

Ecofisiología de la generación del rendimiento y la calidad en genotipos de trigo y su comparación con cebada

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

Ignacio Alzueta

Ingeniero Agrónomo - Universidad de Buenos Aires - 2005

Especialista en Cultivos de Granos - Universidad de Buenos Aires - 2008

Lugar de trabajo: Cátedra de Cerealicultura, Facultad de Agronomía, Universidad de
Buenos Aires



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano



Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Deborah Paola Rondanini

Título de grado (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Miguel A. Cantamutto

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional del Sur)

Magister en Producción Vegetal (Universidad Nacional del Sur)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universitat de Lleida, España)

JURADO

Octavio P. Caviglia

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Entre Ríos)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad Nacional de Mar del Plata)

JURADO

Hernán E. Echeverría

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Magister Science (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Fecha de defensa de la tesis:

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Ing. Agr. Especialista Ignacio Alzueta

PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTA TESIS

Trabajos científicos publicados en revistas con referato

- 1- **Alzueta I**, Abeledo LG, Mignone CM, Miralles, DJ. Differences between wheat and barley in leaf and tillering co-ordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *European Journal of Agronomy* 2012, Volume 41, Pages 92-102).

Presentaciones en congresos internacionales

- 1- **Alzueta, Ignacio**; L. Gabriela Abeledo, Daniel J. Miralles, Román A. Serrago, Roxana Savin y Gustavo A. Slafer (2012): “Grain nitrogen percentage in wheat and barley grown under a wide range of yielding conditions and in response to post flowering degreening”. 6th International Crop Science Congress. August 06th to 10th, 2012. Bento Gonçalves, RS, Brasil. Presentación oral.
- 2- Abeledo, L. Gabriela; **Ignacio Alzueta** y Daniel J. Miralles (2012): “Differences in grain yield generation between wheat and barley”. 6th International Crop Science Congress. August 06th to 10th, 2012. Bento Gonçalves, RS, Brasil.
- 3- **Alzueta, Ignacio**; L. Gabriela Abeledo y Daniel J. Miralles (2011): “Differences between wheat and barley in leaf and tillering co-ordination under contrasting nutritional conditions”. ASA-CSSA-SSSA International Annual Meetings. October 16-19. San Antonio Texas, EEUU.
- 4- **Alzueta, Ignacio**; L. Gabriela Abeledo y Daniel J. Miralles (2010): “Nitrogen availability in pre and post anthesis and its effect on grain yield and quality in contrasting bread wheat cultivars”. 8th International Wheat Conference. June 1-4. St. Petersburg, Russia.

- 5- Abeledo L. Gabriela; **Ignacio Alzueta** y Daniel J. Miralles (2010): “The grain C:N stoichiometry as determinant of the grain nitrogen accumulation during post-flowering in contrasting wheat cultivars”. 8th International Wheat Conference. June 1-4. St. Petersburg, Russia.
- 6- **Alzueta, Ignacio**; Walter Tanaka y Daniel J. Miralles (2008): “Fertilización nitrogenada y momento de aplicación: impacto en el peso y concentración de proteínas en granos de diferentes posiciones de la espiga en trigo”. XIII Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal y XXVII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, realizada desde el 21 al 24 de Septiembre de 2008 en la Ciudad de Rosario, Provincia de Santa Fe, República Argentina.

Presentaciones en congresos nacionales

- 7- **Alzueta, Ignacio**; Abel Farroni, Daniel J. Miralles y L. Gabriela Abeledo (2012): “Tipo de proteínas y calidad reológica en granos de trigo pan ante variaciones en la disponibilidad de nitrógeno en suelo”. XXIX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, realizada desde el 17 al 20 de Septiembre de 2012, en la Ciudad de Mar del Plata, Provincia de Buenos Aires, República Argentina.
- 8- **Alzueta, Ignacio**; L. Gabriela Abeledo y Daniel J. Miralles (2008): “Impacto de la fertilización nitrogenada y el momento de aplicación sobre la calidad comercial y reológica en trigo pan (*Triticum aestivum* L.)”. VII Congreso Nacional de trigo, realizado del 2 al 4 de Julio, Santa Rosa, Provincia de La Pampa. Argentina.

INDICE GENERAL

Contenido	Página
ÍNDICE DE CUADROS	X
ÍNDICE DE FIGURAS	XVII
ÍNDICE DE ECUACIONES	XXVI
ABREVIATURAS	XXVIII
RESUMEN	XXXI
ABSTRACT	XXXII
CAPÍTULO 1	
Introducción general	1
1.1 Alcance del trabajo	2
1.2. Revisión de Antecedentes	2
1.2.1. Analogías y diferencias en la producción de trigo y cebada cervecera	2
1.2.2. La influencia de la disponibilidad de nutrientes sobre la generación del rendimiento en los cultivos de trigo pan y cebada cervecera	9
1.2.3. La eficiencia en el uso de los recursos como condicionante del nivel de producción y calidad del grano	13
1.2.4. La interacción entre nitrógeno y azufre como condicionante del balance entre rendimiento y calidad del grano	17
1.3. Objetivos	18
1.3.1. Objetivo general	18
1.3.2. Objetivos específicos	19
1.4. Hipótesis y predicciones derivadas de las mismas	19
1.5. Estructura de la tesis	21
CAPITULO 2	
Diferencias entre trigo pan y cebada cervecera en la coordinación entre la aparición de hojas y macollos bajo condiciones contrastantes de nitrógeno y azufre.	
2.1. Introducción	22
2.2. Materiales y métodos	25

2.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental.	25
2.2.2. Mediciones y análisis	28
2.3. Resultados	33
2.3.1. Fenología	33
2.3.2. Aparición de hojas	35
2.3.3. Dinámica de macollaje	37
2.3.4. Coordinación entre la aparición de hojas y macollos	46
2.4. Discusión	49
2.5. Conclusiones	54

CAPITULO 3

Eficiencia en el uso de la radiación y eficiencia fisiológica en el uso del nitrógeno en pre y post floración como condicionantes del rendimiento y el porcentaje de nitrógeno en grano en genotipos de trigo pan, y su comparación con cebada cervecera

3.1. Introducción	55
3.2. Materiales y métodos	58
3.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental.	58
3.2.2. Mediciones y análisis	60
3.3. Resultados	63
3.3.1. El rendimiento y sus componentes ecofisiológicos	63
3.3.1.1. Efecto de la disponibilidad de nitrógeno a siembra y en post-floración	63
3.3.1.2. Efecto de la disponibilidad de azufre y su interacción con nitrógeno	68
3.3.2. El rendimiento y sus componentes numéricos	70
3.3.3. Absorción y partición de nitrógeno y sus componentes fisiológicos	74
3.4. Discusión	83
3.5. Conclusiones	89

CAPITULO 4

Dinámica de acumulación de materia seca de nitrógeno en los granos y la relación fuente destino durante post floración en cultivares de trigo pan, y su comparación con cebada cervecera.

