1980). Cuando los coeficientes de regresión no fueron estadísticamente significativos se realizó una regresión agrupando los datos.

La estructura de correlaciones entre NG y sus componentes ecofisiológicos, tanto en riego como en secano, fueron analizados a través de un Path Analysis (Mariotti, 1986).

El NG y el PSE para todos los tratamientos fue comparado con la relación bilineal obtenida por Abbate *et al.* (1997) y Lázaro y Abbate (2012), donde se utilizó el mismo cultivar y en ausencia de limitaciones hídricas. Para evaluar el efecto de las condiciones climáticas sobre aquella relación, se utilizaron 14 variables climáticas medidas durante el PCE, a saber:

1. TMAX: Temperatura media máxima del aire (°C).
2. TMIN: Temperatura media mínima del aire (°C).

3. TMED: Temperatura media del aire (°C), obtenida como el promedio entre TMAX y TMIN.
4. TAD: Evaporación media diaria del tanque A (mm d⁻¹), sin la corrección sugerida por FAO 24.
5. TAA: Evaporación acumulada obtenida como la suma diaria de los valores de TAD (mm).
6. DPV: Déficit de presión de vapor medio diario (kPa), calculado como la diferencia entre la presión de vapor saturada (e_s) y la presión de vapor actual (e_a) a partir de los registros diarios de TMAX y TMIN, y la humedad relativa mínima (RHMIN) y máxima (RHMAX), para $\theta = 0,5$ (Abbate *et al.*, 2004):

$$DPV = e_s - e_a \quad \text{Ec. [3]}$$

$$e_s = e_{s(d)} \theta + e_{s(n)}(1 - \theta) \quad \text{Ec. [4]}$$

$$e_{s(d)} = 0.611 \cdot \exp\left(\frac{17.27 \cdot TMAX}{TMAX + 237.3}\right) \quad \text{Ec. [5]}$$

$$e_{s(n)} = 0.611 \cdot \exp\left(\frac{17.27 \cdot TMIN}{TMIN + 237.3}\right) \quad \text{Ec. [6]}$$

$$e_a = (e_{a(d)} + e_{a(n)}) / 2 \quad \text{Ec. [7]}$$

$$e_{a(d)} = e_{s(d)} \cdot RHMIN / 100 \quad \text{Ec. [8]}$$

$$e_{a(n)} = e_{s(n)} \cdot RHMAX / 100 \quad \text{Ec. [9]}$$

Donde el subíndice d y n denota valores del día y la noche.

7. DPVX: Déficit de presión de vapor medio diario (kPa) ponderando la presión de vapor saturada por $\theta = 0,72$, valor obtenido por Abbate *et al.* (2004).
8. ETF56D: Evapotranspiración potencial media diaria (mm d⁻¹) de acuerdo al método Penman-Monteith (Allen *et al.*, 1998) calculado usando el software AGROCLIMA (Abbate, 2004).
9. ETF56A: Evapotranspiración acumulada (mm) obtenida como suma diaria de los valores de ETF56D.
10. RHMAX: Humedad relativa media máxima (%).
11. RHMIN: Humedad relativa media mínima (%).

12. RHMED: Humedad relativa media diaria (%).
13. IRFA_o: Radiación fotosintéticamente activa media diaria (MJ m⁻² d⁻¹).
14. PTQ: Cociente fototermal (MJ m⁻² d⁻¹ °C⁻¹), calculado como la relación entre IRFA_o and TMED menos 4,5°C (Fischer, 1985).

La Tabla 2.2 resume los valores de cada variable para cada experimento.

Tabla 2.2. Variables climáticas para cada experimento durante el período de crecimiento de las espigas (PCE) en el tratamiento con riego de los experimentos realizados en Balcarce (BP95 y BA98) y Córdoba (CA98-1 y CA98-2). La última columna indica el rango de variación (diferencia entre el máximo y el mínimo expresado como porcentaje de la media).

Variable climática*	BP95	BA98	CA98-1	CA98-2	%
TMAX (°C)	22,3	22,1	23,6	27,3	22
TMIN (°C)	10,8	8,7	10,1	14,4	51
TMED (°C)	16,5	15,4	16,9	20,8	31
TAD (mm d ⁻¹)	4,2	4,2	6,1	7,4	59
TAA (mm)	109,5	131,1	189,5	170,9	53
DPV (kpa)	0,58	0,60	1,16	1,33	83
DPVX (kpa)	0,89	0,94	1,55	1,81	71
ETF56D (mm d ⁻¹)	3,9	3,2	2,8	3,1	36
ETF56A (mm)	102,0	98,0	85,6	71,1	35
RHMAX (%)	98,0	84,5	77,4	84,5	24
RHMIN (%)	60,7	62,5	34,1	40,4	57
RHMED (%)	79,3	73,5	55,8	62,4	35
IRFA _o (MJ m ⁻² d ⁻¹)	10,4	10,7	9,7	9,0	17
PTQ (MJ m ⁻² d ⁻¹ °C ⁻¹)	0,87	0,98	0,78	0,55	54

* Las variables listadas están definidas en Materiales y Métodos

Los modelos ajustados con cada variable fueron probados de acuerdo a los siguientes supuestos:

Cuando la disponibilidad de agua no es limitante, se espera que NG responda linealmente al PSE de acuerdo a la siguiente relación (donde el subíndice *H* significa alta disponibilidad de agua):

$$NG_H = a_H + b_H \cdot PSE_H \quad \text{Ec. [10]}$$

Por otro lado, la caída en NG (ΔNG) y PSE (ΔPSE) en presencia de estrés hídrico puede ser definida como:

$$\Delta NG = NG_H - NG \quad \text{Ec. [11]}$$

$$\Delta PSE = PSE_H - PSE \quad \text{Ec. [12]}$$

la pendiente (b) puede ser definida:

$$b = \frac{\Delta NG}{\Delta PSE} \quad \text{Ec. [13]}$$

Puesto que no se espera que el estrés hídrico aumente NG, *a priori* se puede establecer que:

$$b \geq b_H > 0 \quad \text{Ec. [14]}$$

Entonces, si *b* se incrementa linealmente en respuesta a una variable climática (*V*), se puede definir la siguiente relación:

$$b = \max(c + d \cdot V \cdot b_H) \quad \text{Ec. [105]}$$

De la Ec. [11] se deduce:

$$\Delta NG = b \cdot \Delta PSE \quad \text{Ec. [16]}$$

Remplazando la Ec. [5] en la Ec. [106] y reordenando:

$$\Delta NG = \max(c + d \cdot V \cdot b_H) \cdot \Delta PSE \quad \text{Ec. [17]}$$

A partir de la Ec. [11], se puede obtener NG sustituyendo ΔNG por la Ec. [17]:

$$NG = a_H + b_H \cdot PSE_H - \max(c + d \cdot V \cdot b_H) \cdot \Delta PSE \quad \text{Ec. [18]}$$

La Ec. [18] permite estimar NG con o sin estrés hídrico. En condición de alta disponibilidad de agua, el término $\max(c + d \cdot V \cdot b_H) \cdot \Delta PSE$ toma un valor de cero, entonces la Ec.

[18] se transforma en la Ec. [10], además *a priori* no se espera que el estrés hídrico incrementalmente NG, entonces:

$$V > 0 \quad \text{Ec. [19]}$$

Las variables estudiadas no pueden tomar valores negativos a excepción de la temperatura (una condición que se considera como una adversidad severa). Aquellas condiciones se cumplen en la Ec. [12] cuando:

$$\text{si } d > 0 \Rightarrow c < b_H \quad \text{Ec. [20]}$$

$$\text{si } d < 0 \Rightarrow c > b_H \quad \text{Ec. [21]}$$

Estas restricciones definen límites razonables para los parámetros c y d .

Los valores de c y d fueron ajustados usando un procedimiento interactivo, fijando $a_H = 4878 \text{ granos m}^{-2}$ y $b_H = 51 \text{ granos g}^{-1}$, valores previamente obtenidos por Lázaro y Abbate (2012) para el cultivar PROINTA Oasis a partir de 22 conjuntos de datos sin deficiencia de agua de varias partes del mundo.

Para validar el modelo, fueron usados valores de NG y PSE obtenidos en dos experimentos previos (PN94 and PA99; Caviglia *et al.* 2001) en la localidad de Paraná (31°30' S, 60°19' W, 110 m), las características de estos experimentos se muestran en la Tabla 2.1. Tanto NG como PSE para aquellos experimentos fueron obtenidos de la misma manera que en los experimentos reportados en este trabajo.

RESULTADOS

Variación climática entre experimentos

El rango más alto de variación observado fue para las variables DPV y DPVX (83 y 71% respectivamente, Tabla 2.2); los valores más bajos de aquellas variables fueron para los experimentos realizados en Balcarce y los más altos se obtuvieron en Córdoba. El rango de variación de TAD, HRMIN, PTQ, TAA y TMIN fue entre 59 y 51%. TAD y TAA para Córdoba fue más alto que para Balcarce. RHMIN y PTQ fue superior en Balcarce

respecto a Córdoba. Las diferencias en TMIN no estuvieron relacionadas con la localidad. El rango de variación de las otras variables fue más bajo (36 a 17%) y sus valores fueron similares entre localidades.

Consumo de agua

El consumo acumulado de agua para cada tratamiento al comienzo y fin de PCE se muestra en la Tabla 2.3. En ambos casos el consumo de agua fue afectado tanto por el experimento como por el nivel de agua y aunque la interacción entre aquellos factores fue significativa, en seco el consumo de agua fue siempre menor que bajo riego. Al comienzo de este período, la caída en el consumo de agua del tratamiento de seco respecto al de riego fue mayor en BP95 (69%), intermedia en CA98-1 (28%) y CA98-2 (51%) y despreciable en BA98 (Fig. 2.1). La caída promedio del consumo de agua durante el PCE en seco a través de todos los experimentos fue de 46%.

Tabla 2.3. Efectos de la disponibilidad de agua sobre: el consumo de agua (C), el peso seco del cultivo (PST) y el índice de área verde (IAV) al comienzo y fin del periodo de crecimiento de las espigas (PCE); tasa de crecimiento del cultivo (TCC), radiación fotosintéticamente activa interceptada (IRFA) y eficiencia de uso de la radiación (EUR) durante PCE en los experimentos BA98, BP95, CA98-1 y CA98-2 para el cultivar PROINTA Oasis.

Experimento	Tratamiento (Nivel Agua)	C		PST		IAV		TCC g/m ² /d	IRFA MJ/m ² /d	EUR g/MJ
		ini* mm	fin† mm	ini g/m ²	fin g/m ²	ini m ² /m ²	fin m ² /m ²			
BP95	Riego	115	216	265	843	2,5	3,2	21	8,4	2,5
	Secano	36	87	117	393	1,1	1,4	10	5,0	2,0
BA98	Riego	117	244	508	1283	7,5	5,3	25	10,1	2,5
	Secano	116	196	432	1131	5,3	3,4	22	9,6	2,3
CA98-1	Riego	226	390	725	1273	6,2	3,8	18	8,5	2,1
	Secano	163	245	381	771	2,3	2,1	13	6,0	2,2
CA98-2	Riego	288	437	787	1224	7,7	3,3	19	8,4	2,2
	Secano	142	221	315	626	2,1	1,2	14	5,6	2,5
BP95	---	75	152	191	618	1,8	2,3	16	6,7	2,3
BA98	---	116	220	470	1207	6,4	4,4	24	9,9	2,4
CA98-1	---	194	318	553	1022	4,2	2,9	15	7,2	2,1
CA98-2	---	215	329	551	925	4,9	2,2	16	7,0	2,3
---	Riego	186	322	571	1156	5,9	3,9	21	8,9	2,3
---	Secano	114	187	311	730	2,7	2,0	15	6,5	2,3
<i>dms₁</i>		14	11	72	109	0,8	0,6	3	0,5	ns
<i>dms₂</i>		10	8	51	77	0,6	0,4	2	0,3	ns
<i>dms₃</i>		19	16	102	154	1,1	ns	4	0,6	ns

*Inicio del PCE; †Fin del PCE

ns: Diferencia no significativa entre medias ($P > 0,05$),

dms₁: Diferencia mínima significativa para comparar medias entre Experimentos,

dms₂: Diferencia mínima significativa para comparar medias entre Niveles Agua,

dms₃: Diferencia mínima significativa para probar la Interacción Experimento × Nivel Agua.

Durante el período de llenado de granos la mayor caída de consumo se presentó en BA98 y la menor en BP95, mientras que los datos correspondientes a Córdoba tuvieron caídas intermedias (Fig. 2.1).

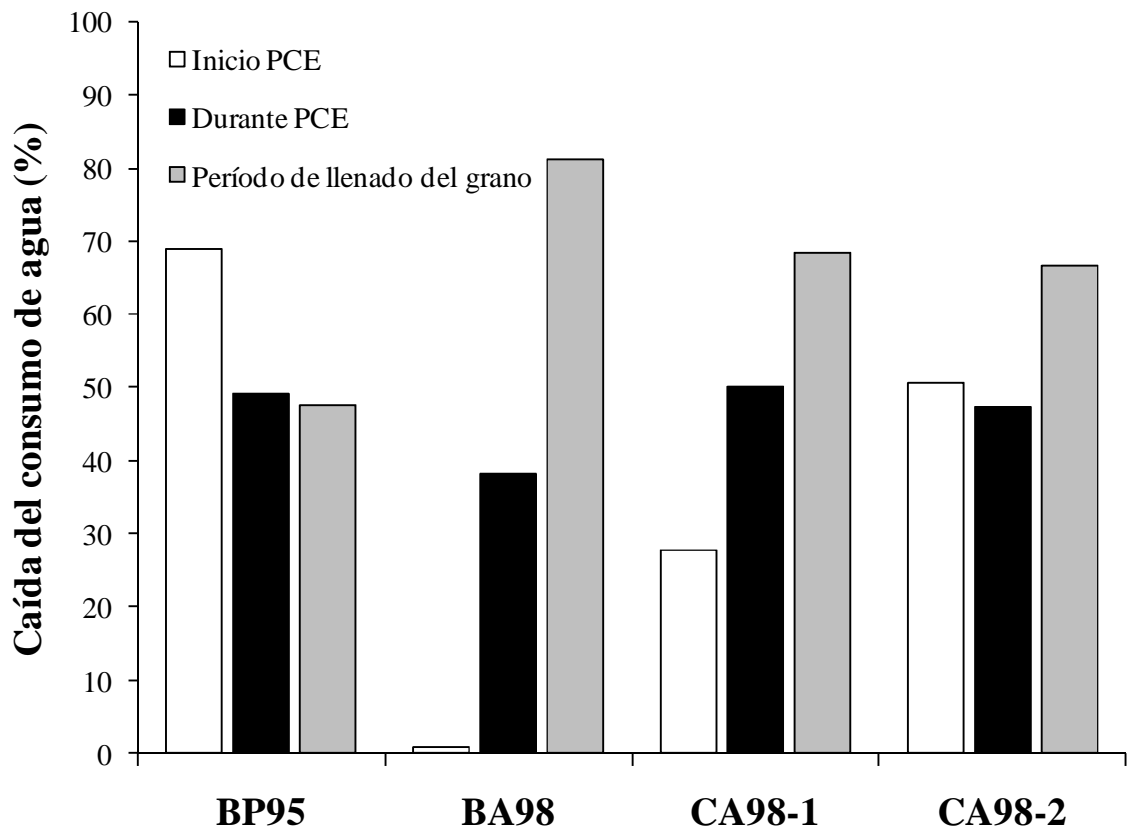


Fig. 2.1. Caída porcentual del consumo de agua del tratamiento de secano respecto al riego, al inicio y durante los períodos de crecimiento de las espigas y llenado del grano para los experimentos realizados en Balcarce (BP95 and BA98) y en Córdoba (CA98-1 and CA98-2) con el cultivar PROINTA Oasis.

La temperatura media durante PCE varió desde 15,4 a 16,5°C entre experimentos, excepto para CA98-2, en el cual, debido a su fecha de siembra tardía, esta fue más alta (20,8 °C) (Tabla 2.2).

Peso seco del cultivo

Un indicador del nivel de estrés hídrico en cada experimento es la caída en el peso seco del cultivo (i.e. la biomasa aérea del cultivo) entre los tratamientos con riego y en secano (Tabla 2.3). La Fig. 2.2 muestra aquellas caídas en el comienzo, durante y luego del PCE para cada experimento. Mientras en Balcarce el grado de estrés sufrido por el cultivo antes o durante el PCE fue similar, en Córdoba el estrés temprano fue más importante y el

PST decreció 54% en el tratamiento en secano con respecto a aquel bajo riego en el comienzo del PCE (promedio de CA98-1 y CA98-2). En BP95, la caída en el PST en el comienzo del PCE fue similar a aquella encontrada en Córdoba, mientras en BA98 esta fue más baja que 15% (Fig. 2.2). Un efecto similar fue observado en el IAV entre experimentos, los cuales decrecieron entre 27% (BA98) and 73% (BP95) (Tabla 2.3). Las caídas en el PST en el comienzo y fin del PCE estuvieron significativamente asociadas con sus respectivas caídas en el consumo de agua ($R^2=0,73$; G.L.=9; $P=0,0008$). La TCC durante el PCE fue significativamente afectada por el nivel de agua y por el experimento, y aunque la interacción fue significativa (pero no cruzada) solo explicó el 9% de la variabilidad total (Tabla 2.5). La TCC de los tratamientos en secano fue siempre significativamente menor que la de los tratamientos con riego (Tabla 2.3), en promedio un 29% menor.

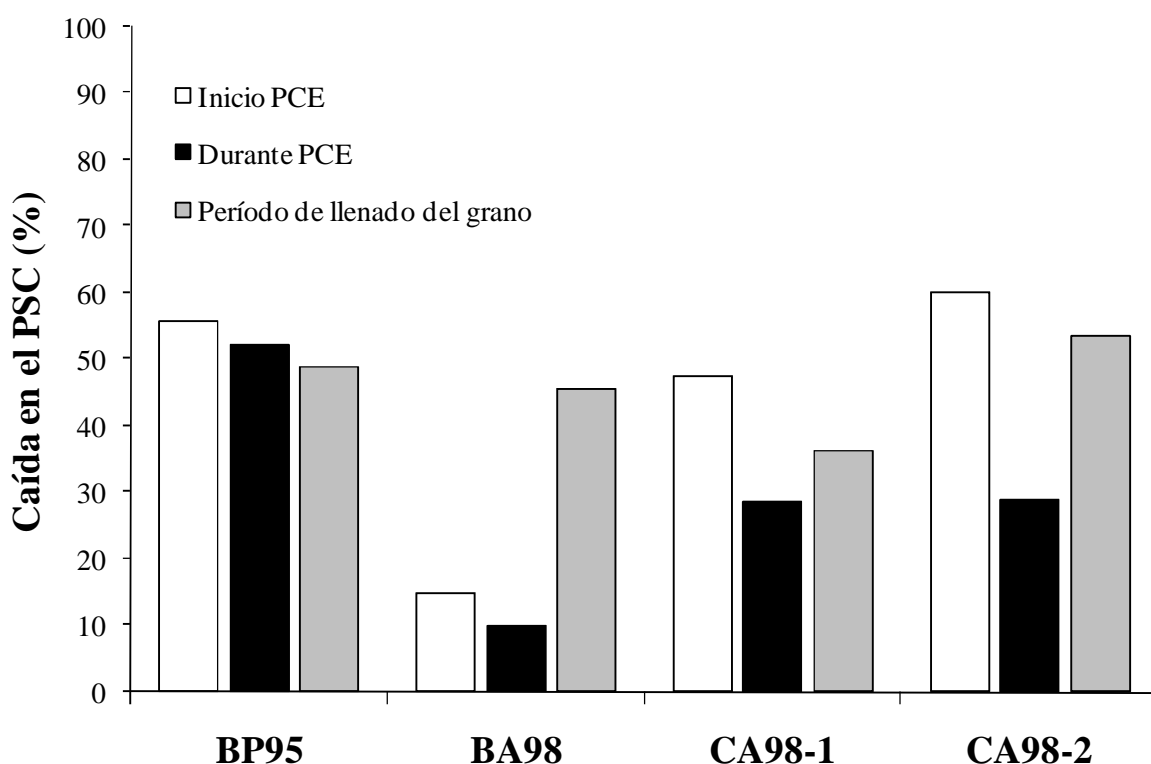


Fig. 2.2. Caídas en el peso seco total del cultivo antes y durante el PCE y para el período de llenado para los experimentos en Balcarce (BP95 y BA98) y Córdoba (CA98-1 y CA98-2).

La IRFA durante el PCE de los tratamientos de secano fue siempre significativamente menor a la de los tratamientos con riego, y la interacción entre experimentos fue significativa pero no cruzada (Tabla 2.3). La mayor caída de la IRFA entre el tratamiento de secano y el regado se presentó en BP95 alcanzando el 51% y la menor se presentó en BA98 siendo 5%. Por su parte, la EUR no fue afectada por el experimento ni por el nivel de agua (Tabla 2.3), siendo su valor promedio 2,32 g MJ⁻¹ (Fig. 2.3). La TCC estuvo significativamente asociada con la IRFA durante el PCE ($R^2=0,92$; $P<0,0001$; Fig. 2.3) y no con la EUR ($R^2=0,34$; $P=0,12$).

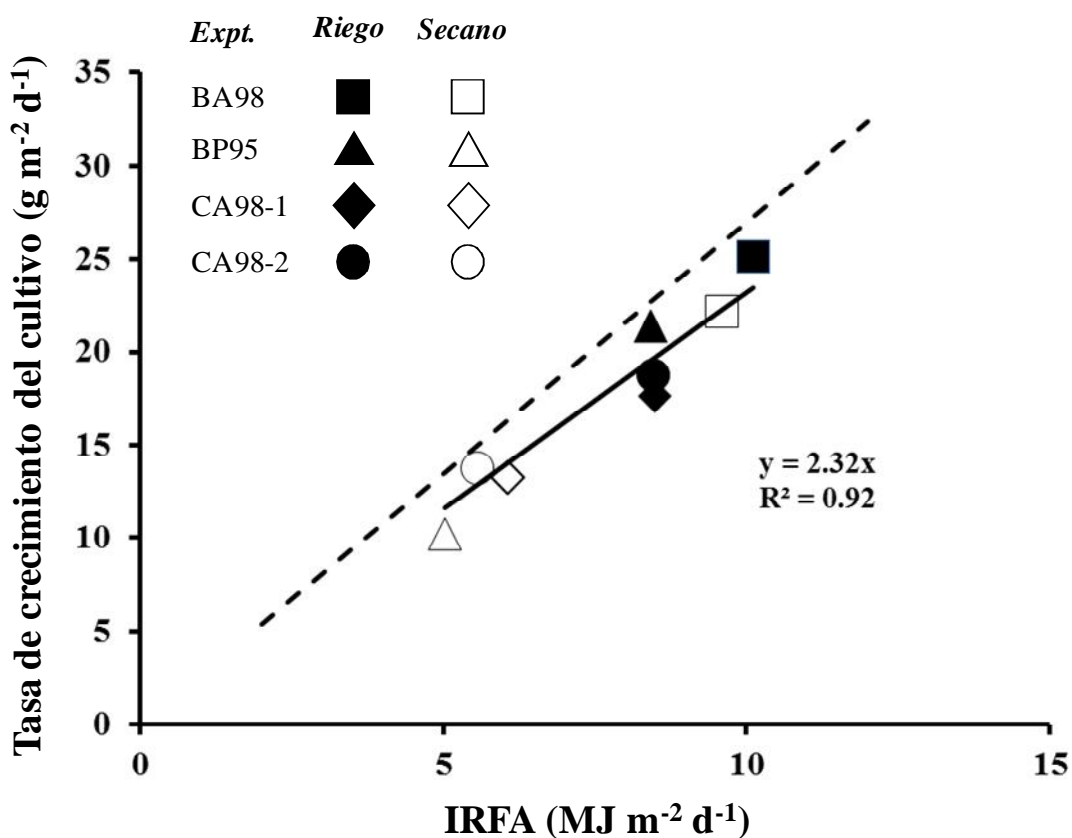


Fig. 2.3. Tasa media de crecimiento del cultivo en función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada promedio (IRFA) durante el periodo de crecimiento de las espigas, para los experimentos realizados en Balcarce (BP95 y BA98) y Córdoba (CA98-1 y CA98-2) para el cultivar PROINTA Oasis. Símbolos llenos corresponden a tratamientos con riego y símbolos abiertos a tratamientos de secano. Las diferencias mínimas significativas para TCC e IFRA se muestran en la Tabla 2.3. La línea punteada fue obtenida de Abbate *et al.* (1997).

Rendimiento y componentes

El rendimiento fue significativamente afectado por el nivel de agua (Tabla 2.4). El mayor y menor rendimiento con riego fue obtenido en BA98 (542 g m⁻²) y CA98-2 (382 g m⁻²), respectivamente. El rendimiento en grano fue reducido 40% por efecto del estrés hídrico (media de todos los experimentos). Sin embargo, la magnitud de las diferencias debidas al efecto de la deficiencia de agua dependió del ambiente. En Balcarce la variación entre experimentos varió desde 23% a 51% (BA98 y BP95 respectivamente), mientras en Córdoba la reducción del rendimiento fue de 44% (Tabla 2.4).

Tabla 2.4. Efecto de la disponibilidad de agua sobre: Rendimiento en grano seco (RG), número de granos (NG), peso seco por grano en madurez (PG), peso seco de las espigas (descontando el peso del grano) al final de su periodo de crecimiento (PSE), fertilidad de espigas (FE, *i.e.* número de granos por unidad de PSE), duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE), partición a espigas (PESP) y tasa de crecimiento de las espigas (TCE) durante el PCE, en los experimentos BP95, BA98, CA98-1 y CA98-2.

Experimento	Tratamiento (Nivel Agua)	RG g/m ²	NG 10 ³ /m ²	PG mg	PSE g/m ²	FE granos/g	DPCE días	PESP %	TCE g/m ² /d
BP95	Riego	520	14,6	35	170	86	27	28	6,0
	Secano	256	7,9	32	88	94	27	31	3,2
BA98	Riego	542	14,4	37	212	68	31	26	6,5
	Secano	417	12,4	34	175	78	32	24	5,3
CA98-1	Riego	494	14,3	35	197	74	31	35	6,1
	Secano	294	9,3	32	150	62	30	37	4,9
CA98-2	Riego	382	12,0	32	162	75	23	36	6,7
	Secano	204	7,6	27	131	58	23	41	5,5
BP95	---	388	11,3	34	128	90	27	29	4,6
BA98	---	479	13,4	36	193	70	31	25	5,9
CA98-1	---	394	11,8	33	173	68	30	36	5,5
CA98-2	---	293	9,8	29	147	66	23	38	6,1
---	Riego	485	13,9	35	185	76	28	31	6,3
---	Secano	293	9,3	31	136	71	28	33	4,7
<i>dms₁</i>		55	1,5	2	16	17	2	6	0,7
<i>dms₂</i>		39	1,1	1	11	ns	ns	ns	0,5
<i>dms₃</i>		ns	2,2	ns	22	ns	ns	ns	ns

ns: diferencias no significativas entre medias ($P > 0,05$).

dms₁: diferencia mínima significativa para comparar medias entre Experimentos.

dms₂: diferencia mínima significativa para comparar medias entre Niveles de Agua.

dms₃: diferencia mínima significativa para la interacción Experimento × Nivel Agua.

El PG decreció en promedio 11% a través de los experimentos, con un rango de variación entre 9% y 16% (Tabla 2.4). La interacción experimento \times nivel de agua no fue significativa. Las variaciones en PG fueron casi cuatro veces más bajas que aquella encontrada para rendimiento. Por otro lado, el efecto del estrés hídrico sobre NG varió desde 14% a 46% entre experimentos (Tabla 2.4). La interacción experimento \times nivel de agua fue significativa, aunque en todos los experimentos el tratamiento en secano produjo un NG menor que bajo riego (interacción no cruzada, Tabla 2.4). Aunque la interacción fue significativa, esta representó solo el 7% de la variabilidad total (Tabla 2.5). En consecuencia, el efecto de la disponibilidad de agua fue alto y significativo para rendimiento y NG, mientras que las variaciones en PG fueron mayormente explicadas por efectos del experimento (Tabla 2.4).

Tabla 2.5. Porcentaje de la variabilidad total explicada por el experimento (E), nivel de agua (A) y la interacción E \times A de: rendimiento en grano (RG), número de granos (NG), peso seco por grano en madurez (PG), peso seco de las espigas (excluyendo el peso del grano) (PSE), número de granos por unidad de peso seco de las espigas en el fin del PCE (FE), duración del PCE (DPCE), partición a espigas (PESP), tasa de crecimiento del cultivo y de las espigas (TCE y TCC).

	RG	NG	PG	PSE	FE	DPCE	PESP	TCE	TCC
	%								
Experimento	26 *	18 *	47 *	42 *	34 *	78 *	60 *	22 *	42 *
Nivel Agua	56 *	55 *	34 *	41 *	ns	ns	ns	41 *	31 *
E \times A	ns	7 *	ns	7 *	ns	ns	ns	ns	9 *

La asociación entre el rendimiento con PG o NG, dentro de cada experimento, no difirió significativamente ($P > 0,05$) de aquella encontrada cuando se utilizaron los datos combinando todos los experimentos. El rendimiento estuvo más asociado con NG ($R^2=0,95$; $P < 0,0001$) que con PG ($R^2=0,64$; $P < 0,0001$). La relación entre PG y NG fue positiva y significativa ($R^2=0,46$; $P < 0,0001$).

No se encontraron diferencias significativas en el PPG (el cual se evaluó sólo en los experimentos BP95 y BA98) entre experimentos o entre niveles de agua, y la interacción

experimento \times nivel de agua no fue significativa (Tabla 2.6). Sin embargo, el GLD fue significativamente afectado por el nivel de agua (Tabla 2.6). De esta manera, el grado de limitación por fuente (100-GLD) fue mayor en condiciones de secano (12%) que bajo riego (5%) (Tabla 2.6).

Tabla 2.6. Efecto de la disponibilidad de agua sobre el peso del grano (PG), el peso potencial por grano (PPG) y el grado de limitación por destinos (GLD), en los experimentos BA98 y BP95 para el cultivar PROINTA Oasis.

Experimento	Nivel Agua	PG (mg)	PPG (mg)	GLD (%)
BP95	Riego	35	38	94
	Secano	32	37	89
BA98	Riego	37	39	96
	Secano	34	39	87
BP95	---	34	37	91
BA98	---	36	39	92
---	Riego	36	39	95
---	Secano	33	38	88
<i>dms₁</i>		2	ns	ns
<i>dms₂</i>		2	ns	6
<i>dms₃</i>		ns	ns	ns

ns: diferencias no significativas entre medias ($P > 0,05$).

dms₁: diferencia mínima significativa para comparar medias entre Experimentos.

dms₂: diferencia mínima significativa para comparar medias entre Niveles de Agua.

dms₃: diferencia mínima significativa para la interacción Experimento \times Nivel Agua.

Asociación entre el número de granos y peso seco de espigas

El efecto del estrés hídrico sobre NG fue analizado como el producto entre PSE y FE (*i.e.* el número de granos por unidad de peso seco de espigas). El FE no fue afectado por el estrés hídrico, pero sí por el experimento, y la interacción no fue significativa (Tabla 2.4). El PSE mostró una interacción experimento \times nivel de agua significativa, siendo la mayor caída 64% (BP95) y la menor 20% (BA98) (Tabla 2.4). Sin embargo, la magnitud de la variabilidad total explicada por esta interacción fue siempre mucho más pequeña que aquella explicada por efecto del experimento o por el nivel de agua separadamente (Tabla

2.5). El estrés hídrico redujo PSE entre un 17% y 48% entre experimentos, y la mayor reducción se produjo en BP95 (Tabla 2.4).

El PSE se analizó como el producto entre DPCE y TCE. La duración del PCE no fue afectada por el nivel de agua, pero sí por el experimento, con una duración de 23 d en CA98-2 y de 31d en BA98 (Tabla 2.4). La tasa de desarrollo (*i.e.* la inversa de la duración) durante el PCE de cada experimento (media a través del nivel de agua), estuvo asociada positivamente con la temperatura media (rango: 15-21°C; $R^2=0,89$; $GL=3$; $P=0,02$). La ordenada al origen de esta relación no fue significativamente distinta de 0 (*i.e.* $T_b=0$ °C) y el tiempo térmico fue de 474 °Cd; sin embargo, usando el valor tradicional de $T_b = 4,5$ °C (Fischer, 1985), el ajuste de la línea de regresión también fue significativa ($R^2=0,78$; $GL=4$; $P=0,02$). De acuerdo a este último ajuste, el tiempo térmico durante el PCE fue 354 °Cd (con $T_b=4,5$ °C). Aunque la duración del PCE no fue afectada por el estrés hídrico, la fecha de antesis se adelantó cerca de 9 días (equivalentes a 135°Cd con $T_b = 4,5$ °C) en CA98-1 y CA98-2. En BP95 y BA98, la fecha de antesis fue la misma para los tratamientos con alta y baja disponibilidad de agua (Tabla 2.1).

