

Relación entre el peso de los granos y el coeficiente de fertilidad de la espiga en trigo (*Triticum aestivum* L): Estudio de sus determinantes ecofisiológicos

Tesina del

Alumno

Luciana Noemí Gazaba

Este trabajo ha sido presentado
como requisito para la obtención del título de

INGENIERO AGRONOMO

Carrera: Ingeniería Agronómica

Escuela de Ciencias Agrarias, Naturales y Ambientales.

Universidad Nacional del Noroeste de la Provincia de Buenos Aires.

Pergamino,de de 2013.-

Relación entre el peso de los granos y el coeficiente de fertilidad de la espiga en trigo (*Triticum aestivum* L): Estudio de sus determinantes ecofisiológicos

Tesina del

Alumno

Luciana Noemí Gazaba

Aprobada por el Tribunal Evaluador de Tesina

.....

.....

Dra Fernanda G
González
Director

Agradecimientos:

Es oportuno agradecer la ayuda incondicional de todas aquellas personas que hicieron factible la realización de este proyecto. A mi directora y coordinadora de la tesis Fernanda Gonzalez, quien sin su esmero y dedicación no hubiese sido posible, al INTA que me abrió las puertas para poder llevar a cabo este ensayo y lo hago junto con todo el equipo de trabajadores del grupo de trigo entre los cuales se encuentra Ignacio Terrile y Elia Ballesteros. Quiero agradecer a familiares y amigos que me brindaron siempre un apoyo moral en este camino. Y por último, y más importante, a la UNNOBA y todo su personal académico, ya que sin ellos nunca hubiese sido posible el sueño de tener una carrera universitaria. Muchas gracias a todos por permitir que se cumpla este sueño.

Índice

1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	1
1.2 Generación de rendimiento	2
2. Objetivos	4
3. Hipótesis	4
4. Materiales y métodos	5
4.1 Condiciones Generales	5
4.2 Mediciones y variables de respuestas	5
4.3 Diseño y análisis estadístico	7
5. Resultados	7
5.1 Coeficiente de fertilidad de la espiga	7
5.2 Número de estructuras reproductivas	7
5.3 Peso promedio de estructuras reproductivas	8
5.4 Relación entre CFE, número y peso de estructuras reproductivas	9
5.5 Peso y partición de materia seca dentro de la espiga	9
5.6 Componentes numéricos y distribución de estructuras reproductivas dentro de las espiguillas de la espiga	10
5.7 Peso por posición de las estructuras reproductivas en anthesis y cosecha	12
5.8 Dinámica de crecimiento de los granos	13
6. Discusión	14

7	Conclusión	17
8	Referencias	18
9	Anexos	21
9.1	Tabla 1	21
9.2	Tabla 2	21
9.3	Tabla 3	22
9.4	Tabla 4	22
9.5	Figura 1	23
9.6	Figura 2	24
9.7	Figura 3	25
9.8	Figura 4	26
9.9	Figura 5	27
9.10	Figura 6	28
9.11	Figura 7	29
9.12	Figura 8	30
9.13	Figura 9	31
9.14	Figura 10	32
9.15	Figura 11	33
9.16	Figura 12	34
9.17	Figura 13	35
9.18	Figura 14	36
9.19	Figura 15	37
9.20	Figura 16	38
9.21	Figura 17	39
10	Resumen	40

RELACIÓN ENTRE EL PESO DE LOS GRANOS Y EL COEFICIENTE DE FERTILIDAD DE LA ESPIGA EN TRIGO (*TRITICUM AESTIVUM L*): ESTUDIO DE SUS DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes

El trigo es uno de los principales alimentos que el hombre ha utilizado para su subsistencia desde la antigüedad y hasta nuestros días. En la actualidad aproximadamente el 73% de la producción mundial de trigo es utilizada como alimento directo por el hombre (www.fao.org). En los últimos diez años el área mundial cosechada aumentó un 0.9 % pasando de los 215 millones de has en el año 2000 a 217 millones de has en la campaña 2010. Los volúmenes producidos de trigo crecieron de 585 Mt (millones de toneladas) en el año 2000 a 650 Mt en el 2010, representando un crecimiento de 11 % (www.fao.org), producto del incremento de los rendimientos. En general, los incrementos en rendimiento se deben tanto a mejoras en prácticas de manejo y tecnologías de producción como así también a mejoras en el rendimiento potencial del cultivo (Calderini *et al.* 1999). La superficie destinada a la siembra de trigo en Argentina en el último decenio rondó las 5.5 millones de has, estimándose una producción promedio de 13.5 Mt (www.fao.org). Nuevos aumentos de los rendimientos serán necesarios para cubrir la creciente demanda mundial de este cereal, dado que el incremento de la producción a través del aumento de la superficie mundial cosechada será escaso (Reynolds *et al.* 2009). Una vía para aumentar los rendimientos reales a campo consiste en mejorar el rendimiento potencial del cultivo, entendiéndose por rendimiento potencial a aquel alcanzado por un cultivar adaptado creciendo sin limitaciones hídricas ni nutricionales y sin estreses bióticos (Evans *et al.* 1993). Si bien el mejoramiento ha sido exitoso en incrementar este rendimiento potencial, i.e. para

el período 1960-1993 la tasa de aumento del rendimiento fue de $45,8 \pm 1,2 \text{ kg (ha año)}^{-1}$, las ganancias en rendimiento decayeron en el período 1994-2004 a $27,8 \pm 7,0 \text{ kg (ha año)}^{-1}$ (Calderini & Slafer et al. 1998; Reynolds et al. 1996). Un estudio reciente realizado en CIMMYT (México) y en el Reino Unido mostró que las ganancias genéticas en rendimiento potencial habrían caído al 0.3 % y 0.6 % por año durante los últimos 30 o 20 años, respectivamente (Fischer & Edmeades et al. 2010). Por esta razón es importante identificar atributos ecofisiológicos que estén asociados al rendimiento potencial y que puedan utilizarse en el futuro como criterio indirecto de selección, de forma de aumentar la tasa de ganancia genética.