4.1. Introducción	92
4.2. Materiales y métodos	94
4.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental.	94
4.2.2. Mediciones y análisis	97
4.3. Resultados	100
4.3.1. Dinámica de acumulación del peso seco en los granos	100
4.3.2. Efecto de la disponibilidad de azufre y su interacción con nitrógeno sobre el peso seco de los granos	105
4.3.3. Dinámica de acumulación de nitrógeno en los granos	105
4.3.4. Porcentaje de nitrógeno en granos durante el llenado de los mismos	107
4.3.5. Relación fuente - destino durante el llenado de los granos como condicionante del porcentaje de nitrógeno en granos	111
4.4. Discusión	113
4.5. Conclusiones	118
CAPITULO 5	
Efecto de la fertilización nitrogenada y su momento de aplicación sobre la calidad comercial e industrial en cultivares de trigo pan y cebada cervecera	120
5.1. Introducción	123
5.2. Materiales y métodos	123
5.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental.	125
5.2.2. Mediciones y análisis	129
5.3. Resultados	129
5.3.1. Calidad comercial e industrial de trigo pan	140
5.3.2. Calidad comercial e industrial de cebada cervecera	146
5.4. Discusión	151
5.5. Conclusiones	
CAPITULO 6	154
Discusión General y consideraciones finales	
6.1. Contexto de la problemática abordada y aportes del trabajo al conocimiento científico.	155
6.1.1. Variables ecofisiológicas determinantes de la producción de	

biomasa, el rendimiento y el porcentaje de nitrógeno en grano: diferencias entre trigo y cebada. ¿Cómo son afectadas estas variables por cambios en la disponibilidad de nutrientes durante el ciclo del cultivo?	168
6.1.2. Calidad comercial e industrial. Variabilidad genotípica en el cultivo de trigo y respuesta a cambios en la disponibilidad de nutrientes durante el ciclo del cultivo en trigo y cebada cervecera.	173
6.1.3 Consideraciones finales.	174
6.2. Implicancias para futuras investigaciones	
6.2.1. Analizar las posibles diferencias entre especies en el uso del nitrógeno, agua y su interacción	176
6.2.2. Ampliar el análisis de la estabilidad genotípica sobre la calidad, en genotipos de trigo pan y cebada cervecera	177
6.3. Aplicaciones de los resultados del presente estudio	180

BIBLIOGRAFIA

INDICE DE CUADROS

Contenido	Página
<p>Cuadro 2.1. Resumen de los diferentes experimentos utilizados para el presente capítulo. Se indica el nombre del experimento (Exp.), año experimental, fecha de siembra (FS), condiciones en la que se realizó (Cond), densidad de plantas (DS; pl m⁻²), los códigos de los tratamientos de nitrógeno (TN) en relación con la nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno en el suelo a la siembra más fertilizante, NF, kg N ha⁻¹), los códigos de los tratamientos de azufre (TS) en relación con la dosis de fertilizante de azufre adicionado (SF; kg de S ha⁻¹) y los cultivares de trigo (T) y cebada (C) utilizados.</p>	28
<p>Cuadro 2.2. Duración de las fases en tiempo térmico (°Cd) desde la emergencia (EM) a primer nudo visible (PNV), PNV a floración (FL), y EM a FL, filocrono (Cd° hoja⁻¹), y número final de hojas en el tallo principal (NFH) en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a la siembra (N). Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal (Cv, efecto cultivar; N, efecto nitrógeno) para el Exp. 1 y 2. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).</p>	35
<p>Cuadro 2.3. Duración de las fases en tiempo térmico (°Cd) desde la emergencia (EM) a primer nudo visible (PNV), PNV a floración (FL), y EM a FL, filocrono (Cd° hoja⁻¹), y número final de hojas en el tallo principal (NFH) en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno y azufre a la siembra (N y S). Se muestran los valores medios para cada fuente de variación principal (Cv, efecto cultivar; N, efecto nitrógeno; S, azufre) para los Exp. 3 a 5. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).</p>	37

Cuadro 2.4. Tasa de aparición de macollos (TAM; 10^{-2} macollos $\text{pl}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$), 41
duración de la fase de aparición de macollos (DAM; $^\circ\text{Cd}$), máximo número de
macollos por planta (MNM; macollos pl^{-1}), comienzo de la mortalidad de
macollos (CMM; $^\circ\text{Cd}$), tasa de mortalidad de macollos (TMM; 10^{-2} macollos
 $\text{pl}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$), duración de la fase de mortalidad de macollos (DMM; $^\circ\text{Cd}$),
número final de macollos por planta (NFM; macollos pl^{-1}) y momento donde
se establece el número final de macollos (DNFM; $^\circ\text{Cd}$), en cultivares de trigo
(T) y cebada (C) creciendo bajo diferentes disponibilidades de N a la siembra
(N). Se muestran los valores medios para cada fuente de variación principal
(Cv, efecto cultivar; N, efecto nitrógeno) para los Exp. 1 y 2. Dentro de cada
columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son
significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Cuadro 3.1. Resumen de los diferentes experimentos utilizados para el 60
presente capítulo. Se indica el nombre del experimento (Exp), año
experimental, fecha de siembra (FS), condiciones en la que se realizó (Cond),
densidad de plantas (DS; pl m^{-2}), los códigos de los tratamientos de nitrógeno
(TN) en relación con el nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno
natural más fertilizante, Ni, kg N ha^{-1}), los códigos de los tratamientos de
nitrógeno en floración (TNf) en relación con la dosis de fertilizante
nitrogenado en floración (Nf; kg de N ha^{-1}) y los códigos de los tratamientos
de azufre (TS) en relación con la dosis de fertilizante de azufre incorporado a
siembra (SF; kg de S ha^{-1}) y los genotipos de trigo (T) y cebada (C) utilizados.

Cuadro 3.2. Rendimiento (Rto, g m^{-2}), Biomasa total a madurez fisiológica 65
(BMF; g m^{-2}), índice de cosecha (IC), Tasa de crecimiento durante pre
floración (TCC FL; $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), durante post floración (TCC LLG; $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y
del ciclo total (TCC MF; $\text{g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), eficiencia en el uso de la radiación durante
pre floración (EUR FL; g MJ^{-1}), durante post floración (EUR LLG; g MJ^{-1}),
del ciclo total (EUR MF; g MJ^{-1}) y para el Rto en granos (EUR Rto; g MJ^{-1}),
en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de
nitrógeno a la siembra (Ni). Se muestran los valores medios de cada fuente de
variación principal para el Exp. 2. Dentro de cada columna y experimento, los

valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Cuadro 3.3. Análisis de varianza para las variables; Rto (gMS m^{-2}), Biomasa total a madurez fisiológica (BMF; gMS m^{-2}), índice de cosecha (IC), Tasa de crecimiento durante post floración (TCC LLG; $\text{gMS m}^{-2} \text{d}^{-1}$) y eficiencia en el uso de la radiación durante post floración (EUR LLG; gMS MJ^{-1}), en genotipos de trigo y cebada (fuente de variación cultivar. Cv) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a siembra (Ni) y en post floración (Nf). Datos para Exp. 2.II y Exp. 2.III. 66

Cuadro 3.4. Rendimiento (Rto, gMS m^{-2}), Biomasa total a madurez fisiológica (BMF; gMS m^{-2}), índice de cosecha (IC). Tasa de crecimiento durante pre floración (TCC FL; $\text{gMS m}^{-2} \text{d}^{-1}$), durante post floración (TCC LLG; $\text{gMS m}^{-2} \text{d}^{-1}$) y del ciclo total (TCC MF; $\text{gMS m}^{-2} \text{d}^{-1}$), Eficiencia en el uso de la radiación durante pre floración (EUR FL; gMS MJ^{-1}), durante post floración (EUR LLG; gMS MJ^{-1}), el ciclo total (EUR MF; gMS MJ^{-1}) y para el Rto en granos (EUR Rto; gMS MJ^{-1}), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) y azufre (Si) a la siembra. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 4 (2008) y 5 (2009). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 69

Cuadro 3.5. Número de granos por metro cuadrado (NG m^{-2}), número de espigas por metro cuadrado (NE m^{-2}), número de granos por espiga (NGE) y el peso de mil granos (PMG; gMS), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) a la siembra. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 2. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 71

Cuadro 3.6. ANVA con detalle de las variables de componentes numéricos del rendimiento para los tratamientos Nf: número de espigas por metro cuadrado (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso de mil granos (PMG), en genotipos de trigo y cebada (fuente de variación cultivar. Cv) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a siembra (Ni) y en post floración (Nf). Datos para Exp. 2.II y Exp. 2.III. 72

Cuadro 3.7. Número de granos por metro cuadrado (NG m^{-2}), número de espigas por metro cuadrado (NE; $\# \text{ m}^{-2}$), número de granos por espiga (NGE) y peso de mil granos (PMG; gMS), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) y azufre (Si) a la siembra. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 4 (2008) y 5 (2009). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 73

Cuadro 3.8. Porcentaje de N en granos a MF (PNG; %), rendimiento en nitrógeno (Rto N, gN m^{-2}), N absorbido total a MF (NMF; gN m^{-2}), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido a FL (NFL; gN m^{-2}) y N absorbido durante post FL (NLLG; gN m^{-2}), eficiencia en el uso del N durante pre floración (EUN FL; gMS MJ^{-1}), durante post floración (EUN LLG; gMS gN^{-1}), el ciclo total (EUN MF; gMS gN^{-1}) y para el rendimiento en granos (EUN rto; gMS gN^{-1}), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a la siembra (Ni). Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 2. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 75

Cuadro 3.9. ANVA para los componentes fisiológicos de la dinámica del N: porcentaje de nitrógeno en grano a MF (PNG; %), rendimiento en nitrógeno (Rto de N, gN m^{-2}), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido durante post floración (N LLG; gN m^{-2}) y eficiencia en el uso del N durante post floración (EUN LLG; gMS gN^{-1}), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo 76

diferentes disponibilidades de nitrógeno en post floración (Nf). Datos para Exp. 2.II y Exp. 2.III.