La TCE fue significativamente afectada tanto por el nivel de agua como por el experimento, y la interacción no fue significativa (Tabla 2.4). En secano, la TCE se redujo un 25% (media de todos los experimentos), con un rango de variación entre 47% para BP95 a 20% para el resto de los experimentos (Tabla 2.4). La TCE se analizó como el producto entre TCC y la partición a espigas (PESP). Se encontró un efecto de la localidad en la relación entre TCE y TCC. Los modelos considerados individualmente para cada localidad fueron significativos ($p < 0,05$; Fig. 2.4). Ambas relaciones tienen un intercepto significativamente mayor que 0, lo que indica un incremento en la partición de asimilados cuando la TCC fue reducida. La PESP en secano (media de todos los experimentos) fue levemente más alta que en la condición con riego, aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa. Las mayores diferencias en la partición a espigas entre experimentos fueron observadas entre CA98-2 (38%) y BA98 (25%) (Tabla 2.4).

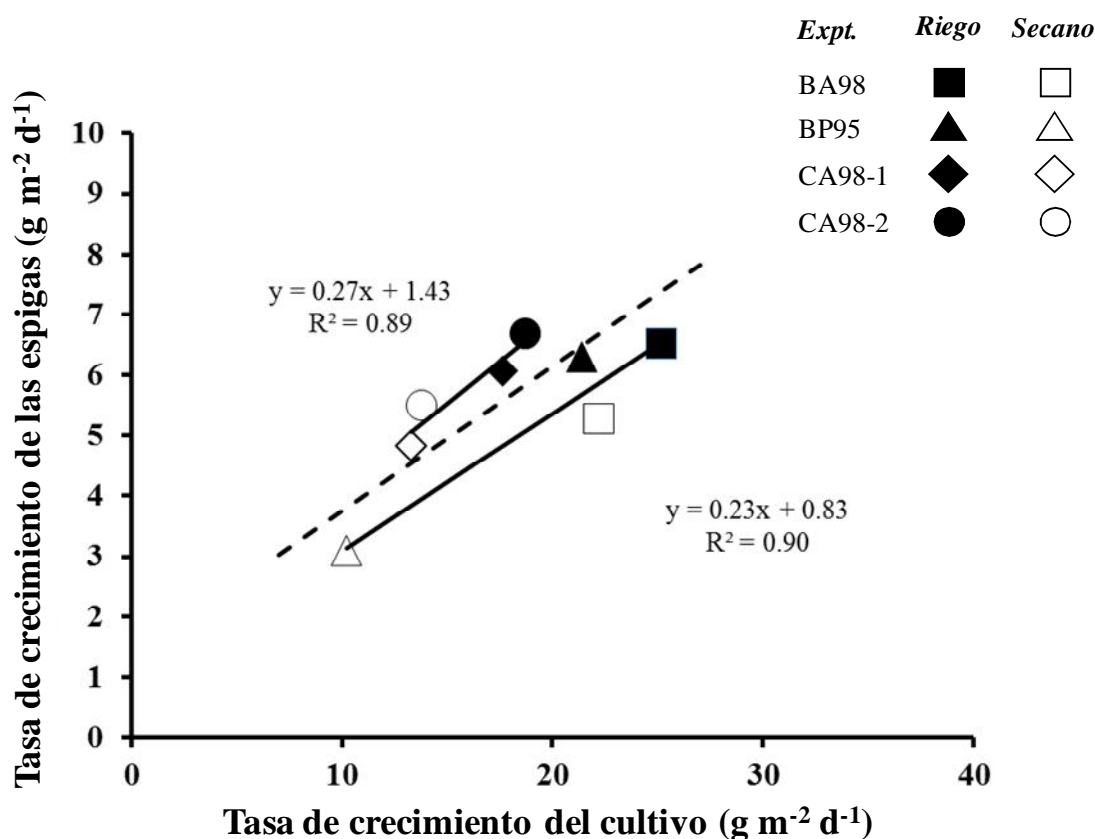


Fig. 2.4. Tasa media de crecimiento de las espigas (TCE) en función de la tasa media de crecimiento del cultivo (TCC) en los experimentos realizados en Balcarce (BP95 y BA98) y Córdoba (CA98-1 y CA98-2) para el cultivar PROINTA Oasis. Símbolos llenos corresponden a tratamientos con riego y símbolos vacíos a tratamientos de secano. Las diferencias mínimas significativas para TCE son mostradas en Tabla 2.4 y para TCC en Tabla 2.3. La línea punteada fue obtenida de Abbate *et al.* (1997).

Asociación entre variables y NG (Análisis de Sendero)

El análisis de sendero demostró que NG estuvo directamente correlacionado con PSE y FE en la condición con riego y en secano. La asociación entre TCC y TCE con NG fue establecida a través de PSE, y la magnitud de esta asociación dependió del nivel de agua (Fig. 2.5). Bajo riego, la correlación directa entre NG y PSE fue más alta que en secano ($r=0,88$, $P<0,001$ y $r=0,67$, $P<0,001$ para riego y secano respectivamente). En esta última condición, la asociación entre TCC y TCE con PSE perdió fuerza.

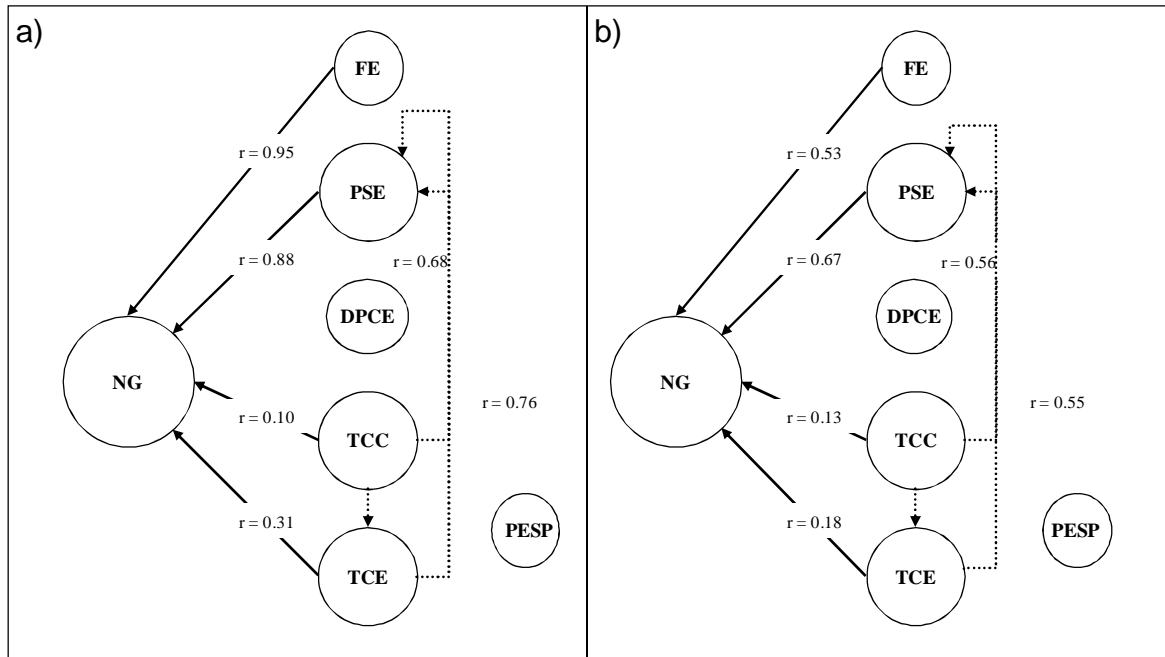


Fig. 2.5. Análisis de sendero (Path analysis) entre el número de granos por unidad de superficie (NG) y sus componentes ecofisiológicos para la condición con riego (a) y seco (b): fertilidad de la espiga (FE, granos g^{-1}), peso seco de las espigas (PSE, $g m^{-2}$), duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE, d), tasa de crecimiento de las espigas (TCE, $g m^{-2} d^{-1}$), partición a espigas (PESP, %) y tasa de crecimiento del cultivo (TCC, $g m^{-2} d^{-1}$). Líneas sólidas indican efectos directos; líneas punteadas indican efectos indirectos sobre NG.

Asociación entre el número de granos y las variables climáticas

El NG y el PSE de los tratamientos con riego no difirió del modelo lineal de referencia de Abbate *et al.* (1997) y Lázaro y Abbate (2012) (Fig. 2.6). Sin embargo, el NG obtenido en algunos de los tratamientos en seco se ubicó por debajo de aquella relación. Este efecto no se manifestó en Balcarce, aún con caídas en el PSE igual o mayor a aquellas registradas en Córdoba (Fig. 2.6).

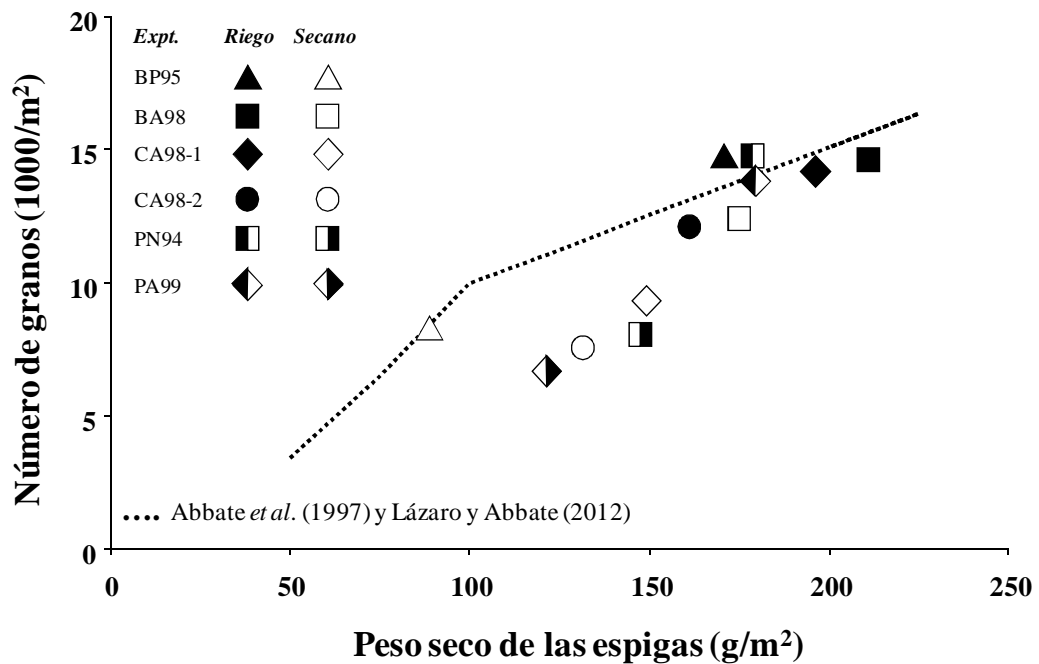


Fig. 2.6. Relación entre el número de granos (NG) y el peso seco de las espigas (PSE) para los experimentos conducidos en Balcarce (BP95 y BA98) y en Córdoba (CA98-1 y CA98-2); los datos de PN94 y PA99 fueron tomados de Caviglia *et al.* (2001); la línea punteada o de referencia fue obtenida de Abbate *et al.* (1997) y Lázaro y Abbate (2012). Las diferencias mínimas significativas se muestran en la Tabla 2.4.

El NG estuvo relacionado con alguna variable climática de acuerdo a la Ec. [18]. En la Tabla 2.7 se muestra la contribución de cada variable climática en la bondad de ajuste de la Ec. [18]. El modelo obtenido cuando DPVX fue introducida como variable en la Ec. [18]:

$$NG = 4878 + 51 \cdot PSEH - \max(-10 + 91 \cdot DPVX \cdot 51) \cdot \Delta PSE \quad \text{Ec. [22]}$$

redujo el error de estimación de NG a 8%, mientras que para el modelo bilineal de referencia fue 21%. Aunque otras variables fueron también estadísticamente aceptables para mejorar la estimación de NG, DPVX fue la variable con la mayor significancia estadística ($P=0,004$) y el más alto coeficiente de determinación ($R^2=0,93$) y mantiene las condiciones establecidas por Ec. [20] y Ec. [21] (*i.e* $d > 0$ y $c < 0$). Cuando se el modelo con DPVX se utilizó con los datos complementarios de los experimentos de Paraná (Tabla 1.1), predijo

precisamente el NG con un error de estimación del 11%, mientras que el error del modelo bilineal de referencia fue de 29%.

Tabla 2.7. Estimación del número de granos (NG) usando diferentes variables climáticas con la Ec. [18].

Variable Climática (variable independiente)	EE		R ²	P-valor
	granos m ⁻²	% [†]		
DPVX (kPa)	917	7.9	0.93	0.0001
TAD (mm d ⁻¹)	928	8.0	0.92	0.0001
DPV (kPa)	945	8.2	0.92	0.0002
ETF56A (mm)	1050	9.1	0.90	0.0003
TAA (mm)	1093	9.4	0.90	0.0004
RHMED (%)	1139	9.8	0.89	0.0005
RHMIN (%)	1155	10.0	0.88	0.0005
RHMAX (%)	1200	10.4	0.87	0.0007
TMAX (°C)	1220	10.5	0.87	0.0007
ETF56D (mm d ⁻¹)	1340	11.6	0.84	0.0013
IRFA (MJ m ⁻² d ⁻¹)	1357	11.7	0.84	0.0014
PTQ (MJ m ⁻² d ⁻¹ °C ⁻¹)	1358	11.7	0.84	0.0014
TMED (°C)	1461	12.6	0.81	0.0022
TMIN (°C)	1646	14.2	0.76	0.0046
Abbate <i>et al.</i> (1997) y Lázaro y Abbate (2012) modelo [‡]	2406	20.8	0.49	0.0522

† EE: Error estándar como porcentaje de NG promedio.
[‡] La línea punteada de la Fig. 2.6; el estadístico corresponde al error de estimación de los datos de este estudio.

DISCUSIÓN

Estrés hídrico

Comparando el crecimiento del cultivo y el IAV al comienzo del PCE (Fig. 2.2 y Tabla 2.3), se aprecia que la deficiencia hídrica en BP95 fue tan alta como en los experimentos de Córdoba. Esta reducción del crecimiento, en términos de peso seco total, no ocurrió en BP98, donde el consumo de agua hasta el comienzo del PCE fue similar a la condición bajo riego, mostrando un bajo nivel de estrés hasta ese momento del ciclo del cultivo. En contraste, en los experimentos CA98-1 y CA98-2, la deficiencia de agua fue muy alta antes del comienzo del PCE. Estas diferencias en el suministro de agua han sido reportadas por otros autores para la región triguera sub-húmeda y semi-árida de Argentina

(Magrín, 1990; Savin *et al.*, 1995; Brisson *et al.*, 2001; Abbate *et al.*, 2001a). Para la región sub-húmeda (*i.e.* Balcarce) el cultivo de trigo usualmente está expuesto a deficiencias de agua a partir del comienzo del PCE. Por otro lado, en la región semi-árida del noroeste (*i.e.* Córdoba), el crecimiento del cultivo es más dependiente del agua almacenada en el perfil del suelo al momento de la siembra, con mayor probabilidad de sequías extremas antes del comienzo del PCE. De acuerdo a Lázaro (1996), las precipitaciones que ocurren entre Marzo y Agosto (período de barbecho) en Balcarce son suficientes para recargar el perfil del suelo (1 m de profundidad) en el 95% de los años, y esta cantidad de agua es suficiente para que el cultivo alcance completa intercepción de radiación antes del comienzo del PCE. Sin embargo, esto no sucedió en el año 1995 en dicha localidad, ni es el caso de ambientes tales como Córdoba, donde es improbable (probabilidad menor al 5%) alcanzar alta recarga del perfil del suelo antes de la siembra del cultivo.

Peso seco total del cultivo

El PST fue reducido por el estrés hídrico tanto al comienzo como al finalizar el PCE (Fig. 2.2), y la magnitud de esta reducción fue variable entre experimentos (Tabla 2.3). Sin embargo, a pesar de aquellas diferencias, la TCC estuvo asociada con la IRFA durante el PCE y no con EUR. Entonces, la producción de peso seco durante PCE estuvo más condicionada por la baja cantidad de radiación capturada por el cultivo en aquel periodo, debido a un menor IAV en condiciones de estrés hídrico, que por una menor actividad del aparato fotosintético o EUR (Tabla 2.3). Esto es consistente con reportes previos que indican que las reducciones en el crecimiento del cultivo por efecto de una deficiencia hídrica pueden explicarse mejor por la reducción en la captura de luz más que por una reducida actividad fotosintética (Hsiao, 1973) o EUR (Gallagher y Biscoe, 1978; Whitfield y Smith, 1989; Robertson y Giunta, 1994; O'Connell *et al.*, 2004). El valor promedio de EUR encontrado en este estudio fue $2,3 \text{ g MJ}^{-1}$ (Tabla 2.3), este valor fue más bajo que el encontrado por Abbate *et al.* (1997) para el mismo cultivar en Argentina y es consistente con las diferencias en el DPV entre estudios. Kemanian *et al.* (2004) encontraron que la EUR disminuyó con incrementos en el DPVX. De acuerdo a las ecuaciones propuestas por aquellos autores, se puede estimar una EUR promedio de 2,7 y $2,4 \text{ g MJ}^{-1}$ de RFA interceptada, para los datos de Abbate *et al.* (1997) y los del presente trabajo, respectivamente.

Estos valores estimados son similares a los observados en ambos estudios; por lo tanto, las diferencias en EUR entre estos estudios pueden ser explicadas por diferencias en DPVX.

Rendimiento y componentes

El estrés hídrico causó una significativa reducción en el rendimiento en cada experimento. El estrés no fue el mismo en cada ambiente, y además varió en magnitud de acuerdo al año o fecha de siembra en la misma localidad. Aunque el efecto del estrés redujo PG, el mayor efecto se observó sobre NG, siendo este el componente que explicó mejor las variaciones en el rendimiento. Estos resultados coinciden con aquellos observados por García del Moral *et al.*, (2003) y Robertson y Giunta (1994) quienes reportaron una reducción en NG como resultado de un menor suministro de agua en un período cercano a antesis. EL PG fue menos afectado por el estrés, a pesar de una caída importante en el consumo de agua y en el PST durante el período de llenado del grano en todos los experimentos (Fig.2.1 y Fig. 2.2). Este comportamiento se puede atribuir a tres causas. Primero, el estrés hídrico redujo significativamente, en promedio, el crecimiento del cultivo durante el período de llenado, desde 375 g m^{-2} en la situación con riego a 206 g m^{-2} en seco (equivalente a 45%, Fig. 2.2); cuando este crecimiento fue expresado en $\text{g m}^{-2} \text{ grano}^{-1}$, la diferencia resultó de menor magnitud (13% promedio). Segundo, una proporción de asimilados acumulados durante pre-antesis pueden ser removilizados al grano durante el período de llenado. La removilización promedio fue de 9% del peso seco del cultivo en el fin del PCE, estos valores son cercanos a los reportados por Bidinger *et al.* (1977) y Blum (1983). Tercero, el PPG no fue afectado por el nivel de agua, aunque hubo una significativa limitación por fuente en la condición de seco (Tabla 2.6). Esta limitación no fue suficientemente importante para reducir de manera significativa el PG. Adicionalmente, no hubo efectos significativos sobre PG en presencia de un mayor NG. La relación entre PG y NG fue positiva ($R^2=0.73$; $P<0.007$). Los presentes resultados confirman que bajo estrés hídrico el PG tiende a mantenerse estable tal como lo indicaron Borrás *et al.* (2004) para cultivos sin limitación hídrica.

Peso seco de las espigas

El PSE es el producto entre la duración del PCE y la TCE. La duración del PCE no fue afectada por la disponibilidad de agua (Tabla 2.4), y las diferencias encontradas entre experimentos fueron debidas a cambios de la temperatura. La tasa de desarrollo se relacionó con la temperatura media durante el PCE. El tiempo térmico encontrado, utilizando $T_b=4,5$ °C, fue similar a aquel reportado por Lázaro y Abbate (2012) para el mismo cultivar (354 vs 305 °Cd respectivamente), y estuvo dentro del rango encontrado para diferentes cultivares de trigo reportados por Whitechurch *et al.*, (2007). A diferencia de Balcarce, en Córdoba la deficiencia hídrica produjo acortamiento de la duración del ciclo hasta antes (Tabla 2.1) a través de una reducción del período de emergencia hasta el inicio del PCE. Los datos reportados por Idso *et al.* 1981 y Jensen *et al.* (1990) muestran pequeñas diferencias en la temperatura del canopeo entre tratamientos de riego y secano en condiciones de bajo DPV, pero aquellas diferencias fueron de hasta 4°C con DPV comparable a aquel registrado en los experimentos de Córdoba. Por lo que el mayor DPV registrado en Córdoba puede haber conducido a mayor temperatura de canopeo y a reducción del ciclo del cultivo. En Balcarce el menor DPV no produjo diferencias en la temperatura de canopeo entre los tratamientos con riego y secano. Existen registros en la literatura de reducciones del ciclo del cultivo bajo condiciones de estrés hídrico moderado (Angus y Moncur, 1977; Magrín, 1990; van den Boogaard *et al.*, 1996) como el observado en el experimento de Córdoba. Sin embargo, ningún reporte fue encontrado respecto a la dependencia de la duración del PCE en relación al estrés hídrico (Tabla 2.4); los resultados del presente trabajo indican que la duración del PCE no está directamente influenciada por el suministro de agua. Esto estaría indicando que el control de la duración del PCE no está sujeto a influencias del suministro de agua. Otros autores, tampoco encontraron influencias sobre la duración del PCE causados por deficiencias de N (Abbate *et al.*, 1995; Demotes-Mainard *et al.*, 1999) o P (Lázaro *et al.*, 2010) en trigo. Entonces, las diferencias en el PSE generadas por el estrés hídrico pueden ser explicadas por cambios en la TCE.

La TCE fue analizada en términos de la TCC y la proporción de peso seco que es particionada al crecimiento de las espigas. Se encontró una relación positiva entre la TCE y la TCC, y una mayor partición hacia órganos reproductivos (espigas) en presencia de bajos valores de crecimiento. Una respuesta similar fue encontrada por van den Boogaard *et al.*, (1996), quienes reportaron que una mayor partición hacia destinos reproductivos parece

sustentarse en el hecho de un mayor índice de cosecha en cultivos de trigo sometidos a estrés hídrico. Sin embargo, Robertson y Giunta (1994) reportaron igual o menor partición a espigas en anthesis en presencia de estrés hídrico. Otros autores trabajando con sombreado (Abbate *et al.*, 1997), deficiencias de N (Abbate *et al.*, 1995) o de P (Lázaro *et al.*, 2010) también observaron incrementos en la partición a espigas en presencia de bajos valores de TCC durante el PCE. En el presente trabajo, aunque la partición a espigas no fue significativamente afectada por el nivel de agua, se observó un incremento en los experimentos donde TCC fue menor (Tabla 2.3), como lo indica el intercepto positivo de la línea de regresión de la Fig. 2.4. En BA98, TCC se redujo 12% por el estrés hídrico, mientras en BP95, CA98-1 y CA98-2, esta se redujo 52, 24 y 26%, respectivamente (Tabla 2.4). Sin embargo, no se encontró ninguna asociación entre PSE y la partición a espigas. Por lo tanto, los cambios observados en PSE no pueden ser atribuidos a esta variable. Estos resultados son consistentes con aquellos encontrados previamente por otros autores (Abbate *et al.*, 1995; Abbate *et al.*, 1997; Lázaro *et al.*, 2010), indicando que TCE estaría más relacionada a la TCC que a la partición a espigas. Esto fue confirmado por el análisis de sendero (Fig. 2.5), el cual mostró una fuerte asociación indirecta de TCC con NG, a través del PSE tanto en la condición con riego como en seco.

Asociación entre el número de granos y el peso seco de las espigas

Las variaciones de NG pueden ser bien explicadas por cambios en el suministro de asimilados (*i.e.* PSE) cuando el agua no es un factor limitante, pero PSE no es suficiente como único estimador de NG en condiciones de estrés hídrico. El modelo bilineal propuesto por Abbate *et al.* (1997) y Lázaro y Abbate (2012) para condiciones de riego (Fig. 2.6) sobreestimó el NG obtenido en los tratamientos de seco de Córdoba. Los datos adicionales de los experimentos conducidos en seco en Paraná también se apartaron de aquella relación (Fig. 2.6) y aunque el análisis de sendero demostró que el PSE estuvo asociado directamente con NG bajo condiciones de seco, esta asociación fue más débil (Fig. 2.5). Entonces, las variaciones en NG pudieron ser bien explicadas por cambios en el abastecimiento de asimilados (PSE) cuando el suministro de agua no fue limitante, pero el PSE no es suficiente como única variable predictiva del NG bajo condiciones de estrés hídrico.

La mayor caída en el NG con respecto a la relación de referencia en la Fig. 2.6, como lo muestran los datos obtenidos en condiciones de secano en Córdoba y Paraná, sugieren la presencia de algún mecanismo adicional que regula la fijación de granos. Efectos adicionales que deprimen NG, similares a los encontrados en esta tesis, han sido demostrados previamente bajo situaciones de deficiencias de N (Abbate *et al.*, 1995). Fischer (2011) también demostró que, bajo condiciones de estrés hídrico, hubo una disminución adicional del número de granos por espiga, debido a efectos sobre la fertilidad de las espigas. Esto fue confirmado por el análisis de sendero, puesto que FE estuvo directamente asociado con NG, aunque esta asociación fue más débil en secano que bajo riego (Fig. 2.5). Sin embargo, FE siempre se redujo debido al estrés hídrico en los experimentos de Córdoba pero no en los de Balcarce.

Los resultados de este estudio sugieren que los efectos adicionales causados por el estrés hídrico estuvieron relacionados con características climáticas propias de cada ambiente. El análisis de diferentes variables climáticas permitió seleccionar al DPVX como aquella que explicó mejor los desvíos de NG en secano con respecto a la relación de Abbate *et al.* (1997) y Lázaro y Abbate (2012). El modelo de predicción obtenido (Ec. [22]) involucra una reducción en NG por efecto del estrés hídrico, debido a un menor crecimiento de las espigas. También existe un efecto negativo adicional el cual está controlado por el DPVX. Otras variables climáticas tienen buen ajuste del modelo y el DPVX resume la mayoría de aquellas y puede ser calculado fácilmente. El valor promedio histórico de DPVX para Balcarce alrededor de la fecha de antesis (10-Nov) es 0,85 kPa, mientras en Córdoba es de 1,40 kPa para una fecha de antesis del 10-Oct. Para un valor promedio de PSE_H en Balcarce y Córdoba de 185 g m^{-2} y 136 g m^{-2} para condiciones de riego y secano (Tabla 2.4), utilizando la Ec. [22], las estimaciones indican que la reducción de NG en Córdoba pueden ser del orden del 40% mientras que en Balcarce serían de solo 23%. Es de esperar que bajo similares reducciones en el consumo de agua o crecimiento del cultivo durante el PCE, Córdoba presente una mayor caída en NG debido a condiciones ambientales más restrictivas para trigo que en Balcarce.

Ningún estudio ha ligado aquellos desvíos del NG con factores climáticos como los encontrados en este trabajo. Fischer (1973) encontró que la reducción en el NG inducida por macho esterilidad, sugieren la existencia de un efecto negativo adicional en presencia

de estrés hídrico y por ende la caída en NG no está controlada solamente por la disponibilidad de asimilados. Los mecanismos asociados con esta respuesta se relacionan con cambios en la histología y en la expresión génica (Koonjul *et al.*, 2005).

Efectos del estrés hídrico y el ambiente climático donde se genera el estrés. Integración de resultados.

En este capítulo se estudió el efecto de la deficiencia hídrica sobre el rendimiento en un cultivar (PROINTA Oasis) en ambientes que contrastan en las características climáticas (Tabla 2.2), enfocando el análisis en los componentes ecofisiológicos de NG y PG. La Tabla 2.8 resume el grado de variación promedio causado por el tratamiento de estrés hídrico en los principales componentes del rendimiento, considerando a Balcarce y Córdoba como dos ambientes altamente contrastantes.

Respecto al efecto del estrés hídrico en cada localidad, el rendimiento se redujo mucho más en Córdoba que en Balcarce (43 y 37% respectivamente), y esto se reflejó de manera similar en el NG (36 vs 30%), con menor efecto sobre el PG (12 vs 8%). La deficiencia de agua redujo el PSE en ambas localidades, pero el efecto fue menos marcado en Córdoba respecto de Balcarce (22 y 31% respectivamente). Las caídas en el PSE se debieron a una menor TCC durante el PCE, pese al aumento de la partición a espigas. No se encontraron diferencias en la DPCE por efecto del nivel de agua (promedio general 28 días). La TCC se relacionó positivamente con la IRFA y el nivel de agua no afectó la EUR.

Tabla 2.8. Efecto de la deficiencia de agua en Balcarce (B-; promedio de los tratamientos con baja disponibilidad de agua) y Córdoba (C-; promedio de los tratamientos con baja disponibilidad de agua). Valores positivos o negativos indican aumento o reducción y están expresados en porcentaje respecto al tratamiento con riego.

Rendimiento y componentes	C^{-a}	B^{-a}
Rendimiento (g m ⁻²)	-43	-37
Número de granos por m ²	-36	-30
Número de granos por g ⁻¹ de espigas	-19	+12
Peso seco de las espigas (g m ⁻²)	-22	-31
Duración del período de crecimiento de las espigas (d)	-2	+2
Tasa de crecimiento de las espigas (g m ⁻² d ⁻¹)	-19	-32
Partición a espigas (%)	+10	+2
Tasa de crecimiento del cultivo (g m ⁻² d ⁻¹)	-27	-30
Eficiencia de uso de la radiación (g MJ ⁻¹)	+9	-14
Radiación interceptada (MJ m ⁻² d ⁻¹)	-31	-21
Peso por grano (mg)	-12	-8
Peso potencial del grano (mg)	--	-1

^a: diferencias menores al 15% generalmente no fueron estadísticamente significativas.

La relación entre el NG y el PSE para los datos obtenidos en la condición con riego coincide con aquella tomada como referencia y ajustada por Abbate *et al.* (1997) y Lázaro y Abbate (2012) en ausencia de limitaciones hídricas. Sin embargo los datos obtenidos, principalmente en Córdoba con estrés hídrico, son sobreestimados con aquella relación de referencia. Este comportamiento también fue comprobado con datos de otros experimentos realizados en Paraná en secano (Fig. 2.6). Entonces, las variaciones en NG pudieron ser bien explicadas por cambios en el abastecimiento de asimilados (PSE) cuando el suministro de agua no fue limitante, pero el PSE no es suficiente como única variable predictiva del NG bajo condiciones de estrés hídrico. En Córdoba el FE fue reducido un 19% por efecto de la deficiencia de agua, mientras que en Balcarce este no se modificó o incluso aumentó. El FE siempre se redujo debido al estrés hídrico en los experimentos de Córdoba pero no en los de Balcarce. Estas evidencias sugieren que los efectos que causan esa mayor caída de NG en condiciones baja oferta hídrica están asociados a características particulares de cada ambiente. De esta manera pudo establecerse que el déficit de presión de vapor es la variable climática que mejor explica tales variaciones en NG. El modelo obtenido (Ec. [22]) permite estimar NG en condiciones de estrés hídrico y puede ser de utilidad para modelar cambios en el rendimiento de trigo donde la deficiencia de agua es un factor limitante de la producción. Por ejemplo, con este modelo se puede estimar que ante similares

reducciones en el consumo de agua o en el crecimiento del cultivo durante el PCE, aquellos ambientes con mayor DPVX, como el de Córdoba, presentan mayores reducciones en el NG.

CONCLUSIONES

Bajo condiciones de estrés hídrico, el rendimiento en grano estuvo más asociado con NG que con PG. La relación entre NG y PSE fue afectada por la deficiencia de agua. La magnitud de la caída en NG fue más alta que la esperada, de acuerdo a la asociación establecida por Abbate *et al.* (1997) y Lázaro y Abbate (2012) para condiciones bajo riego (la cual no considera los cambios eventuales de DPVX). Esto sugiere que la reducción en NG en condiciones de sequía, no solo depende de la disponibilidad de asimilados para el crecimiento de las espigas, sino también de las características del ambiente, el cual causa efectos detrimentales adicionales sobre la determinación de NG. En este sentido, la inclusión de una variable climática como el déficit de presión de vapor mejoró la estimación de NG en condiciones de estrés hídrico. Esto puede ser de utilidad para modelar cambios en el rendimiento de trigo en regiones donde el estrés hídrico es un factor limitante de la producción.

En vista de los resultados presentados, una deficiencia hídrica que involucra al PCE, además de afectar el rendimiento a través de un menor crecimiento del cultivo, tiene efectos directos sobre la reducción del número de granos, asociados a una variable climática que caracteriza al ambiente donde se genera el estrés, por lo tanto no se rechaza la ***Hipótesis 1.***

CAPÍTULO III

ESTRATEGIAS DE CULTIVARES DE TRIGO FRENTE AL ESTRÉS HÍDRICO

INTRODUCCIÓN

Los cultivares de trigo pueden poseer distintos mecanismos (o estrategias) para generar su rendimiento. En esta tesis el concepto de estrategia hace referencia a la distinta combinación de componentes ecofisiológicos para alcanzar un determinado nivel de rendimiento.