1.2 Generación de rendimiento

El rendimiento del cultivo de trigo puede estudiarse en forma simple a través de sus dos componentes numéricos más importantes: el número (NG) y el peso de los granos (PG). Las variaciones en rendimiento en general se encuentran más asociadas a variaciones en el NG que al PG y de hecho, el incremento del rendimiento potencial de trigo durante la segunda mitad del siglo pasado fue logrado a expensas de aumentos en el número de granos m^{-2} , sin una tendencia clara en el peso de los mismos (Austin et al. 1980; Siddique et al. 1989; Slafer & Andrade et al. 1991; Calderini et al. 1995). Teniendo en cuenta estos antecedentes las principales alternativas para continuar incrementando el rendimiento potencial del cultivo se concentran mayoritariamente en lograr nuevos incrementos del número de granos (Foulkes et al. 2011). La generación de NG puede comprenderse como el producto del peso seco obtenido por las espigas en antesis (PSE, g m^{-2}) y el coeficiente de fertilidad de las espigas (CFE, granos/gramo de chaff de espiga en cosecha, chaff: raquis+glumas+lemma+palea+aristas) (Fischer et al. 1984). En Argentina, gran parte del progreso genético obtenido en NG ha estado asociado con el aumento del CFE tanto en cultivares liberados previo a la década del 90 (Abbate et al. 1998), como en cultivares actuales (años 2000 al 2008)

(González et al. 2011). En base a estos trabajos y a la variabilidad existente, recientemente se ha propuesto al CFE como característica promisoría para seguir incrementando el número de granos y el rendimiento potencial del cultivo en el futuro (González et al. 2011). Sin embargo, suele observarse una relación negativa entre el PG y el NG y se ha reportado una relación negativa entre el CFE y el peso medio de los granos en cultivares antiguos (Fischer & HilleRisLamber et al. 1978) y modernos (Ferrante et al. 2012). La selección por alto CFE para aumentar el NG podría entonces resultar en una caída en el PG que contrabalanceara las posibles ganancias esperadas en rendimiento. En la actualidad no hay trabajos publicados que hayan estudiado en forma detallada la generación del peso de los granos en cultivares contrastantes en CFE.

El crecimiento del grano comienza con la fecundación del óvulo (cercana a antesis) y finaliza cuando cesa la acumulación de materia seca (madurez fisiológica), que ocurre alrededor de un contenido de humedad en el grano de 37% (Calderini et al. 2000). El crecimiento del grano tiene dos períodos principales: el de cuaje (o fase lag) y el de llenado efectivo. Durante el primero, se define el número de células endospermáticas, mientras que durante el período de llenado efectivo, además de acumularse materia seca en los granos, se diferencian todas las estructuras vegetativas mínimas del embrión. Las variaciones en el peso final de los granos entre cultivares se encuentran generalmente más asociadas a variaciones en la tasa de llenado que a la duración de llenado efectivo del grano (Lizzana & Calderini 2007). Entre los determinantes fisiológicos, el peso de los carpelos florales en antesis (Calderini *et al.* 1999) ejerce un primer punto de control del peso potencial del grano. Aumentos del CFE podrían resultar en una disminución de la materia seca por flor fértil en antesis, disminuyendo el peso de carpelos y así el PG. Características post-antesis asociadas a la dinámica del agua en los granos ejercen un segundo control. El contenido absoluto de agua en el grano exhibe un rápido aumento seguido de un plateau hídrico que se prolonga hasta la madurez fisiológica (Sofield *et al.* 1977). El máximo contenido de agua (MCA) alcanzado durante dicho plateau se asocia positivamente con el PG (Schnyder & Baum *et al.* 1992; Lizzana & Calderini *et al.* 2007), puesto que sería un indicador

indirecto del volumen del grano, el cual condicionaría su máximo peso seco. La caída en el peso de los carpelos al aumentar el CFE podría resultar en menores MCA y tasa de llenado de grano, reduciendo también el PG.

2. OBJETIVOS

El presente trabajo tiene como objetivo general estudiar la generación del peso de grano en cultivares de trigo contrastantes para CFE. Los objetivos particulares consisten en determinar en cultivares contrastantes para CFE:

- (1) la partición de materia seca dentro de la espiga entre estructura de sostén (chaff: gluma+lemma+palea+aristas+raquis) y carpelos florales;
- (2) el número y peso de carpelos y granos en diferentes posiciones dentro de las espiguillas centrales de la espiga;
- (3) la dinámica de crecimiento de los granos (MCA, tasa y duración de llenado) en diferentes posiciones dentro de las espiguillas centrales de la espiga.

3. HIPÓTESIS

1. Los cultivares de trigo con mayor CFE particionan mayor proporción de la MS de la espiga hacia flores y granos en formación, comparado con cultivares de menor CFE.

2. Los cultivares de trigo con mayor CFE en comparación con los cultivares de menor CFE poseen menor peso promedio de flores/granos porque al aumentar el número de flores cada una logra menor peso de carpelos y por ende menor peso de grano.

3. La disminución del peso de los carpelos en los cultivares de trigo de alto CFE comparado con los de bajo CFE produce una disminución del MCA y de la tasa de llenado de grano.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Condiciones generales

Los experimentos se realizaron en el campo experimental de la EEA Pergamino INTA bajo condiciones potenciales de crecimiento (i.e. riego suplementario, libre de deficiencias hídricas y nutricionales- 200kgN/ha a la siembra- y libre de estreses bióticos). Se utilizaron tres cultivares contrastantes en CFE: Baguette 11 (B11) y Baguette 19 (B19), ambos de alto CFE; y BioINTA 2002 (B2002) de bajo CFE (González *et al.* 2011). Los tres cultivares fueron sembrados en dos experimentos donde difirieron la fecha de siembra, la condición del suelo y la densidad de siembra. En el experimento 1 (E1) se sembró a principios de Junio (11 de Junio de 2010) sobre un suelo Argiudol típico, Serie Pergamino con una densidad de siembra de 280 semillas viables m⁻², mientras que en el experimento 2 (E2) se sembró un mes mas tarde (13 de Julio de 2010) sobre el mismo suelo pero en fase moderadamente erosionada y una densidad de 320 semillas viables m⁻². Las parcelas fueron de 5 metros de largo y 7 surcos distanciados a 0.20 m. El atraso de la fecha de siembra expuso al cultivo a diferentes condiciones de crecimiento al rededor del período crítico (Fig. 1).