Cuadro 3.10. Porcentaje de N en granos a MF (PNG; %), rendimiento en nitrógeno (Rto N, gN m^{-2}), N absorbido total a MF (NMF; gN m^{-2}), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido a FL (NFL; gN m^{-2}) y N absorbido durante post FL (NLLG; gN m^{-2}), eficiencia en el uso del N durante pre floración (EUN FL; gMS gN^{-1}), durante post floración (EUN LLG; gMS gN^{-1}), el ciclo total (EUN MF; gMS gN^{-1}) y para el rendimiento en granos (EUN rto; gMS gN^{-1}), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) y azufre (Si) a la siembra. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 4 (2008) y 5 (2009). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

78

Cuadro 4.1. Resumen de los diferentes experimentos utilizados para el presente capítulo. Se indica el nombre del experimento (Exp), año experimental, fecha de siembra (FS), condiciones en la que se realizó (Cond), densidad de plantas (DS; pl m^{-2}), los códigos de los tratamientos de nitrógeno (TN) en relación con el nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno natural más fertilizante, Ni, kg N ha^{-1}), los códigos de los tratamientos de nitrógeno en floración (TNf) en relación con la dosis de fertilizante nitrogenado en floración (Nf; kg de N ha^{-1}) y los códigos de los tratamientos de azufre (TS) en relación con la dosis de fertilizante de azufre incorporado a siembra (SF; kg de S ha^{-1}) y los cultivares de trigo (T) y cebada (C) utilizados.

97

Cuadro 4.2. Inicio efectivo del llenado de granos (ILLG; $^{\circ}\text{Cd}$), tasa de llenado de granos (TLLG; $\text{mg } ^{\circ}\text{Cd}^{-1}$), duración del llenado de granos (DLLG; $^{\circ}\text{Cd}$) y el peso seco del granos final (PSG; mg), para los granos de posiciones C₁₋₂ en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de N a la siembra (Ni) y durante post floración (Nf). Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para los Exp. 2.II y 2.III. Dentro de cada

102

columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Cuadro 4.3. Pendiente de la relación entre el PSG y CNG, coeficiente de regresión de la regresión (r^2), y la significancia del test de comparación de pendientes para los tratamientos de Ni y Nf en cada cultivar respecto al tratamiento N0 Nf0 (Test b; Radushev et al., 2007a; ns $p > 0,05$; ** $p < 0,0001$), para los granos 1 y 2 de las espiguillas centrales (C1-2) en los cultivares bajo estudio en el año 2007 y 2008 (Exp. 2.II y 2.III). 110

Cuadro 4.4. Peso seco de los granos en la situación control y desespiguillada (Desesp; PSG; mg), respuesta relativa del PSG al desespiguillado respecto al control (Rta PSG; %), porcentaje de nitrógeno en grano de la condición control y desespiguillada (PNG; %) y la respuesta relativa del PNG al desespiguillado respecto al control (Rta PNG; %), para los tratamientos de desespiguillado (Trat) realizados a los 10 y 20 días post floración, en los tratamientos N0 y N1 (Ni) y Nf0 y Nf1 (Nf), durante el año 2008 (Exp. 2.III). Dentro de cada columna y cultivar, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 112

Cuadro 5.1. Resumen de los diferentes experimentos a campo utilizados para el presente capítulo. Se indica el nombre del experimento (Exp), año experimental, fecha de siembra (FS), densidad de plantas (DS; pl m^{-2}), los códigos de los tratamientos de nitrógeno (TN) en relación con el nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno natural más fertilizante, Ni, kg N ha^{-1}), los códigos de los tratamientos de nitrógeno en floración (TNf) en relación con la dosis de fertilizante nitrogenado en floración (Nf; kg de N ha^{-1}) y los cultivares de trigo (T) y cebada (C) utilizados. 125

Cuadro 5.2. Parámetros de referencia para cuantificar la calidad de la masa de trigo pan medido a través del Alveograma de Chopin (AAPROTRIGO; 1996). 127

- Cuadro 5.3.** Peso hectolítrico de los granos (PH; kg hl⁻¹), porcentaje de proteína de los granos (PPG; %) y porcentaje de gluten húmedo (Glu H; %), para los genotipos de trigo B75 (GC1), Bg13 (GC2) y Kcha (GC3), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 130
- Cuadro 5.4.** Fuerza de la masa (W, J 10⁻⁴), *tenacidad de la masa* (P; mm H₂O) y la extensibilidad de las masa (L; mm), para los genotipos de trigo B75 (GC1), Bg13 (GC2) y Kcha (GC3), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 135
- Cuadro 5.5.** Extracto de malta (% s/s), tiempo de filtrado del mosto (min), viscosidad del mosto (mPa.s), fermentabilidad potencial del mosto (ALA %), aminoácidos libres en el mosto (FAN; mg L⁻¹) y dureza de la malta (Nm), para el genotipo de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 142

INDICE DE FIGURAS

Contenido	Página
<p>Figura 1.1. Respuesta teórica del rendimiento y el porcentaje de proteína en grano de cebada y trigo ante cambios en la disponibilidad de N en suelo a siembra. Adaptado de Stone y Savin (1999).</p>	7
<p>Figura 2.1. Esquema que muestra el modelo tetralinear utilizado (Eq. 2.2) para determinar los parámetros de la dinámica de macollaje (a, intercepción; b, tasa de aparición de macollos; c, tiempo térmico donde finaliza la aparición de macollos; d, tiempo térmico en el cual comienza la mortalidad de macollos; e, tasa de mortalidad de macollos; f, tiempo térmico en el que se define el número final de macollos).</p>	30
<p>Figura 2.2. Relación entre el número de macollos por planta y el tiempo térmico desde emergencia de cultivares de trigo (Kcha, B75) y cebada (QAlf, Sca) creciendo bajo condiciones de baja (N0) o alta (N1) disponibilidad de N en suelo a la siembra. Datos para Exp. 1 (a), Exp. 2.I (b), Exp. 2.II (c) y Exp. 2.III (d). Las líneas continuas representan el ajuste del análisis de regresión usando la ecuación 2.2. Los parámetros de los ajustes se detallan en el Cuadro 2.4. Las flechas indican el momento de floración.</p>	39
<p>Figura 2.3. (a) Tasa de aparición de macollos (TAM), (b) máximo número de macollos por planta (MNM), (c) tasa de mortalidad de macollos (TMM) y (d) el número final de macollos por planta (NFM) en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo en bajas (N0) o altas (N1) disponibilidades de N a la siembra. Cada variable se contrasta para S1 y S0, con y sin aplicación de azufre, respectivamente. Los datos corresponden a los Exp. 3, 4 y 5. Las líneas punteadas representan la relación 1:1.</p>	40
<p>Figura 2.4. Relación entre la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) por los cultivares de cebada y de trigo utilizados, cuando</p>	42

se alcanzó el máximo número de macollos (MNM) con baja y alta disponibilidad de N (N0, N1) y S (S0, S1). Los datos pertenecen a los Exp. 1 a 3. La línea punteada representa la relación de 1:1.