La introducción de los genes de enanismo durante la Revolución Verde permitió obtener cultivares con mayor partición del peso seco a espigas hasta el inicio del llenado de los granos (Brooking y Kirby, 1981; Fischer y Stockman, 1986; Youssefian *et al.*, 1992). La reducción en la estatura de los nuevos cultivares, incrementó la tolerancia al vuelco y redujo la competencia entre el crecimiento del tallo y las espigas, lo cual resultó en mayor peso seco espigas y por consiguiente mayor NG y más alto índice de cosecha. Austin (1980) estableció hipotéticamente un límite para el índice de cosecha en un valor de 0,62. Sin embargo, algunos trabajos en trigos primaverales (Sayre *et al.* 1997; Reynolds *et al.*, 1999) e invernales (Shearman *et al.*, 2005) no han mostrado ganancia genética sustancial desde el año 1990 y los valores de índice de cosecha de cultivares actuales se ubican entre 0,50 y 0,55. Un futuro incremento en el índice de cosecha puede ser logrado incrementando el NG a través de una mayor partición hacia el crecimiento de las espigas durante el PCE. Esta estrategia debe ser acompañada sin perder la tolerancia al vuelco o aumentando el peso potencial del grano (Foulkes *et al.*, 2011). Por lo tanto, la independencia genética y fisiológica de estos rasgos deberá establecerse a los fines de facilitar su empleo en programas de mejora y optimizar efectos compensatorios.

Respecto al factor de fertilidad de las espigas, se han observado diferencias importantes entre cultivares con genes de enanismo (Abbate *et al.*, 1998; Acreche *et al.*, 2008). Este carácter puede ser evaluado en programas de mejoramiento genético desde generacio-

nes tempranas y posee una baja interacción G×A (Martino *et al.*, 2015). El FE representa la cantidad de granos producidos por unidad de peso seco de espigas, por lo que un mayor FE es indicador de mayor partición de asimilados hacia las flores en desarrollo dentro de la espiga, respecto de los otros componentes estructurales como el raquis, aristas, glumas y glumelas.

También existen diferencias entre cultivares en la contribución del PG al rendimiento (Sayre *et al.*, 1997), y no necesariamente una mejora en el FE posee una asociación negativa con el peso por grano (compensación) que puedan contra balancear la mejora en el NG producto de mayor FE (González *et al.*, 2014; Martino *et al.*, 2015). Esto indica que durante el período de llenado el rendimiento está más limitado por la capacidad de los destinos que por la fuente de asimilados. Cartelle *et al.* (2006) y González *et al.* (2014), trabajando con cultivares modernos de trigo de alta capacidad de fijación de granos, demostraron que la fuente de asimilados durante el período de llenado no es una limitación de importancia en estos cultivares, por lo que existe una importante vía de mejora del rendimiento a través de la selección de genotipos con mayor capacidad de los destinos, esto es mayor NG y/o peso potencial del grano.

Entre cultivares, las diferencias en la tasa de crecimiento y en la duración del período en que crecen las espigas parecen ser menores (Sayre *et al.*, 1997; Abbate *et al.*, 1998; González *et al.*, 2003). No obstante, algunos estudios en donde se compararon cultivares antiguos y modernos, muestran que el mayor rendimiento de estos últimos, estuvo relacionado con mayor TCC durante el PCE. En consecuencia, no sólo el NG fue mayor en estos cultivares, sino que también se incrementó la fuente para el llenado de los granos, a través de un incremento en las reservas de carbohidratos solubles de los tallos que son capaces de ser removilizados para sostener el crecimiento de los granos (Shearman *et al.*, 2005; Xiao *et al.*, 2012). Del mismo modo, se ha demostrado que una mayor duración de esta etapa podría incrementar el rendimiento generando mayor peso seco de espigas (PSE) y por consiguiente mayor número de flores fértiles que sobreviven hasta antesis (Fischer, 1985; Miralles *et al.*, 2000; González *et al.*, 2003).

La mayoría de estos trabajos citados hasta aquí, se han realizado en condiciones sin limitaciones hídricas. Sin embargo, poco se sabe del impacto que las deficiencias de agua tienen sobre las distintas estrategias de diferentes genotipos para generar el rendimiento.

Por otro lado, es importante conocer qué componentes fisiológicos son más estables ante una deficiencia y confieren mejor comportamiento ante distintos niveles de oferta hídrica. Lázaro *et al.* (2016) analizaron la estabilidad de los componentes ecofisiológicos ante deficiencias de P. Los efectos del estrés hídrico sobre la aproximación propuesta por Fischer (1984) fue analizada en el Capítulo II de esta tesis considerando un solo cultivar de trigo. En este Capítulo, se estudiará el efecto del estrés hídrico en cultivares que *a priori* difieren en algunas características que les confieren respuesta variable frente a condiciones de limitada oferta hídrica. Más concretamente, el objetivo fue analizar el comportamiento de los componentes ecofisiológicos del rendimiento en condiciones potenciales y frente a deficiencias hídricas, para lo cual se realizaron dos experimentos donde se evaluó el desempeño de cuatro cultivares de trigo con estrategias contrastantes de generación del rendimiento. Por medio de este análisis se puso a prueba la segunda hipótesis de esta tesis según la cual “*Los componentes ecofisiológicos de un cultivar destacables en condiciones potenciales, también son destacables ante deficiencias de agua*”.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los experimentos fueron conducidos en dos localidades de la región pampeana uno en Balcarce (37° 45' S, 58° 18' O, altitud 130 m; denominado BA00) y otro en Córdoba (31° 30' S, 64° 00' O, altitud 360 m; denominado CA00), durante la campaña 2000/01. El suelo en Córdoba fue Haplustol éntico de textura franco limosa (Soil Survey Staff, 2003) con 23 g kg⁻¹ de materia orgánica en los 20 cm superiores del suelo, mientras que en Balcarce fue Argiudol típico de textura franca con 55 g kg⁻¹ de materia orgánica en los 25 cm superiores del suelo (Soil Survey Staff, 2003).

Los cultivares utilizados estos poseen las siguientes características:

- Buck Charrúa (denominado en el texto como Charrúa): Único cultivar estudiado sin genes de enanismo.
- PROINTA Pigüé (denominado en el texto como Pigüé): Presuntamente tolerante al estrés hídrico ya que en la Red de evaluación de cultivares de trigo (RET) presenta rendimiento destacado en el sudoeste de la región triguera (Subregión V sur).
- Las Rosas INTA (denominado en el texto como Las Rosas): susceptible a estrés hídrico (Magrín, 1990).

- PROINTA Puntal (denominado en el texto como Puntal): cultivar de alta producción de NG, considerado como tolerante al estrés hídrico en la Subregión V norte de la RET (centro-oeste de la región triguera) y presenta rendimiento destacado, al igual que en años secos de cualquier subregión.

Experimentos

Las parcelas fueron de 5,5 a 7,0 m de longitud y de 7 hileras en los tratamientos con riego, y de 7 a 15 m de longitud y 21 a 25 hileras de ancho. Las hileras estuvieron distanciadas a 0,20 m. Los experimentos tuvieron una bordura de al menos siete hileras. Los tratamientos sin limitaciones hídricas (alta disponibilidad) se obtuvieron con riego por goteo, manteniendo el contenido de agua en el perfil de suelo por encima del 50 % de agua útil hasta 2 m de profundidad en Córdoba, o hasta la presencia de tosca en Balcarce. Los tratamientos de secano fueron realizados imponiendo sequía mediante el uso de coberturas móviles para impedir el ingreso de agua de las precipitaciones desde la siembra hasta madurez. Las parcelas se fertilizaron con 25,0 g N m⁻² dividida en dos aplicaciones, y 3,0 a 6,0 g S m⁻² y 1,8 a 2,0 g P m⁻² aplicado al voleo e incorporado antes de la siembra. La densidad de siembra utilizada fue de 250 semillas m⁻².

En la Tabla 3.1 se muestran las fechas de siembra y la de los principales eventos fenológicos del cultivo para cada localidad y nivel de agua (riego o secano).

Tabla 3.1. Fechas de siembra (Siembra), emergencia (Emerg), antesis (Ant), inicio (iPCE) y fin (fPCE) del período de crecimiento de las espigas y madurez fisiológica (MF), para cada localidad (BA00 es la localidad de Balcarce y CA00 la de Córdoba) y nivel de agua (riego y secano).

Localidad	Nivel Agua	Cultivar	Siembra	Emerg	Ant	iPCE	fPCE	MF
BA00	Riego	Charrúa	27-Jul	14-Ago	25-Nov	02-Nov	02-Dic	08-Ene
		Las Rosas			22-Nov	30-Oct	29-Nov	08-Ene
		Pigüé			24-Nov	01-Nov	01-Dic	08-Ene
		Puntal			20-Nov	31-Oct	27-Nov	06-Ene
	Secano	Charrúa	24-Nov	01-Nov	01-Dic	05-Ene		
		Las Rosas	21-Nov	29-Oct	28-Nov	05-Ene		
		Pigüé	23-Nov	31-Oct	30-Nov	05-Ene		
		Puntal	20-Nov	30-Oct	27-Nov	05-Ene		
CA00	Riego	Charrúa	9-May	16-May	05-Oct	13-Set	13-Oct	24-Nov
		Las Rosas			27-Set	08-Set	03-Oct	24-Nov
		Pigüé			02-Oct	08-Set	06-Oct	24-Nov
		Puntal			03-Oct	19-Set	13-Oct	24-Nov
	Secano	Charrúa	02-Oct	10-Set	13-Oct	12-Nov		
		Las Rosas	22-Set	30-Ago	29-Set	07-Nov		
		Pigüé	23-Set	31-Ago	29-Set	07-Nov		
		Puntal	02-Oct	19-Set	10-Oct	14-Nov		

Mediciones

Las mediciones realizadas fueron similares a las que se detallan en los experimentos realizados para probar la hipótesis 1. Brevemente, en todos los experimentos, se determinó la fecha de antesis. El peso seco total del cultivo (PST) y de sus órganos principales (hojas, tallos más vainas, espigas mayores a 0,5 cm y granos, incluso los inmaduros) se midió a partir de muestras de material vegetal aéreo tomadas de una superficie de 0,5 m² previo a antesis, y de 0,8-1,0 m² a partir de ese estado. Las determinaciones se realizaron en los mismos momentos establecidos en el Capítulo 2: (1) inmediatamente antes del inicio del período de crecimiento de las espigas (PCE), (2) aproximadamente a los 10 días después de la medición anterior, (3) a los 7 días después de antesis y (4) luego de la madurez comercial del cultivo. Todas las fracciones vegetales se secaron a 56°C hasta peso constante antes de pesarlas. El rendimiento se expresó con la humedad de comercialización de Argentina de 14% (base peso húmedo).

De acuerdo a Abbate *et al.* (1997), la duración del PCE fue considerado como el intervalo en días cuando las espigas incrementaron desde el 5 al 100% su peso seco logrado 7 días después de anthesis, descontando el peso del grano. El PSC al comienzo y fin del PCE fue estimado por interpolación lineal entre el primer y segundo muestreo en función de la fecha. Tanto el primer muestreo de peso seco como el segundo se realizaron entre 5 días antes o después de la fecha de comienzo del PCE estimado, respectivamente. La TCC y TCE, durante el PCE, se calcularon como la relación entre la diferencia de sus respectivos pesos secos entre el comienzo y final del PCE, y la duración del PCE. La partición a espigas durante el PCE se calculó como el cociente porcentual entre la TCE y la TCC. En madurez se tomaron muestras de granos para la determinación del rendimiento. Se tomó una submuestra de granos para determinar el peso por grano (PG) contando y pesando al menos 500 granos. El NG se calculó como el cociente entre el rendimiento y PG. El factor de fertilidad de las espigas (FE) se calculó como el cociente entre NG y el peso seco de las espigas (sin granos) al final del PCE.

En los experimentos BA00 y CA00, se determinó PPG y el grado de limitación por fuente con la misma metodología del Capítulo II.

El contenido volumétrico de agua del suelo fue medido y el consumo de agua del cultivo fue determinado de manera similar al Capítulo II. La eficiencia de aplicación de riego se asumió del 100%.

Los registros climáticos fueron obtenidos de una estación meteorológica ubicada entre 0,5 y 2,0 km de cada sitio experimental.

Análisis de datos

Cada experimento se analizó con un modelo de ANOVA para un diseño en parcelas divididas, con 3 repeticiones en bloques, donde el factor principal fue el nivel de disponibilidad hídrica (factor Agua) y el factor asociado a las sub parcelas fue el Cultivar. Se realizaron pruebas de comparaciones múltiples de medias con un nivel de significancia del 5%. La estabilidad del rendimiento y sus componentes de cada cultivar fue analizada siguiendo una modificación del método de Eberhart y Russel (1966), basada en la regresión lineal. La variable independiente de la regresión fue un índice ambiental (IA) calculado como el desvío de la media del rendimiento de cada cultivar en cada ambiente (combinación de

localidad por nivel de agua) respecto a la media general del rendimiento (promedio de los cultivares en cada ambiente). A diferencia del método original, en donde la variable dependiente estaba constituida por el rendimiento, en este trabajo se utilizó cada variable analizada. Un cultivar perfectamente estable será aquel que tenga una pendiente igual a la de la media de los cultivares, mientras que pendientes mayores o menores a la promedio denotan mayor grado de inestabilidad. Para comparar pendientes y ordenadas al origen de las relaciones entre variables con el IA, se ajustó un modelo de regresión múltiple con variables Dummy para los efectos del cultivar y la interacción cultivar \times IA (Balzarini, 2008).

Para establecer las contribuciones relativas de los distintos componentes de varianza (efectos del genotipo, el ambiente y la interacción genotipo \times ambiente) se realizó un análisis por medio de un modelo lineal mixto (West *et al.*, 2015) con efectos fijos de genotipo (G) y aleatorios de ambiente (A) e interacción genotipo \times ambiente (G \times A) para el conjunto de datos, luego de haber definido los ambientes como las cuatro combinaciones entre localidades y niveles de agua. Las componentes de varianza fueron estimadas con REML (Patterson y Thompson, 1971) y expresadas como porcentaje de la variabilidad total.

RESULTADOS

Características climáticas y consumo de agua

Las condiciones climáticas de las dos localidades donde se estudió la respuesta estrés hídrico fueron muy diferentes. Los datos de radiación y temperatura durante la estación de crecimiento para Balcarce y Córdoba se presentan en la Tabla 3.2. En general los valores de las variables meteorológicas estuvieron dentro del rango histórico normal en cada localidad. La temperatura media en BA00 durante todos los meses de la estación de crecimiento fue inferior a los que se registraron en CA00. El promedio de temperatura desde agosto a diciembre en BA00 fue de 13,3 °C, mientras que en CA00, desde junio a noviembre, fue de 15,1 °C. La radiación global durante los mismos períodos fue de 17,8 y 15,9 Mj m⁻² en BA00 y CA00 respectivamente (Tabla 3.2).

El consumo de agua total durante el ciclo del cultivo fue un 18% más bajo en BA00 que en CA00 (382 vs 464 mm, promedios a través de nivel de agua y cultivares; Tabla 3.3). En secano el consumo de agua fue significativamente menor (312 mm) que en la condición con riego (533 mm) para todos los cultivares en ambas localidades (Tabla 3.3). En

BA00 el consumo de agua entre el tratamiento en secano y con riego (promedio a través de cultivares), se redujo un 18%, mientras que en CA00 la reducción fue de 57%. La interacción localidad×nivel de agua (L×A) fue significativa. En este sentido, si bien el consumo de agua para el tratamiento con riego fue mayor en CA00 respecto de BA00, en secano el consumo fue mucho menor en CA00 respecto de BA00 (Tabla 3.3).

Tabla 3.2. Promedio mensual de temperatura media del aire (TMED) y radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA incidente) para los experimentos BA00 y CA00. Los valores entre paréntesis indican la media histórica para el período 1961-2000.

	Localidad	Jun	Jul	Ago	Set	Oct	Nov	Dic
TMED (°C)	Balcarce	9,7 (8,5)	6,8 (8,3)	8,2 (9,3)	10,4 (10,6)	13,0 (13,4)	15,7 (16,7)	19,1 (19,5)
	Córdoba	12,0 (12,0)	9,8 (11,0)	13,7 (13,3)	15,1 (15,2)	19,4 (18,5)	20,3 (21,2)	23,4 (23,1)
RFA Incidente (MJ m ⁻² d ⁻¹)	Balcarce	5,7 (5,7)	6,7 (6,3)	9,0 (9,1)	13,0 (12,3)	18,0 (15,7)	21,9 (19,8)	27,1 (21,0)
	Córdoba	9,1 (8,4)	12,8 (9,4)	13,7 (12,0)	19,0 (15,1)	19,7 (18,5)	21,1 (21,3)	26,0 (22,6)

Producción de peso seco y deficiencia de agua

El peso seco total del cultivo (i.e. la biomasa aérea) medido al inicio, al final del PCE y a madurez del cultivo (PST_i, PST_f y PST) fue afectado de manera diferente según la localidad y el nivel de agua (interacción L×A significativa; Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Consumo de agua durante el ciclo (C), peso seco total del cultivo al inicio (PST_i) y al final (PST_f) del PCE y peso seco total a madurez (PST), eficiencia de uso del agua en relación al PST (EUA_{PST}) y al rendimiento (EUA_g), para los cultivares Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal en cada localidad (BA00 y CA00) con riego y secano.

Localidad	Nivel Agua	Cultivar	C (mm)	PST _i ----- (g m ⁻²)	PST _f ----- (g m ⁻²)	PST -----	EUA _{PST} - (kg ha ⁻¹ mm ⁻¹) -	EUA _g -
BA00	Riego	Charrúa	416	578	1420	1814	43,5	12,9
		Las Rosas	402	509	1134	1658	41,6	14,9
		Pigüé	428	505	1450	1747	40,9	15,2
		Puntal	430	505	1322	1915	44,7	18,1
	Secano	Charrúa	309	541	1149	1365	44,4	10,5
		Las Rosas	280	496	851	1109	40,2	13,5
		Pigüé	401	487	1090	1366	34,7	11,5
		Puntal	388	497	993	1270	33,5	12,9
CA00	Riego	Charrúa	640	1313	1813	1999	31,2	5,5
		Las Rosas	628	1070	1603	1843	29,3	7,2
		Pigüé	639	1102	1636	2042	32,0	7,3
		Puntal	684	1153	1932	2048	29,9	7,8
	Secano	Charrúa	270	821	1287	1353	50,7	8,8
		Las Rosas	286	680	1077	1332	46,6	9,7
		Pigüé	296	686	1087	1291	43,7	9,4
		Puntal	269	594	945	1246	46,5	10,2
BA00			382	515	1176	1531	40,4	13,7
CA00			464	927	1423	1644	38,8	8,2
	Riego		533	842	1539	1883	42,5	11,1
	Secano		312	600	1060	1291	36,7	10,8
		Charrúa	409	813	1417	1633	42,5	9,4
		Las Rosas	399	689	1166	1485	39,4	11,3
		Pigüé	441	695	1316	1611	37,8	10,9
		Puntal	443	687	1298	1620	38,7	12,3
dms ₁			21	48	84	79	--	0,9
dms ₂			8	106	204	152	2,6	--
dms ₃			30	68	119	112	3,3	1,3
dms ₄			59	137	238	224	6,5	2,6
L			**	**	**	**	ns	**
A			**	*	**	**	*	ns
C			**	**	**	*	*	**
L×A			**	**	**	*	**	**
L×C			ns	ns	ns	ns	ns	ns
A×C			ns	ns	**	ns	ns	ns
L×A×C			ns	ns	ns	ns	ns	ns

dms₁: Diferencia mínima significativa para comparar localidades,
dms₂: Diferencia mínima significativa para comparar nivel de agua,
dms₃: Diferencia mínima significativa para comparar cultivares,
dms₄: Diferencia mínima significativa para comparar cultivares en cualquier nivel de agua.
Las dms sólo se presentan cuando la diferencia entre medias fue significativa (P ≤ 0,05) en la prueba de F; ns: diferencia no significativa (P > 0,05), L: Localidad; A: Nivel de agua; C: Cultivar; L×A, Interacción localidad × nivel de Agua; L×C: interacción localidad × cultivar; A×C: interacción nivel de agua × cultivar; L×A×C: Interacción triple.

En BA00 el PST_i no se redujo por la deficiencia, mientras que en CA00 la reducción fue de un 40% (Tabla 3.3). Por su parte el PST_f y el PST fueron reducidos por efecto de la deficiencia hídrica en menor proporción en BA00 respecto de CA00 (23, 37 y 28 y 34% para PST_f y PST respectivamente; Tabla 3.3). Respecto al peso seco inicial (PST_i), en BA00 el cultivo más que duplicó el peso seco al final del PCE, mientras que en CA00 este solo se incrementó alrededor del 50%, tanto en la condición con riego y secano en ambas localidades (Fig. 3.1).

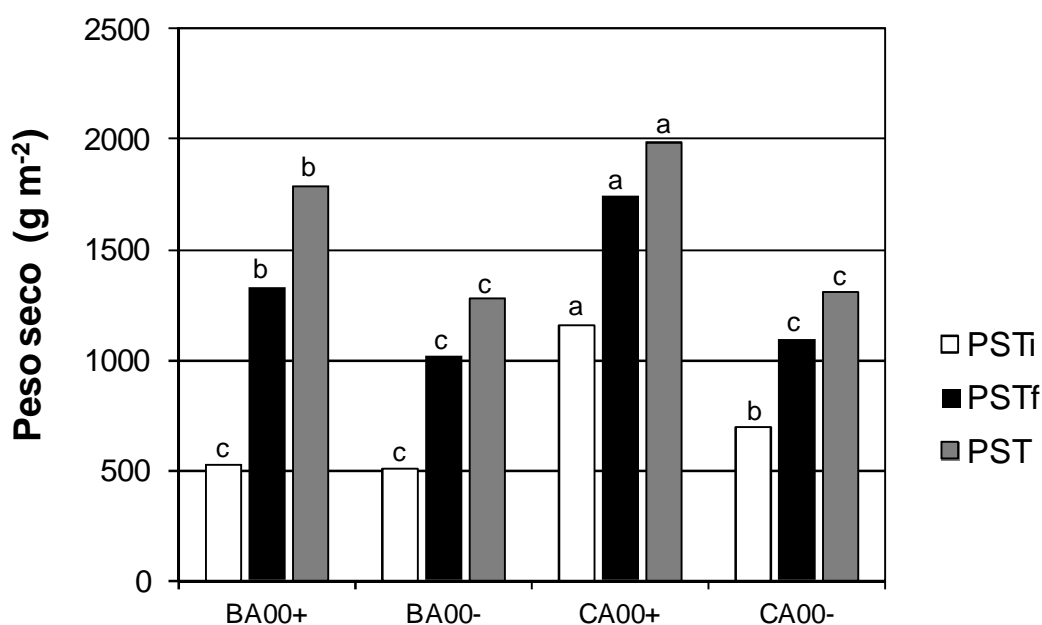


Fig. 3.1. Peso seco total producido al inicio (PST_i) y al final (PST_f) del PCE, y a madurez del cultivo (PST) para las condiciones de Balcarce y Córdoba con riego (BA00+ y CA00+) y en secano (BA00- y CA00-). Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre ambientes para cada momento de muestreo ($P < 0,05$).

El peso seco total acumulado (diferencia entre PST_i y PST_f) se asoció significativamente con la TCC durante el PCE ($P < 0,05$; $gl = 14$; $R^2 = 0,89$), y no hubo asociación con la DPCE ($P > 0,05$, $gl = 14$; $R^2 = 0,52$).

La eficiencia de uso del agua para peso seco total a madurez y para rendimiento (EUA_{PST} y EUA_g) fueron diferentes entre localidades y niveles de agua (interacción $L \times A$ estadísticamente significativa, Tabla 3.3); mientras en BA00 en secano la EUA_{PST} y la EUA_g fueron menores que en la condición con riego (10% y 21% menor respectivamente), en CA00 ocurrió lo contrario (53% y 37% mayor respectivamente) (Tabla 3.3).

En relación al efecto del cultivar, se encontraron diferencias significativas para PST_i , PST_f y PST (Fig. 3.2), y solo hubo una interacción significativa $A \times C$ para PST_f (Tabla 3.3). Respecto a esta última, la deficiencia de agua redujo el PST_f en todos los cultivares, pero mientras la reducción fue en promedio de 28% para Charrúa, Las Rosas y Pigüé, para Puntal fue de 40% (Tabla 3.3). El cultivar Charrúa presentó mayor peso seco que el resto de los cultivares al inicio del PCE (18% más que el promedio del resto de los cultivares) (Fig. 3.2).

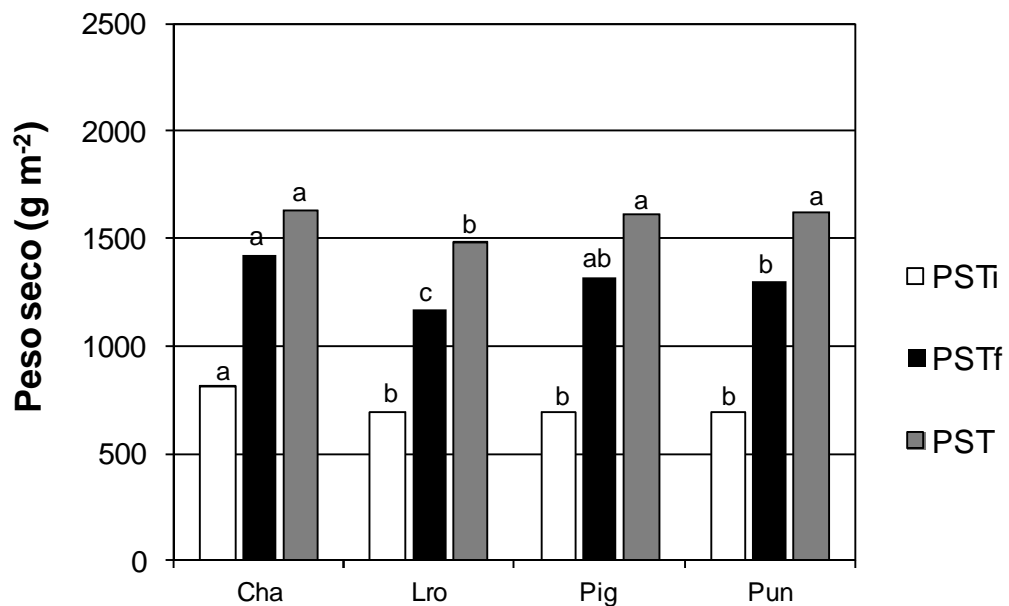


Fig. 3.2. Peso seco total producido al inicio (PST_i) y al final (PST_f) del PCE, y a madurez del cultivo (PST) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun), promedio a través de localidades y nivel de agua. Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre cultivares para cada momento de muestreo ($P < 0,05$).

Rendimiento y deficiencia de agua

Las diferencias entre localidades determinaron que el rendimiento con riego y seco, promedio a través de cultivares, fuera de 741 y 474 g m⁻² en BA00 y 524 y 310 g m⁻² en CA00 respectivamente (Tabla 3.4). Las reducciones del rendimiento por efecto de la deficiencia de agua fueron de 36 y 41% en BA00 y CA00 respectivamente (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Rendimiento en grano seco (RG), número de granos por unidad de superficie (NG) y peso individual del grano (PG) para cada tratamiento evaluado.

Localidad	Nivel Agua	Cultivar	RG (g m ⁻²)	NG (# m ⁻²)	PG (mg)
BA00	Riego	Charrúa	621	15991	38,7
		Las Rosas	690	16446	42,1
		Pigüé	758	19544	38,8
		Puntal	897	25277	35,5
	Secano	Charrúa	373	9567	39,1
		Las Rosas	430	11885	36,3
		Pigüé	521	15052	34,5
		Puntal	570	21659	26,3
CA00	Riego	Charrúa	412	12077	29,3
		Las Rosas	525	14474	31,2
		Pigüé	540	13268	35,0
		Puntal	618	20990	25,4
	Secano	Charrúa	273	7604	30,9
		Las Rosas	323	9887	28,1
		Pigüé	322	8348	33,2
		Puntal	321	11255	24,5
dms ₁			40	1217	1,4
L			*	*	*
A			*	*	*
C			*	*	*
L×A			ns	ns	*
L×C			*	*	*
A×C			*	ns	*
L×A×C			ns	ns	ns

*dms₁: Diferencia mínima significativa para comparar cultivares,
: diferencia significativa (P<0,05), ns: diferencia no significativa (P>0,05). L: Localidad; A: Nivel de agua; C: Cultivar; L×A, Interacción localidad × nivel de Agua; L×C: interacción localidad × cultivar; A×C: interacción nivel de agua × cultivar; L×A×C: Interacción triple.

En la condición con riego, existieron diferencias significativas de rendimiento entre cultivares, siendo Puntal el de mayor rendimiento (promedio 757 g m^{-2}) en ambas localidades (entre 12% y 43% mayor que el resto de los cultivares). En secano, Puntal fue el de mayor rendimiento en BA00 (entre 9% y 53% mayor que el resto de los cultivares), pero en CA00 las diferencias entre Puntal y el resto de los cultivares se redujeron sin superar el 18% (Tabla 3.4). Por otro lado, el cultivar de menor rendimiento, tanto con riego (517 g m^{-2}) y en secano (420 g m^{-2}), fue Charrúa en ambas localidades. Si bien la interacción nivel de agua por cultivar (A×C) fue significativa (Tabla 3.4), la contribución relativa de esta fue baja (1,5%), siendo el efecto del nivel de agua el que estableció las mayores diferencias en rendimiento (Tabla 3.5). En la Fig. 3.3 se muestra el efecto de la deficiencia de agua sobre el rendimiento de cada cultivar (promedio a través de localidad).

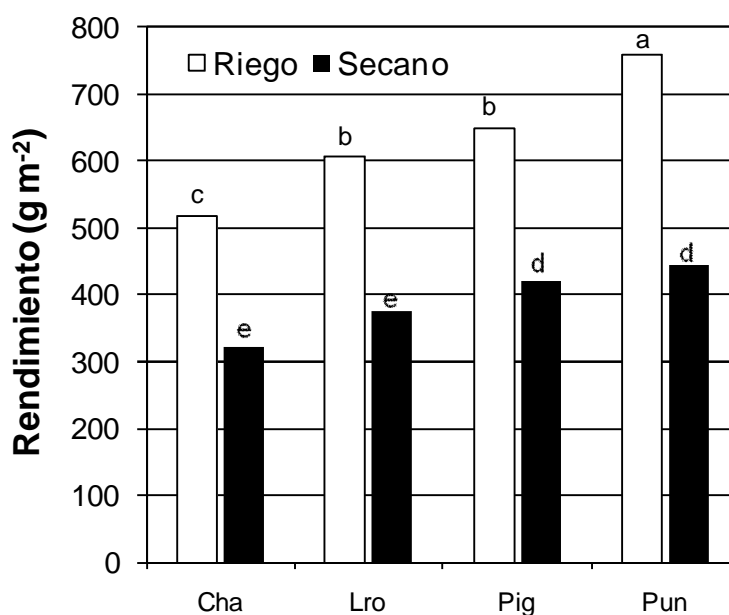


Fig. 3.3. Rendimiento de los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) en riego (barras blancas) y en secano (barras negras). Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

Para el conjunto de los datos, el rendimiento se asoció significativamente con NG ($R^2 = 0,83$; $gl=14$; $P < 0,05$). La deficiencia de agua redujo NG en ambas localidades. En

BA00 la caída de NG por efecto del estrés hídrico fue de un 25% mientras que en CA00 esta fue de 39%. El cultivar de mayor NG en la condición con riego, tanto en BA00 como en CA00, fue Puntal y el de menor fue Charrúa. En secano, este orden se mantuvo de la misma manera que en la condición con riego en ambas localidades (Tabla 3.4). Los cultivares Las Rosas y Pigüé, de NG intermedio entre Charrúa y Puntal, mostraron un comportamiento diferente en ambas localidades. Mientras en BA00, Las Rosas tuvo mayor NG que Pigüé tanto en riego como en secano, en CA00 Pigüé fue mayor que Las Rosas en ambas condiciones. Si bien la interacción localidad \times cultivar (L \times C) fue significativa, ésta solo representó el 4,9% de la variabilidad total (Tabla 3.5). En la Fig. 3.4 se muestra el efecto de la deficiencia de agua sobre el NG de cada cultivar (promedio a través de localidad).

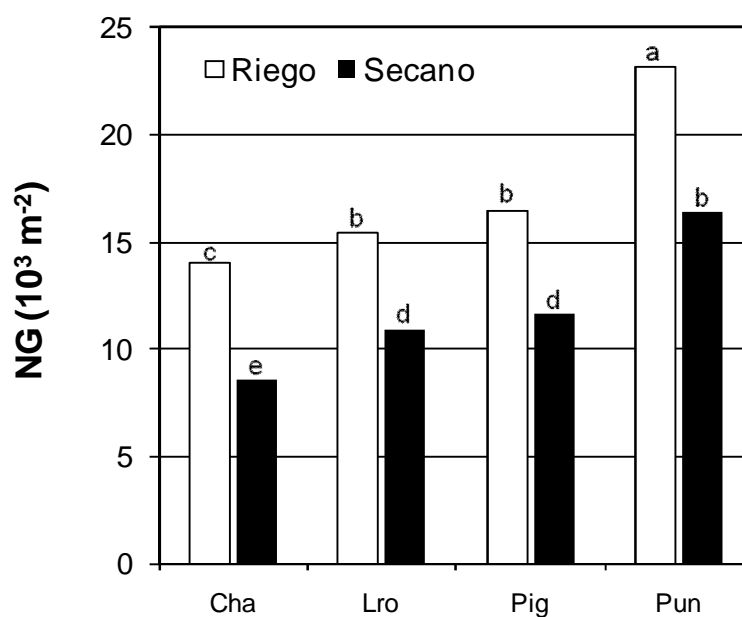


Fig. 3.4. Número de granos (NG) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad. Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P < 0,05$).