INSERTAR Figura 1

4.2. Mediciones y variables de respuesta

Cuando cada parcela inició la antesis (Z 6.1; Zadoks *et al.* 1974), se tomaron 5 espigas representativas del estrato medio de cada parcela (de vástago principal o primer macollo) a las cuales se les contó el número de espiguillas totales y el número de espiguillas fértiles (aquellas con al menos una flor presente). Para estimar la partición de materia seca las 5 espigas se disectaron en estructura de sostén (glumas, lemmas, paleas, aristas y raquis) y carpelos; se secaron en estufa a 70°C durante 72 h y se pesaron en balanza de precisión. En antesis también se contó el número de flores fértiles (de acuerdo a escala de Waddington *et al.* 1983) por espiga y por posición dentro de la espiga. Los carpelos florales de las espiguillas centrales fueron removidos e identificados de acuerdo a su posición dentro de la espiguilla (Fig. 2) y colocados en estufa a 70°C para estimar su peso seco. El CFE en antesis se estimó como la relación entre el número de flores fértiles y el peso seco de las estructuras de sostén de la espiga. En cosecha se realizaron las mismas mediciones en otras 5 espigas representativas de la parcela y el CFE se calculó como el cociente entre el número de granos y el peso seco de las estructuras de sostén. A partir de los 10 días post antesis se realizaron muestreos dos veces por semana de una espiga por parcela para determinar la dinámica de crecimiento de los granos en 5 espiguillas centrales de la espiga, según su posición dentro de la espiguilla. Para estimar la tasa y duración de llenado se ajustó una regresión bi-lineal (EC [1]) a la relación entre el peso seco (Y) y el tiempo térmico desde antesis (X). El tiempo térmico se calculó utilizando una temperatura base de 4,5°C. El parámetro B en la EC [1] indica la tasa de llenado de grano y el parámetro C la duración de llenado.

$$Y = A + B (X) (X < C) + B * C (X \geq C) \quad \text{EC [1]}$$

El contenido de agua de los granos se obtuvo de la diferencia entre el peso fresco y el peso seco, y el máximo contenido de agua se estimó como el promedio de agua durante el plateau hídrico de acuerdo a Lizzana *et al.* (2010).

INSERTAR Figura 2

4.3. *Diseño y análisis estadístico*

Para cada experimento se utilizó un diseño en bloques completamente aleatorizado con tres repeticiones. El análisis de varianza (ANVA) y la comparación de medias (DMS protegido de Fischer) se realizaron utilizando el software Infostat (Di Rienzo *et al.* 2010). Las regresiones lineales y bilineales se ajustaron utilizando el software Table Curve 2D (Jandel TBLCURVE 1992).

5. RESULTADOS

5.1. *Coefficiente de fertilidad de la espiga*

Tal como se esperaba, los cultivares mantuvieron su ranking de CFE en antesis y cosecha en los dos experimentos (Fig. 3). Los cultivares B11 y B19 (ambos con alto CFE) no presentaron diferencias estadísticas entre ellos ($p > 0.05$) ni en antesis ni en cosecha en ninguno de los dos experimentos, pero difirieron estadísticamente ($p < 0.05$) de B2002 (cultivar de bajo CFE) en todas las condiciones (Fig. 3).

INSERTAR Figura 3

5.2. *Número de estructuras reproductivas*

En el E1 el mayor número de flores fértiles por espiga en antesis lo presentó el cultivar B11 con un valor cercano a 60, seguido por B19 y finalmente B2002 con menos de 50 flores fértiles (Fig. 4). Esta diferencia entre cultivares fue estadísticamente significativa entre B2002 y B11, pero no entre B11 y B19. En el E2 todos los cultivares produjeron menor número de flores fértiles por espiga en antesis,

oscilando entre 46 y 50 (Fig. 4). En este experimento el cultivar B19 fue el que produjo mayor número de flores, seguido de B2002 y B11, los cuales no difirieron estadísticamente entre sí (Fig. 4).

A pesar de la gran diferencia observada en el E1 en el número de flores fértiles en antesis, no se observaron diferencias en el número de granos a cosecha entre los cultivares (Fig. 4), indicando que aquellos que produjeron mayor número de flores fértiles también tuvieron mayor aborto una vez que éstas fueron fecundadas (eg. 38% aborto en B11 vs. 23% aborto en B2002). En forma similar, en el E2 no se observaron diferencias entre cultivares en el número de granos por espiga a cosecha (Fig. 4).

INSERTAR Figura 4

5.3. Peso promedio de estructuras reproductivas

El peso promedio de los carpelos en antesis (peso promedio de todos los carpelos de la espiga) difirió estadísticamente ($p < 0.05$) entre cultivares en el E1. Sin embargo, en forma contraria a lo esperado, B2002 presentó menor peso que B11 y similar a B19 (Fig. 5). En el E2 los carpelos en general fueron mas pesados para todos los cultivares, y se pudo observar nuevamente que B2002 presentó los carpelos mas livianos, aunque difiriendo estadísticamente de B19 y no de B11 (Fig. 5). El mayor peso de carpelos en E2 respecto a E1 puede ser consecuencia del menor número de flores fértiles por espiga en E2 vs. E1, permitiendo un aumento del peso de los carpelos en todos los cultivares.

A pesar de las diferencias observadas en antesis, no hubo ninguna diferencia entre cultivares en el peso promedio de los granos a cosecha en ninguno de los dos experimentos (Fig. 5).