Figura 2.5. Fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFAi acumulada) por los cultivares de cebada y de trigo utilizados, durante pre y post floración, con baja y alta disponibilidad de N (N0, N1). Los datos pertenecen a los Exp. 2. Diferentes letras muestran diferencias significativas entre tratamientos nitrogenados en cada etapa en particular analizados con el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$). 43

Figura 2.6. Tiempo térmico a máximo número de macollos (MNM) (a), y comienzo de mortalidad de macollos (CMM) (b) en relación con el tiempo térmico en el cual ocurrió el momento de primer nudo visible (PNV) en cultivares de trigo (T) y cebada (C), creciendo bajo disponibilidades a la siembra altas y bajas de N (N0, N1) y S (S0, S1). Los datos mostrados corresponden a los Exp. 2, 4 y 5. La línea punteada representa la relación 1:1. 45

Figura 2.7. Relación entre (a) el máximo número de macollos por planta (MNM) y la tasa de aparición de macollos (TAM), (b) tasa de mortalidad de macollos (TMM) y el máximo número de macollos planta (MNM), (c) tasa de mortalidad de macollos (TMM) y la tasa de aparición de macollos (TAM), y (d) el número final de macollos por planta (NFM) y el máximo número de macollos por planta en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo en suelos de baja y alta disponibilidad de N (N0, N1) y S (S0, S1) a la siembra. Los datos corresponden a los Exp. 1 a 5. Las líneas continuas representan la regresión lineal. En (c), la línea de puntos representa la relación de 1:1. 47

Figura 2.8. Coordinación entre la aparición de hojas y macollos en el tallo principal de cultivares de trigo (Man, Kcha, B75, Bg13) y cebada (QAlf, QAye, Sca) creciendo en suelos con baja y alta disponibilidad de N (N0, N1) y S (S0, S1) a la siembra. Los datos corresponden a los Exp. 1 a 5. En el Exp. 2, los datos son la media de los tres años. Dentro de cada panel, los valores con la 49

misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Figura 2.9. Relación entre el rendimiento proveniente del tallo principal o macollos y el rendimiento total de los cultivos de (a) trigo y (b) cebada. Los datos presentados son del Exp. 1 a 5. Las líneas continuas representan la regresión lineal de los datos de rendimiento del tallo principal. Las líneas punteadas representan la regresión lineal de los datos de rendimiento de macollos. 50

Figura 3.1. Relación entre la respuesta a la aplicación de nitrógeno durante post floración (relativo a la condición Nf0) de los cultivares de trigo B75 (paneles superiores), Bg13 (paneles medios) y Kcha (paneles inferiores) en función de la respuesta del cultivar de cebada Scarlett. Para cada cultivar, en el panel izquierdo de columnas se detallan las variables de crecimiento rendimiento (R_{to} , gMS m⁻²), biomasa total a madurez fisiológica (BMF; gMS m⁻²), índice de cosecha (IC), tasa de crecimiento durante post floración (TCC LLG; gMS m⁻² d⁻¹) y eficiencia en el uso de la radiación durante post floración (EUR LLG; gMS MJ⁻¹). En el panel central de columnas se detallan las variables que hacen a los componentes numéricos del rendimiento, número de espigas por metro cuadrado (NE), número de granos por espiga (NGE), peso de mil granos (PMG) y porcentaje de nitrógeno en grano a MF (PNG). Finalmente, en el panel derecho de columnas las variables de la economía del nitrógeno, rendimiento en nitrógeno (R_{to} de N, gN m⁻²), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido durante post floración (N LLG; gN m⁻²) y eficiencia en uso del N durante post floración (EUN LLG; gMS gN⁻¹). Datos para I 2.I y Exp. 2.III. (promedio de las condiciones N0 y N1). Las líneas punteadas representan la relación 1:1 entre ambos cultivares. 67

Figura 3.2. (a) Porcentaje de N en grano (PNG; %), (b) índice de cosecha de N (ICN) y N acumulado durante post floración (NLLG; gN m⁻²), en genotipos de trigo de diferentes grupos de calidad a priori, creciendo en bajas (N0) o altas (N1) disponibilidades de N a la siembra (Ni). Cada variable se contrasta 81

para S1 y S0, con y sin aplicación de azufre, respectivamente. Los datos corresponden a los Exp. 4 y 5. Las líneas punteadas representan la relación 1:1.

Figura 3.3. Relación entre el porcentaje de N en grano a MF (PNG) y (a) la eficiencia en el uso del N para los granos en MF (EUN rto; gMS gN-1), (b) la relación entre el índice de cosecha de carbono y el índice de cosecha de N (IC/ICN) y (c) el N absorbido durante post floración (NLLG; gN m-2), para cultivos de trigo (T; símbolos llenos) y cebada (C; símbolos vacíos), creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf). En paneles inferiores (d, e, f) se muestran los residuales entre los cultivares de trigo y cebada para los parámetros detallados previamente. Los datos corresponden a los Exp. 2.I, 2.II y 2.III. 82

Figura 4.1. Esquema de la espiga de trigo pan (izq.) y cebada cervecera (der.) ilustrando las posiciones de muestreo. 98

Figura 4.2 Relación entre el peso seco de los granos (PSG) provenientes de espiguillas Ap.1-2 (símbolos llenos) o C3 (símbolos vacíos) y el peso seco de los granos C1-2, en cultivos de trigo, creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf0; Nf1). Los datos corresponden a los Exp. 2.II y 2.III. 103

Figura 4.3. Relación entre el peso del grano a madurez en todas las posiciones de la espiga bajo estudio y (a) la tasa de llenado de granos (mg °Cd-1) y la duración del llenado de los granos (°Cd), para cultivos de trigo (T; símbolos llenos) y cebada (C; símbolos vacíos), creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf). Los datos corresponden a los Exp. 2.II y 2.III. 104

Figura 4.4. Relación entre el contenido de N de los granos (C1-2) y el tiempo térmico desde floración (°Cd), para cultivos de trigo y cebada, creciendo bajo disponibilidad a la siembra, N0 (círculos) y N1 (triángulos) y durante post floración, Nf0 (símbolos vacíos) y Nf1 (símbolos llenos). Los datos 106

corresponden a los granos de las espiguillas centrales del Exp. 2.II.

Figura 4.5. Relación entre (a) contenido de N (CNG; mg) y (b) el porcentaje de N (PNG; %) en granos provenientes de las espiguillas centrales (C1-2) y los mismos parámetros para granos provenientes de espiguillas apicales (Ap.1-2; símbolos llenos) o C3 (símbolos vacíos), en cultivos de trigo, creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf0; Nf1). Los datos corresponden a los Exp. 1.I y 1.II. 107

Figura 4.6. Relación entre el contenido de N de los granos C1-2 (mgN) y el peso seco de los granos C1-2 (mg), para cultivares de trigo y cebada, creciendo ante disponibilidad de nitrógeno bajo (N0, círculos) y alto (N1, triángulos) a la siembra y durante post floración, Nf0 (símbolos vacíos) y Nf1 (símbolos llenos). Los datos corresponden a los granos de las espiguillas centrales del Exp. 2.II. 109

Figura 4.7. Relación entre la respuesta relativa del porcentaje de nitrógeno en grano (PNG) de trigo y cebada para tratamientos de desespiguillado realizados a los 10 (a) y 20 (b) días post floración respecto a una situación control sin desespiguillar, en los tratamientos N0 y N1 (Ni) y Nf0 y Nf1 (Nf), durante el año 2008 (Exp. 2.III). 113

Figura 4.8. Relación entre la respuesta relativa del porcentaje de nitrógeno en grano (PNG) y del peso seco del grano (PSG), para cebada (C, símbolos vacíos) y trigo (T, símbolos llenos) con tratamientos de desespiguillado realizados a los 10 (a) y 20 (b) días post floración, en los tratamientos N0 y N1 (Ni) y Nf0 y Nf1 (Nf), durante el año 2008 (Exp. 2.III). 114

Figura 5.1. Relación entre el porcentaje de proteínas (PPG) y el porcentaje de gluten húmedo (Gluten H), para los genotipos de trigo B75 (GC1), Bg13 (GC2) y Kcha (GC3), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008). Se excluyó del análisis la situación Bg13 N0Nf0. 132