En general, el rendimiento no se asoció con PG ($R^2=0,16$; $gl=14$; $P>0,05$). El PG varió diferencialmente según la combinación particular entre localidad, nivel de agua y cultivar, esto generó interacciones $L\times A$, $L\times C$ y $A\times C$ significativas. De los componentes principales de varianza el de mayor significancia sobre la variabilidad total de PG, fue el efecto de la localidad y el cultivar, y si bien las interacciones $L\times A$, $L\times C$ y $A\times C$ fueron significativas, estas explicaron un bajo porcentaje de la variabilidad total (Tabla 3.5). El nivel de agua no afectó el PG en el cultivar Charrúa, pero sí lo hizo en el resto de los cultivos; el rango de caída para los cuatro cultivares fue entre 17% y -3% (Fig 3.5). Puntal fue el cultivar de menor PG en todas las situaciones (Tabla 3.4). Las variaciones de PG serán analizadas más adelante en función de la relación fuente/destino.

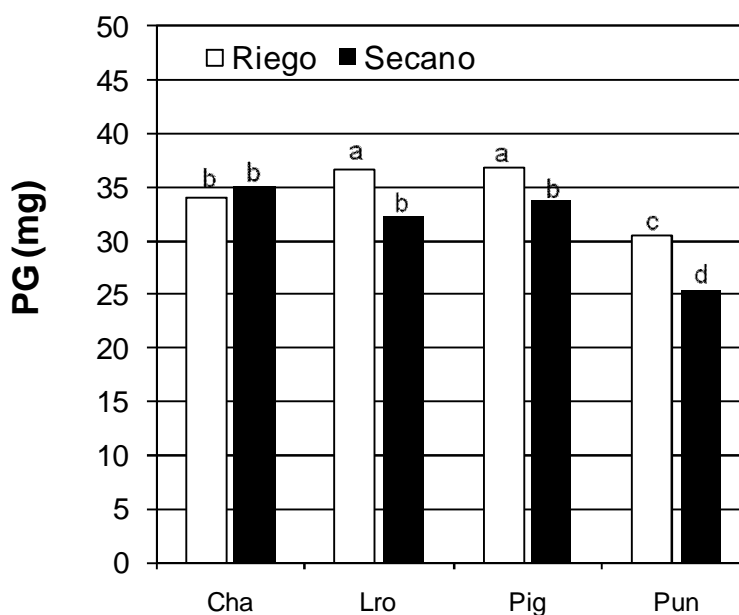


Fig. 3.5. Peso por grano (PG) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad. Letras distintas muestran diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos ($P<0,05$).

Tabla 3.5. Componentes de varianza como porcentaje respecto de la variabilidad total. Efecto de la localidad (L), nivel de agua (A) y las interacciones localidad \times nivel de agua (L \times A), localidad \times cultivar (L \times C), nivel de agua \times cultivar (A \times C), localidad \times nivel de agua \times cultivar (L \times A \times C) de: rendimiento en grano (RG), número de granos (NG) y peso seco por grano en madurez (PG).

Componente de Varianza	RG	NG (%)	PG
L	28,8	20,8	39,1
A	46,1	27,0	7,2
C	13,8	37,9	30,9
L \times A	ns	ns	2,9
L \times C	2,0	4,9	6,4
A \times C	1,5	ns	4,7
L \times A \times C	ns	2,1	ns

Estabilidad del rendimiento y de sus componentes numéricos (NG y PG)

En la Fig. 3.6 se analiza la estabilidad del rendimiento, NG y PG para los cuatro cultivares evaluados a través de los distintos ambientes, generados a partir de diferencias debidas a la localidad y nivel hídrico. La estabilidad del rendimiento de Puntal fue menor que la de los otros cultivares, presentando mayor rendimiento en mejores ambientes (Fig. 3.6a). La pendiente de aquella asociación fue significativamente mayor ($P < 0,05$) para Puntal respecto del resto de los cultivares (Tabla 3.6). El intercepto fue significativamente más alto para Puntal, lo que demuestra el mayor rendimiento de este cultivar en todos los ambientes (Tabla 3.6).

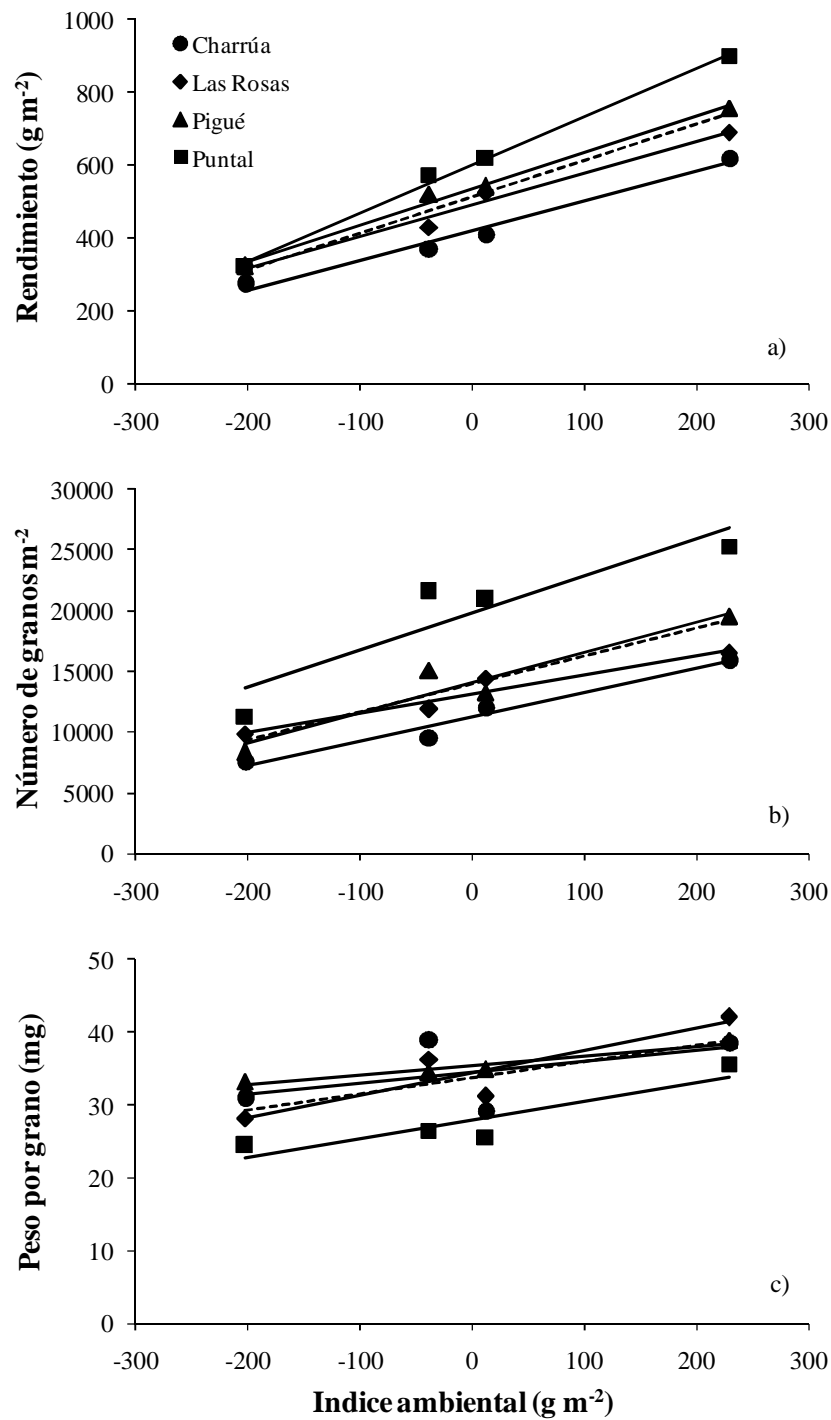


Fig. 3.6. Relación entre el rendimiento (a), número de granos (b) y del peso por grano (b) en función del índice ambiental, calculado como el desvío del rendimiento de cada ambiente (combinación de localidad por nivel de agua) respecto de la media general, para los cultivares Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal. Los parámetros de las rectas se presentan en la Tabla 3.6.

Por su parte, la estabilidad del NG siguió la misma tendencia que el rendimiento. Puntal presentó una pendiente mayor que el resto de los cultivares (más inestable; $P < 0,05$), indicando que en ambientes favorables produjo un alto NG, además la ordenada fue significativamente más alta (Tabla 3.6 y Fig. 3.6b).

No se encontraron diferencias significativas en el valor de la pendiente ($P > 0,05$) de la relación entre PG y el IA, pero si la hubo en el valor de la ordenada (Tabla 3.6), siendo menor que el resto de los cultivares para Puntal. Esto muestra que Puntal produjo menor PG en todos los ambientes (Tabla 3.4; Fig. 3.6).

Tabla 3.6. Pendiente, ordenada al origen y R^2 de la regresión entre el rendimiento (RG), el número de granos por unidad de superficie (NG) y el peso por grano (PG), respecto al índice ambiental, calculado como el desvío de la media del rendimiento de cada cultivar en cada ambiente y la media general. En sentido horizontal letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas entre cultivares ($P < 0,05$).

Componente	Parámetro	Cultivar				
		Charrúa	Las Rosas	Pigué	Puntal	Promedio
RG	Pendiente	0,81 b	0,87 b	1,00 b	1,32 a	1,0 b
	Ordenada	420 d	492 c	535 b	602 a	512 b
	R^2	0,98 *	0,98 *	0,99 *	1,00 *	1,00 *
NG	Pendiente	20,0 b	15,6 b	24,9 b	30,8 a	22,8 b
	Ordenada	11310 b	13173 b	14053 b	19795 a	14583 b
	R^2	0,96 *	0,93 *	0,92 *	0,84 *	0,97 *
PG	Pendiente	0,02 a	0,03 a	0,01 a	0,03 a	0,02 a
	Ordenada	34,5 a	34,4 a	35,4 a	27,9 b	33,1 a
	R^2	0,28	0,80	0,95 *	0,81	0,76

Componentes ecofisiológicos del número de granos y deficiencia hídrica

Los componentes ecofisiológicos de NG fueron afectados de manera diferencial tanto por la localidad, el nivel de agua y el efecto del cultivar y en algunos casos se presentaron interacciones que serán destacadas como de interés. En esta sección se hace un análisis de los principales efectos de las fuentes de variación sobre los componentes, pero se destaca con mayor énfasis el efecto del nivel de agua. En la Tabla 3.7 se muestran los valores de cada componente ecofisiológico del NG.

Tabla 3.7. Peso seco de las espigas al final del PCE (PSE), factor de fertilidad (FE), duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE), tasa de crecimiento de las espigas (TCE), tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y partición a espigas (PESP) durante PCE para cada localidad (BA00 y CA00) en cada nivel de agua (riego y secano para los cultivos Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal.

Localidad	Nivel Agua	Cultivar	PSE (g m ⁻²)	FE (# g ⁻¹)	DPCE (días)	TCE (g m ⁻² d ⁻¹)	TCC (g m ⁻² d ⁻¹)	PESP (%)
BA00	Riego	Charrúa	219	74	30	6,9	28,3	24,7
		Las Rosas	175	94	30	5,6	21,1	26,5
		Pigüé	205	95	31	6,4	30,9	21,0
		Puntal	238	108	28	8,2	29,5	27,7
	Secano	Charrúa	163	59	29	5,3	20,6	25,6
		Las Rosas	138	87	30	4,4	11,8	36,8
		Pigüé	168	90	30	5,3	20,0	27,6
		Puntal	211	103	28	7,2	17,9	40,7
CA00	Riego	Charrúa	188	66	30	6,0	16,8	38,8
		Las Rosas	177	82	28	6,1	19,3	31,5
		Pigüé	172	77	27	6,0	19,3	32,5
		Puntal	224	95	23	9,1	33,5	28,0
	Secano	Charrúa	140	55	33	4,1	14,2	29,8
		Las Rosas	108	93	30	3,5	13,4	26,2
		Pigüé	92	93	29	3,1	13,8	23,0
		Puntal	154	73	21	7,1	17,0	43,5
dms ₁		16	11	1	0,6	3,5	5,2	
L		**	*	**	*	**	ns	
A		**	ns	ns	**	*	ns	
C		**	**	**	**	**	*	
L×A		*	ns	ns	**	ns	*	
L×C		ns	ns	**	*	**	ns	
A×C		ns	ns	ns	ns	ns	**	
L×A×C		ns	ns	ns	ns	ns	ns	

dms₁: Diferencia mínima significativa para comparar cultivares.

*: diferencia significativa ($P < 0,05$), ns: diferencia no significativa ($P > 0,05$).

L: Localidad; A: Nivel de agua; C: Cultivar; L×A, Interacción localidad × nivel de Agua;

L×C: interacción localidad × cultivar; A×C: interacción nivel de agua × cultivar;

L×A×C: Interacción triple.

Peso seco de las espigas

La deficiencia hídrica redujo significativamente el PSE en ambas localidades, en BA00 la deficiencia redujo el PSE (promedio a través de cultivares) un 19%, mientras que en CA00 la reducción fue del 35% (Tabla 3.7). El PSE también difirió significativamente

entre localidades. En BA00 se obtuvo el mayor PSE, y si bien la interacción L×A resultó significativa, esta representó menos del 3% de la variabilidad total (Tabla 3.8). Además se observaron diferencias significativas entre cultivares y las interacciones L×C y A×C no fueron significativas. Entre los cultivares, Puntal fue el de mayor PSE (19% mayor al promedio general) y los de menor PSE fueron Las Rosas y Pigüé (14 y 8% menor al promedio respectivamente). El efecto nivel hídrico fue el componente de varianza que explicó la mayor proporción de la variabilidad total del PSE (38,7%), seguido por el efecto del cultivar (26,1%) y la localidad (14,8%) (Tabla 3.8). En la Fig. 3.7 se muestra el PSE de cada cultivar en la condición con riego y seco. Para el conjunto de los datos, el PSE se asoció significativamente con el NG ($R^2=0,74$; $gl=14$; $P<0,001$).

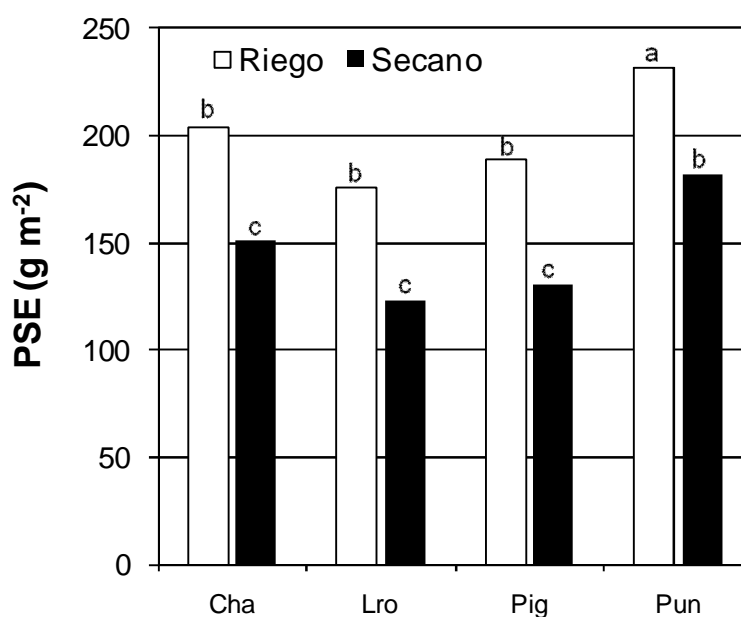


Fig. 3.7. Peso seco de las espigas (PSE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y seco (barras negras) promedio a través de localidad.

Factor de fertilidad de las espigas

El nivel hídrico no afectó el FE (Tabla 3.7; Fig. 3.8) y existieron diferencia significativas entre cultivares, siendo Charrúa el cultivar de menor valor (63,4 granos g⁻¹; i.e. 24%

por debajo del promedio general) y Las Rosas, Pigüé y Puntal los de mayor FE, sin diferencias significativas entre estos cultivares ($90,7 \text{ granos g}^{-1}$). El FE fue afectado significativamente por efecto de la localidad, siendo BA00 en donde se obtuvo el mayor valor. Las interacciones $L \times A$, $L \times C$ y $A \times C$ no fueron significativas (Tabla 3.7). El componente de varianza que explicó la mayor parte de la variabilidad fue el efecto del cultivar (Tabla 3.8).

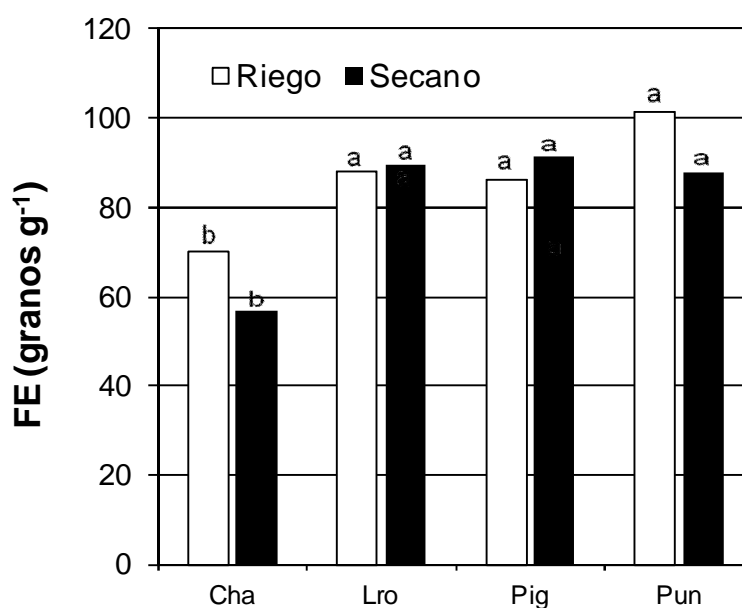


Fig. 3.8. Factor de fertilidad (FE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.

Duración del período de crecimiento de las espigas

La DPCE fue de 28 días (promedio general) aunque hubo diferencias significativas entre localidades y cultivares, y no hubo efecto de la condición hídrica (Tabla 3.7; Fig. 3.9). La interacción $L \times C$ fue significativa (Tabla 3.7), Puntal presentó la menor duración en CA00 (22 d) respecto de BA00 (28 d), pero a pesar de que este cultivar fue el de menor duración en BA00, las diferencias entre cultivares fueron de baja magnitud en esa localidad (28 a 30 d). No obstante el efecto del genotipo fue el que explicó en mayor proporción las

diferencias encontradas (Tabla 3.8). El PSE no se asoció con la DPCE ($R^2 = 0,04$; $gl = 14$; $P = 0,45$).

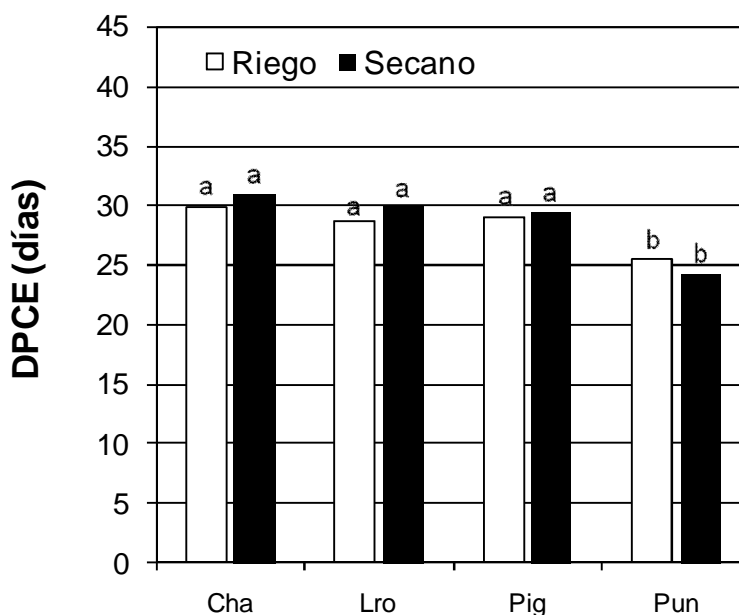


Fig. 3.9. Duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.

Tasa de crecimiento de las espigas

Para esta variable, la interacción $L \times A$ fue significativa, pero explicó solo un 3% de la variabilidad total, siendo el efecto del cultivar el que explicó el mayor porcentaje de las diferencias en la TCE, seguido por el efecto del nivel de agua (Tabla 3.8). En BA00 la deficiencia de agua redujo TCE un 18%, mientras que en CA00 esta fue de 35%. El cultivar Puntal fue el que presentó la mayor TCE ($7,7 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en ambas localidades y condiciones hídricas (Tabla 3.7; Fig. 3.10), representando un incremento entre 26% y 55% respecto del resto de los cultivares. Combinando los datos de localidad, nivel hídrico y cultivares, el PSE se asoció linealmente con la TCE ($R^2 = 0,82$; $gl = 14$; $P = 0,0001$).

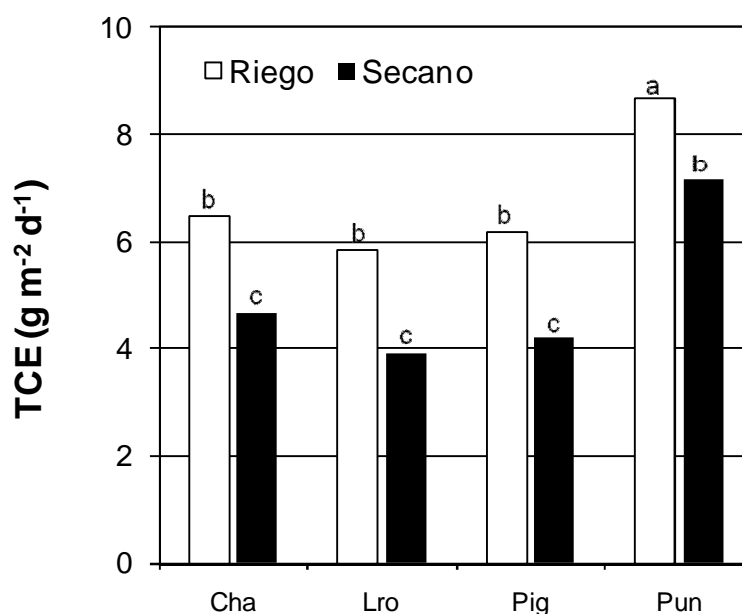


Fig. 3.10. Tasa de crecimiento de las espigas (TCE) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y seco (barras negras) promedio a través de localidad.

Tasa de crecimiento del cultivo

La TCC se redujo en seco un 35% en promedio a través de localidades y cultivares y la única interacción significativa fue L×C (Tabla 3.6). En ambas localidades Puntal fue uno de los cultivares de mayor TCC, no obstante en BA00 este no se diferenció de Charrúa y Pigüé (Tabla 3.7). En la Fig. 2.11 se presenta el efecto de la deficiencia hídrica sobre TCC para cada cultivar, donde se destaca Puntal como el cultivar de mayor TCC con riego, pero sin diferencias del resto de los cultivares en seco. La asociación entre TCE y TCC fue significativa ($R^2 = 0,60$; $gl = 14$; $P = 0,0004$).

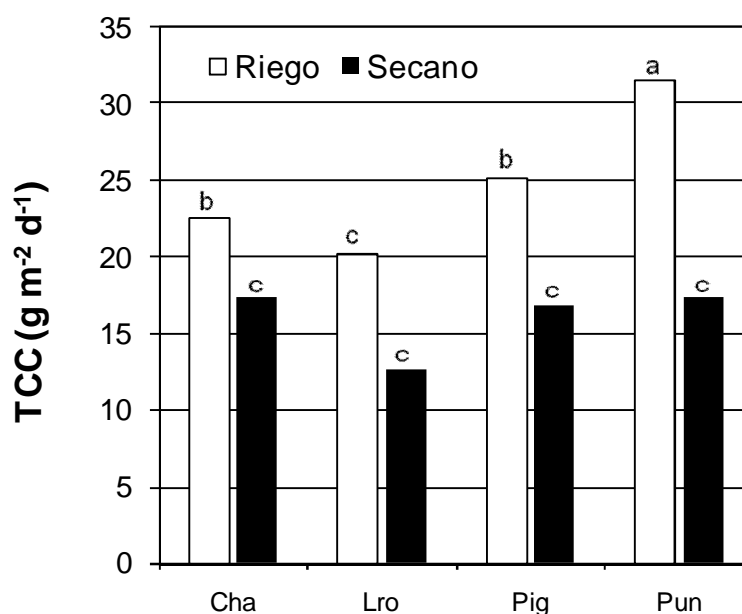


Fig. 3.11. Tasa de crecimiento del cultivo (TCC) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y seco (barras negras) promedio a través de localidad.

Partición a espigas durante el PCE

La partición a espigas fue del 30% (promedio general). El nivel hídrico no afectó a PESP, sin embargo se encontró que las interacciones $L \times A$ y $A \times C$ fueron significativas. En el caso de BA00 en la condición de seco la PESP se incrementó significativamente un 31%, en cambio en CA00 no se encontraron diferencias entre riego y seco (Tabla 3.7). En el caso de la interacción $A \times C$, el cultivar Puntal fue el que produjo la mayor partición en seco, 42% en promedio a través de BA00 y CA00. El resto de los cultivares no difirieron en PESP, la cual fue, en promedio a través de la condición hídrica y localidad, de 29% (Tabla 3.7). En la Fig. 3.12 se observa el efecto de la condición hídrica sobre PESP para cada cultivar.

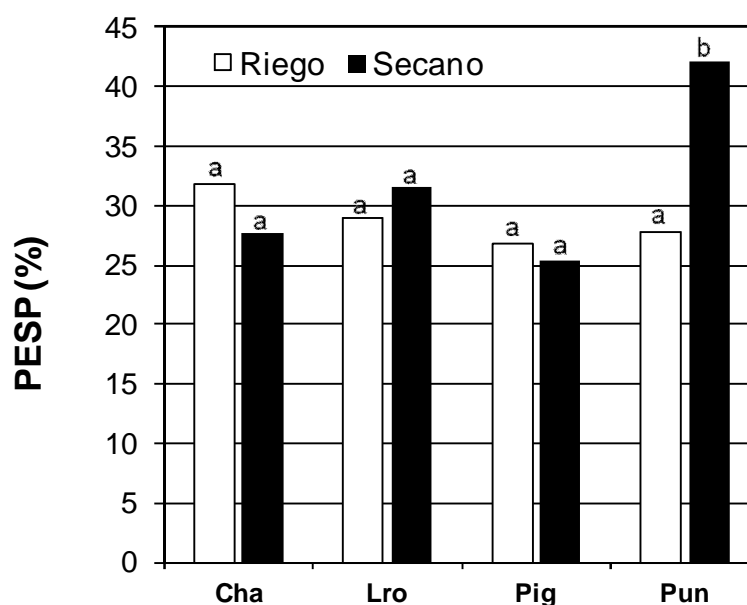


Fig. 3.12. Partición hacia el crecimiento de las espigas (PESP) para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigüé (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.

Tabla 3.8. Componentes de varianza como porcentaje respecto de la variabilidad total. Efecto de la localidad (L), nivel de agua (A) y las interacciones localidad \times nivel de agua (L \times A), localidad \times cultivar (L \times C), nivel de agua \times cultivar (A \times C), localidad \times nivel de agua \times cultivar (L \times A \times C) de: peso seco de las espigas (PSE), factor de fertilidad de las espigas (FE), duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE), tasa de crecimiento de las espigas y del cultivo durante el PCE (TCE y TCC) y partición a espigas (PESP).

Variable	PSE	FE	DPCE	TCE	TCC	PESP
L	14,8	7,3	9,4	2,6	8,0	ns
A	38,7	ns	ns	28,3	36,2	ns
C	26,1	45,2	46,7	49,4	15,7	15,4
L \times A	2,6	ns	ns	3,0	ns	9,1
L \times C	ns	ns	17,4	4,2	11,3	ns
A \times C	ns	ns	ns	ns	ns	18,5
L \times A \times C	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Estabilidad de los componentes del rendimiento e interacción genotipo por ambiente

Una manera de analizar la estabilidad del rendimiento y sus componentes es a través de la comparación de los componentes de varianza en términos de los efectos del ambiente (A, combinación de localidad y nivel de agua), el genotipo (G) y el de la interacción G×A. La Fig. 3.13 muestra la contribución relativa de estos a la varianza total.

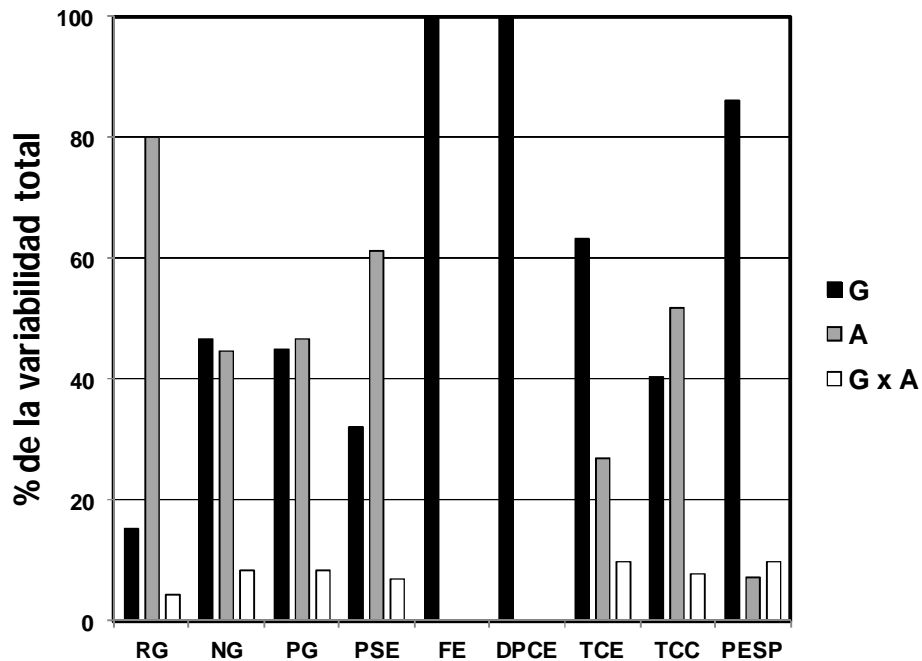


Fig. 3.13. Contribución relativa de los efectos del ambiente (A), el genotipo (G) y de la interacción genotipo por ambiente (G × A) para el rendimiento y sus componentes.

Tanto para rendimiento como para todos los componentes el efecto de la interacción G × A siempre fue de menor magnitud respecto de los efectos del genotipo y del ambiente. El ambiente tuvo más efecto en la respuesta del RG, el PSE, y la TCC, mientras que la FE, la DPCE, la TCE y la PESP fueron más afectados por el genotipo. El NG y el PG fueron afectados casi en la misma proporción por el genotipo y el ambiente (Fig. 3.13).

Si bien en la Fig. 3.13 se muestra cual es el factor más importante para explicar la variación de cada componente del rendimiento, este no permite saber cual es la contribu-

ción de cada cultivar a dicha variación. En la Tabla 3.9 se presenta la pendiente y la ordenada de las relaciones para cada componente ecofisiológico del NG y el IA para cada cultivar evaluado. No se encontraron diferencias significativas en el valor de la pendiente, y en general las diferencias entre cultivares fueron más importantes a nivel de la ordenada, denotando que las diferencias de estabilidad entre cultivares fueron reducidas.

Tabla 3.9. Pendiente, ordenada al origen y coeficiente de determinación (R^2) para la relación entre cada componente ecofisiológico y el índice ambiental para los cultivares Charrúa, Las Rosas, Pigüé y Puntal.

Componente	Parámetro	Cultivar				
		Charrúa	Las Rosas	Pigüé	Puntal	Promedio
PSE	Pendiente	0,19 a	0,16 a	0,25 a	0,19 a	0,20 a
	Ordenada	177 b	149 b	159 b	207 a	173 b
	R^2	0,96 *	0,73	0,88	0,83	0,90 *
FE	Pendiente	0,05 a	0,00 a	0,00 a	0,08 a	0,03 a
	Ordenada	63 b	89 a	89 a	94 a	84 a
	R^2	0,95 *	0,03	0,01	0,75	0,80
DPCE	Pendiente	0,01 a	0,00 a	0,00 a	0,01 a	0,00 a
	Ordenada	30 a	29 a	29 a	25 b	29 a
	R^2	0,48	0,01	0,18	0,53	0,19
TCE	Pendiente	0,01 a	0,01 a	0,01 a	0,00 a	0,01 a
	Ordenada	5,6 b	4,9 b	5,2 b	7,9 a	5,9 b
	R^2	0,96 *	0,58	0,81	0,29	0,75
TCC	Pendiente	0,03 a	0,02 a	0,04 a	0,03 a	0,03 a
	Ordenada	20 ab	16 bc	21 ab	25 a	21 ab
	R^2	0,84	0,62	0,96 *	0,47	0,95 *
PESP	Pendiente	-0,01 a	0,00 a	-0,01 a	-0,04 a	-0,01 a
	Ordenada	30 a	30 a	26 a	35 a	30 a
	R^2	0,07	0,01	0,04	0,69	0,48

Las diferencias en la ordenada de cada relación hacen referencia a diferencias entre cultivares. En este sentido, Puntal presentó la mayor ordenada para las variables PSE, FE, TCE y TCC, pero fue el cultivar de menor ordenada para DPCE y no se detectaron diferencias para este parámetro en la partición entre cultivares, aunque Puntal fue el cultivar de mayor valor (Tabla 3.9).