INSERTAR Figura 5

5.4. Relación entre CFE, número y peso de estructuras reproductivas

El número de flores fértiles por espiga mostró una única relación positiva (considerando todos los cultivares y experimentos) con el CFE en antesis (Fig. 6a), pero no hubo relación posterior entre el número de granos por espiga y el CFE a cosecha (Fig. 6b). En relación al peso promedio de los carpelos, éstos también mostraron una relación positiva con el CFE en antesis, dependiendo del experimento (Fig. 6c), pero no hubo relación entre el peso promedio de los granos y el CFE a cosecha (Fig. 6d).

INSERTAR Figura 6

5.5. Peso y partición de materia seca dentro de la espiga

En general los tres cultivares tendieron a presentar espigas más pesadas en el E2 comparado con el E1. Los cultivares difirieron en el peso seco de la espiga en antesis tanto en el E1 ($p=0.09$) como en el E2 ($p= 0.07$), presentando B2002 las espigas mas pesadas en ambos experimentos (Fig. 7a). El peso seco de la espiga en antesis estuvo constituido principalmente por el peso del chaff (i.e. estructuras de sostén de la espiga), el cual osciló en el E1 entre 97% y ca. 90% para B2002 y B19-B11, respectivamente; y en el E2 entre 95% y 86-88% para B2002 y B19-B11, respectivamente. Esta diferencia en peso de chaff en antesis fue significativa en ambos experimentos ($p= 0.03$ en E1 y $p= 0.0263$ en E2), presentando B2002 el mayor peso (Fig. 7b). Por su parte, la partición total de materia seca a órganos reproductivos, i.e. carpelos en antesis, también difirió significativamente entre cultivares en ambos experimentos ($p= 0.007$ en E1 y $p= 0.051$ en E2), presentando el menor valor B2002 (Fig. 7c).

INSERTAR Figura 7

En forma similar a lo observado en anthesis, los cultivares tendieron a presentar en cosecha espigas mas pesadas en el E2 en comparación con E1 (Fig. 8a). El peso de las espigas (chaff+grano) en cosecha no difirió entre cultivares en ninguno de los dos experimentos (Fig. 8a). La proporción de chaff oscilo entre 26% y 23-20% en B2002 y B11-B19, respectivamente, en el E1; mientras que en el E2 se mantuvo para B2002 en 26% y se redujo en B11-B19 a 19-17%. Las diferencias entre cultivares establecidas en el peso de chaff en anthesis se mantuvieron en cosecha. Los cultivares difirieron significativamente en el peso de chaff a cosecha en el E1 ($p=0.04$) y E2 ($p= 0.01$), presentando B2002 el mayor peso en ambos experimentos (Fig. 8b). En relación al peso total de los granos, a diferencia de lo ocurrido en anthesis con los carpelos, no se observaron en cosecha diferencias significativas entre cultivares en ninguno de los dos experimentos ($p>0.05$) (Fig. 8c).

INSERTAR Figura 8

5.6. Componentes numéricos y distribución de estructuras reproductivas dentro de las espiguillas de la espiga

El número de espiguillas totales diferenciadas tendió a ser (en E1) o fue (en E2) superior en B2002 comparado con B11 y B19 (Tabla 1). La proporción de espiguillas fértiles espiga⁻¹ en anthesis osciló entre 90 y 82% sin una tendencia clara entre cultivares o experimentos (Tabla 1). Por su parte, la proporción de espiguillas fértiles espiga⁻¹ en cosecha tendió a ser menor oscilando entre 83 y 76%, también sin una tendencia clara entre cultivares y/o experimentos. Las diferencias observadas en el número de flores fértiles por espiga (NFF E⁻¹) estuvieron principalmente determinadas por el número de flores fértiles por espiguilla fértil (NFF EillaF⁻¹, Tabla 1). Los cultivares difirieron estadísticamente

en el NFF EillaF⁻¹ (p= 0.004 en E1 y p= 0.02 en E2), presentando en general B11 y B19 valores superiores a B2002 (salvo en E2 donde B11 presento un valor medio) (Tabla 1). Las diferencias establecidas en NFF EillaF⁻¹ en antesis no se tradujeron en diferencias estadísticas en el número de granos por espiguilla fértil (NG EilleF⁻¹), resultando en nulas diferencias en número de granos por espiga (NG E⁻¹) en cosecha (Tabla 1).

INSERTAR Tabla 1

El número de flores fértiles por espiguilla a lo largo de la espiga fue máximo en las espiguillas centrales independientemente del cultivar y del experimento (Fig. 9). Los cultivares difirieron en la proporción de espiguillas con alto número de flores fértiles por espiguilla (Fig. 9). B2002 sólo tuvo entre un 33 y 37 % de las espiguillas con más de 3 flores fértiles en E1 y E2, respectivamente, equivalente a 8 y 9 espiguillas. En cambio B11 y B19 tuvieron entre 54-59% en E1, y 50-57% en E2, equivalente a 13 espiguillas en E1 para los dos cultivares y 11-12 espiguillas en E2.

INSERTAR Figura 9

Dentro de las espiguillas centrales de la espiga, los cultivares B11 y B19 tuvieron en el E1 ca. 26-30% del total de las flores fértiles pertenecientes a cada una de las posiciones F1, F2 y F3, mientras que las F4 representaron ca. el 19% (Tabla 2). En B2002, las F1 representaron el 34%, las F2-F3 el 29% cada una y las F4 solamente el 0.7% (Tabla 2). En el E2 las F1, F2 y F3 representaron cada una el 32 % del total de flores de las espiguillas centrales en B11, mientras que en B19 representaron el 28% (Tabla 2). Por su parte, la F4 representó entre un 8 y 16% en B11 y B19, respectivamente (Tabla 2). En este experimento, las F1, F2 y F3 representaron entre un 32 y 29% en B2002, mientras que la F4 represento un 5% (Tabla 2).