Figura 5.2. Relación entre la fuerza de la masa (W , $J 10^{-4}$) con (a) el porcentaje de proteína en grano (PPG) y (b) el porcentaje de gluten húmedo (Gluten H), para los genotipos de trigo B75 (GC1, línea cortada), Bg13 (GC2, línea llena) y Kcha (GC3, línea punteada), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N_0 , N_1) y N en floración (N_{f0} , N_{f1}), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008). 133

Figura 5.3. Relación entre la fuerza de la mas (W , $J 10^{-4}$) con (a) la tenacidad de la masa (P , mm) y (b) la extensibilidad de la masa (L , mm), para los genotipos de trigo B75 (GC1, línea cortada), Bg13 (GC2, línea llena) y Kcha (GC3, línea punteada), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N_0 , N_1) y N en floración (N_{f0} , N_{f1}), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008). 136

Figura 5.4. Relación entre la fuerza de la masa (W , $J 10^{-4}$) con la relación P/L , para los genotipos de trigo B75 (GC1), Bg13 (GC2) y Kcha (GC3), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N_0 , N_1) y N en floración (N_{f0} , N_{f1}), para los experimentos (a) 2.I (2006), (b) 2.II (2007) y (c) 2.III (2008). Las líneas enteras y cortadas pertenecen a los valores de referencia que busca la industria para cada parámetro (Ver Cuadro 5.1.3). 138

Figura 5.5. Relación entre la fuerza de la masa (W , $J 10^{-4}$) con el área bajo la curva de gliadinas (AUC GLI) determinadas por RP-HPLC, para los genotipos de trigo B75 (GC1, línea cortada) y Bg13 (GC2, línea llena), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N_0 , N_1) y N en floración (N_{f0} , N_{f1}), para los experimentos (a) 2.II (2007) y (b) 2.III (2008). 139

Figura 5.6. Porcentaje de granos con calibre en primera zaranda ($>2,75$ mm), para el genotipo de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N_0 , N_1) y N en floración (N_{f0} , N_{f1}), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). La línea punteada corresponde al valor de referencia utilizado por la industria para determinar calidad comercial del lote de granos 140

(>85%).

Figura 5.7. Porcentaje de proteína en grano (PPG), para el genotipo de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). Las líneas punteadas corresponden a los valores de referencia utilizados por la industria para determinar la calidad comercial del lote de granos (10% límite inferior y 12% límite superior). 141

Figura 5.8. Relación entre el extracto de malta (% s/s) y el porcentaje de proteína en grano (PPG) para el cultivar de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos (a) 2.II (2007) y (b) 2.III (2008). Las líneas punteadas corresponden a los valores de referencia utilizados por la industria para determinar la calidad comercial del lote de granos (10% límite inferior y 12% límite superior para PPG, y > 80 % para extracto de malta) 143

Figura 5.9. Relación entre (a) la dureza de malta y el porcentaje de proteína (PPG) y (b) el extracto de malta (% s/s) con la dureza de la malta (NM), para el cultivar de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). Las líneas punteadas corresponden a los valores de referencia utilizados por la industria para determinar la calidad comercial del lote de granos (PPG, 10% límite inferior y 12% límite superior; Extracto de malta, >80%). 144

Figura 6.1. Esquema ecofisiológico y numérico de la generación del rendimiento en trigo pan y cebada cervecera, detallándose las variables y las relaciones funcionales discutidas en esta sección vinculadas a la hipótesis 1 y sus predicciones. N° de hojas aparecidas; N° de macollos aparecidos; IAF: índice de área foliar, porcentaje de intercepción de radiación; RFAi: radiación fotosintéticamente activa interceptada; EUR: eficiencia en el uso de la radiación; biomasa total acumulada; IC: índice de cosecha y rendimiento. 159

NPL: número de plantas por unidad de superficie; NE: número de espigas por unidad de superficie; NGE: número de granos por espiga; NG número de granos por unidad de superficie; PMG: peso de mil granos y Rendimiento. La significancia del efecto de los tratamientos se representa como: E: efecto especie, Ni: efecto del N inicial; Nf: efecto del N en floración y S: efecto del azufre, círculos vacíos representan diferencias estadísticas no significativas ($p > 0,05$) y círculos llenos diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$).

Figura 6.2. Esquema ecofisiológico de generación del rendimiento en pre (izq.) y post (der) floración en trigo pan y cebada cervecera, detallándose las variables y las relaciones funcionales discutidas en esta sección vinculadas a la hipótesis 2 y sus predicciones. RFAi pre-post: radiación fotosintéticamente activa interceptada; EUR pre-post: eficiencia en el uso de la radiación; TCC pre-post: tasa de crecimiento del cultivo; DPPFL: duración periodo pre floración; DLLG: duración llenado de granos; Biomasa pre-post: biomasa total acumulada pre o post floración; biomasa total acumulada; IC: índice de cosecha y rendimiento. La significancia del efecto de los tratamientos se representa como: E: efecto especie, Ni: efecto del N inicial; Nf: efecto del N en floración y S: efecto del azufre, círculos vacíos representan diferencias estadísticas no significativas ($p > 0,05$) y círculos llenos diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$).

162

Figura 6.3. Esquema ecofisiológico de generación del rendimiento teniendo en cuenta el ciclo del nitrógeno (N) y del ciclo del carbono (C), en trigo pan y cebada cervecera, detallándose las variables y las relaciones funcionales discutidas en esta sección vinculadas a las hipótesis 3 y 4 y sus predicciones. RFAi pre-post: radiación fotosintéticamente activa interceptada; EUR pre-post: eficiencia en el uso de la radiación; TCC pre-post: tasa de crecimiento del cultivo; DPPFL: duración periodo pre floración; DLLG: duración llenado de granos; Biomasa pre-post: biomasa total acumulada pre o post floración; biomasa total acumulada; IC: índice de cosecha y rendimiento. La significancia del efecto de los tratamientos se representa como: E: efecto especie, Ni: efecto del N inicial; Nf: efecto del N en floración y S: efecto del

166

azufre, círculos vacíos representan diferencias estadísticas no significativas ($p > 0,05$) y círculos llenos diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$).

ÍNDICE DE ECUACIONES

Ecuación	Página
(1.1) Rendimiento (g m^{-2}) = NG (m^{-2}) x PMG (g)	9
(1.2) NG (m^{-2}) = Npl (m^{-2}) x NE pl ⁻¹ x NGE	9
(1.3) Rendimiento (g m^{-2}) = Biomasa (g. m^{-2}) x IC	10
(1.4) Biomasa (g m^{-2}) = RFAi (MJ m^{-2}) x EUR (gMS MJ^{-1})	10
(1.5) Biomasa (g m^{-2}) = N absorbido (gN m^{-2}) x EUN (g gN^{-1})	14
(1.6) PNG = EUN x IC ⁻¹	17
(1.7) PNG = NMF x BMF ⁻¹ x ICN x IC ⁻¹	17
(2.1) $y = a + b \cdot x$	29
(2.2) $y = a + b \cdot x$ ($x \leq c$)	30
$y = b \cdot c$ ($c < x < d$)	
$y = e \cdot (x - d)$ ($d = x < f$)	
$y = e \cdot (f - x)$ ($x \geq f$)	
(2.3) RFAi = $A / (1 + e^{-B \cdot (t-C)})$	31
(2.4) RFAi = $A + B \cdot t + C \cdot t^2$	31
(3.1) TCC LLG = $(B_{MF} - B_{FL}) \times (D_{MF} - D_{FL})^{-1}$	62
(3.2) EUR = $B \times \text{RFAi acumulada}^{-1}$	62
(3.3) EUR rto = $R_{to} \times \text{RFA}_{MF} \text{ acumulada}^{-1}$	62

(3.4) $EUN = B \times N \text{ absorbido acumulado}^{-1}$	62
(3.5) $EUN_{rto} = R_{to} \times N \text{ absorbido acumulado}^{-1}$	62
(4.1) $PSG = a + TLLG \times TTDFL$ (Si $TTDFL \leq TTMF$) $PSG = a + TLLG \times TTMF$ (Si $TTDFL > TTMF$)	98
(4.2) $CNG = a + TAN \times TTDFL$ (Si $TTDFL \leq TTMCN$) $CNG = a + TAN \times TTMCN$ (Si $TTDFL > TTMCN$)	99