En la Tabla 3.9 puede observarse que DPCE y PESP no presentaron ninguna asociación significativa con IA para ningún cultivar. Esto indica que la variación de estos componentes fue independiente de la variación de rendimiento, además la PESP fue la única variable que tuvo asociación negativa con el IA, denotando compensación de la partición al caer el rendimiento.

Peso potencial del grano y grado de limitación por fuente

La deficiencia de agua no modificó el PPG (Tabla 3.10), pero la interacción L×A fue significativa y explicó el 5,8% de la variabilidad total (Tabla 3.11). Esto sugiere diferentes efectos del ambiente sobre la determinación del peso potencial. Al respecto, en Balcarce no hubo diferencias en el PPG entre la condición con riego y secano (promedio general 37,7 mg), y en Córdoba el PPG fue significativamente mayor con riego (36,5 mg y 33,0 mg para la condición con riego y secano respectivamente), pero menor que aquel logrado en BA00 (Tabla 3.10).

Se detectaron diferencias significativas entre cultivares, siendo Puntal el de menor PPG, mientras que no se detectaron diferencias significativas entre Charrúa, Las Rosas y Pigüé, siendo estos cultivares los de mayor PPG (Tabla 3.10). Estas diferencias pueden considerarse propias de los cultivares utilizados, siendo Puntal el cultivar de menor peso individual del grano en todos los ambientes (Tabla 3.4), en correspondencia con su menor peso potencial.

Tabla 3.10. Peso potencial del grano (PPG) y grado de limitación por fuente (LF) para cada localidad (BA00 y CA00), nivel de agua (Riego y Secano) para los cultivares Buck Charrúa, Las Rosas INTA, PROINTA Pigüé y PROINTA Puntal.

Localidad	Nivel Agua	Cultivar	PPG (mg)	LF (%)
BA00	Riego	Charrúa	41,3	6,0
		Las Rosas	42,6	1,3
		Pigüé	39,4	1,4
		Puntal	39,3	9,8
	Secano	Charrúa	43,5	9,8
		Las Rosas	42,8	15,1
		Pigüé	39,7	12,9
		Puntal	37,5	29,8
CA00	Riego	Charrúa	36,4	19,2
		Las Rosas	36,6	14,8
		Pigüé	38,9	10,1
		Puntal	34,2	25,6
	Secano	Charrúa	31,9	2,9
		Las Rosas	33,3	15,3
		Pigüé	35,9	7,2
		Puntal	30,8	20,3
dmsl			1,1	4,4
L			**	*
A			ns	ns
C			**	**
L×A			**	**
L×C			**	ns
A×C			ns	*
L×A×C			ns	ns

*dms₁: Diferencia mínima significativa para comparar cultivares,
: diferencia significativa (P<0,05). ns: diferencia no significativa (P>0,05).

L: Localidad; A: Nivel de agua; C: Cultivar; L×A, Interacción localidad × nivel de Agua; L×C: interacción localidad × cultivar; A×C: interacción nivel de agua × cultivar; L×A×C: Interacción triple.

Respecto a la limitación por fuente, esta no fue afectada por el nivel hídrico, sin embargo la interacción L×A fue significativa (Tabla 3.10). En la condición con riego la limitación por fuente fue mayor en CA00 respecto a BA00 (17,4 y 4,6% respectivamente, Tabla 3.10), mientras que en secano ésta fue mayor en BA00 respecto a CA00 (16,9 y 11,4% respectivamente, Tabla 3.10). La interacción A×C fue significativa (Tabla 3.10; Fig. 3.14). Mientras en los cultivares Charrúa y Pigüé no hubo efecto del la deficiencia de agua sobre la limitación por fuente, en Las Rosas y Puntal la deficiencia generó mayor limita-

ción por fuente y particularmente Puntal tuvo la mayor LF comparado con el resto de los cultivares. De los componentes principales de varianza el efecto del cultivar fue el que explicó en mayor medida la variación total en la limitación por fuente (Tabla 3.11).

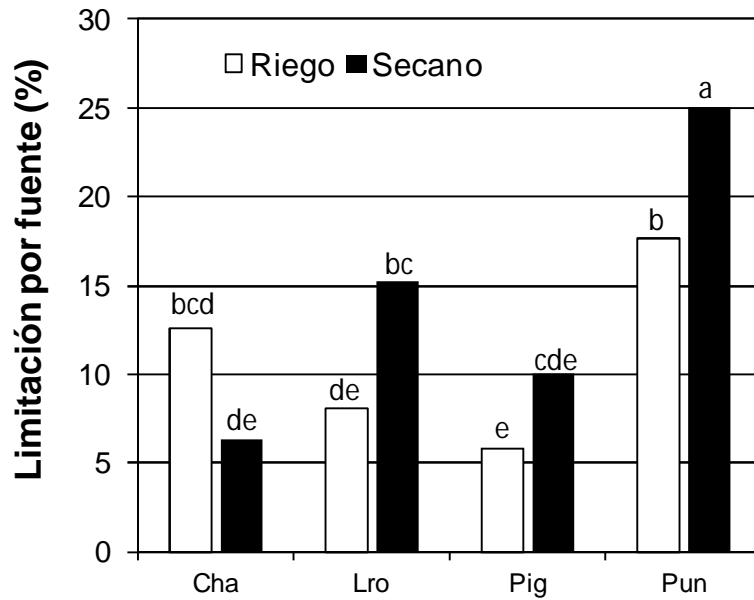


Fig. 3.14. Limitación por fuente para los cultivares Charrúa (Cha), Las Rosas (Lro), Pigié (Pig) y Puntal (Pun) para la condición con riego (barras blancas) y secano (barras negras) promedio a través de localidad.

Tabla 3.11. Porcentaje de la variabilidad total explicada por el efecto de la localidad (L), nivel de agua (A), cultivar (C), y las interacciones localidad \times nivel de agua (L \times A), localidad \times cultivar (L \times C), nivel de agua \times cultivar (A \times C), localidad \times nivel de agua \times cultivar (L \times A \times C) de: peso potencial del grano (PPG) y el grado de limitación por fuente (LF).

Fuente de Variación	PPG	LF
	(%)	
L	58,4	3,9
A	ns	ns
C	11,6	31,4
L \times A	5,8	23,9
L \times C	9,4	ns
A \times C	ns	8,8
L \times A \times C	ns	ns

En la Fig. 3.15 puede observarse la relación entre el PG y PPG de cada cultivar en la condición con riego y seco. Todos los cultivares tuvieron algún grado de limitación por fuente (puntos bajo la relación 1:1). El cultivar Puntal fue el cultivar que más se apartó de la relación 1:1, indicando mayor limitación por fuente sobre todo bajo la condición en seco.

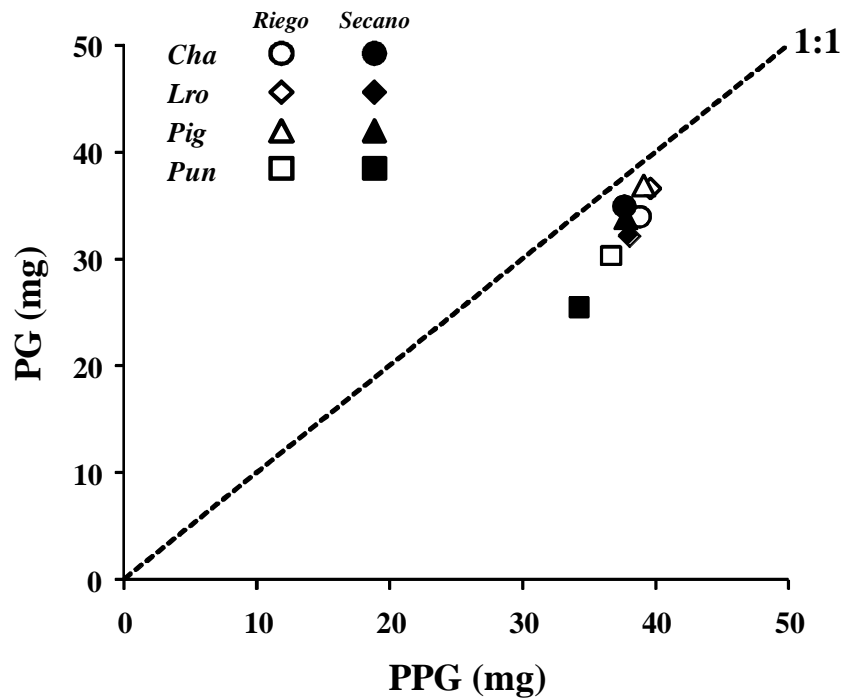


Fig. 3.15. Relación entre el peso individual del grano (PG) y el peso potencial del grano (PPG) para la condición con riego (símbolos abiertos) y en seco (símbolos cerrados). La línea punteada indica la relación 1:1.

DISCUSIÓN

En este capítulo se evaluó el comportamiento de los componentes ecofisiológicos del rendimiento en condiciones potenciales y frente a deficiencias hídricas para cultivares con estrategias contrastantes de generación del rendimiento en dos localidades.

El consumo de agua en la condición con riego fue mayor en CA00 respecto a BA00 (Tabla 3.2) esto evidencia un ambiente de mayor demanda climática en CA00. A su vez la EUA_{PST} en CA00 fue menor a la de BA00 asociada a un mayor DPV (Abbate *et al.*, 2004),

el cual fue de 1,22 kPa y 0,84 kPa en CA00 y BA00 respectivamente, en promedio durante todo el ciclo del cultivo. Las diferencias en EUA_{PST} entre cultivares no superó el 11% (Tabla 3.2). Sin embargo, la EUA_g tuvo diferencias entre cultivares del orden de 24%, esto fue atribuible principalmente a las mencionadas diferencias en EUA_{PST} , a diferencias en la FE (34%) y en la PESP (26%) (Tabla 3.7).

La deficiencia de agua afectó significativamente la producción de peso seco. Los efectos de la sequía recién comenzaron a manifestarse a partir del inicio del PCE en Balcarce, mientras que en Córdoba el estrés comenzó a operar desde estadíos del ciclo más tempranos (Fig. 3.1). Estos resultados son similares a los obtenidos en el Capítulo II de esta tesis. La deficiencia de agua generó importantes reducciones de peso seco durante el PCE y a madurez del cultivo en ambas localidades y con mayor efecto en Córdoba, poniendo de manifiesto un mayor nivel de estrés en este ambiente durante el período de determinación del número y el llenado de los granos. Entre los cultivares evaluados, Pigüé y Puntal son los que produjeron más peso seco durante PCE en la condición con riego (promedio a través de BA00 y CA00). En cambio, Puntal redujo mucho más su producción de peso seco durante PCE en condiciones de secano (47% en promedio a través de BA00 y CA00; Tabla 3.3).

Rendimiento y deficiencia de agua

Las condiciones del ambiente fototérmico, la oferta hídrica y el menor nivel de demanda produjo mayor rendimiento tanto en riego como en secano en Balcarce (Tabla 3.2; Tabla 3.4). Estos resultados son coincidentes con los reportados en el Capítulo II y demuestran el mayor potencial de rendimiento de este ambiente.

Todos los genotipos produjeron mayor rendimiento en condiciones bajo riego que en condiciones de deficiencia hídrica. Por otra parte, las reducciones del rendimiento en condiciones de estrés hídrico a partir de los datos obtenidos en el Capítulo II con el cultivar PROINTA Oasis, fueron similares a las obtenidas en los experimentos BA00 y CA00.

Existe coincidencia de algunos autores en señalar que la selección de alto rendimiento en condiciones sin estrés, en cierta medida, mejora el rendimiento indirectamente en muchas condiciones de oferta limitada de agua (Cattivelli *et al.*, 2008). De mismo modo, Rajaram *et al.* (1996) establecieron que aquellos cultivares seleccionados por alto ren-

dimiento potencial también fueron las de mayor rendimiento en ambientes con estrés hídrico. En esta tesis, las diferencias en rendimiento entre cultivares fueron menores en la condición con deficiencia que en la de alta disponibilidad de agua, y la interacción A×C resultó significativa. El orden de rendimiento de los cultivares en la condición con riego fue Puntal>Pigüé>Las Rosas>Charrúa; y en secano, Puntal=Pigüé>Las Rosas=Charrúa (Fig. 3.3), por lo que Puntal se mantuvo en el grupo de cultivares que presentó mayor rendimiento en esta condición, siendo esta la causa de la interacción A×C significativa (Tabla 3.4). No obstante, el porcentaje de la variación total explicado por esta interacción G×A fue de menor magnitud respecto al efecto del ambiente (Tabla 3.5). El Hafid *et al.* (1998) encontraron efecto significativo de la interacción A×C en el primero y no en el segundo año de sus experimentos. Según Munns y Richards (2007), aquellos atributos que contribuyen para el logro de altos rendimientos en ambientes favorables pueden también contribuir para rendimiento en condiciones menos favorables. En este sentido, otros autores encontraron que algunos cultivares seleccionados en condiciones bajo riego también fueron exitosos en condiciones de oferta limitada de agua (Laing y Fischer, 1977; Blum y Pnuel, 1990). Entre los cultivares evaluados se puede mencionar que, como era de esperarse, Charrúa, único cultivar sin genes de enanismo fue el que presentó menor rendimiento en todas las condiciones, pero sorprendentemente el componente que más deprimió su rendimiento no fue la PESP sino la FE. En el caso de Las Rosas, tal como se mencionó en Materiales y Métodos, este cultivar se identificó como susceptible a la sequía (Magrín, 1990); en efecto su rendimiento fue bajo en secano, superando sólo a Charrúa. Los cultivares Pigüé y Puntal, con antecedentes de buen comportamiento en ambientes semiáridos, fueron de mejor rendimiento en todos los ambientes evaluados, especialmente Puntal (Tabla 3.4). Los datos obtenidos permiten observar que Puntal, fue el cultivar que generó el rendimiento a partir de un alto número de granos (Tabla 3.4) y tuvo mayor respuesta en NG al mejorar el índice ambiental (Fig. 3.6 b) como lo demuestra la mayor pendiente de este cultivar (Tabla 3.6). Este cultivar fue el de mayor reducción del peso seco total durante el PCE pero es el que mantuvo más alta partición durante este período (Tabla 3.7) y el de mayor ordenada al origen respecto al índice ambiental (Tabla 3.6). Por otro lado, Puntal siempre fue el cultivar que presentó el menor PG tanto en la condición con riego y en secano. Por otra parte, Puntal posee requerimientos de vernalización notoriamente más altos que el resto de los cultivares estudiados, pero de acuerdo a los resultados de este trabajo no

hay motivo para creer que esta característica pueda estar relacionada con el logro de altos rendimientos en condiciones potenciales o con estrés hídrico.

Puede concluirse entonces, que se encontró un cultivar que se destaca en rendimiento en condiciones de baja disponibilidad de agua. Puntal rindió más que el promedio en condiciones que generaron mayor rendimiento y mayor NG, y esto se mantuvo en condiciones de limitada oferta hídrica.

Número de granos y sus componentes

Para todo el conjunto de datos, NG fue el componente del rendimiento que más se asoció con rendimiento y el que más se modificó por efecto de la deficiencia de agua, incluso para cultivares con alto PG como Charrúa, Las Rosas y Pigüé. El cultivar Puntal fue el que mantuvo mayor NG en todas las situaciones (Fig. 3.4). Sin embargo, la estabilidad de NG, analizada en función del índice ambiental, fue menor para este cultivar, y si bien la pendiente de la relación fue mayor al resto de los cultivares (menor estabilidad), también lo fue el valor del intercepto, indicando mayor fijación de granos aún en condiciones menos favorables (Tabla 3.6 y Fig. 3.6 b). Al igual que en el capítulo anterior el NG se analizó a través de los efectos de la deficiencia de agua sobre el PSE y el FE.

En cuanto a los componentes del NG, el PSE fue afectado por la deficiencia de agua, al igual que lo encontrado en el Capítulo II. Este componente de NG, es el resultado de la duración del PCE y la TCE. La DPCE no fue afectada por la deficiencia hídrica, pero si principalmente por efecto del cultivar y la localidad. En coincidencia con lo reportado en el Capítulo II, si bien la condición hídrica no modificó DPCE, en CA00 hubo un adelanto de la fecha de antesis en la condición en secano y esto no ocurrió en el experimento BA00. Otros autores también encontraron un adelanto de la fecha de antesis en condiciones de estrés hídrico moderado (Angus y Moncur, 1977) ó combinación de estrés salino e hídrico (Maas y Grieve, 1990). Por su parte, las deficiencias de nitrógeno, azufre y fósforo tampoco producen grandes diferencias en la duración de esta etapa en particular (Fischer 1993; Abbate *et al.*, 1995; Demotes-Mainard *et al.*, 1999; Salvagiotti y Miralles, 2008; Lázaro *et al.*, 2010). Probablemente la mayor demanda evaporativa (mayor temperatura y DPV) del experimento conducido en Córdoba pudo haber provocado mayor temperatura de canopeo en los tratamientos en secano y esto no ocurrió en Balcarce. Además, el ambiente BA00

fue más favorable para un mayor DPCE puesto que en ese experimento se registraron valores térmicos inferiores a los registrados en CA00 (Tabla 3.1). El cultivar Puntal fue el de menor DPCE a pesar de que fue el que presentó mayor PSE en todas las situaciones. En esta tesis se analizó específicamente la duración del PCE y no se encontraron diferencias en su duración debidas a las deficiencias de agua ni interacción C×A significativa, aunque se observaron diferencias significativas entre cultivares.

Respecto a la TCE, ésta fue afectada en primer lugar por el cultivar, luego por el nivel hídrico y por último por la localidad. El efecto de la localidad responde a las mejores condiciones que se registraron en BA00 respecto a CA00, en Balcarce los niveles de radiación permitieron sostener mejores condiciones de crecimiento (Tabla 3.1). En seco, la TCE siempre fue menor y el cultivar Puntal fue el que presentó siempre la mayor TCE y partición a espigas. Entonces, este cultivar presentó el mayor PSE, a pesar de su menor DPCE lo cual fue compensado por una mayor TCE en todas las situaciones.

La FE no fue afectada por el estrés hídrico, pero sí por efecto del cultivar y la localidad, y no se encontraron efectos debidos a las interacciones (Tabla 3.7). De acuerdo a Cantarero *et al.*, (2016) (Capítulo II de esta tesis) se encontró que el estrés hídrico no afectó la FE en un único cultivar (PROINTA Oasis). En este Capítulo se corroboró tal conclusión en un mayor número de cultivares. Adicionalmente se encontró que La FE fue estable entre ambientes. El cultivar Charrúa presentó menor valor y Las Rosas, Pigüé y Puntal fueron los cultivares de mayor producción de granos por unidad de peso seco de espigas (FE; Tabla 3.7). Abbate *et al.* (1998) y González *et al.* (2011) encontraron diferencias importantes en la FE entre cultivares de trigos Argentinos similares a los reportados en esta tesis. Además, Abbate *et al.* (1998) reportaron que el NG estuvo más correlacionado con el FE que con el PSE para un grupo de cultivares de distinta época de liberación, y que Puntal, el cultivar más moderno de todos los genotipos evaluados, fue el que presentó el mayor FE. En esta tesis se encontró que FE no fue afectado por el estrés hídrico y para cada cultivar el NG estuvo más asociado a PSE. En este sentido, otros tipos de estrés han generado poco cambio o incluso ningún efecto sobre el factor de fertilidad de las espigas. Por ejemplo, se observaron cambios en el FE cuando el crecimiento disminuyó por efecto del sombreado (Savin y Slafer, 1991; Abbate *et al.*, 1997; Demotes-Mainard *et al.*, 1999; Demotes-Mainard y Jeuffroy, 2004), ante deficiencias de nitrógeno (Abbate *et al.*, 1995; Demotes-Mainard *et al.*, 1999; Demotes-Mainard y Jeuffroy, 2004) y no hubo cambios cuando el

crecimiento durante el PCE fue modificado por deficiencias de P (Lázaro *et al.*, 2010; Sandaña y Pinochet, 2011).

Peso del grano y sus componentes

Habitualmente las variaciones del rendimiento en trigo se interpretan como cambios en el NG o en PG (Capítulos I y II). También, se las puede analizar en términos del suministro de asimilados (fuente) durante el llenado de los granos y el número y la capacidad de los granos para acumularlos (destinos) (Abbate *et al.*, 2001b). El rendimiento podrá estar limitado por la fuente, la capacidad de los destinos o por ambos simultáneamente (Gifford *et al.*, 1973). Bajo este enfoque, el peso por grano es la resultante del balance entre la fuente producida por el cultivo y la capacidad de sus destinos para almacenarla. Sin embargo, como no se puede cuantificar la fuente de manera sencilla, el PG se puede considerar como el producto entre: (i) su peso potencial (*i.e.* el peso que puede alcanzar un grano sin limitaciones de asimilados para su llenado) y (ii) el grado en que el llenado está limitado por la capacidad de la fuente de asimilados (Abbate *et al.*, 2001).

Las deficiencias de agua pueden afectar tanto el tamaño de los destinos como el de la fuente, entonces el balance entre la fuente y los destinos podría modificarse. La deficiencia de agua redujo PG, pero no el peso potencial de los granos, ni el grado de limitación por fuente (Tabla 3.10) fueron afectados significativamente por la deficiencia de agua. En el Capítulo II, también se encontró que la deficiencia de agua redujo el PG pero no hubo efecto sobre el PPG y que la reducción de PG fue debida a una mayor limitación por fuente durante el período de llenado. En el presente Capítulo se encontró que el efecto del estrés hídrico sobre el grado de limitación por fuente, varió entre localidades (interacción L×A significativa) (Tabla 3.10). Mientras en BA00 la condición de secano generó una mayor limitación por fuente que bajo riego, en CA00 ocurrió lo inverso. Esto sugiere que la mayor fijación de granos ocurrida en secano en BA00 respecto a CA00 ocasionó mayor desbalance entre los destinos y el nivel de la fuente ante condiciones de estrés hídrico en Balcarce. En otras palabras, el mayor NG obtenido en BA00 en secano ocasionó mayor demanda de asimilados durante el período de llenado y ante la reducción de la fuente ocasionada por el estrés hídrico, el PG se redujo proporcionalmente más en BA00 que en CA00 (12 y 3% respectivamente, promedio a través de cultivares).

De los componentes de varianza el efecto de la localidad explicó mayor porcentaje de la variabilidad total en PPG y la interacción L×A fue de menor impacto (Tabla 3.11). Esto sugiere que la determinación del PPG está menos afectada por la condición hídrica y que otras variables, características de cada ambiente, pueden ser las responsables de su determinación. Calderini *et al.* (1999) encontraron que la temperatura en un período previo a la antesis es un condicionante importante del peso potencial del grano, en este sentido la menor temperatura del ambiente en Balcarce (Tabla 3.1) pudo haber provocado mayor PPG respecto a Córdoba. En el caso de la limitación por fuente, ésta no dependió del grado de estrés hídrico sufrido por el cultivo, sino del balance entre la capacidad de fijar granos de un cultivar en particular y nivel de estrés al que esté sometido en cada ambiente (interacción L×A y A×C significativas; Tabla 3.11).

Se encontraron diferencias en el PPG y la limitación por la fuente entre cultivares. Charrúa, Las Rosas y Pigüé fueron los de mayor PPG y los de menor limitación por fuente, y en contrapartida Puntal fue el de menor PPG y mayor limitación por fuente. En coincidencia con los datos obtenidos en esta tesis, Abbate *et al.* (1997) encontraron que cultivares argentinos bajo riego, en Balcarce, rara vez presentaban un grado de limitación por destinos menor al 90% (*i.e.* un grado de limitación por fuente mayor a 10%). Sin embargo, en condiciones de secano la limitación por fuente fue mayor en este ambiente (Tabla 3.10). Según Blade y Baker (1991) los cultivares con mayor peso potencial estarían más limitados por fuente. No obstante, Ma *et al.* (1990) encontraron lo contrario en trigos invernales, en donde los cultivares con grano pequeño aumentaron proporcionalmente más el peso del grano que los de grano grande. En esta tesis Puntal fue el cultivar que presentó la mayor limitación de fuente y esto coincide con que es el que también presentó mayor NG. En este sentido, Kruk *et al.* (1997), estudiaron la respuesta de PG ante defoliación en el período de llenado en trigos liberados en Argentina entre 1920 y 1990 y concluyeron que en los trigos más modernos del estudio, se detectó una leve limitación de fuente producto de una menor relación fuente:destino. Esto sugiere que Puntal siempre presentó menor relación fuente:destino en todas las condiciones evaluadas.

Efecto de estrés hídrico sobre la estrategia de generación del rendimiento del cultivar. Integración de resultados

En este capítulo se analizó la determinación del rendimiento en cuatro cultivares argentinos y la modificación de sus componentes ecofisiológicos en respuesta a la deficiencia de agua en dos localidades (Córdoba y Balcece). En la Tabla 3.12 se presenta un resumen de aquellos componentes y el cambio porcentual producido por efecto de la deficiencia de agua. Las diferencias en el rendimiento entre cultivares estuvieron más asociadas con NG que con respecto a PG. La variación de los componentes ecofisiológicos del NG para cada cultivar, fue afectada por la deficiencia de agua de manera diferente. La deficiencia produjo reducciones importantes en el PSE y no afectó el FE ni la DPCE. El cultivar Puntal fue el de mayor FE y PSE (Tabla 3.7), además fue el que redujo menos su PSE en condiciones de estrés (promedio a través de BA00 y CA00; Tabla 3.12). El mayor PSE de Puntal en seco se debió a una mayor TCE, la cual fue sostenida por una mayor participación hacia el crecimiento de las espigas, a pesar de que este cultivar fue el que más redujo su TCC durante el PCE.

Tabla 3.12. Efecto de la deficiencia de agua para el cultivar Puntal (Pun-), Pigué (Pig-), Las Rosas (Lro-) y Charrúa (Cha-) en promedio a través de BA00 y CA00. Valores positivos o negativos indican aumento o reducción y están expresados como porcentaje respecto a la condición con riego.

Rendimiento y componentes	Pun.^a	Pig.^a	Lro.^a	Cha.^a
Rendimiento (g m ⁻²)	-41	-35	-38	-37
Número de granos por m ⁻²	-29	-29	-30	-39
Número de granos por g ⁻¹ de espigas	-13	+6	+2	-19
Peso seco de las espigas (g m ⁻²)	-21	-31	-30	-26
Duración del período de crecimiento de las espigas (d)	-4	+2	+3	+3
Tasa de crecimiento de las espigas (g m ⁻² d ⁻¹)	-17	-32	-32	-27
Partición a espigas (%)	+51	-5	+9	-13
Tasa de crecimiento del cultivo (g m ⁻² d ⁻¹)	-48	-33	-38	-23
Peso por grano (mg)	-17	-8	-12	+3
Peso potencial del grano (mg)	-7	-3	-4	-3

^a: diferencias menores al 15% generalmente no fueron estadísticamente significativas.

No se observaron diferencias en la estabilidad de componentes ecofisiológicos respecto al índice ambiental, puesto que el valor de las pendientes no fueron estadísticamente

significativas (Tabla 3.9). No obstante, sí hubo diferencias significativas en el valor de la ordenada al origen de dichas relaciones, lo cual nuevamente destaca la existencia de diferencias importantes entre cultivares. Puntal fue el cultivar con mayor ordenada para PSE, FE y TCE. Del mismo modo, aunque sin diferencias significativas, se destaca la mayor ordenada para PESP. Por su parte, el PPG no fue afectado por la deficiencia hídrica, en tanto que Puntal fue el cultivar más limitado por fuente en todos los ambientes. En conclusión, puede decirse que no hay un único componente fisiológico del rendimiento que garantice la mayor productividad, si no que existe una particular combinación de componentes que maximizan el rendimiento, y esta depende de la estrategia de cada cultivar. Si bien FE y DPCE fueron poco afectados por la deficiencia de agua, cultivares con mayor FE y DPCE tendrían ventajas tanto en sequía como con buena disponibilidad de agua, Puntal fue el cultivar que presentó alto valor de FE y PSEP pero el de menor DPCE.

En línea con esto, si tomáramos como ejemplo el ambiente con mayor restricción (CA00 en seco) y combináramos atributos positivos para rendimiento, la estrategia sería: (a) maximizar la DPCE, y (b) mejorar la limitación por fuente del cultivar Puntal. En este caso, mejorando la DPCE en 10 d (comparar la DPCE de Puntal respecto de la media del resto de los cultivares en CA00 en seco) y el PG (comparar el PG de Puntal respecto de la media del resto de los cultivares en CA00 en seco) manteniendo la misma TCE y FE para este cultivar, se podría lograr un 50% de incremento del rendimiento. Estos supuestos se presentan en la Tabla 3.13.

Tabla 3.13. Mejora del rendimiento considerando la mejor combinación de componentes ecofisiológicos. El valor expresado en la fila 3 surge de multiplicar el valor de la fila 1 por el 2; el de la fila 5 surge de multiplicar el valor de la fila 3 por el 4, y el valor de la fila 7 surge de multiplicar el valor de la fila 5 por el 6. La mejora del rendimiento porcentual (fila 8) es respecto de Puntal en CA00 en secano.

Fila	Rendimiento y componentes	
1	Tasa de crecimiento de las espigas ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	7,1 ^a
2	Mejora en la duración del período de crecimiento de las espigas (d)	10
3	Mejora en el peso seco de las espigas (g m^{-2})	71
4	Número de granos por g^{-1} de espigas	73 ^a
5	Mejora en el número de granos por m^{-2}	5183
6	Mejora en el peso por grano (g)	0,031 ^b
7	Mejora en el rendimiento (g m^{-2})	159
8	Mejora del rendimiento (%)	50

^a Valores correspondientes al cultivar Puntal en CA00 en secano

^b Valores correspondientes al promedio entre los cultivares Charrúa, Pigué y Las Rosas en CA00 en secano.

CONCLUSIONES

En este Capítulo se establecieron diferencias y similitudes en el mecanismo de tolerancia al estrés hídrico para cuatro cultivares de trigo. Los resultados presentados demuestran que uno de ellos (Puntal), posee una combinación de caracteres que le confierieron mayor productividad en condiciones potenciales (sin deficiencia de agua) y que alguno de estos se mantuvo en situaciones con limitada oferta hídrica, lo que le permitió también ser un genotipo con mayor rendimiento en situaciones de estrés. Si bien este cultivar presentó mayor inestabilidad en algunos de los caracteres asociados con el rendimiento, la interacción $G \times A$ fue de baja magnitud y no es de tipo *crossover*, por lo que esos caracteres pueden ser de utilidad para seleccionar genotipos en ambientes con limitada oferta hídrica. El cultivar de mejor comportamiento ante las situaciones de estrés generadas, produjo el mayor NG y el mayor PSE al final del período de crecimiento de las espigas. Este último se asoció con mayor partición a las estructuras reproductivas (PESP) y no a una mayor TCC, ya que Puntal fue uno de los cultivares que más redujeron el peso seco total durante ese período. Este sugiere que el PESP es un carácter mucho más conservativo, es decir que se manifiesta en condiciones de alta y baja oferta hídrica, por lo que puede ser un rasgo ventajoso para seleccionar genotipos más productivos en secano. Por su parte la FE también

aparece como otro rasgo que combinado con alto PSE genera mayor cantidad de granos, y de acuerdo a los resultados de este Capítulo no parece estar afectado por el nivel de agua. También como conclusiones importantes, y para el conjunto limitado de cultivares evaluados, no se detectaron efectos de la condición hídrica sobre el peso potencial del grano y sobre la capacidad de la fuente durante el período de llenado de los granos. No obstante, algunas interacciones detectadas merecen tomar con más precaución estos resultados. Niveles de estrés hídrico como los generados en Córdoba pueden reducir el peso potencial del grano y la magnitud de esta respuesta es genotipo dependiente. Por su parte, las limitaciones a nivel de la fuente pueden ser mucho más importantes en aquellos ambientes de mayor potencial de rendimiento como Balcarce. Por lo tanto conocer las causas de la interacción Genotipo \times Ambiente puede ser usada para establecer objetivos de mejoramiento, establecer métodos de selección basados sobre caracteres destacados y formular recomendaciones de manejo para áreas de adaptación de un cultivar.

En conclusión, de acuerdo a la hipótesis planteada, se estableció que las estrategias de generación del rendimiento (diferente combinación de componentes ecofisiológicos) que confieren mayor productividad en condiciones potenciales a un cultivar, también son eficaces ante deficiencias de agua.