INSERTAR Tabla 2

En relación al número de granos por espiguilla a lo largo de la espiga no se observaron grandes diferencias entre cultivares en ninguno de los dos experimentos (Fig. 10). Tampoco se observaron grandes diferencias en la proporción de granos por posición dentro de las espiguillas centrales (Tabla 3). Si bien se observaron algunos G4 al estudiar la evolución del peso de grano en el E1, su presencia fue variable y en los últimos muestreos y en cosecha no se observaron G4 (Tabla 3).

INSERTAR Figura 10

INSERTAR Tabla 3

5.7. Peso por posición de las estructuras reproductivas en antesis y cosecha

Tanto para el E1 como para el E2, el peso seco promedio de los carpelos florales en antesis fue diferente entre cultivares en las espiguillas centrales ($p=0.03$ para ambas fechas) mientras que en las apicales y basales fue similar ($p>0.05$) (Fig. 11). Los cultivares de alto CFE (B11 y B19) presentaron en todas las posiciones similar o superior peso de carpelos que el cultivar de bajo CFE (B2002) (Fig. 11). A pesar de las diferencias observadas en los valores medios en las posiciones apicales y basales en el E2, no se pudo detectar diferencia estadística debido a un alto valor del CV (36-40%). Este valor es consecuencia del grado de detalle de las mediciones realizadas.

INSERTAR Figura 11

Coincidiendo con los resultados de la Figura 11, dentro de las espiguillas centrales, el peso de

los carpelos florales fue similar o mayor en B11 y B19 comparado con B2002, en las posiciones F1, F2 y F3 en los dos experimentos (Fig. 12). Los F4 de B11 y B19 presentes en el E1 fueron más livianos que los F3 de los mismos cultivares (Fig. 12).

INSERTAR Figura 12

A pesar de observar diferencias entre cultivares en el peso de los carpelos florales en antesis, a cosecha no se observaron diferencias en el peso de los granos en las distintas posiciones de la espiga (Fig. 13), ni entre granos de distintas posiciones dentro de las espiguillas centrales (Fig. 14).

INSERTAR Figura 13

INSERTAR Figura 14

5.8. Dinámica de crecimiento de los granos

La tasa de llenado de los G1 y G2 de las espiguillas centrales no mostró diferencias importantes entre experimentos y cultivares, oscilando entre 9.1 y $7.7 \times 10^{-2} \text{ mg } (^{\circ}\text{Cd})^{-1}$ (Tabla 4). En general, los G3 tendieron a presentar menores tasas de llenado que los G1 y G2, y tampoco se observaron grandes diferencias entre cultivares y experimentos, excepto en B19 y B11 en E2 donde se observó un aumento en la tasa (Tabla 4). La duración de llenado de grano fue cercana a 500°Cd en todas las posiciones de grano (excepto B19 G3 E1), sin mostrar ninguna tendencia clara entre cultivares y experimentos (Tabla 4). Tal como se esperaba, la tasa de llenado explicó una alta proporción (76%) de las variaciones observadas en el peso del grano, considerando todos los datos en conjunto (los dos experimentos y todos los cultivares), mientras que no hubo relación entre el peso de los granos y la duración de llenado (Fig. 15).

INSERTAR Figura 15

El contenido máximo de agua alcanzado por los granos (MCA) explicó el 87% ($p=0.00000$) de las variaciones observadas en el peso de los granos, pudiéndose ajustar una única relación para todos los cultivares (Fig. 16a). Las variaciones en el MCA explicaron el 85% de las variaciones observadas en la tasa de llenado de grano (Fig. 16b).

INSERTAR Figura 16

El peso de los carpelos en anthesis mostró una relación curvilínea con el peso de los granos, explicando el 61% de las variaciones observadas (Fig. 17a). Esta asociación positiva estuvo mediada por su efecto sobre el MCA, ya que el peso de los carpelos en anthesis explicó el 48% de las variaciones en MCA, mostrando una relación lineal positiva hasta un peso de 0.66 ± 0.11 mg, a partir del cual no hubo posterior aumento del MCA (Figura 17b).

INSERTAR Figura 17

6. DISCUSIÓN

El objetivo principal de este trabajo fue estudiar en detalle la generación del peso de grano en cultivares contrastantes en CFE para determinar si la posible selección de cultivares de alto CFE podría resultar en una reducción del peso de los granos, disminuyendo las posibles ganancias esperadas en

rendimiento al incrementar el CFE. Para ello, dos experimentos explorando diferentes condiciones de crecimiento fueron llevados a cabo con tres cultivares contrastantes en CFE.

Las diferencias entre los cultivares en el CFE (calculado a antesis y en cosecha) se mantuvieron en los dos experimentos (E1 y E2), de acuerdo a trabajos previos que sugieren un alto impacto del genotipo en dicha característica (Fischer *et al.* 1984; Abbate *et al.* 1998; González *et al.* 2011). De los dos componentes que conforman el CFE, i.e. n° de estructuras reproductivas y peso de chaff de la espiga, el primero tuvo más impacto del ambiente, mientras que el segundo estuvo más asociado al genotipo. Así el número de flores fértiles y el número de granos, ambos por espiga de vástago principal o primer macollo, fue igual o superior (dependiendo del experimento) en los cultivares de alto CFE respecto a los de bajo CFE. En cambio, el peso del chaff tanto en antesis como en cosecha estuvo altamente asociado al genotipo, los cultivares de alto CFE tuvieron menos chaff que los de bajo CFE, independientemente del experimento. Como resultante de ello, la partición de materia seca a órganos reproductivos fue mayor en los cultivares de alto CFE vs. bajo CFE tanto en antesis (7-11%) como en cosecha (3-9%). De esta forma, la Hipótesis 1 planteada en esta tesis no es rechazada: “Los cultivares con mayor CFE particionan mayor proporción de la MS de la espiga hacia flores y granos en formación comparado con cultivares de menor CFE”.