ABREVIATURAS

ABC GLI	Área bajo la curva de gliadinas
ABC GLU	Área bajo la curva de gluteninas
ALA	Atenuación límite aparente (%)
ANVA	Análisis de varianza
Ap ₁₋₂	Granos 1 y 2 de las espiguillas apicales
B MF	Biomasa aérea total a madurez fisiológica (gMS m ⁻²)
B75	Cultivar de trigo Buck 75
Bg13	Cultivar de trigo Baguette13
C ₁₋₂	Granos 1 y 2 de las espiguillas centrales
C ₃	Grano 3 de las espiguillas centrales
C	Cebada
CMM	Comienzo de la mortalidad de macollos (°Cd),
CNG	Contenido nitrogenado de los granos (mgN grano ⁻¹)
Cond	Condición en la cual se realizó el experimento
Cv	Cultivar
D FL	Duración en días de la etapa emergencia-floración.
D MF	Duración en días de la etapa emergencia-madurez fisiológica
DAM	Duración de la fase de aparición de macollos (°Cd)
DAN	Duración de la acumulación de Nitrógeno
DMM	Duración de la fase de mortalidad de macollos (°Cd),
DNFM	Momento donde se establece el número final de macollos (°Cd)
DS	Densidad de siembra (pl m ⁻²)
Efi	Eficiencia de intercepción de la radiación incidente
EM	Emergencia del cultivo
EUN	Eficiencia de uso del nitrógeno (gMS gN ⁻¹)
EUN _{rto}	EUN para rendimiento (gMS gN ⁻¹)
EUR	Eficiencia en el uso de la radiación (gMS MJ ⁻¹)
Exp.	Experimentos
FAN	Contenido de nitrógeno amino libre
FL	Floración del cultivo
GC	Grupo de calidad
GC1	Grupo de calidad 1
GC2	Grupo de calidad 2
GC3	Grupo de calidad 3
Glu H	Porcentaje de gluten húmedo (%)
IAF	Índice de área foliar
IC	Índice de cosecha
ICN	Índice de cosecha de nitrógeno
IMM	Inicio mortalidad de macollos (°Cd)
Kcha	Cultivar de trigo Klein Chajá

L	Extensibilidad de la masa (mm)
Mf	Madurez fisiológica
MNM	Máximo número de macollos (macollos pl ⁻¹)
N	Nitrógeno
N0	Baja disponibilidad de nitrógeno a la siembra
N1	Alta disponibilidad de nitrógeno a la siembra
NE	Número de espigas por metro cuadrado
Nf	Tratamiento de fertilización con N durante post floración
Nf0	Baja disponibilidad de nitrógeno en floracion
Nf1	Alta disponibilidad de nitrógeno en floracion
NFM	Número final de macollos (macollos pl ⁻¹)
NG	Número de granos por metro cuadrado
NGE	Número de granos por espiga
Ni	Contenido de Nitrógeno inicial en suelo (como nitrato)
NO ₃ ⁻	Nitratos
P	Tenacidad de la masa (mm)
PHG	Peso hectolítrico de los granos (kg hl ⁻¹)
PL	Planta
PMG	Peso de mil granos (g)
PNG	Porcentaje de nitrógeno en los granos (%)
PNV	Primer nudo visible
PPG	Porcentaje de proteínas en granos (%)
PSG	Peso seco de granos (mg)
QAlf	Cultivar de cebada Quilmes Alfa
QAye	Cultivar de cebada Quilmes Ayelén
R	Rojo
r ²	Coefficiente de correlación
RFA	Radiación fotosintéticamente activa incidente (MJ m ⁻² d ⁻¹)
RFAi	RFA interceptada acumulada por el cultivo (MJ m ⁻²)
RFAt	RAF transmitida por el cultivo (MJ m ⁻²)
RFAt; It	RFA transmitida (MJ m ⁻²)
RL	Rojo lejano
Rto	Rendimiento (g m ⁻²)
Rto N	Rendimiento de nitrógeno (gN m ⁻²)
S	Azufre
S0	Baja disponibilidad de azufre a la siembra
S1	Alta disponibilidad de azufre a la siembra
Sca	Cultivar de cebada Scarlett
TAH	Tasa de aparición de hojas (hoja °Cd ⁻¹)
TAM	Tasa de aparición de macollos (10 ⁻² macollos pl ⁻¹ °Cd ⁻¹)
TAN	Tasa de acumulación de N en el grano (mgN °Cd ⁻¹),
TCC	Tasa diaria de crecimiento del cultivo (g m ⁻² d ⁻¹)
TCC FL	Tasa diaria de crecimiento del cultivo durante pre floración

TCC LLG	Tasa diaria de crecimiento del cultivo durante post floración
TCC MF	Tasa diaria de crecimiento del cultivo durante todo el ciclo
TMM	Tasa de mortalidad de macollos ($\text{macollos pl}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$)
T	Trigo
TTDFL	Tiempo térmico transcurrido desde la floración del cultivo ($^\circ\text{Cd}$)
TTMF	Tiempo térmico en Madurez Fisiologica ($^\circ\text{Cd}$)
W	Fuerza o trabajo de la masa ($\text{J } 10^{-4}$)

RESUMEN

Eficiencia fisiológica en el uso del nitrógeno en pre y post floración como condicionante del rendimiento y la calidad en genotipos de trigo pan, y su comparación con cebada cervecera

La creciente demanda de materias primas de alta calidad por parte de la industria alimenticia plantea la necesidad de obtener aumentos en el rendimiento y en la calidad de los granos de trigo pan y cebada cervecera. El entendimiento de los diferentes procesos ecofisiológicos involucrados en la determinación del contenido final de nitrógeno (N) del grano cosechado constituye una herramienta indispensable para incrementar la calidad de estos productos, ya que a nivel productivo, altos contenidos de N en grano se relacionan en forma negativa con el rendimiento. Actualmente son escasos los trabajos que hayan analizado en forma conjunta la generación del rendimiento y su calidad en cultivos de trigo y cebada. El objetivo general de la presente tesis fue estudiar la economía del carbono y del N en trigo y cebada cervecera considerando tanto variables asociadas a la generación del rendimiento como de calidad del grano, mediante una aproximación desde la ecofisiología de los cultivos (nivel canopeo), nivel de órganos (granos) y nivel bioquímico (tipo de proteína). En este contexto, se evaluó el comportamiento de los cultivos de trigo y cebada bajo disponibilidades contrastantes de N y S durante el ciclo de cultivo. Si bien ambos cultivos mostraron niveles de rendimiento similares (ca. 470 g m⁻²), presentaron diferencias en como generan su rendimiento. Las principales diferencias se observaron durante post floración, en efecto, trigo alcanzó niveles de biomasa superiores que cebada (ca. 40%), mientras que ésta mostró mayor partición de biomasa hacia los granos (ca. 0,39 para trigo vs. 0,47 para cebada). En cuanto a los parámetros relacionados a la economía del N, trigo presentó respecto a cebada menores eficiencias en el uso de N para generar rendimiento (ca. 10%) y relación entre la partición de carbono y N a los granos (ca. 0,55 para trigo vs. 0,67 para cebada), principales variables que explicaron, negativamente, las diferencias finales entre ambos cultivos en el porcentaje de N en los granos. La calidad de ambos cultivos respondió diferencialmente a las fertilizaciones y existió una notable diferencia entre cultivares de trigo en cuanto a su respuesta (cultivares de trigo indentificados *a priori* como de calidad panadera intermedia presentaron mayor variabilidad en su calidad que cultivares de calidades extremos y que cebada). La información presentada en esta tesis puede ser base importante tanto en el campo del manejo de la fertilización de cultivos como en el campo de la modelización y mejora genética de ambos cultivos.

Palabras claves: Trigo pan, Cebada cervecera, Biomasa acumulada, Relación IC:ICN, Porcentaje de nitrógeno en grano.