CAPÍTULO IV

INTERACCIÓN ENTRE EFECTOS DE GENOTIPO Y AMBIENTE HÍDRICO

INTRODUCCIÓN

Para sostener la demanda mundial de alimentos los niveles de producción deberán incrementarse en el futuro, con un nivel de productividad promedio de 4 t ha^{-1} (Ortiz *et al.*, 2007). Este aumento en el nivel de producción deberá alcanzarse en un escenario marcado por el cambio climático, lo que implica incrementos de temperatura y reducida disponibilidad de agua. Varios trabajos estiman que la tasa de incremento anual del rendimiento debería estar ubicada entre 2 y 3% (Singh *et al.*, 2007; Manès *et al.*, 2012; Crespo Herrera *et al.*, 2017). Por lo tanto, para lograr este objetivo, los cultivares modernos de trigo deben tener alto rendimiento potencial, tolerar temperaturas más cálidas y mayor eficiencia de uso del agua o tolerancia a la sequía. Estas características deberán ser tenidas en cuenta especialmente en Argentina, en donde el área de producción de trigo está concentrada en zonas donde el régimen hídrico se reduce de este a oeste y la disponibilidad de agua es el principal factor limitante (Cantarero *et al.*, 2016).

El rendimiento *per se* es un carácter que posee baja heredabilidad, tiene un control poligénico y significativa interacción genotipo \times ambiente (G \times A), esto ha obstaculizado la selección directa por rendimiento en programas de mejoramiento genético vegetal conducidos bajo condiciones de estrés hídrico (Cattivelli *et al.*, 2008). Según Araus *et al.* (2002) desde una perspectiva ecofisiológica los cambios que ocurren como respuesta al estrés abiótico pueden ser divididos en dos categorías: (a) aquellos que confieren a las plantas la capacidad de tolerar eventos de estrés extremo (sobrevivencia) y (b) aquellos que maximizan la productividad bajo un rango relativamente amplio de condiciones no tan extremas. En términos de rendimiento, la primera tiene penalidades en condiciones menos severas; mientras que la segunda se expresa independientemente del grado de estrés y no representa

una penalidad para la expresión del rendimiento potencial, debido a que estos genotipos pueden mantener alto rendimiento aún en condiciones de estrés moderado.

Los programas de mejoramiento genético han realizado la selección a través de dos mecanismos: (a) directamente, a través de un rasgo tal como el rendimiento, en un determinado ambiente (llamado mejoramiento empírico o tradicional) e (b) indirectamente, para rasgos secundarios relacionados con un mayor rendimiento potencial y/o un mejor comportamiento del cultivo cuando crece en un ambiente con estrés. Como se mencionó anteriormente, la primera vía (rendimiento *per se*) es a través de un rasgo de herencia cuantitativa con control multigénico y está caracterizada por baja heredabilidad y alta interacción $G \times A$. Esto impone mayores limitaciones a los programas de mejoramiento tradicional cuando se selecciona por adaptación al estrés (por ej.: sequía) debido a la interacción $G \times A$, la cual disminuye también la heredabilidad (Richards, 1996; Araus *et al.*, 2002).

A nivel mundial, los programas de mejoramiento tradicional parecen estar alcanzando un *plateau*, aunque esto no ha sido el caso de Argentina, en donde en la última década el rendimiento promedio a nivel nacional siguió creciendo (Abbate *et al.*, 2017). En ambos casos, los programas de mejora deben complementarse con metodologías de selección analíticas (vía indirecta), por lo que el conocimiento de los mecanismos ecofisiológicos involucrados en la ganancia genética y la magnitud de la interacción $G \times A$ de estos rasgos es una opción de alto valor. En este sentido, la prueba de cultivares promisorios en ensayos multi-ambientales contribuyen a mejorar el conocimiento de la interacción $G \times A$ y al objetivo de incrementar la ganancia futura en rendimiento (Araus *et al.*, 2008).

Numerosas estrategias han sido propuestas para explorar los patrones de la interacción $G \times A$ por el impacto que ésta tiene en los programas de mejoramiento vegetal. Cuando la interacción $G \times A$ es significativa se deben utilizar estrategias de análisis apropiadas, ya que la comparación de medias de genotipos que no considera la variabilidad debida a la interacción $G \times A$ puede ser errónea (Kang, 1990, 1998, 2002). Examinando la interacción $G \times A$, ésta puede dividirse en dos categorías (Cornelius *et al.*, 1996): (1) interacción $G \times A$ con cambio de rango, también conocida como interacción “*crossover*”, y (2) interacción $G \times A$ sin cambio de rango o interacción “*noncrossover*”. Según Araus *et al.* (2008), los efectos de la interacción cruzada no son frecuentemente observados, aún en condiciones extremas. Esto sugiere, en general, que genotipos seleccionados en ambientes de alto ren-

dimiento producen más que aquellos con bajo rendimiento potencial, cuando son sembrados en un amplio rango de ambientes (Calderini y Slafer, 1999; Araus *et al.*, 2002; Slafer y Araus, 2007). Cober y Morrison (2015), realizaron el estudio en un grupo de genotipos de soja, trigo y maíz y demostraron que la evaluación del progreso genético en sitios de mayor calidad, generados por modificaciones en la oferta de recursos (densidad de siembra, fertilidad, tratamientos de fungicidas o variación de las condiciones climáticas entre años), fue mayor que en ambientes de bajo potencial, y que el uso de aquellos ambientes para la evaluación de la ganancia genética es importante aún si éste no refleja el ambiente real de producción. En consecuencia, aquellos cultivares de mayor rendimiento en ambientes de alta productividad (por ej.: bajo nivel de estrés hídrico) deberían ofrecer también ventajas en ambientes con moderado nivel de estrés hídrico; en este contexto, la magnitud de la interacción G×A podría no ser mayor a los efectos principales del genotipo o del nivel de estrés.

Los efectos del mejoramiento sobre el rendimiento potencial en trigo y sus determinantes fisiológicos han sido ampliamente estudiados en diferentes países (Austin *et al.*, 1980; 1989; Cox *et al.*, 1988; Slafer y Andrade, 1989; 1993; Calderini *et al.*, 1995; Sayre, 1996; Shearman *et al.*, 2005; Fischer, 2007; Xiao *et al.*, 2012; Aisawi *et al.*, 2015; Rose *et al.*, 2017). En todos los casos se ha demostrado que los cultivares más modernos tienen mayor rendimiento potencial, sin embargo, poseen menor estabilidad cuando cambian las condiciones de crecimiento durante el ciclo. En otras palabras, cuando se compara rendimiento de cultivares modernos respecto a los más antiguos, los primeros tienen una mayor respuesta a medida que mejora la calidad del ambiente, y además también rinden más en peores ambientes (Calderini y Slafer, 1999) o por lo menos no rinden menos que los más viejos (Acreche *et al.*, 2008). Esto sugiere que la interacción G×A del tipo *crossover* no es frecuente entre cultivares de distintas épocas.

En el trabajo de Araus *et al.*, (2002) se establece que aquellos ambientes en donde el rendimiento de trigo supera 7000 kg ha⁻¹ pueden ser considerados como de baja limitación para la expresión del rendimiento potencial, aquellos con rendimientos entre 4500 y 7000 kg ha⁻¹ se consideran con estrés moderado y como de estrés severo son clasificados entre 2000 y 4500 kg ha⁻¹. Además estos autores establecen que la interacción del tipo *crossover* ocurre a niveles muy bajos de rendimiento (1000 a 1500 kg ha⁻¹).

De acuerdo a las estadísticas de rendimiento de trigo en Argentina, proporcionadas por el Ministerio de Agroindustria de la Nación, se observa que aproximadamente desde el año 1990, los rendimientos superaron 1500 kg ha^{-1} (Fig. 4.1). Analizando el progreso del rendimiento entre los años 1969 y 2017, a nivel nacional y para las provincias de Buenos Aires y Córdoba, la ganancia fue de 36,0, 46,6 y $31,4 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ó 1,67, 2,00 y 1,59% año^{-1} respectivamente. Esta mejora en los niveles de producción a lo largo del tiempo, son atribuidas a mejores prácticas de manejo y al uso de cultivares de mayor potencial de rendimiento o con mayor adaptación a las condiciones ambientales de cada sitio. Estas diferencias en el progreso de rendimiento entre estas dos provincias de Argentina, probablemente se deban a diferente oferta de recursos ambientales, sobre todo considerando que la zona núcleo triguera y de mayor productividad, se ubica en la provincia de Buenos Aires. Esto coincide con algunos trabajos que demuestran que la ganancia genética del rendimiento es menor en ambientes con mayores restricciones que en aquellos de mayor potencial (Brancourt-Houmel *et al.*, 2003; Lopez *et al.*, 2012).

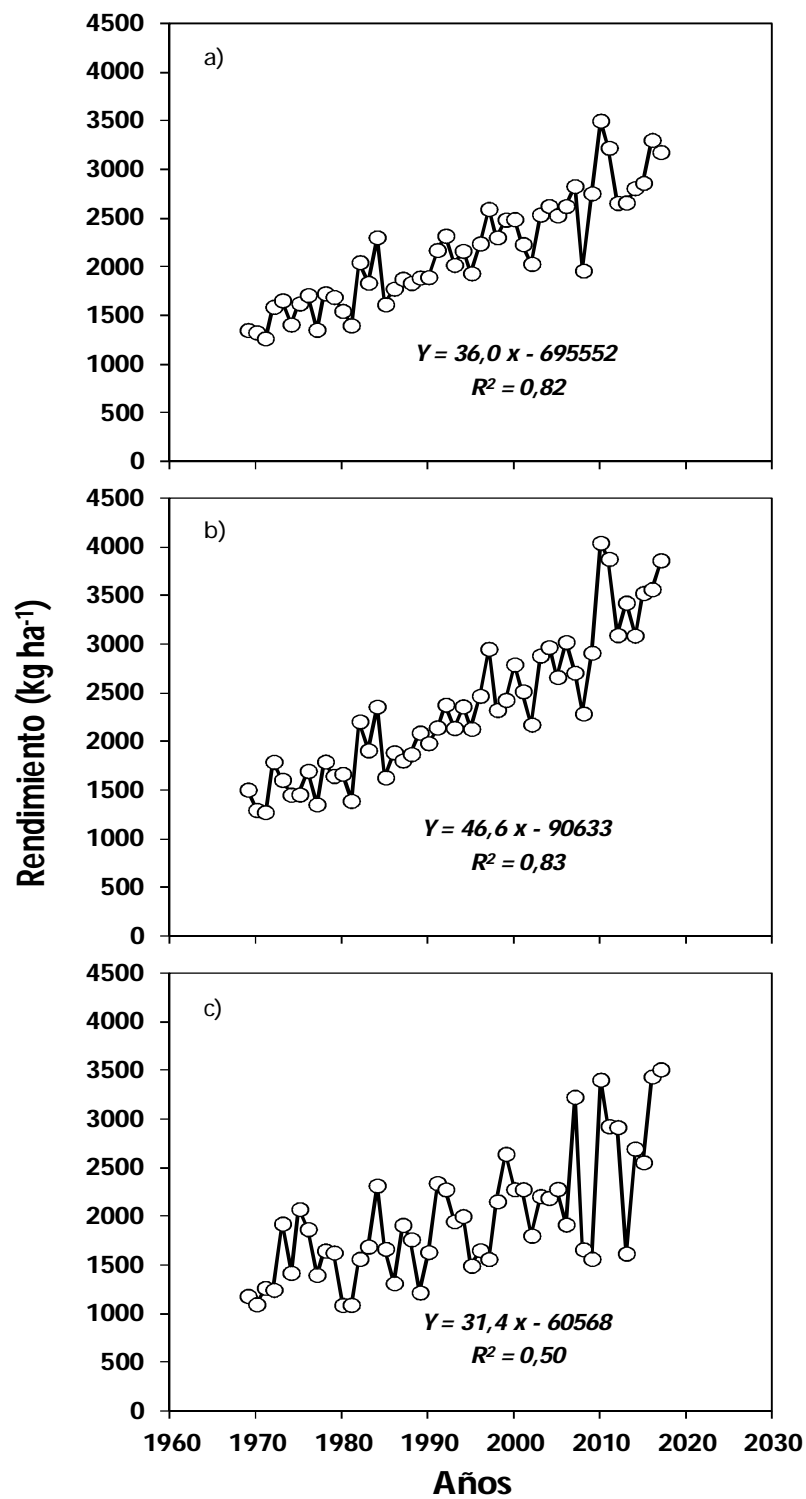


Fig. 4.1. Evolución del rendimiento a nivel nacional (a) y para las provincias de Buenos Aires (b) y Córdoba (c) para la serie histórica 1969-2017. Datos de MAGyP, 2017.

La ganancia en rendimiento atribuible a la mejora genética puede ser evaluada a partir de ensayos multi-ambientales, utilizando similares prácticas de manejo en cada uno y durante un número de años, en los cuales se van incorporando materiales promisorios que demuestran mayor productividad. Sin embargo, cuando una localidad es examinada para evaluar la ganancia genética pueden aparecer dificultades, en particular si existe mucha variabilidad en las condiciones ambientales entre años o campañas consecutivas de esa localidad, y si el reemplazo de cultivares a través de los años es alto. Para salvar este problema de confundimiento de efectos de genotipo y ambiente, se ha propuesto utilizar una medida de rendimiento relativo al promedio de rendimiento del ambiente o respecto del rendimiento de cultivares utilizados como controles en cada ambiente (Finlay y Wilkinson, 1963). Esto permite aislarse de las fluctuaciones causadas por la variación interanual en las condiciones de crecimiento del cultivo, sobre todo para aquellos ambientes en donde, por ejemplo, existen diferencias importantes en la oferta hídrica entre años.

Por lo expresado, en este capítulo se evaluaron diferencias en el rendimiento de numerosos cultivares en respuesta a la deficiencia de agua. Los efectos se evaluaron en dos localidades que contrastan en la disponibilidad hídrica durante la estación de crecimiento y en tres campañas agrícolas para cada localidad, totalizando seis ambientes de estudio. La localidad Balcarce (BA) es de alto potencial de rendimiento, con bajo nivel de estrés hídrico; mientras que la localidad Marcos Juárez (MJ) define ambientes con nivel de estrés hídrico más marcado y frecuente que el de BA. Para cada localidad se estimó la ganancia genética a partir de conjunto de cultivares sembrados cada año.

El objetivo del presente capítulo fue corroborar o rechazar la hipótesis sobre si la interacción Genotipo \times Ambiente hídrico es de menor magnitud que los efectos principales de ambiente y de genotipo.

MATERIALES Y MÉTODOS

A partir de los datos obtenidos en la Red de Evaluación de Cultivares de Trigo coordinada por INASE (RET-INASE; INASE, 2016), se compararon aproximadamente 40 cultivares por año, durante tres campañas (2005, 2010 y 2013), en dos localidades (Balcarce y Marcos Juárez), donde Balcarce (BA) representa un ambiente de alta oferta hídrica y Marcos Juárez (MJ) uno con mayor nivel de estrés hídrico y más frecuente.

En la Tabla 4.1 se detalla la nómina de cultivares evaluados en cada campaña, así como el ciclo, su año de liberación y el origen de cada uno de ellos. El ciclo del cultivar fue clasificado como largo a intermedio (L-I) ó intermedio a corto (I-C) de acuerdo a su comportamiento en MJ. El número de cultivares en cada año fue el mismo en cada localidad, pero difirió entre años, resultando 39 para el año 2005, 51 para 2010 y 49 para 2013. Solo cuatro cultivares se repitieron en las tres campañas (Baguette Premium 11; Buck 75 Aniversario; Cronox y Klein Tauro), los cuales fueron considerados como los genotipos de referencia para calcular rendimientos relativos.

Tabla 4.1. Nómina de cultivares evaluados para las campañas 2005, 2010 y 2013 en las localidades de Balcarce y Marcos Juárez. Ciclo del cultivar (Ciclo) clasificado como largo a intermedio (L-I) e intermedio a corto (I-C), Año de Liberación (AL) y país de origen del cultivar (Origen).

Cultivar	2005	2010	2013	Ciclo	AL	Origen
ACA 303	X	X		L-I	2002	Argentina
ACA 304	X	X		L-I	2004	Argentina
ACA 315		X	X	L-I	2006	Argentina
ACA 320		X	X	L-I	2009	Argentina
ACA 356			X	L-I	2012	Argentina
ACA 360			X	L-I	2013	Argentina
ACA 602			X	I-C	2013	Argentina
ACA 801	X			I-C	2004	Argentina
ACA 901		X		I-C	2006	Argentina
ACA 903 B		X		I-C	2008	Argentina
ACA 906		X	X	I-C	2010	Argentina
ACA 907		X		I-C	2010	Argentina
ACA 908			X	I-C	2013	Argentina
AGP FAST		X	X	I-C	2009	EEUU
AREX		X	X	I-C	2010	Brasil
ATLAX		X		I-C	2008	Brasil
BAGUETTE 19	X	X		L-I	2006	Francia
BAGUETTE 501			X	I-C	2012	Argentina
BAGUETTE 601			X	L-I	2011	Argentina
BAGUETTE 801 PREMIUM			X	L-I	2012	Argentina
BAGUETTE 9		X		I-C	2007	Francia
BAGUETTE PREMIUM 11	X	X	X	L-I	2004	Francia
BAGUETTE PREMIUM 13	X			I-C	2001	Holanda
BIOINTA 1000	X			I-C	2004	Argentina
BIOINTA 1001	X			I-C	2004	Argentina
BIOINTA 1002	X	X		I-C	2005	Argentina
BIOINTA 1003	X			I-C	2005	Argentina
BIOINTA 1005		X	X	I-C	2008	Argentina

Cultivar	2005	2010	2013	Ciclo	AL	Origen
BIOINTA 1006		X	X	I-C	2009	Argentina
BIOINTA 1007			X	I-C	2012	Argentina
BIOINTA 2005		X		I-C	2009	Argentina
BIOINTA 2006			X	I-C	2011	Argentina
BIOINTA 3000	X	X		L-I	2004	Argentina
BIOINTA 3004		X		L-I	2006	Argentina
BIOINTA 3005		X	X	L-I	2009	Argentina
BIOINTA 3006			X	L-I	2012	Argentina
BIOINTA 3007 BB			X	L-I	2012	Argentina
BIOINTA 3008			X	L-I	2013	Argentina
BUCK 75 ANIVERSARIO	X	X	X	I-C	2005	Argentina
BUCK ARRIERO	X			L-I	1998	Argentina
BUCK BIGUA	X			I-C	2002	Argentina
BUCK BRASIL	X			I-C	2000	Argentina
BUCK GUAPO	X			L-I	2000	Argentina
BUCK GUATIMOZIN	X			L-I	2001	Argentina
BUCK MALEVO		X		L-I	2006	Argentina
BUCK MEJORPAN	X			I-C	2004	Argentina
BUCK METEORO		X	X	L-I	2008	Argentina
BUCK PINGO	X			I-C	2002	Argentina
BUCK PLENO			X	I-C	2012	Argentina
BUCK PUELICHE		X		I-C	2007	Argentina
BUCK SUREÑO	X			L-I	2000	Argentina
BUCK TAITA		X		L-I	2008	Argentina
BUCK TILCARA			X	I-C	2013	Argentina
CAMBIUM			X	I-C	2013	Argentina
CEDRO			X	L-I	2013	Francia
CIPRES			X	L-I	2011	Francia
CRONOX	X	X	X	I-C	2005	Brasil
FLORIPAN 100			X	I-C	2012	Argentina
FLORIPAN 300			X	L-I	2012	Argentina
INIA CHURRINCHE	X			I-C	2002	Uruguay
INIA CONDOR	X			I-C	2005	Uruguay
INIA TORCAZA	X			L-I	2005	Uruguay
KLEIN CAPRICORNIO	X	X		L-I	2004	Argentina
KLEIN CARPINCHO		X		L-I	2007	Argentina
KLEIN CASTOR	X			I-C	2005	Argentina
KLEIN CHAJA	X	X		I-C	2002	Argentina
KLEIN ESCORPION	X			L-I	1999	Argentina
KLEIN ESCUDO	X			L-I	2000	Argentina
KLEIN FLAMENCO			X	L-I	2013	Argentina
KLEIN FLECHA	X			I-C	2003	Argentina
KLEIN GAVILAN	X			L-I	2004	Argentina
KLEIN GLADIADOR		X	X	L-I	2010	Argentina
KLEIN GUERRERO		X	X	L-I	2007	Argentina
KLEIN JABALI	X			L-I	2002	Argentina
KLEIN LEON		X		I-C	2009	Argentina
KLEIN MARTILLO	X			L-I	2001	Argentina
KLEIN NUTRIA		X	X	I-C	2009	Argentina

Cultivar	2005	2010	2013	Ciclo	AL	Origen
KLEIN PANTERA		X		L-I	2008	Argentina
KLEIN PROTEO		X	X	I-C	2003	Argentina
KLEIN RAYO		X	X	I-C	2010	Argentina
KLEIN ROBLE			X	I-C	2012	Argentina
KLEIN SAGITARIO	X			L-I	2000	Argentina
KLEIN TAURO	X	X	X	I-C	2005	Argentina
KLEIN TIGRE		X		I-C	2008	Argentina
KLEIN YARARA		X	X	L-I	2010	Argentina
KLEIN ZORRO		X		I-C	2006	Argentina
LAPACHO			X	L-I	2013	Francia
LE 2330		X	X	L-I	2009	Uruguay
LE 2331		X	X	I-C	2009	Uruguay
LE 2333		X		I-C	2009	Uruguay
LE 2341		X		L-I	2009	Uruguay
LE 2357		X		I-C	2010	Uruguay
LENOX			X	L-I	2011	Rumania
ONIX	X			I-C	2004	Brasil
PROINTA GAUCHO	X			I-C	2000	Argentina
PROINTA MOLINERO	X			L-I	2000	Argentina
PROINTA PUNTAL	X			L-I	1995	Argentina
SRM NOGAL		X		L-I	2006	Francia
SY 100		X	X	L-I	2010	Francia
SY 110			X	L-I	2011	Francia
SY 200		X	X	I-C	2010	Francia
SY 300		X	X	I-C	2010	Francia
THEMIX-L		X		L-I	2007	Argentina
TIMBO			X	L-I	2013	Francia

El porcentaje de cultivares de origen argentino y los valores de rendimiento promedio, máximo y mínimo obtenidos en cada localidad y año, se muestran en la Tabla 4.2. En cada localidad se respetaron las fechas de siembra de acuerdo al ciclo de cada cultivar, agrupados en intermedio-largo (fecha más temprana) y corto (fecha más tardía) de acuerdo a las recomendaciones oficiales.

El diseño experimental fue en bloques completos al azar con tres repeticiones. Las parcelas fueron de 5 a 7 surcos distanciados a 0,20 m y de 5 m de largo. Los experimentos fueron fertilizados con dosis entre 100 a 200 kg N ha⁻¹, 20 a 50 kg P ha⁻¹ y de 0 a 30 kg S ha⁻¹, en BA y MJ respectivamente. En todos los casos se realizaron tratamientos con fungicidas para prevenir enfermedades.

Tabla 4.2. Fechas de siembra (Siembra), fechas promedio de espigazón (Espig) y fecha de madurez (Madurez), entre paréntesis se indica el valor del desvío estándar. Número de cultivares (NC), porcentaje de cultivares de origen argentino (%Arg) y rendimientos (RG) promedio (Medio), mínimo (Min) y máximo (Max) en cada año y localidad (Loc).

Año	Loc	Siembra	Espig	Madurez	NC	%Arg	RG [†] (kg ha ⁻¹)		
							Medio	Min	Max
2005	MJ	26-may	05-oct (3,9)	21-nov (1,4)	39	79	5594	4820	6777
		24-jun	05-oct (2,8)	23-nov (0,7)			5092	4337	6153
	BA	13-jun	30-oct (3,3)	12-dic (2,8)			6181	5497	7250
		10-ago	09-nov (1,9)	15-dic (2,9)			6565	5707	7160
2010	MJ	27-may	08-oct (4,6)	20-nov (4,5)	51	69	5860	4912	6825
		24-jun	13-oct (2,3)	20-nov (6,6)			5448	4539	6661
	BA	11-jun	07-nov (5,7)	18-dic (1,7)			7577	6203	8383
		05-ago	09-nov (1,8)	19-dic (1,4)			7133	6167	8255
2013	MJ	27-may	06-oct (4,4)	17-nov (4,3)	50	68	4579	3388	6355
		24-jun	08-oct (2,9)	17-nov (4,4)			4741	3650	5540
	BA	10-jun	06-nov (1,6)	17-dic (2,1)			7114	5597	9641
		24-jul	09-nov (2,5)	18-dic (2,4)			7668	6166	9339

[†]: En todos los casos hubo diferencias significativas en rendimiento entre cultivares ($p < 0,001$).

Los registros climáticos de cada año y localidad fueron medidos en estaciones meteorológicas ubicadas cerca de los experimentos. La evapotranspiración potencial (ET₀; Tabla 4.3) fue calculada de acuerdo al método Penman-Monteith (Allen *et al.*, 1998), usando el software AGROCLIMA (Abbate, 2004; Capítulo II). Las condiciones de radiación y temperatura media durante el período crítico para la generación del número de granos (período de crecimiento de las espigas, PCE), fueron consideradas desde 15 días antes a 15 días después de la fecha de espigazón (Tabla 4.2). Las precipitaciones ocurridas durante el período de barbecho fueron acumuladas desde el 15 de abril de cada año hasta el momento de siembra, estableciendo como cultivo antecesor soja en todos los casos.

Análisis de datos

Para cada ambiente los datos de rendimiento fueron sometidos a un análisis de varianza (ANAVA) para detectar diferencias entre cultivares (DMS, Fisher; $\alpha=0,05$). Se ajustó un modelo lineal mixto (West *et al.*, 2015) con efectos aleatorios de genotipo (G),

ambiente (A) e interacción genotipo \times ambiente (G \times A) para el conjunto de datos luego de haber definido los ambientes como combinación de localidad y año. Las componentes de varianza fueron estimadas con REML (Patterson y Thompson, 1971) y expresadas como porcentaje de la variabilidad total de los rendimientos.

Un índice de tolerancia al estrés (ITE) fue calculado de acuerdo a del Pozo *et al.* (2016), para cada campaña, como sigue:

$$ITE = \frac{Y_{MJ}}{\bar{Y}_{MJ}} \times \frac{Y_{BA}}{\bar{Y}_{BA}} \times \frac{\bar{Y}_{MJ}}{\bar{Y}_{BA}} \quad \text{Ec. [3.1]}$$

En donde Y_{MJ} y Y_{BA} son el rendimiento promedio del cultivar con mayor deficiencia hídrica (Marcos Juárez, MJ) y con menor deficiencia (Balcarce, BA), respectivamente, y \bar{Y}_{MJ} y \bar{Y}_{BA} son el rendimiento promedio de todos los genotipos en la condición con sequía (MJ) y sin deficiencia (BA) respectivamente.

Una estimación de la ganancia genética para cada localidad, considerando a BA como un ambiente de alta disponibilidad hídrica y a MJ como de estrés hídrico moderado, fue calculada como la pendiente de la relación entre el porcentaje de incremento del rendimiento de los mejores cultivares que se repitieron en cada año y localidad, respecto a los cultivares comunes o de referencia y el año de evaluación.

RESULTADOS

Características climáticas de cada localidad

En la Tabla 4.3 se presenta un resumen de las principales características climáticas durante el ciclo del cultivo y durante el período crítico (período de crecimiento de las espigas; PCE). Durante el PCE, BA tuvo un cociente fototérmico (Q) superior durante las campañas 2005 y 2010 y fue similar a MJ en 2013. Las temperaturas medias, tanto durante el ciclo del cultivo como durante el PCE, fueron algo inferiores en BA sobre todo en los años 2005 y 2010, pero en ningún caso estas superaron 2°C de diferencia entre localidades. Por su parte, las temperaturas mínimas y máximas registradas, no fueron de magnitud como para generar algún grado de estrés. Durante el PCE en ambas localidades, estas estuvieron por encima y por debajo de valores que puedan generar daño por heladas o golpe de calor (datos no mostrados).

Tabla 4.3. Características climáticas promedio de las campañas 2005, 2010 y 2013 y promedio de largo plazo para cada localidad (Loc) y fecha de siembra (Siembra) para el ciclo completo (C) y durante el período crítico (PCE); radiación global (Rad), temperatura media (TMED), cociente fototérmico (Q), precipitación (PP) y evapotranspiración (ET₀). Se muestran además las precipitaciones ocurridas durante los meses de barbecho (Barb).

Año	Loc	Siembra	Rad		TMED		Q	PP	PP	PP	ET ₀	ET ₀	
			(Mj d ⁻¹ m ²)		(°C)		(Mj °Cd ⁻¹)	----- (mm) -----					
			C	PCE	C	PCE	PCE	Barb	C	PCE	C	PCE	
2005	MJ	1	13,4	19,1	14,1	16,7	3,1	23	216	49	405	104	
		2	14,9	19,1	14,5	16,7	3,1	23	217	43	388	106	
	BA	1	12,7	19,6	11,4	14,1	4,1	63	417	72	373	98	
		2	16,1	20,6	12,9	15,7	3,7	175	313	94	343	110	
2010	MJ	1	14,2	18,1	13,6	15,9	3,2	22	183	77	375	89	
		2	15,3	19,4	13,9	16,3	3,3	57	148	55	354	97	
	BA	1	13,0	18,7	11,9	15,1	3,5	54	467	122	461	108	
		2	15,9	18,7	13,5	15,5	3,4	215	307	129	418	109	
2013	MJ	1	14,1	19,6	14,6	17,2	3,1	73	301	34	468	118	
		2	15,1	20,0	14,9	17,8	3,0	100	274	32	438	122	
	BA	1	12,5	17,9	12,1	16,1	3,1	58	436	47	474	112	
		2	14,3	18,3	13,3	16,8	3,0	98	397	58	434	119	
1970/2014	MJ	01-Jul	14,0	17,9	13,4	16,7	0,73	85	218	51	417	125	
	BA	10-Jun	13,4	16,7	11,8	13,7	0,90	133	397	93	323	91	

El promedio de largo plazo (1970/2014) fue tomado de Abbate (2017).

Las variables climáticas que marcaron mayor diferencia entre BA y MJ fueron las precipitaciones (PP) y el nivel de demanda (ET₀). En MJ el balance entre las precipitaciones y la demanda (PP-ET₀) fue de mayor restricción hídrica respecto a BA durante las tres campañas, tanto durante el ciclo como durante el PCE (Fig. 4.2). En promedio a través de cada campaña y fecha de siembra, en MJ las PP abastecieron un 55 y 48% de la demanda tanto durante el ciclo como en el PCE, y en BA un 80 y 100% respectivamente (Tabla 4.3). Si se tienen en cuenta las precipitaciones ocurridas durante los meses previos a la siembra (Barb; Tabla 4.3), la situación hídrica de BA resultó más favorable aún. En MJ la campaña 2013 fue la que presentó mayor nivel de deficiencia en el PCE (Fig. 4.2) y coincidentemente fue la de menor rendimiento promedio (Tabla 4.2).

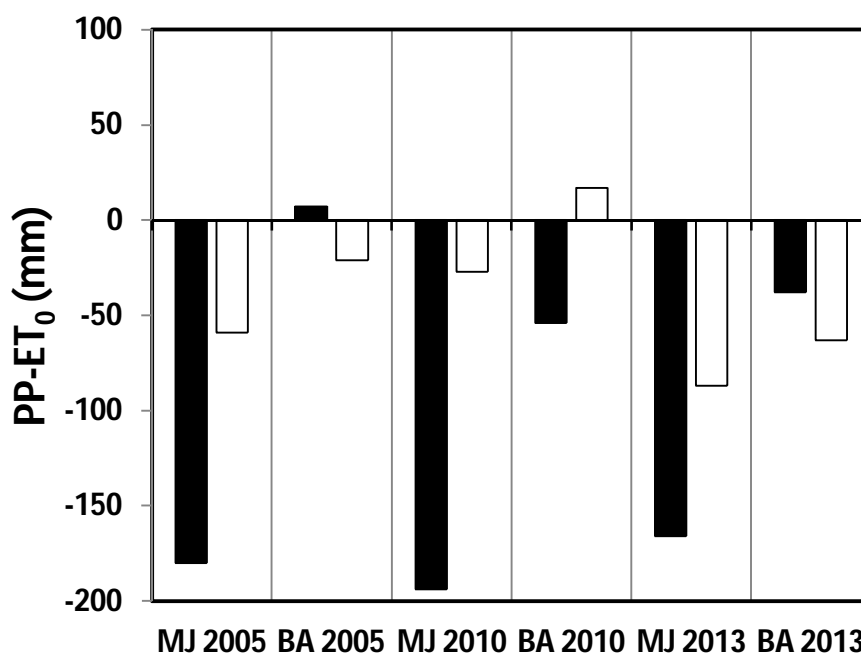


Fig. 4.2. Balance entre las precipitaciones y la evapotranspiración ($PP-ET_0$) durante el ciclo (barras negras) y durante el período crítico (barras blancas) en MJ y BA para las tres campañas. Se muestra el promedio de las dos fechas de siembra de cada localidad y año.