La mayor partición de materia seca a órganos reproductivos en los cultivares de alto CFE se tradujo en similar o mayor número de flores fértiles en antesis. La diferencia en número de flores fértiles estuvo determinada por un incremento en la proporción de espiguillas con más de tres flores (posicionando flores en espiguillas más distales), lo cual resultó en un incremento en el número promedio de flores fértiles por espiguilla (considerando toda la espiga). A lo largo de la espiga, las espiguillas centrales fueron las que más incrementaron el número de flores fértiles. El hecho de que una mayor disponibilidad de asimilados, en este caso por aumento de la partición intra-espiga, se traduzca en mayor número de flores fértiles en las espiguillas centrales y en mayor proporción de flores en espiguillas distales de la espiga, coincide con resultados previos donde se incrementó la disponibilidad

de asimilados para los órganos reproductivos debido a un mayor crecimiento de la espiga en su totalidad, ya sea a través de la introducción de los genes de enanismo (Youseffian *et al.* 1992) o de modificaciones de la duración del crecimiento de la espiga (Gonzalez *et al.* 2003). El incremento de la partición intra-espiga hacia los órganos reproductivos en los cultivares de alto CFE se tradujo, en forma contraria a lo esperado, en mayor peso de carpelos, particularmente en las espiguillas centrales en las flores más cercanas al raquis. A partir de estos resultados, se rechaza la Hipótesis 2 planteada en la tesis: “Los cultivares con mayor CFE en comparación con los cultivares de menor CFE poseen menor peso promedio de flores/granos porque al aumentar el número de flores cada una logra menor peso de carpelos y por ende menor peso de grano”.

Las diferencias en número de flores fértiles por espiga y peso de carpelos entre cultivares con alto y bajo CFE no se observaron a cosecha. El aborto de flores fértiles osciló entre 38 (B11) y 25% (B19) en el E1, mientras que fue más bajo, entre 19 (B11) y 31% (B19) en el E2. El porcentaje de aborto no estuvo directamente asociado al CFE puesto que también fue observado en el cultivar de bajo CFE (24 vs. 12% para B2002, en E1 y E2 respectivamente.). Esta diferencia podría explicar por qué se observaron algunos granos G4 en E2 pero no en el E1. La diferencia en el porcentaje de aborto entre experimentos no parece estar explicada por la temperatura experimentada durante el período crítico del cultivo, puesto que los eventos de alta temperatura ocurrieron dentro del PC (período crítico) en el E2. Si bien el porcentaje de aborto fue mayor a lo esperado para estos cultivares de alto rendimiento, el hecho que el aborto fuera mayor a medida que se incrementa el número de flores producidas ha sido reportado previamente (Siddique *et al.* 1989; González *et al.* 2003).

Considerando el PG como la resultante de la tasa y duración de llenado, de acuerdo a lo esperado se pudo observar una relación positiva entre el PG y la tasa de llenado (Lizzana & Calderini *et al.* 2007) considerando todas las posiciones de granos y cultivares. El MCA explicó las variaciones observadas en el PG a través de su efecto en la tasa de llenado de grano. Las variaciones en el peso de los carpelos en anthesis se asociaron positivamente con el PG a través del MCA sólo hasta un valor

umbral ca 0.66 mg por carpelo. Si bien Hasan *et al.* (2011) reportó una relación lineal entre el MCA y el peso de los carpelos, en dicho trabajo el peso máximo de carpelo explorado no superó este valor umbral. Entonces, si bien los mecanismos involucrados en la determinación del PG fueron los planteados en esta tesis, la Hipótesis 3: “La disminución del peso de los carpelos en los cultivares de alto CFE comparado con los de bajo CFE produce una disminución del MCA y de la tasa de llenado de grano”, es rechazada.

Considerando que: (i) los cultivares de alto CFE no presentaron en sus espigas de vástago principal o macollo primario una caída del peso de los carpelos (o peso potencial del grano), ni en las características asociadas a éste como el MCA y la tasa de llenado de grano y, (ii) que los cultivares de alto y bajo CFE no presentaron diferencias en el número de granos por espiga de vástago principal o macollo primario ni tampoco relación negativa entre el peso de grano y el CFE; entonces se podría sugerir que la relación negativa a veces reportada entre el peso promedio de los granos y el CFE estaría indirectamente asociada al incremento en el número de granos más que a un efecto directo del CFE sobre el peso de los granos. Al incrementarse el número de granos, aumenta la proporción de granos en posiciones distales de espiguillas dentro de la espiga o dentro de las espiguillas y/o en macollos secundarios que poseen menor peso potencial, reduciéndose así el peso promedio de los granos (Miralles *et al.* 1995).

7. CONCLUSIONES

La posible selección de cultivares de alto CFE no resultaría necesariamente en una reducción del peso de los granos, puesto que los cultivares de alto CFE mostraron similar o mayor número de flores fértiles asociadas a mayor peso de carpelos (o peso potencial de grano) en antesis, como resultado de un incremento de la partición de materia seca intra-espiga hacia los órganos reproductivos.

8. BIBLIOGRAFIA

- Abbate PE, Andrade FH, Lázaro L, Bariffi JH, Berardocco HG, Inza VH, Marturano F, 1998. Grain yield increase in recent argentine wheat cultivars. *Crop Sci.* 38, 1203-1209.
- Austin RB, Bingham J, Blackwell RD, Evans LT, Ford MA, Morgana CL, Taylor M., 1980. Genetic improvements in winter wheat yields since 1900 and associated physiological changes. *The J. Agric. Sci.* 94, 675-689.
- Calderini DF, Dreccer MF, Slafer GA, 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breed.* 114, 108-112.
- Calderini DF, Slafer GA, 1998. Changes in yield and yield stability in wheat during the 20th century. *Field Crops Res.*, 57, 335-347.
- Calderini DF, Abeledo LG, Savin R, Slafer GA, 1999. Carpel size and temperature in pre-anthesis modify potential grain weight in wheat. *J. Agric. Sci.*, 132, 453-460.
- Calderini DF, Abeledo LG, Slafer GA, 2000. Physiological maturity in wheat based on kernel water and dry matter. *Agron. J.*, 92, 895-901.
- Calderini DF, Lizzana C, Riegel R, 2007. Determinación del peso potencial de los granos en cereales de invierno y otros cultivos. En: *Actas del Workshop Ecofisiología vegetal aplicada al estudio de la determinación del rendimiento y la calidad de los cultivos de grano*. Pg XIII.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. González, M. Tablada, C.W. Robledo, 2010. Infostat/P. Grupo Infostat, FCA, Univ. Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Evans LT, 1993. Physiological aspects of crop improvement. En: *Evans LT (Ed.), Crop evolution, adaptation and yield*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 169-268.
- Ferrante, A., R. Savin, and G.A. Slafer. 2012. Differences in yield physiology between modern, well adapted durum wheat cultivars grown under contrasting conditions. *Field Crops Res.*, 136: 52-64.
- Fischer, RA, HilleRisLambers D, 1978. Effect of environment and cultivar on source limitation to grain