ABSTRACT

Physiological nitrogen use efficiency during pre and post flowering stage as a conditioning factor of yield and quality in bread wheat genotypes, and their comparison with malting barley

The growing demand for high quality raw materials from the food industry raises the need for increasing yield and quality of bread wheat and malting barley grains. Understanding the different ecophysiological processes involved in determining grain nitrogen (N) content is an essential tool to increase quality. At present, few works have analyzed the generation of yield and its quality in both wheat and barley crops. The main objective of this thesis was to study carbon and N economies in both crops, considering both variables associated with yield generation and grain quality, using an approach at crop level (canopy level), organ level (grains) and biochemical level (type of protein). In this context, we evaluated the response of wheat and barley cultivars growing under different soil availabilities of N and S during the growing season. Both crops showed similar yield levels (ca. 470 g m⁻²), but yield generation was different between species. The main differences between both species were observed during post flowering, where wheat showed higher biomass accumulation than barley (ca. 40%), while barley showed higher biomass partitioning to grains (ca. 0.39 for wheat vs. 0.47 for barley). On the other hand, wheat showed lesser yield nitrogen use efficiency (ca. 10%) and carbon and nitrogen ratio in the grains than barley (ca. 0.55 for wheat vs. 0.67 for barley). Both variables were the best one that explains the changes in the percentage of nitrogen in grain between species (and fertilization treatments). The quality of both crops responded differentially to fertilization and a noticeable difference in the response between wheat cultivars was observed. The information presented in this thesis can be important; both for fertilization management at crop level, and in the field of modeling and genetic improvement of both crops.

Keywords: Bread wheat, Malting barley, Biomass accumulated, HI: NHI Ratio, grain nitrogen percentage.

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Alcance del trabajo

Trigo y cebada son los principales cultivos de invierno dentro de la región pampeana (MAGyP, 2011), sustentando su importancia en los rendimientos logrados y en los atributos de calidad que los hacen aptos para ser industrializados. A lo largo de la presente tesis se evalúa cómo cambios en la disponibilidad de nitrógeno (N) y los consecuentes cambios en la eficiencia fisiológica en el uso del nitrógeno en pre y post floración condicionan el rendimiento y el contenido de nitrógeno en grano (principal variable que define la calidad) en cultivares de trigo pan y cebada cervecera. A su vez, se evalúa cómo la interacción del N con la disponibilidad de azufre (S) afectan la relación entre rendimiento y calidad de cultivares de trigo pertenecientes a diferentes grupos de calidad panadera. Los resultados generados a lo largo del trabajo han derivado en publicaciones en revistas y presentaciones en congresos nacionales e internacionales. Y, a su vez, los resultados obtenidos poseen un alto grado de aplicabilidad a nivel productivo tanto por su impacto directo en el ajuste de prácticas de manejo como por su potencial uso en programas de mejoramiento genético.

1.2. Revisión de antecedentes

1.2.1. Analogías y diferencias en la producción de trigo y cebada cervecera

Si bien en la actualidad el área destinada a trigo se ha reducido sustancialmente debido a restricciones para su comercialización, Argentina ha generado históricamente un saldo exportable (*ca.* 50-60% de su producción) que ha colocado al país entre los principales exportadores mundiales, detrás de los tradicionales líderes del mercado (por orden de importancia: EEUU, Canadá, Australia y la Unión Europea; FAO, 2011). A su vez, el área destinada al cultivo de cebada cervecera en Argentina ha aumentado significativamente (como consecuencia del incremento en la demanda de su materia

prima), pasando de *ca.* 90.000 ha en la década de 1980 a más de 750.000 ha en 2010 (FAO, 2011). En nuestro país, el principal destino del cultivo de trigo es la industria harinera, mientras que en el caso de cebada lo es la industria maltero-cervecera (MAGyP, 2011). El concepto de calidad de los granos depende del uso industrial que poseen. El trigo que se destine a la industria harinera debe poseer un contenido mínimo de proteína en grano del 11% (MAGyP, 2011), mientras que en la cebada destinada a la industria maltera el contenido de proteína debe mantenerse dentro de un determinado rango (10-12%) (Prystupa et al., 2008; MAGyP, 2011). Es decir que para el cultivo de trigo hay un valor umbral mínimo de requerimiento de proteína en grano, mientras que en cebada dicho valor se encuentra acotado a un rango proteico específico. Por esto a lo largo de los años los planes de mejora genética de ambos cultivos han establecido diferentes objetivos primarios, siendo el porcentaje de proteína en grano (PPG) unos de los más importantes en cebada (Passarella et al., 2003) y el rendimiento en el caso del trigo (Slafer y Andrade, 1993). Debido a las exigencias industriales el productor debe hacer énfasis en estas cuestiones para que no sea castigado con descuentos en el precio en trigo o rechazos en las partidas de cebada cervecera por parte de la industria maltera.

En cuanto al sistema de comercialización de trigo, a diferencia de sus principales competidores, actualmente el sistema de oficial de Argentina (SAGyP; 1994) no le permite garantizar a sus clientes consistencia y homogeneidad en la calidad de sus embarques (Otamendi, 2004), debido a que no cuenta con un sistema de segregación del producto estable y eficiente (Cuniberti, 2001; Otamendi, 2004). En contraposición a ello, Australia, tercer exportador mundial de trigo, ofrece al mundo ocho (8) clases diferentes de trigo (Cuniberti, 2001; AWB, 2009), mientras que el sistema de oferta de trigos de Canadá (cuarto exportador mundial) se distingue por su complejidad y

eficiencia en cuanto a su clasificación por calidad (Cuniberti, 2001; CGC, 2009). Incluso países vecinos con una industria harinera menos desarrollada cuentan con diferenciación por calidad en su sistema de comercialización; por ejemplo, los trigos chilenos se clasifican en Trigo Fuerte, Trigo Intermedio y Trigo Suave (Jobet Fornazzari, 2005). Estos sistemas de clasificación están basados en la influencia que tienen sobre la calidad las diferencias genóticas de los materiales usados en relación al tipo de industrialización del trigo (pan, fideos, galletitas, etc.), duración de los ciclos (invernales o primaverales) y color de los granos (rojo, ámbar, etc.), y consideran a su vez la segregación por ambientes en los cuales se producen estos genotipos (AWB, 2009; CGC, 2009). En Argentina, diferentes asociaciones públicas y privadas vienen trabajando desde hace tiempo para implementar un sistema de segregación de granos de trigo (AAPROTRIGO, 1996; ARGENTRIGO, 2013). La Comisión Nacional de Semillas (CONASE), a través del Plan Nacional de Calidad de Trigo (PRONACATRI, 2003), propuso un sistema de segregación basado en diferenciar el trigo producido genotípicamente en tres (3) grupos de acuerdo a su comportamiento industrial y para cada una de la regiones productoras de trigo (Grupo 1- trigos correctores para panificación industrial, Grupo 2- trigos para panificación tradicional con más de 8 horas de fermentación y Grupo 3- trigos para panificación directa con menos de 8 horas de fermentación; Cuniberti., 2004), pero no existe ninguna disposición oficial al respecto, lo cual dificulta imponer un sistema de segregación (sumado a los cambios en las estructuras de almacenaje que implicaría adoptar un sistema de segregación más complejo que el disponible actualmente). Algunas evidencias previas realizadas en ambientes con diferente potencialidad como en Argentina (Mortarini et al., 2004; Loewy et al., 2005; Abatte et al., 2010), Estados Unidos (Busch et al., 1969; McGuire y McNeal, 1974; Fowler y de la Roche, 1975; Baenziger et al., 1985; Bassett et al., 1989;

Lukow y McVetty, 1991) y en climas mediterráneos (Borghi et al., 1975; Lopez-Bellindo et al., 1998; Garrido-Lesteche et al., 2004; Guarda et al., 2004; Carcea et al., 2006) han demostrado que existe para calidad una fuerte interacción del genotipo con el ambiente al cual se expone, siendo la disponibilidad de N para el cultivo uno de los factores ambientales que más fuertemente modifican la calidad final de los mismos. Por consiguiente, segregar considerando principalmente al genotipo como variable clasificatoria puede ser riesgoso. Qué características mostrará un genotipo en variables asociadas a la calidad al ser expuesto a diferentes condiciones ambientales y cómo es a su vez modificado el rendimiento ha sido una temática poco explorada dado que tradicionalmente el análisis de la generación del rendimiento y la calidad se han estudiados como compartimentos estancos e independientes.