Rendimiento

El rendimiento promedio fue significativamente superior en BA respecto a MJ en cada una de las campañas analizadas ($p < 0,001$). Las reducciones de rendimiento promedio en MJ respecto de BA (promedio a través de fechas de siembra), fueron de 16, 22 y 37% para las campañas 2005, 2010 y 2013 respectivamente. El rendimiento promedio a través de todos los cultivares fue creciendo en BA desde 2005 a 2013. En cambio en MJ la campaña 2013 fue la de menor rendimiento (Tabla 4.4) y la que tuvo el mayor nivel de deficiencia hídrica durante el PCE (Fig. 4.2).

En todos los casos el análisis de varianza arrojó diferencias significativas ($p < 0,001$) entre cultivares dentro de cada localidad y año (ambiente) (datos no mostrados).

No se encontró correlación entre el rendimiento de los cultivares en BA y MJ en ninguna de las campañas analizadas, siendo la relación sólo significativa para las campañas 2010 y 2013 ($R=0,1$ y $P=0,50$; $R=0,37$ y $P=0,007$ y $R=0,41$ y $P=0,003$, para 2005, 2010 y 2013 respectivamente; Fig. 4.3).

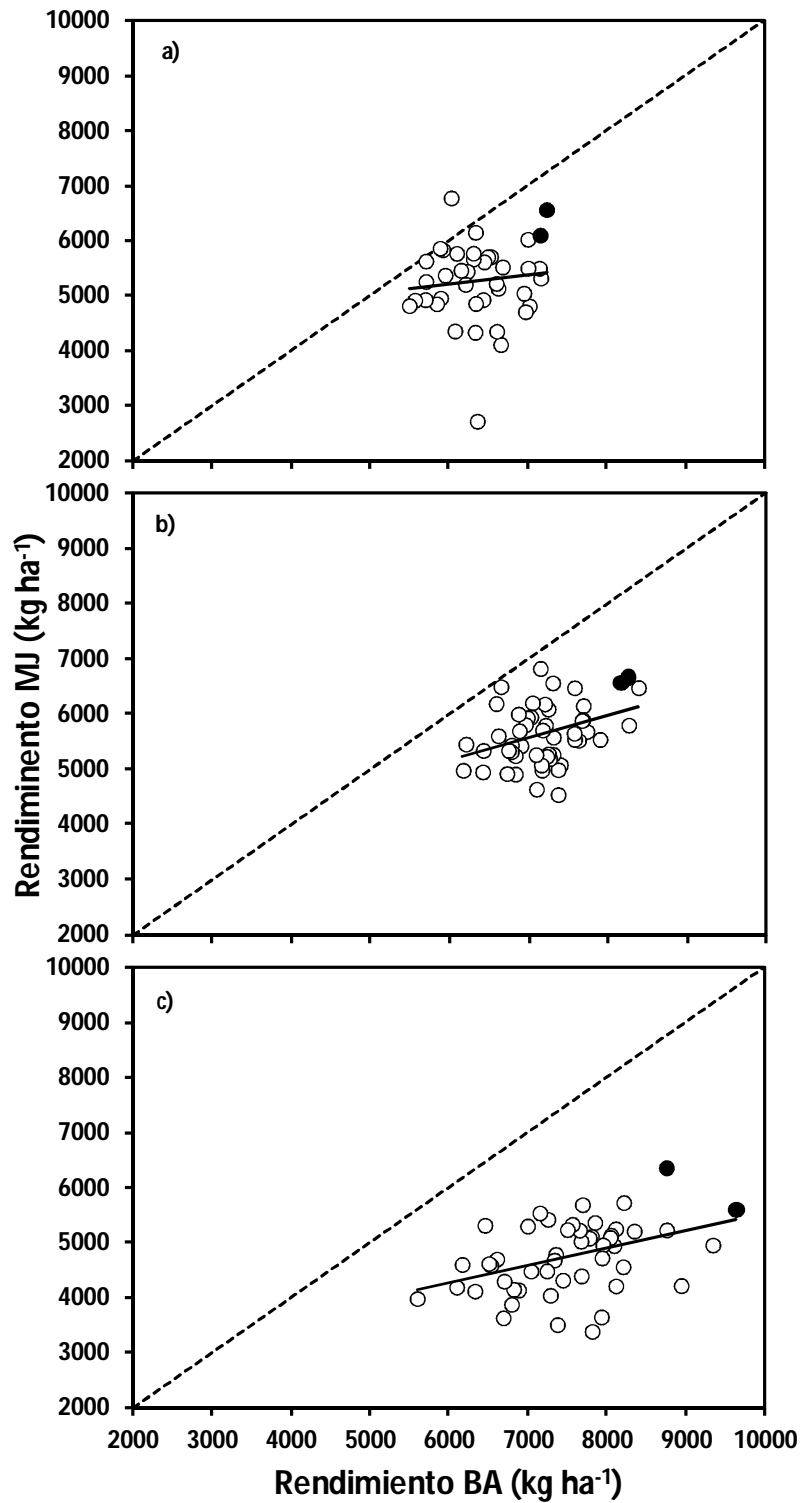


Fig. 4.3. Relación entre el rendimiento en las localidades de Balcarce (BA) y Marcos Juárez (MJ) para las campañas 2005 (a), 2010 (b) y 2013 (c). Los símbolos negros indican los dos mejores cultivares en cada campaña. La línea punteada representa la relación 1:1.

Se encontró alta correlación entre el ITE y el rendimiento obtenido en MJ y BA, aunque los ajustes fueron siempre mayores para MJ (Fig. 4.4). El ITE presentó un amplio rango de valores en cada una de las campañas, con valores promedios de 0,83, 0,79 y 0,64 para las campañas 2005, 2010 y 2013 respectivamente.

En cada campaña se encontraron dos cultivares ubicados entre los de mayor rendimiento (5 mejores), que coincidieron entre localidades. Estos fueron Baguette 19 y Biointa 1002 para 2005, SY300 y la línea LE2330 para 2010 y Timbó y Cedro para 2013. Estos presentaron altos valores de ITE (Fig. 4.4). Además, para el resto de los cultivares mejor posicionados en una localidad (5 mejores), en ningún caso alguno de ellos estuvo ubicado como el de menor rendimiento en la otra. Los cultivares comunes (o de referencia) en cada ambiente rindieron cerca del 90% de la media general en MJ. En BA también fueron menores a la media general, excepto en 2005 (Tabla 4.4).

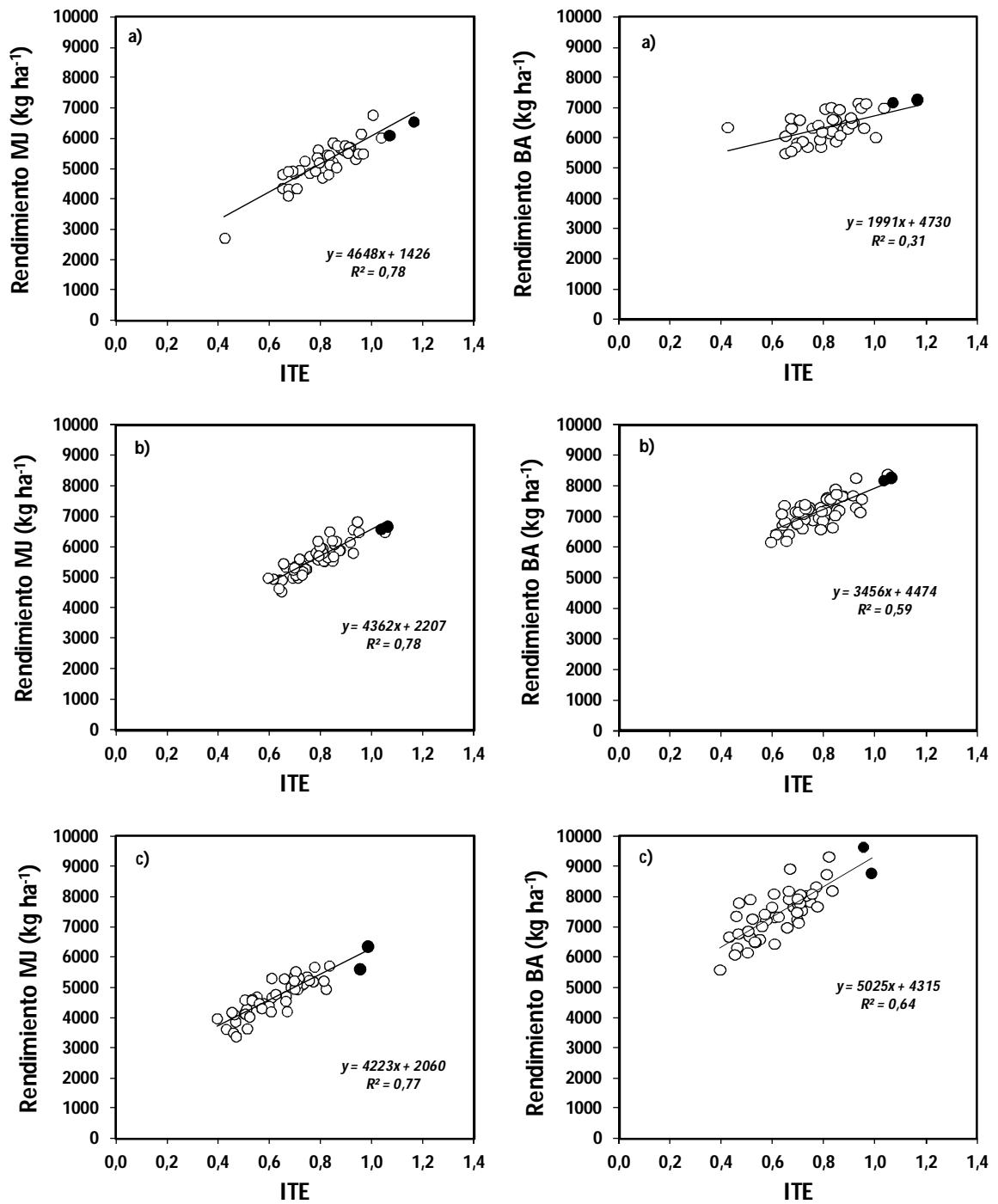


Fig. 4.4: Relación entre el rendimiento de cada cultivar en MJ y BA y el ITE para las campañas 2005 (a), 2010 (b) y 2013 (c). Los círculos negros muestran los dos cultivares de mayor rendimiento que coinciden en BA y MJ en cada campaña.

Si se compara el rendimiento de los cultivares de referencia respecto a los dos de mayor rendimiento de cada año en ambas localidades (2mej; Tabla 4.4; Fig. 4.6), estos últimos tuvieron un rendimiento superior en ambas localidades. Sin embargo, en MJ la diferencia fue similar entre campañas (cercana al 30%), mientras que en BA esta diferencia fue creciendo desde 2005 a 2013 (11 a 25%; Tabla 4.4; Fig. 4.6).

Tabla: 4.4. Rendimiento promedio de todos los cultivares (Gral, incluye los cvs de referencia), de los cuatro cultivares comunes o de referencia (Com), de los dos mejores (2mej) y rendimiento relativo de los cultivares comunes respecto a la media general (%Gral) y de los dos mejores respecto a los comunes (%Com) para cada campaña y localidad.

Año	MJ					BA				
	Gral	Com	2mej	Com	2mej	Gral	Com	2mej	Com	2mej
	-----(kg ha^{-1})-----			(% Gral)	(% Com)	-----(kg ha^{-1})-----			(% Gral)	(% Com)
2005	5336	4798	6315	90	132	6378	6500	7205	102	111
2010	5634	5033	6609	89	131	7189	6885	8214	96	119
2013	4745	4448	5974	94	134	7509	7345	9201	98	125

Considerando todos los ambientes en conjunto, la composición de la variabilidad total del rendimiento estuvo explicada en mayor proporción por efectos del ambiente, mientras que la interacción $G \times A$ fue la de menor efecto (Tabla 4.5). El análisis de cada año por separado muestra la misma relación proporcional que todos los años en conjunto, es decir menor porcentaje de variabilidad explicado por la interacción $G \times A$. El efecto de la interacción $G \times A$ fue decreciendo desde 2005 hasta 2013 (Tabla 4.5), mientras que el efecto del ambiente fue creciendo a través de los años de estudio, es decir hubo mayores diferencias entre los ambientes en 2013 que en 2005. Consecuentemente el porcentual de variabilidad genética fue decreciendo (Tabla 4.5). Sin embargo, la varianza genotípica, expresada como desvío estándar en kg ha^{-1} entre cultivares de un mismo año, se incrementó desde 2005 a 2013 (Fig. 4.5).

Tabla 4.5. Contribución porcentual de los efectos del genotipo (G), el ambiente (A) y de la interacción G×A. También se muestra el desvío estándar (DE) y la varianza para todas las campañas y cada una por separado.

Campaña	Efecto	DE (kg ha ⁻¹)	Var	Contribución relativa (%)
Todas	G	563	317352	20,5
	A	1081	1668561	75,3
	G×A	255	65234	4,2
2005	G	502	252265	30,3
	A	731	535048	64,3
	G×A	212	44817	5,4
2010	G	482	232160	15,7
	A	1097	1203914	81,2
	G×A	215	46397	3,1
2013	G	677	458559	10,5
	A	1952	3809836	87,2
	G×A	316	100077	2,3

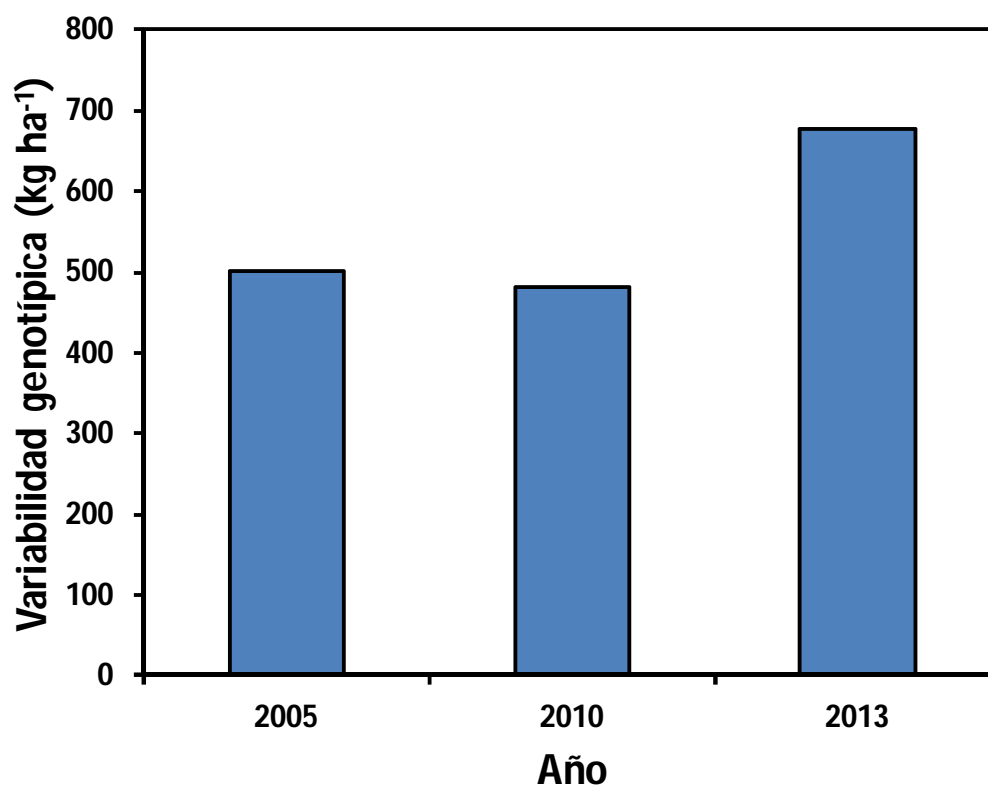


Fig. 4.5. Variabilidad genotípica expresada como desvío estándar del rendimiento para las campañas 2005, 2010 y 2013.

Estimación de la ganancia genética para cada localidad

En BA el progreso de rendimiento promedio (promedio de todos los cultivares) entre campañas fue de $144 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($R^2=0,99$; $p<0,05$); en cambio en MJ no hubo relación lineal entre el rendimiento promedio y el año de evaluación ($R^2=0,29$; $p=0,64$) (Fig. 4.6). La ganancia genética de los dos mejores genotipos detectados en cada localidad, fue de $245 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ($R^2=0,89$; $p<0,01$) en BA y el progreso de rendimiento relativo respecto a los cultivares de referencia de un $1,79 \% \text{ año}^{-1}$ ($R^2=0,73$; $p<0,05$) (Fig. 4.6a). En cambio en MJ ambas estimaciones no fueron estadísticamente significativas (Fig. 4.6b).

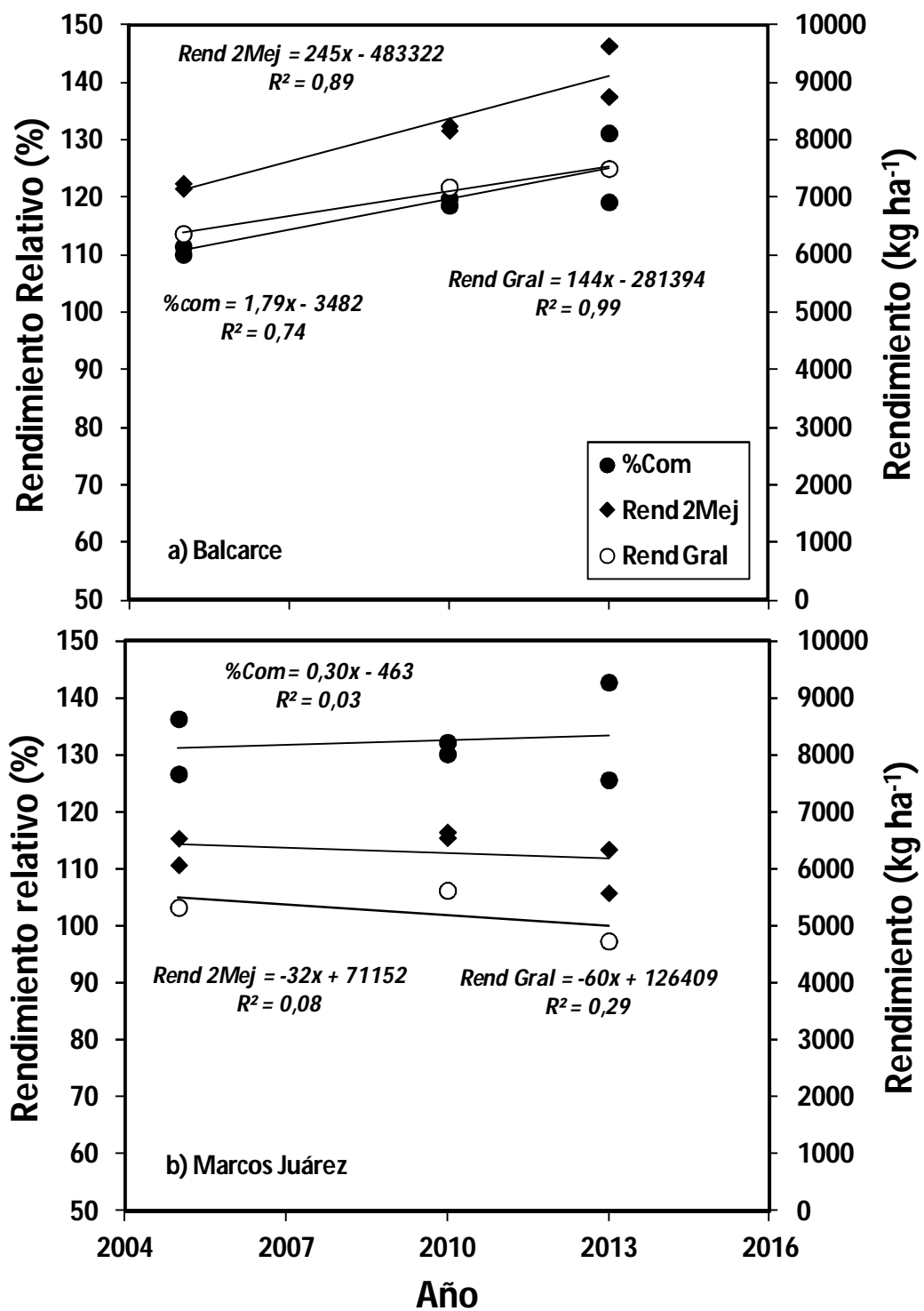


Fig. 4.6. Rendimiento relativo de los dos mejores cultivares respecto de los cultivares comunes (%Com) en cada campaña para Balcarce (a) y Marcos Juárez (b). También se muestra sobre el eje y secundario el rendimiento promedio a través de todos los cultivares (Rend Gral) y el de los dos mejores cultivares (Rend 2Mej).

DISCUSION

Las estadísticas de rendimiento de Argentina, muestran un sostenido incremento del rendimiento de trigo en los últimos 49 años (Fig. 4.1). Del mismo modo, también se registra un importante progreso para las provincias de Buenos Aires y Córdoba, y no se observa que esté mostrando un estancamiento, como ocurre en otros países (Brisson *et al.*, 2010; Graybosh y Peterson, 2010; Matus *et al.*, 2012; Beche *et al.*, 2014). Esto pone en evidencia que tanto la mejora en las prácticas de manejo como en la genética empleada han tenido un impacto importante en los niveles de producción. No obstante, Argentina cuenta con una gran diversidad de ambientes en los cuales el progreso del rendimiento tiene valores muy distintos (47 vs 31 kg ha⁻¹ año⁻¹ para Buenos Aires y Córdoba respectivamente; Fig. 4.1). Aquellas ganancias, si se las compara con el rendimiento promedio de la serie histórica, representan entre el 2,0 y el 1,6% año⁻¹ para ambas provincias. Estos valores están por debajo de aquellos que son necesarios para sostener la demanda creciente de alimentos a futuro, como lo establecen algunos trabajos recientes, en donde se estima que será necesario que el progreso de rendimiento se ubique entre el 2 y 3% año⁻¹ (Hawkesford *et al.*, 2013; Crespo-Herrera *et al.*, 2017).

Para poder cuantificar la respuesta de los cultivares al cambio en las condiciones de crecimiento se debe conocer la magnitud de la interacción G×A. En este capítulo se realizó un análisis, a partir de una base de datos, de la cual se pudieron seleccionar dos localidades que difirieron sustancialmente en la oferta hídrica, y durante tres campañas que establecen una progresión cronológica de ocho años (2005 a 2013) y que permite cuantificar el valor de la interacción G×A y además analizar el progreso genético. Esta última posibilidad fue factible por la composición en número de cultivares en cada campaña, la cual fue la misma para cada año y localidad, y en donde además hubo cuatro cultivares comunes en cada uno de los años del estudio.

Varios trabajos han evaluado el progreso genético con respecto a cultivares utilizados como referencia para períodos de tiempo y en diferentes ambientes (Manès *et al.*, 2012; Crespo-Herrera *et al.*, 2017). Esto permitió comparar el progreso de aquellos cultivares mejor posicionados en términos porcentuales respecto de los cultivares de referencia, de tal manera de independizarse de las fluctuaciones en las condiciones de crecimiento entre los años analizados.

De acuerdo a las condiciones climáticas que se registraron en cada campaña, BA tuvo mayor potencial de rendimiento que MJ, básicamente porque el nivel de estrés hídrico fue mucho menor que el que ocurrió en MJ (Fig. 4.2). Esto coincide con el estudio realizado por Manès *et al.* (2012), en donde se evaluaron entre 30 a 50 entradas, en un número importante de localidades a nivel mundial, durante 17 años, y se encontró alta correlación entre el rendimiento obtenido en MJ con el de los ambientes de menor rendimiento. La magnitud de la diferencia de rendimiento entre BA y MJ, en promedio a través de las tres campañas (7040 y 5219 kg ha⁻¹ para BA y MJ respectivamente), también coincide en la categorización realizada por Araus *et al.* (2002), en donde BA puede ser categorizado como un ambiente con bajo nivel de limitaciones para la expresión del rendimiento potencial, y MJ es un ambiente de moderado nivel de estrés.

El conjunto de cultivares evaluados en cada campaña y localidad mostró una amplia variabilidad en los niveles de rendimientos logrados (Fig. 4.3). En MJ el rendimiento de algunos genotipos, en las tres campañas, mostraron valores superiores a los 6000 kg ha⁻¹ y con un alto ITE (Fig. 4.3). El rendimiento fue más correlacionado con el ITE en MJ que en BA (Fig. 4.4). En BA, en particular para la campaña 2013, hubo cultivares con rendimientos por encima de 9000 kg ha⁻¹. Una gran variabilidad en rendimiento también ha sido encontrada en otros trabajos con cultivares de trigo que han estado sometidos a estrés hídrico severo (Kirigwi *et al.*, 2007) y en líneas doble-haploides evaluadas en cuatros ambientes contrastantes de alto rendimiento manejados sin deficiencias hídricas (García *et al.*, 2013).

Entre los componentes de varianza, la interacción G×A fue de menor magnitud frente a los efectos del ambiente y del genotipo (Tabla 4.5). Esta característica coincide con aquella encontrada en el Capítulo III de esta tesis, en donde se evaluaron solo cuatro cultivares en dos ambientes de distinto potencial de rendimiento y en dos condiciones hídricas (riego y seco). Del mismo modo, en un estudio realizado por García *et al.* (2013), donde se compararon cuatro ambientes de diferente potencial de rendimiento y sin deficiencia de agua, y en los cuales la magnitud de los rendimientos variaron desde cerca de 4000 kg ha⁻¹ hasta más de 14000 kg ha⁻¹, se encontró que los efectos del ambiente y del genotipo fueron superiores al peso relativo de la interacción G×A.

En cada campaña pudieron identificarse dos cultivares que estuvieron entre los mejores en ambas localidades. Esto demuestra que fueron tan buenos tanto en condiciones de

alto potencial como de moderado estrés hídrico. Además estos cultivares presentaron altos valores de ITE, lo que permite considerarlos como fuente importante de variabilidad genética para ambientes en donde la deficiencia de agua es un factor de relevancia.

No obstante, si se analiza la relación entre el rendimiento de los cultivares en MJ y BA (Fig. 4.3) esta no tuvo un buen ajuste, pero esto no invalida la idea de que aquellos cultivares (por ej.: los dos mejores) que anduvieron bien en un buen ambiente también lo hicieron en MJ con moderado nivel de estrés hídrico. Por su parte, ningún cultivar que estuvo entre los peores en un ambiente apareció como el mejor en el otro. Estas evidencias están en relación con el menor peso de la interacción G×A y posiblemente a que esta no es del tipo “*crossover*”.

En este estudio, la proporción de la variabilidad total explicada por la interacción G×A fue decreciendo desde 2005 a 2013. No hay evidencias en la literatura que muestren este tipo de comportamiento para cultivares evaluados en Argentina. A pesar de que se redujo la magnitud de la interacción G×A, la variabilidad genética fue en aumento a través de las campañas (Fig. 4.5), posiblemente esto puede deberse a la incorporación de material de origen extranjero, el cual fue aumentando respecto al de origen nacional con el transcurso del tiempo (Tabla 4.2). Esto es coincidente con el trabajo realizado por Manifiesto *et al.* (2001), quienes caracterizaron 105 cultivares de trigos Argentinos liberados entre 1932 y 1995, y demostraron que la diversidad genética del germoplasma no se redujo durante la última mitad del siglo XX. Similares resultados fueron encontrados en un estudio de cultivares de trigo en el Reino Unido liberados entre 1934 y 1994 (Domini *et al.*, 2000). Esto es importante ya que una reducción en la variabilidad genética puede traer aparejado una reducción de la plasticidad de los cultivos para responder a cambios en el clima, a la población de patógenos o las prácticas agrícolas.

El progreso genético relativo, respecto a los cultivares comunes fue alto para BA (1,79% año⁻¹, Fig. 4.4) y esto muestra alta ganancia genética en ambientes de alto potencial de rendimiento como BA, pero por el contrario el progreso en MJ no fue significativo, aunque los dos mejores genotipos identificados en cada campaña, generaron una diferencia de rendimiento, respecto a la media general del orden del 30% (Tabla 4.4). En este sentido, la selección de genotipos parece haberse realizado con un criterio de adaptación amplia a los ambientes, pero no ha sido específicamente dirigida para generar un alto progreso en

ambientes con moderado nivel de estrés hídrico como en MJ. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Fischer y Edmeades (2010), quienes demostraron que el mejoramiento genético produjo importantes ganancias en el rendimiento potencial de trigo en el Reino Unido y en México, aunque lo mismo no parece haber ocurrido en ambientes de secano en las Grandes Planicies de Norte América (Graybosch y Peterson, 2010) o en España (Acreche *et al.*, 2008).

La mayor variabilidad genotípica que posee el germoplasma más moderno de este estudio (campaña 2013), es una medida del potencial intrínseco del material, a partir del cual se puede seleccionar indirectamente a través de rasgos asociados con la tolerancia al estrés que aumenten la ganancia genética en ambiente con mayor nivel de restricciones hídricas.

En Argentina, la mayoría de los estudios realizados sobre caracteres asociados con mayor rendimiento, han sido evaluados en condiciones con bajo nivel de estrés hídrico (Slafer y Andrade, 1989; 1993; Calderini *et al.*, 1995; Abbate *et al.*, 1995; Abbate *et al.*, 1997; Calderini *et al.*, 1999; González *et al.*, 2003; Miralles y Slafer, 2007; Lázaro y Abbate, 2012; González *et al.*, 2014; García *et al.*, 2014). Si bien está establecido que el progreso genético en rendimiento es menor en ambientes con limitaciones que en ausencia de ellas, no es sorprendente que en el país se observe un bajo o nulo progreso en condiciones de moderado estrés hídrico como en MJ. Los programas de mejoramiento genético parecen haber capitalizado aquellos estudios para mejorar rendimiento en condiciones de ambientes de alto potencial. No obstante, es necesario conducir estrategias de selección a partir de rasgos fisiológicos que determinen un mayor progreso en estos ambientes. Algunos de ellos fueron evaluados en el Capítulo III de esta tesis y se encuentran ampliamente documentados en la literatura (ver por ej.: Araus *et al.*, 2002; 2008; Cattivelli *et al.*, 2008; Hall y Richards, 2013; Abdolshahi *et al.*, 2015; del Pozo *et al.*, 2016).

Interacción entre efectos de genotipo y ambiente hídrico. Integración de resultados

En este capítulo se analizó la magnitud de la interacción entre el genotipo y el ambiente hídrico (G×A) comparando dos localidades que difieren en la oferta hídrica durante

el ciclo del cultivo y aproximadamente 40 cultivares durante tres campañas. También se cuantificó la ganancia genética en cada localidad.

Los principales resultados muestran que la magnitud de la interacción $G \times A$ fue menor que la de cada componente de varianza por separado. La característica del conjunto de datos analizados demuestra que aquellos cultivares promisorios en ambientes de alta oferta hídrica también son ventajosos en ambientes con moderado nivel de estrés hídrico.

La tasa de incremento del rendimiento en Argentina para la serie histórica 1969-2017 ha sido de $36 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, esta ganancia resume tanto la mejora en las condiciones de manejo como en la mejora genética. En el primer caso, la incorporación del sistema de siembra directa, el mayor uso de fertilizantes y la mejora en las técnicas de protección del cultivo han colaborado de manera sustancial al incremento de rendimientos a través del tiempo. Por otro lado, hacia el año 2000 hubo otro cambio tecnológico importante en el cultivo de trigo, la introducción de cultivares de origen francés lo que permitió que la tasa de aumento del rendimiento de trigo en Argentina sea superior a la de países como EE.UU o la lograda a nivel mundial (Abbate *et al.*, 2017). No obstante, cuando se analizó, la ganancia genética en los dos ambientes que difieren en la oferta hídrica, esta fue positiva en Balcarce, pero no fue significativa en la situación con moderado nivel de estrés hídrico como el de Marcos Juárez. Esto último pone en evidencia la necesidad de incorporar en los programas de mejoramiento genético estrategias que combinen caracteres secundarios asociados con rendimiento en ambientes con estrés hídrico. El incremento en la variabilidad genética para la serie de años analizados (Fig. 4.5) supone la existencia de un gran espectro caracteres que pueden ser explotados para incrementar la ganancia genética en estos ambientes.

CONCLUSIONES

A partir de datos de rendimiento de un importante número de cultivares en tres campañas y en dos ambientes que contrastan en a oferta hídrica, no se rechaza la hipótesis que la magnitud del efecto de la interacción $G \times A$ es menor a los efectos individuales del genotipo y del ambiente sobre la variabilidad total del rendimiento en cultivares de trigo sometidos a distinto nivel de estrés hídrico. Esto significa que aquellos cultivares promisorios en ambientes de mayor potencial también tienen chance de ser buenos en ambientes

con moderado nivel de estrés hídrico. Sin embargo, el progreso genético, en este tipo de ambientes no ha sido importante a pesar de que existe una gran variabilidad genética entre los materiales disponibles en la actualidad. Esto pone en evidencia que la selección de cultivares no solo debe orientarse directamente a través del rendimiento, sino que debe complementarse con caracteres secundarios relacionados con la adaptación al estrés. Algunos de estos rasgos fueron identificados en el Capítulo III y merecen mayor atención en los programas de mejora genética.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES GENERALES

La deficiencia de agua provoca efectos negativos sobre el rendimiento en trigo y este factor de estrés es una limitante importante para vastas regiones del país y del mundo, y de acuerdo a las tendencias futuras sus efectos perjudiciales se incrementarán en el marco de los pronósticos de cambio climático.