- weight in wheat. *Aust. J. Agric. Res.*, 29, 443-458.
- Fischer RA, 1984. Wheat. En: *Smith WH, J, BS (Eds.), Symposium on potential productivity of field crops under different environments* IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 129-154.
- Fischer RA, 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.*, 105, 15-21.
- Fischer RA, Edmeades GO, 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci.* 50, S-85-98.
- Foulkes MJ, Slafer GA, Davies WJ, Berry PM, Sylvester-Bradley R, Martre P, Calderini DF, Griffiths S, Reynolds MP, 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62, 469-486.
- González FG, Slafer GA, Miralles DJ, 2003. Grain and floret number in response to photoperiod during stem elongation in fully and slightly vernalized wheats. *Field Crops Res.*, 81: 17-27.
- González FG, Terrile II, Falcón MO, 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.
- Hassan, A.K., J. Herrera, C. Lizzana, and D.F. Calderini. 2011. Carpel weight, grain length and stabilized grain water content are physiological drivers of grain weight determination of wheat. *Field Crops Res.* 123: 241-247.
- Jandel TBLCURVE, 1992. Curve Fitting Software. Jandel Scientific, Corte Madera, CA.
- Lizzana, C. & Calderini, D.F. (2007). Efecto de la temperatura en diferentes etapas del llenado sobre el peso y el contenido hídrico de los granos de trigo. En: *Actas del Workshop Ecofisiología vegetal aplicada al estudio de la determinación del rendimiento y la calidad de los cultivos de grano.* 16-17.
- Lizzana, C.X., R. Riegel, L.D. Gomez, J. Herrera, A. Isla, S.J. Mac-Queen.Mason, and D.F. Calderini. 2010. Expansin expression is associated with grain size dynamics in wheat (*Triticum aestivum* L.) *J. Exp. Bot.* 61: 1147-1157.
- Miralles DJ, Slafer GA, 1995 Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in

- wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Res.*, 43, 55-66.
- Reynolds MP, vanBeem J, vanGinkel M, Hoisington D, 1996. Breaking the yield barriers in wheat: a brief summary of the outcomes of an international consultation. En: Reynolds MP, Rajaram S, McNab A (Ed.). *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*, pp 1-10, CIMMYT, Mexico DF.
- Reynolds MP, Foulkes MJ, Slafer GA, Berry P, Parry MAJ, Snape JW, Angus WJ, 2009. Raising yield potential in wheat *J. Exp. Bot.* 60, 1899-1918.
- Schnyder H, Baum U., 1992. Growth of the grain of wheat (*Triticum aestivum* L.). The relationship between water content and dry matter accumulation. *Eur. J. Agron.* 1, 51-57.
- Siddique KHM, Kirby EJM, Perry MW, 1989. Earstem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crops Res.*, 21, 59-78.
- Slafer GA, Andrade FH, 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica.*, 58, 37-49.
- Sofield I, Wardlan IF, Evans, LT, Lee SY, 1977. Nitrogen, phosphorous and water contents during grain development and maturation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 4, 799-810.
- Waddington SR, Cartwright PM, Wall PC, 1983. A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. *Annals of Botany.*, 51, 119-130.
- Youssefian S, Kirby EJM, Gale MD (1992). Pleiotropic effects of the G.A. insensitive Rht dwarfing gene in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Res.*, 28, 191-210.
- Zadoks JC, TT Chang, Konzak CF, 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.*, 14, 415-421.

9. ANEXOS

Tabla 1. Componentes numéricos del número de flores fértiles y granos.

Experimento	Cultivar	NEillaT E ⁻¹	Antesis				Cosecha		
			NEillaF E ⁻¹	NFF EillaF ⁻¹	NFF E ⁻¹	NEillaF E ⁻¹	NG EillaF ⁻¹	NG E ⁻¹	
E1	B2002	22.1 a	18.6 a	2.6 a	47.9 a	16.7 b	2.2 a	36.5 a	
	B11	21.0 a	18.9 a	3.1 b	60.3 b	16.5 ab	2.4 a	34.2 a	
	B19	20.8 a	17.2 a	3.2 b	53.6 ab	15.8 a	2.5 a	40.1 a	
E2	B2002	21.5 b	18.7 b	2.5 a	47.7 a	17.8 a	2.3 a	41.7 a	
	B11	20.0 a	16.4 a	2.8 ab	46.2 ab	16.3 a	2.1 a	35.1 a	
	B19	19.7 a	16.7 a	3.0 b	50.9 b	16.1 a	2.3 a	37.7 a	

NEillaT E⁻¹: Número de espiguillas totales por espiga, NEillaF E⁻¹: número de espiguillas fértiles por espiga, NFF EillaF⁻¹: número de flores fértiles por espiguilla fértil, NFF E⁻¹: número de flores fértiles por espiga, NG EillaF⁻¹: número de granos por espiguilla fértil, NG E⁻¹: número de granos por espiga. Letras distintas entre cultivares dentro de experimento y momento de ciclo indican diferencias estadísticas (DMS Fischer $\alpha=0.05$).

Tabla 2: Proporción (%) de flores fértiles por posición dentro de las espiguillas centrales.

Medias \pm SE.

Experimento	Cultivar	Posición flor fértil			
		F1	F2	F3	F4
E1	B2002	34.6 \pm 13.3	29.0 \pm 3.7	29.0 \pm 3.7	0.7 \pm 0.6
	B11	26.4 \pm 1.1	26.8 \pm 0.5	26.8 \pm 0.5	19.9 \pm 2.0
	B19	30.5 \pm 5.9	27.1 \pm 0.5	27.1 \pm 0.5	18.7 \pm 1.6
E2	B2002	32.4 \pm 1.9	32.4 \pm 1.9	29.7 \pm 0.6	5.5 \pm 3.3
	B11	31.4 \pm 1.8	31.4 \pm 1.8	31.4 \pm 1.8	8.5 \pm 3.1
	B19	28.1 \pm 2.0	28.1 \pm 2.0	27.7 \pm 2.6	16.1 \pm 6.6

Tabla 3: Proporción de granos por posición dentro de las espiguillas centrales. Medias \pm SE.

Experimento	Cultivar	Posición grano			
		G1	G2	G3	G4
E1	B2002	37.3 \pm 0.6	36.3 \pm 1.0	26.4 \pm 1.4	
	B11	39.1 \pm 5.5	39.1 \pm 5.5	21.7 \pm 11.0	
	B19	33.1 \pm 3.6	35.6 \pm 0.8	31.3 \pm 3.2	
E2	B2002	34.6 \pm 1.9	34.6 \pm 1.9	28.0 \pm 4.5	4.1 \pm 1.7
	B11	36.6 \pm 1.7	35.6 \pm 1.1	20.8 \pm 7.6	10.4 \pm 3.8
	B19	40.3 \pm 8.5	39.3 \pm 7.2	19.0 \pm 13.8	7.1 \pm 6.1

Tabla 4: Tasa y duración de llenado en distintas posiciones de grano (G1, G2 y G3) en las espiguillas centrales. Medias \pm SE (R^2 entre 89-99%, $P < 0.0005$, considerando todas las regresiones).

Experimento	Cultivar	G1		G2		G3	
		Tasa $\times 10^{-2}$ mg ($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$	Duración $^{\circ}\text{Cd}$	Tasa $\times 10^{-2}$ mg ($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$	Duración $^{\circ}\text{Cd}$	Tasa $\times 10^{-2}$ mg ($^{\circ}\text{Cd}$) $^{-1}$	Duración $^{\circ}\text{Cd}$
E1	B2002	8.1 \pm 0.7	499 \pm 33	8.3 \pm 0.5	503 \pm 23	5.2 \pm 0.7	558 \pm 73
	B11	7.8 \pm 0.3	512 \pm 13	8.0 \pm 0.6	519 \pm 25	5.7 \pm 0.5	494 \pm 33
	B19	7.7 \pm 0.9	535 \pm 42	8.3 \pm 0.8	520 \pm 35	4.9 \pm 0.4	657 \pm 61
E2	B2002	7.7 \pm 0.7	565 \pm 35	7.8 \pm 0.5	565 \pm 30	5.0 \pm 0.4	565 \pm 38
	B11	8.9 \pm 0.7	487 \pm 24	8.7 \pm 0.8	523 \pm 33	7.1 \pm 0.9	507 \pm 45
	B19	8.8 \pm 0.5	505 \pm 22	9.1 \pm 0.9	481 \pm 32	7.5 \pm 0.9	505 \pm 46

10. RESUMEN

El rendimiento del cultivo de trigo debería incrementarse en el futuro para cubrir la creciente demanda de alimentos. El coeficiente de fertilidad de la espiga (CFE, nº de granos por gramo de espiga) ha sido postulado como carácter promisorio para mejorar el rendimiento potencial del cultivo a través del incremento del número de granos. Sin embargo, una relación negativa entre el CFE en cosecha y el peso medio del grano ha sido reportada por algunos autores cuestionando la utilidad de dicha característica para mejorar el rendimiento. El incremento del número de flores/granos al aumentar el CFE podría resultar en pesos de carpelos florales en antesis menores, reduciendo el máximo contenido de agua (MCA) alcanzado por el grano durante el plateau hídrico y de esta forma la tasa de llenado del grano y su peso final. El objetivo del presente trabajo fue estudiar la generación del peso de grano (PG) en cultivares contrastantes para CFE bajo condiciones potenciales de crecimiento. Tres cultivares de trigo, dos de alto CFE- Baguette 11 y Baguette 19- y uno de bajo CFE – BioINTA 2002 fueron sembrados en dos experimentos donde difirieron la fecha de siembra y la condición del suelo. El experimento 1 (E1) se sembró a principios de Junio (11 de Junio de 2010) sobre un suelo Argiudol típico, Serie Pergamino mientras que en el experimento 2 (E2) se sembró un mes mas tarde (13 de Julio de 2010) sobre el mismo suelo pero en fase moderadamente erosionada. Las parcelas fueron de 5 metros de largo y 7 surcos distanciados a 0.20 m. Los análisis realizados mostraron que los cultivares con alto CFE particionan mayor proporción de la materia seca de la espiga a órganos reproductivos. Esta partición se tradujo no solo en un aumento de flores fértiles en las espiguillas centrales seguido con una mayor proporción de flores en espiguillas distales de la espiga sino también, y en forma contraria a lo esperado, en un mayor peso de carpelos. Ni el aumento del número de flores fértiles ni el aumento del peso de carpelos se tradujeron en mayor número de granos por espiga ni peso de grano a cosecha. El PG fue explicado por el máximo contenido de agua (MCA) debido a su efecto en la tasa de llenado de grano. Las variaciones en el peso de los carpelos en antesis se asociaron

positivamente con el PG a través del MCA pero sólo hasta un valor umbral ca. 0.66mg por carpelo. Los resultados sugieren que la selección de cultivares de alto CFE no resultaría necesariamente en una reducción del peso de los granos.