En esta tesis, la magnitud de los efectos de la sequía sobre el rendimiento del cultivo de trigo, fueron evaluados considerando al NG como el producto entre: (i) la duración del período de crecimiento de las espigas (DPCE), (ii) la tasa de crecimiento del cultivo durante esa etapa (TCC), (iii) la partición del peso seco a espigas (PESP), y (iv) el número de granos por unidad de peso seco de espigas producido, el cual se considera un factor de fertilidad de las espigas (FE). Por otro lado, el PG fue analizado como el producto entre: (i) su peso potencial (*i.e.* el peso que puede alcanzar el grano sin limitaciones de asimilados para su llenado) y (ii) el grado en que el llenado está limitado por la capacidad de los destinos (*i.e.* el complemento del grado de limitación por fuente). En todos los casos se comprobó que NG es el componente más asociado con las variaciones en el rendimiento.

En una primera instancia (Capítulo II), los efectos de la deficiencia de agua se estudiaron considerando un solo cultivar, sometido a estrés hídrico en diferentes ambientes que poseen características climáticas contrastantes. El peso seco de las espigas al final de su periodo de crecimiento se asocia de manera positiva y significativa con NG en condiciones de alta oferta hídrica, pero esta relación pierde fuerza cuando se consideran condiciones donde la oferta de agua es limitada. El estrés hídrico no solo afecta la disponibilidad de asimilados para el crecimiento de las espigas, sino que también genera efectos reductores adicionales sobre NG que dependen de las características climáticas del ambiente. La magnitud de este efecto puede ser modelada considerando una variable climática que resume las condiciones de cada ambiente. De un total de catorce variables evaluadas, el déficit de presión de vapor es la que menor error produce en la estimación de NG cuando existe estrés hídrico. Si bien algunos trabajos realizados por otros autores, muestran que el estrés hídrico opera principalmente a través de una reducción en el suministro de asimilados a las espigas durante el PCE y pueden producir una reducción adicional en el número de granos,

estos efectos no han sido claramente estudiados en presencia de estrés hídrico y en ambientes que contrastan climáticamente. Además, tampoco se han establecido hasta el presente relaciones como las encontradas en esta tesis, las cuales permiten modelar los efectos de variables climáticas que caracterizan el ambiente donde se genera el estrés. El modelo establecido por la Ec. [22], puede ser de utilidad para conocer y estimar el rendimiento de trigo en regiones donde la deficiencia de agua es un factor limitante de la producción. Utilizando la Ec [22] puede establecerse que similares reducciones en el PSE para dos ambientes como Córdoba y Balcarce, producirían caídas en NG mayores en Córdoba como consecuencia de mayor déficit de presión de vapor durante el PCE.

En el Capítulo III de esta tesis, se estudió la respuesta del rendimiento en condiciones de estrés hídrico en cuatro cultivares con estrategias contrastantes en la composición de sus componentes ecofisiológicos (se considera estrategia a la distinta combinación de componentes ecofisiológicos). En coincidencia con lo establecido en el Capítulo II, la deficiencia de agua no afecta la fertilidad de las espigas, ni la duración del período de crecimiento de las espigas. En condiciones de estrés hídrico, la combinación de alto peso seco de espigas al final de su período de crecimiento, junto a la alta capacidad de incrementar la partición hacia las espigas durante el período en que estas están creciendo, son estrategias que permiten sostener un alto NG y por consiguiente mayor rendimiento. Por su parte, no se detectaron efectos de la condición hídrica sobre el peso potencial del grano y sobre la capacidad de la fuente durante el período de llenado de los granos. No obstante, algunas interacciones detectadas merecen tomar con más precaución estos últimos resultados. Niveles de estrés hídrico como los generados en Córdoba pueden reducir el peso potencial del grano y la magnitud de esta respuesta es genotipo dependiente. Por su parte, las limitaciones a nivel de la fuente pueden ser mucho más importantes en ambientes como el de Balcarce, con mayor potencial de rendimiento. En respuesta directa a la hipótesis planteada en el Capítulo III, se establece que la combinación de componentes ecofisiológicos del rendimiento de un cultivar que confieren mayor productividad en condiciones potenciales, también son eficaces ante deficiencias de agua.

De acuerdo a los resultados establecidos en el Capítulo III, en donde se encontró que para el rendimiento la magnitud de la interacción cultivar \times nivel de agua fue significativa, pero de menor peso relativo que los efectos individuales del cultivar y del nivel hídrico, y que el cultivar que produjo mayor rendimiento con riego siguió siendo uno de los que pre-

sentó mayor rendimiento en condiciones de sequía (Puntal); se decidió analizar, en el Capítulo IV, un conjunto mayor de cultivares (entre 39 a 50), en dos ambientes que contrastan en la oferta hídrica durante el ciclo del cultivo. El objetivo fue cuantificar la magnitud de la interacción Genotipo \times Ambiente hídrico. En este caso, los ambientes fueron caracterizados como de alta oferta hídrica (Balcarce) y con moderado nivel de estrés hídrico (Marcos Juárez). El estudio se condujo para una serie de campañas que establecen un período de ocho años, por lo que adicionalmente pudo estimarse la ganancia genética en cada ambiente. En cada campaña analizada el rendimiento promedio de todos los cultivares fue siempre superior en Balcarce respecto a Marcos Juárez, dada las diferencias en la oferta hídrica. Por consiguiente, la elección de estos dos ambientes pudo ser utilizada para la caracterización de la interacción Genotipo \times Ambiente hídrico. En este sentido se establece que su magnitud es menor que la de cada componente de varianza por separado, y que no es de tipo “*crossover*”. Además, otra característica que se destaca del análisis, es la reducción en la magnitud de la interacción y el incremento en la variabilidad genética a través del período analizado. Esto último puede estar relacionado con la incorporación de material de origen extranjero dado en las últimas décadas. En el ambiente de mayor potencial u oferta hídrica (Balcarce), la ganancia genética lograda es significativa, pero en el ambiente de moderado estrés hídrico no se manifiesta tal ganancia aparente. Los resultados ponen de manifiesto que algunos cultivares que se destacan como de alto rendimiento en ambos ambientes, pueden ser utilizados como fuente de variabilidad para la tolerancia al estrés en futuros estudios, a partir de rasgos o caracteres secundarios que complementen el análisis del rendimiento.

BIBLIOGRAFÍA

- Abbate P.E., F.H. Andrade y Culot J.P. 1994. Determinación del rendimiento en trigo. Boletín Técnico 133, INTA, Centro Regional Bs. As. Sur, 17 pp.
- Abbate P.E., Andrade F.H. and Culot J.P. 1995. The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. *J. Agric. Sci.*, 124:351-360.
- Abbate P.E., Andrade F.H., Culot J.P. and Bindraban P.S. 1997. Grain yield in wheat: Effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Res.*, 54:245-257.
- Abbate P.E., Andrade F.H., Lázaro L., Bariffi J.H., Berardocco H.G., Inza V.H. and Maturano F. 1998. Grain yield increase in recent argentine wheat cultivars. *Crop Sci.*, 38:1203-1209.
- Abbate P.E., Cantarero M.G., Lázaro L., Dardanelli J.L., Suero E.E. y Bariffi J.H. 2001a. Efectos del estrés hídrico en la determinación del número de granos en trigo. *Actas V Congreso Nacional de Trigo y III Simposio Nacional de Cereales de Siembra Otoño-Invernal*. Carlos Paz, Córdoba, 28-26 de Setiembre de 2001.
- Abbate P.E., Lázaro L., Montenegro A.A., Gutheim F., Demotes-Mainard S., de Pablo M.C. y Bariffi J.H. 2001b. Potencial productivo de cultivares nacionales y extranjeros, *En: 18° Jornada de actualización profesional en el cultivo de trigo*, Mar del Plata, INTA EEA Balcarce, FCA UNMdP, CIAM. Pp 13-20.
- Abbate P.E. 2004. Agroclima: a program for calculating evaporation by the FAO Penman-Monteith method from spreadsheets or programming languages (In Spanish). *In G. Murphy, editor. Proceedings of the 10th Argentina and 4th Latin American Meeting of Agrometeorology*. Mar del Plata, Argentina. 13-15 Oct. Paper 238.
- Abbate P.E., Dardanelli J.L., Cantarero M.G., Maturano M, Melchiori R.J.M. and Suero E.E. 2004. Climatic and water availability effects on water-use efficiency in wheat. *Crop Sci.*, 44:474-483.
- Abbate P.E., Lázaro L., Montenegro A.A., Bariffi J.H. and Gutheim F. 2005. Potential yield of argentine vs, foreign wheat cultivars. *7° Intenational Wheat Conference*. Mar del Plata, Bs. As., Argentina, 1 pp.

- Abbate P.E., Cardos M.J. y Campaña L.E. 2017. El trigo, su difusión, importancia como alimento y consumo. En: Manual del cultivo de trigo. Ed. Divito A. y García F. O. Instituto Internacional de Nutrición de Plantas Programa Latinoamérica Cono Sur (IPNI), Acassuso, Buenos Aires, Argentina. Pp 7-19.
- Abbate P.E. 2017. Bases ecofisiológicas del manejo del cultivo de trigo en la región pampeana. En: Manual del cultivo de trigo. Ed. Divito A. y García F. O. Instituto Internacional de Nutrición de Plantas Programa Latinoamérica Cono Sur (IPNI), Acassuso, Buenos Aires, Argentina. Pp 33-52.
- Abdolshahi R., Safarian A., Nazaroi M., Pourseyedi S. and Mohamadi-Nehad G. 2015. Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using different multivariate methods. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 59(5):685-704.
- Acreche M.M., Briceño-Felix G., Sanchez J.A.M. and Slafer G.A. 2008. Physiological bases of genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain. *Europ. J. Agron.*, 28:162-170.
- Aisawi K.A.B., Reynolds M.P., Singh R.P. and Foulkes M.J. 2015. The physiological basis of the genetic progress in yield potential of CIMMYT spring wheat cultivars from 1966 to 2009. *Crop Sci.*, 55:1749-1764.
- Allen R.G., Pereira L.S., Raes D. and Smith M. 1998. Reference evapotranspiration (ET₀). En: *Crop evapotranspiration: Guidelines for computing crop water requirements*. FAO, Irrigation and Drainage Paper 56. Rome, Italy. Pp. 15–86
- Andrade F.H., Echarte L. Rizzalli R. Della Maggiora A. and Casanovas M. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Sci.*, 42:1173-1179.
- Andrade J.F. and Satorre E.H. 2015. Single and double crop systems in the Argentine Pampas: Environmental determinants of annual grain yield. *Field Crop Res.*, 177:137-147.
- Angus J.F. and Moncur M.W. 1977. Water stress and phenology in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 28:177-181.
- Araus L.A. 2002. Plant breeding and drought in C3 cereals: What should we breed for?. *Ann. Bot.*, 89:925-940.

- Araus L.A., Slafer G.A., Royo C. and Serret D. 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 27:377-412.
- Austin R.B., Bingham J., Blackwell R.D., Evans L.T. Ford M.A., Morgan C.L. and Taylor M. 1980. Genetic improvement in winter wheat yield since 1900 and associated physiological changes. *J. Agric. Sci.*, 94:675-689.
- Austin R.B., Ford M.A. and Morgan C.L. 1989: Genetic improvement in the yield of winter wheat: A further evaluation. *J. Agric. Sci.*, 112:295-301.
- Balzarini M., Gonzalez L., Tablada M., Casanoves F., Di Rienzo J.A. y Robledo C.W.. 2008. Infostat. Manual del Usuario. Córdoba, Argentina. Ed. Brujas. 336 pp.
- Beche E., Benin G., da Silva C.L., Munaro L.B. and Marchese J.A. 2014. Genetic gain in yield and changes associated with physiological traits in Brazilian wheat during the 20th century. *Eur. J. Agron.*, 61:49–59.
- Bidinger F., Musgrave R.B. and Fischer R.A. 1977. Contribution of store pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature*, 270:431-433.
- Blade S. and Baker R. 1991. Kernel weight response to source-sink change in spring wheat. *Crop Sci.*, 1991. 1117-1120.
- Blum A. 1983. Breeding programs for improving crop resistance to water stress. In *C.D. Raper Jr and P.J. Kramer editors, Crop Reactions to Water and Temperature Stresses in Humid, Temperate Climates*. Westview Press, Boulder, Colorado. P. 263-276.
- Blum A. and Pnuel P. 1990, Physiological attributes associated with drought resistance of wheat cultivars in a Mediterranean environment. *Aust. J. Agric. Res.*, 41: 799–810.
- Blum A. 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica*, 100:77-83.
- Borrás L., Slafer G.A. and Otegui M.E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative appraisal. *Field Crop Res.*, 86:141-146.
- Boyer J.S. and Westgate M.E. 2004. Grain yields with limited water. *J. Exp. Bot.*, 55(407):2385-2394.

- Brancourt-Houmel M., Doussinault G. Lecomte C., Berard P., Le Buanec B. and Trottet M. 2003. Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1943 to 1992. *Crop Sci.*, 43:37-45.
- Brisson N., Gate P., Gouache D., Charmet G., Oury F.X. and Huard F. 2010. Why are wheat yields stagnating in Europe. A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Res.*, 119:201–212.
- Brisson N., Guevara E., Meira S, Maturano M. and Coca G. 2001. Response of five wheat cultivars to early drought in the Pampas. *Agronomie*, 21:483-495.
- Brooking I.R. and Kirby E.J.M. 1981. Interrelationships between stem and ear development in winter wheat: the effect of a Norin 10 dwarfing gene, Gai/Rht2. *J. Agric. Sci.*, 97:373-381.
- Calderini D.F., Dreccer M.F. and Slafer G.A. 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breeding*, 114:108-112.
- Calderini D.F. and Slafer G.A. 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield?. *Euphytica*, 107:51-59.
- Cantarero M.G., Abbate P.E. and Balzarini M. 2016. Effect of water stress during the spike growth period on wheat yield in contrasting weather. *Int. J. Env. Agric. Res.*, 2:22-37.
- Cartelle J., Pedró A., Savin R. and Slafer G.A. 2006. Grain weight response to post-anthesis spikelet-trimming in a old and modern wheat under Mediterranean conditions. *Europ. J. Agron.*, 25:365-371.
- Cattivelli L., Rizza F., Badeck F., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Francia E., Mare C., Tondelli A. and Stanca A.M. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: A integrated view from breeding to genomics. *Field Crop Res.*, 105:1-14.
- Caviglia O.P., Melchiori R.J.M., Barbagelata P.A. and Papparotti O.F. 2001. Grain number determination under different water availability during spike growth period (In Spanish). *En: J. E. Nisi & O. J. Rubiolo, editors. Proceedings of the 5th National Congress of Wheat and 3th National Symposium on Cereals Autumn-Winter Sowing*. Carlos Paz, Argentina 28-26 Sep. Paper 17.

- Cober E.R. and Morrison M.J. 2015. Genetic improvement estimates, from cultivar \times crop management trials, are larger in high-yield cropping environments. *Crop Sci.*, 55:1425-1434.
- Cornelius P.L., Crossa J. and Seyedsadr M.S. 1996. Statistical test and estimates of multivariate models for GE interaction. In: *Genotype-by-Environment Interaction*. Kang, M.S. y Gauch, H.G., Jr (eds). CRC Press, Boca Raton, Florida, pp: 199-234.
- Cox T.S., Shoryer R.J., Ben-Hui L., Sears R.G. and Martin T.J. 1988: Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987. *Crop Sci.*, 28:756-560.
- Crespo-Herrera L.A., Crossa J., Huerta-Espino J., Autrique E., Mondal S., Velu G., Vargas M., Braun H.J. and Singh R.P. 2017. Genetic yield gains in CIMMYT's international elite spring wheat yield trials by modeling the genotype \times environment interaction. *Crop Sci.*, 57:789-801.
- Dardanelli J.L., De la Casa A.C., Ateca M.R., Zanvetor R., Nuñez Vazquez F. and Salas H.P. 1992. Validación del balance hidrológico versátil para la sucesión sorgo-soja bajo dos sistemas de labranza. *Rev. Agr. Manfredi y Marcos Juárez (Argentina)*, 7:20–29.
- del Pozo A., Yañez A., Matus I.A. Tapia G., Castillo D., Sanchez-Jardon L. and Araus J.L. 2016. Physiological traits associated with yield wheat potential and performance under water-stress in a Mediterranean environment. *Front. Plant Sci.*, 7:987.
- Demotes-Mainard S., Jeuffroy M.H. and Robin S. 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.
- Demotes-Mainard S. and Jeuffroy M.H. 2004. Effects of nitrogen and radiation dry matter ation and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat. *Field Crop Res.*, 87:221-233.
- Domini P., Law J.R., Koebner R.M.D., Reeves J.C. and Cooke R.J.. 2000. Temporal trends in the diversity of UK wheat. *Theor Appl. Genet.*, 100:912-917.
- Easterling D.R., Meehl G.A., Parmesan C., Changon S.A., Karl T.R. and Mearns L.O. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289(5487):2068-2074.

- Eberhart S.A. and Russel W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.*, 6:36-40.
- El Hafid R., Smith D.H., Karrou M. and Samir K. 1998. Physiological responses of spring durum wheat cultivars to early-season drought in Mediterranean environment. *Ann. Bot.*, 81:363-370.
- FAO. 2009. High-Level Expert Forum on “How to Feed the World in 2050”. [http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/expert_paper/How to Feed the World in 2050.pdf](http://www.fao.org/fileadmin/templates/wsfs/docs/expert_paper/How_to_Feed_the_World_in_2050.pdf)
- Finlay K.W. and Wilkinson A.A. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding program. *Austr. J. Agric. Res.*, 14:742–754.
- Fischer R. A. 1973. The effect of water stress at various stages of development on yield processes in wheat. *In: Slatyer RO, editor, Plant response to climatic factors. UNESCO, Paris.* p. 233-241.
- Fischer R.A. 1975. Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading, *Crop Sci.*, 15:607-613.
- Fischer R.A. and HilleRisLambers D. 1978. Effects of environments and cultivar on source limitation to grain weight in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 29:443-458.
- Fischer R.A. 1981. Optimizing the use of water and nitrogen through breeding of crops. *Plant Soil*, 58: 249-278.
- Fischer R.A. 1983. Growth and yield of wheat, *In: Potential productivity of field crops under different environments*, International Rice Research Institute, Los Baños, Philippines, Smith W,H, & Banta S,J, (Eds.). Pp 129-154.
- Fischer R.A. 1984. Growth and yield of wheat, *In: Proceedings of a Symposium on Potential Productivity of Field Crops under Different Environments*, Pp, 129-154, Los Baños, Philippines: International Rice Research Institute,
- Fischer, R.A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influences of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.*, 105:447-461.
- Fischer R.A. 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. *Field Crop Res.*, 33:57-80.

- Fischer R.A. 2007. Understanding the physiological basis of yield potential in wheat. *J. Agric. Sci.*, 145:99-113.
- Fischer R.A. and Stockman Y.M. 1986. Increased kernel number in Norin 10-derived dwarf wheat: evaluation of the cause. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13:767-784.
- Fischer R.A. and Edmeades G.O. 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci.*, 50:S85-S-S98.
- Fischer R.A. 2011. Wheat physiology: a review a recent development. *Crop Pasture Sci.*, 62:95-114.
- Foulkes M.J., Slafer G.A., Davies W.J., Berry P.M., Bradley R.S., Martre P., Calderini D.F., Griffiths S. and Reynolds M.P. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.*, 62(2):469-486.
- Gallagher J.N. and Biscoe P.V. 1978. Radiation absorption, growth and yield of cereals. *J. Agric. Sci.*, 91:47-60.
- García del Moral L.F., Rharrabti Y., Villegas D. and Royo C. 2003. Evaluation of grain yield and its components in durum wheat under mediterranean conditions: An ontogenic approach. *Agron. J.*, 95:266-274.
- García G.A., Hasan A.K., Puhl L.E., Reynolds M.P., Calderini D.F. and Mirralles D.J. 2013. Grain yield potential strategies in a elite wheat double-haploid population grown in contrasting environments. *Crop Sci.*, 53:2577-2587.
- García G.A., Serrago R.A., Gonzalez F.G., Slafer G.A., Reynolds M.P. and Mirralles D.J. 2014. Wheat grain number: Identification of favourable physiological traits in a elite double-haploid population. *Field Crop Res.*, 168:126-134.
- Gifford R., Bremner P. and Jones D. 1973. Assessing photosynthetic limitation to grain yield in a field crop. *Aust. J. Agric. Res.*, 24, 297-307.
- González F.G., Slafer G.A. and Miralles D.J. 2003. Floret development and spike growth as affected by photoperiod during stem elongation in wheat. *Field Crops Res.*, 81:29-38.
- González F.G., Terrile I.I. and Falcón M.O. 2011. Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): Variation in modern Argentinean wheats. *Crop Sci.*, 51:1693-1702.

- González F.G., Aldabe M.L., Terrile I.I. and Rondanini D.P. 2014. Grain weight response to different postflowering source:sink ratio in modern high yielding argentinean wheats differing in spike fuiling efficiency. *Crop Sci.*, 54:297-309.
- Graybosch R.A. and Peterson C.J. 2010. Genetic improvement in winter wheat yields in the Great Plains of North America, 1959–2008. *Crop Sci.* 50:1882–1890.
- Hall A.J. and Richards R.A. 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crop Res.*, 143:18-33.
- Hawkesford M.J., Araus J.L., Park R., Calderini D., Miralles D., Shen T., Zhang J. and Parry M.A.J. 2013. Prospects of doubling global wheat yield. *Food and Energy Security*, 2:34-48.
- Hsiao T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24:549-570.
- Idso S.B., Jackson R.D., Pinter P.J., Reginato R.J. and Hatfield J.L. 1981. Normalizing the stress-degree-day parameter for environmental variability. *Agric. Meteorol.*, 24, 45-55.
- INASE. 2016. Red de ensayos comparativos de variedades de trigo. Publicado en internet, www.inase.gov.ar/index.php?option=com_content&view=article&id=102&Itemid=91. Activo octubre de 2015.
- Jensen H.E., Svendsen H., Jensen S.E. and Mogensen V.O. 1990. Canopy air-temperature of crops grown under different irrigation regimes in a temperate humid climate. *Irrig. Sci.*, 11:181-188.
- Kang M.S. 1990. Understanding and utilization of genotype-by-environment interaction in plant breeding. In. *Genotype-by-environment interaction in plant breeding*. Kang, M.S (ed.), pp: 52-68.
- Kang M.S. 1998. Using genotype-by-environment interaction for crop cultivar development. *Adv. Agron.*, 62:199-252.
- Kang M.S. 2002. Genotype-environment interaction: Progress and prospects. Kang M.S. (ed.) CABI Publishing, New York, pp. 221-243.
- Kemalian A.R., Stöckle C.O. and Huggins D.R. 2004. Variability of barley radiation-use efficiency. *Crop Sci.*, 44:1662-1672.

- Kirigwi F.M., Van Ginkel M., Brown-Guedira G., Gill B.S., Paulsen G.M. and Fritz A.K. 2007. Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Mol Breeding*, 20:401-413.
- Koonjul P.K., Mihas J.S., Nunes C., Sheoran I.S. and Saini H.S. 2005. Selective transcriptional down-regulation of anther invertases precedes the failure of pollen development in water-stressed wheat. *J. Exp. Bot.*, 56(409):179-190.
- Kruk B.C., Calderini D.F. and Slafer G.A. 1997. Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected by post-anthesis defoliation. *J. Agric. Sci.*, 128(3):273-281.
- Laing D.R. and Fischer R.A. 1977. Adaptation of semidwarf wheat cultivars to rainfed conditions. *Euphytica*, 26:129-39.
- Lázaro L. 1996. Determinación del rendimiento de trigo ante cambios en la disponibilidad de nitrógeno generados por distintos cultivos antecesores. M.Sc. thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Lázaro L., Abbate P.E., Cogliatti D.H. and Andrade F.H. 2010. Relationship between yield, growth and spike weight in wheat under phosphorus deficiency and shading. *J. Agric. Sci.*, 148:83-93.
- Lázaro L. and Abbate P.E. 2012. Cultivar effects on relationship between grain number and photothermal quotient or spike dry weight in wheat. *J. Agric. Sci.*, 150:442-459.
- Lázaro L., Abbate P.E. and Benson S. 2016. Ecophysiological yield components in wheat cultivars under variable phosphorus availability. *Int. J. Env. Agric. Res.*, 2(5):67-77.
- Lopes M.S., Reynolds M.P., Jalal-Kamali M.R., Moussa M., Feltaous Y., Tahir I.S.A., Barma N., Vargas M., Mannes Y. and Braum M. 2012. The yield correlations of selectable physiological traits in a population of advanced spring wheat lines grown in warm and drought environment. *Field Crop Res.*, 128:129-136.
- Ma Y.Z., MacKown C. and Van Sanford D.A. 1990. Sink manipulation in wheat. Compensatory changes in kernel size. *Crop Sci.*, 30. 1099-1105.
- Maas E.V. and Grieve C.M. 1990. Spike and leaf development in salt-stressed wheat. *Crop Sci.*, 30:1309-1313.

- MAGyP. 2017. Estimaciones Agrícolas. Publicado en internet.
<http://datosestimaciones.magyp.gob.ar/reportes.php?reporte=Estimaciones>. Activo octubre de 2017.
- Magrín G. 1990. Facteurs de Stress Agissant sur la Production du Blé en Argentine, Evaluation de Mecanismes d'adaptation a la secheresse. Thèse Doct. Ing. ENSA, Montpellier, 80 pp.
- Manès Y., Gomez H.F., Puhl L., Reynolds M., Braun H.J. and Tretowan R.. 2012. Genetic yield gains of the CIMMYT international semi-arid wheat yield trials from 1994-2010. *Crop Sci.*, 52:1543-1552.
- Manifiesto M.M., Schlatter A.R., Hopp H.E., Suárez E.Y. and Dubcovsky J. 2001. Quantitative evaluation of genetic diversity in wheat germplasm using molecular markers. *Crop Sci.*, 41:682-690.
- Mariotti J.A. 1986. Fundamentos de genética biométrica. Aplicaciones al mejoramiento genético vegetal. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C. 152 p.
- Martino D.L., Abbate P.E., Cendoya M.G., Gutheim F., Mirabella N.E. y Pontaroli A.C. 2015. Wheat spike fertility : inheritance and relationship with spike yield components in early generations. *Plant Breeding*, 134:234-270.
- Matus I., Mellado M., Pinares M., Madariaga R., and del Pozo A. 2012. Genetic progress in winter wheat cultivars released in Chile from 1920 to 2000. *Chilean J. Agric. Res.* 72:303-308.
- Miralles D.J., Richards R.R. and Slafer G.A. 2000. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.*, 27:931-940.
- Miralles D.J. and Slafer G.A. 2007. Sink limitations to yield in wheat: How could it be reduced ?. *J. Agric. Sci.*, 145:139-149.
- Munns R. and Richards R.A. 2007. Recent advances in breeding wheat for drought and salt stresses. En: *Advances in molecular breeding toward drought and salt tolerant crops*, (eds.). Jenks, M.A.; Hasegawa, P.M. and Jain, S.M., The Netherlands, pp. 565-585.

- O'Connell M.G., O'Leary G.J., Whitfield D.M. and Connor D.J. 2004. Interception of photosynthetically active radiation and radiation-use efficiency of wheat, field pea and mustard in a semi-arid environment. 2004. *Field Crop Res.*, 85:111-124.
- Ortiz R., Trethowan R., Ortiz Ferrara G., Iwanaga M., Dodds J.H., Crouch J.H., Crossa J. and Braun H. 2007. High yield potential, shuttle breeding, genetic diversity, and a new international wheat improvement strategy. *Euphytica*, 157:365-384.
- Patterson H.D. and Thompson R. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*, 545-554.
- Rajaram S., Braun H.J. and van Ginkel M. 1996. CIMMYT's approach to bread for drought tolerance. *Euphytica*, 92:147-153.
- Rawson H.M. and Bagga A.K. 1979. Influence of temperature between floral initiation and flag leaf emergence on grain number in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 6:391-400.
- Reynolds M.P., Rajaram S. and Sayre K.D. 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.P., Mujeeb-Kazi A. and Sawkin M. 2005. Prospects for utilising plant adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought -and salinity- prone environments. *Ann. App. Biol.*, 146:239-259.
- Richards R.A. 1996. Defining selection criteria to improve yield under drought. *Plant Growth Regul.*, 20:87-166.
- Robertson M.J. and Giunta F. 1994. Responses of spring wheat exposed to pre-anthesis water stress. *Aust. J. Agric. Res.*, 45:19-35.
- Rose T., Nagler S. and Kage H. 2017. Yield formation of Central-European winter wheat cultivars on a large scale perspective. *Europ. J. Agron.*, 86:93-102.
- Salvagiotti S. and Miralles D.J. 2008. Radiation interception, biomass production and grain yield as affected by the interaction of nitrogen and sulfur fertilization in wheat. *Europ. J. Agron.*, 28:282-290.
- Sandaña P. and Pinochet D. 2011. Ecophysiological determinants of biomass and grain yield of wheat under P deficiency. *Field Crop Res.*, 120:311-319.

- Savin R. and Slafer G.A. 1991. Shading effects on the yield of an Argentinean cultivar. *J. Agric. Sci.*, 116:1-7.
- Savin R., Satorre E.H., Hall A.J. and 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.
- Sayre K.D. 1996. The role of crop management research in CIMMYT in addressing bread wheat yield potential issues. *In: Reynolds, M.P.; S. Rajaram and A. McNab eds. Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers. Mexico D.F.: CIMMYT, 203-208.*
- Sayre K.D., Rajaram S. and Fischer R.A. 1997. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico. *Crop Sci.*, 37: 36-42.
- Shearman V.J., Sylvester-Bradley R., Scott R.K. and Foulkes M.J. 2005. Physiological processes in wheat yield progress in the UK. *Crop Sci.*, 45:175-185.
- Singh R.P., Huerta-Espino J., Sharma R., Joshi A.K. and Tretowan R. 2007. High yielding spring bread wheat germplasm for global irrigated and rainfed production system. *Euphytica*, 157:351-363.
- Slafer G.A. and Andrade F.H. 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *Field Crop Res.*, 21:289-296.
- Slafer G.A., Andrade F.H. and Satorre E.H. 1990. Genetic-improvement effects on preanthesis physiological attributes related to wheat grain yield. *Field Crop Res.*, 23:255-263.
- Slafer G.A. and Andrade F.H. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crop Res.*, 31:351-367.
- Slafer G.A., Satorre E.H. and Andrade F.H. 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. *In: G.A, Slafer (Ed.), Genetic improvement of field crops*, Marcel Dekker, Inc, New York-Basel-Hong Kong, G.A. Pp, 1-67.
- Slafer G.A. and Araus J.L. 2007. *In: J.H.J. Spiertz, P.C. Struik and H.H. van Laar (eds.), Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations*, 147-156.

- Soil Survey Staff. 2003. *Keys to Soil Taxonomy*. 9th edition. Washington, DC: USDA and Natural Resources Conservation Service.
- Steel R.G., Torrie J.H. and Dickey D.A. 1980. *Principals and procedures of statistics: A biometrical approach*. Mc Grow-Hill Book Company, New York. 663 pp.
- Subrahmanyam D., Subash N., Haris A. and Sikka A.K. 2006. Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica*, 44:125-129.
- Thorne G.N. and Wood D.W. 1987. Effects of radiation and temperature on tiller survival, grain number and grain yield in winter wheat. *Ann. Bot.*, 59:413-426.
- van den Boogaard R., Veneklaas E.J., Peacock J.M. and Lambers H. 1996. Yield and water use of wheat (*Triticum aestivum*) in a Mediterranean environment: cultivar differences and sowing density effects. *Plant Soil*, 2:251-262.
- West T.B., Welch K.B. and Galecki A.T. 2015. *Linear mixed models: A practical guide using statistical software*. Boca Raton, USA. Ed. Chapman & Hall/CRC. 440 pp.
- Whitechurch E.M., Slafer G.A. and Miralles D.J. 2007. Variability in the duration of stem elongation in wheat and barley genotypes. *J. Agron. Crop. Sci.*, 193:138-145.
- Whitfield D.M. and Smith C.J. 1989. Effects of irrigation and nitrogen on growth, light interception and efficiency of light conversion in wheat, light interception and efficiency of light conversion in wheat. *Field Crops Res.* 20:279–295.
- Willey R.W. and Holliday R. 1971. Plant population, shading and thinning studies in wheat. *J. Agric. Sci.*, 77:453-461.
- Xiao Y.G., Qian Z.G. Wu K., Liu J.J., Xia X.C., Ji W.Q. and He Z.H. 2012. Genetic gains in grain yield and physiological traits of winter wheat in Shandong Province, China, from 1969 to 2006. *Crop Sci.*, 52:44-56.
- Youssefian S., Kirby E.J.M. and Gale M.D. 1992. Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. II: Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Res.*, 28:191-210.
- Zinselmeier C., Westgate M.E., Shussler J.R. and Jones R.J. 1995. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize ovaries. *Plant Physiol.*, 107:385-391.