El mercado interno de cebada cervecera, si bien es menor al de trigo, en la última década ha aumentando su importancia en el país debido al crecimiento de la capacidad maltera instalada y a la posibilidad de introducir el cultivo de soja de segunda más tempranamente en aquellos lotes donde se ha realizado cebada, respecto de trigo. El reemplazo de trigo por cebada como antecesores a cultivos de segunda ha permitido principalmente en el sur de la región pampeana una menor reducción en el rendimiento del cultivo de soja inmediato. El mercado de cebada está principalmente regulado por la industria maltera, quien adquiere todo el grano que cumple con los estándares de calidad para producir malta para el mercado interno, mientras que sus excedentes luego son exportados. Tradicionalmente, y dependiendo del año, se ha producido con cierta frecuencia rechazo de partidas de cebada cervecera por parte de las malterías, habitualmente asociado a la presencia de granos con altos valores de contenido de N, superiores al permitido por el estándar de comercialización (Lazzari et al., 2005). Sin

embargo, a partir de 1980, la introducción de cultivares de alto potencial de rendimiento provocó un aumento en la proporción de partidas de cebada con contenidos de N en grano inferiores al demandado por la industria maltera (Passarella et al., 2003; Lazzari et al., 2005), generando el rechazo de las mismas, lo cual estuvo asociado a un efecto dilución del N en el grano asociado al aumento de rendimiento (Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Prystupa et al., 2008). La calidad maltera en cebada es un carácter complejo, ya que depende tanto de las propiedades físicas del grano maduro como de las enzimas sintetizadas durante la germinación (Thomas et al., 1996), y ha sido definida como el producto de un conjunto de caracteres, siendo los más estudiados por su importancia: calibre y peso del grano, extracto de malta, viscosidad del mosto, friabilidad de la malta, contenido de N en el grano malteado y en el mosto (también expresados como proteína de la malta y proteína soluble respectivamente), relación N mosto/N malta (o índice Kolbach), amino N libre en el mosto (FAN: free amino nitrogen), índice Hartong y poder diastásico (Savin y Aguinaga, 2011). Al igual que para el cultivo de trigo, el ajuste del manejo agronómico, considerando aspectos nutricionales y del genotipo, es un aspecto clave en el cultivo para compatibilizar un rendimiento rentable y una calidad adecuada a los requerimientos de la industria.

Tanto en el caso del trigo como en cebada, a nivel agronómico, el rendimiento y el contenido de proteína del grano en un gran rango de ambientes y disponibilidad de nitrógeno en suelo poseen una relación negativa (Fischer et al., 1993; Triboi y Triboi-Blondel, 2002) hasta un valor dado de nitrógeno disponible a partir del cual no se observan modificaciones en el rendimiento pero sí se establece un aumento en el contenido de proteína en grano, de acuerdo a estudios realizados en trigo por Fischer et al. (1993) y por Stone y Savin (1999) en cebada. De modo que desde el punto de vista

productivo la optimización tanto del rendimiento como de su calidad en respuesta a variaciones en el ambiente (*i.e.*, disponibilidad de N) implica una relación de compromiso entre ambos atributos (Triboi y Triboi-Blondel, 2002) ya que el nivel de N disponible que maximiza el rendimiento no necesariamente coincide con aquel que maximiza (u optimiza) el contenido de proteína en grano (Figura 1.1).

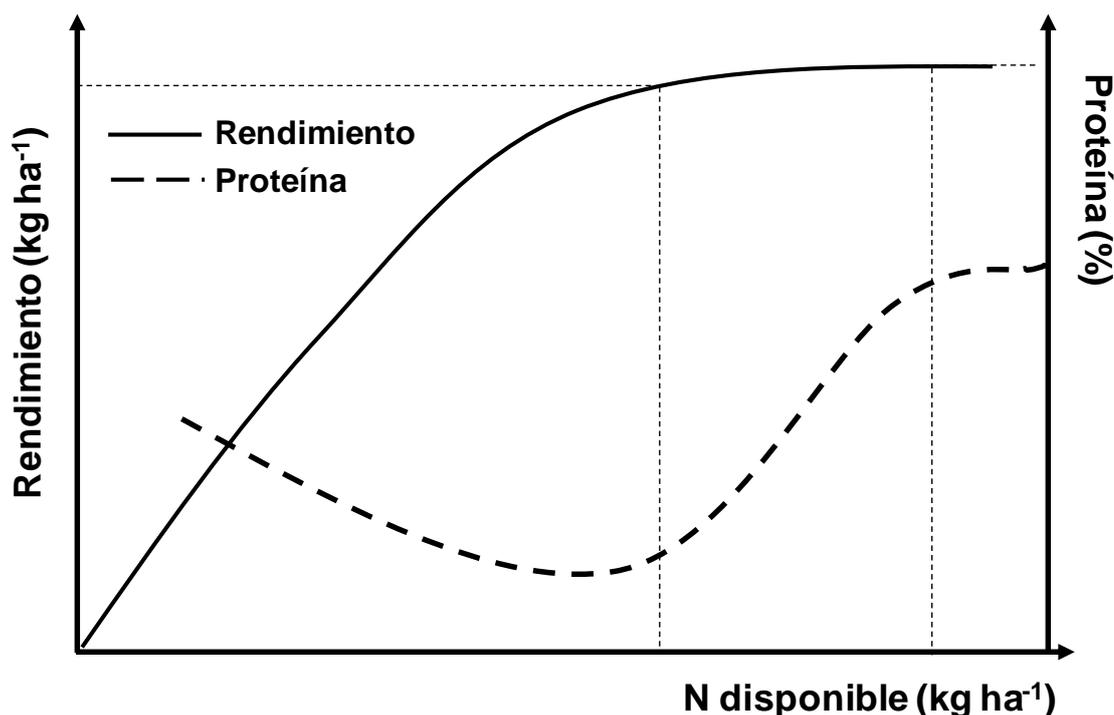


Figura 1.1. Respuesta teórica del rendimiento y el porcentaje de proteína en grano de trigo y cebada ante cambios en la disponibilidad de N en suelo a siembra. Las líneas de puntos verticales indican el nivel de N disponible en el que se maximiza rendimiento (izquierda) o proteína (derecha). Adaptado de Savin y Sorlino (2003).

El contenido de proteína en los granos guarda una estrecha relación con su contenido de nitrógeno. Desde fines del siglo XIX, se ha utilizado históricamente el valor de 6,25 como factor de conversión (k) entre el porcentaje de N y el de proteína para todo tipo de alimentos de origen animal y vegetal. Desde esa época se han realizado diversos estudios al respecto, asignándole a los diferentes alimentos valores de conversión particulares a cada uno, principalmente de acuerdo a su composición de aminoácidos. Por ejemplo, Jones (1932) le asignó a cebada un k de 5,83 y de 5,70 a

trigo. Por su parte Mosse (1990) estudió esta relación en un amplio rango de porcentajes de proteína en grano (PPG), observando que en cebada el k era muy estable y en trigo se incrementaba cuando mayor era el contenido de nitrógeno del grano, con valores de k que rondarían entre 5,4 y 5,5. Estos valores no difieren notablemente de los expuestos por Sosulski e Imafidon (1990) para trigo (5,75). Boisen et al. (1987) y Mariotti et al (2008) también critican fuertemente usar un k de 6,25 en la conversión de N en proteínas. A su vez, estos últimos autores hicieron una importante revisión bibliográfica al respecto y sugieren asignarle un valor de 5,4 a ambos cultivos. La FAO utiliza como factor de conversión para ambas especies 5,83 (FAO, 2003). Las normas de comercialización en Argentina utilizan como factor de conversión 6,25 en cebada y 5,70 en trigo (MAGyP, 2011). Si bien el porcentaje de proteínas en los granos es el parámetro más utilizado tanto en trigo como cebada para su comercialización, en la presente tesis, a menos que se indique lo contrario, se hará referencia al contenido (o porcentaje) de nitrógeno en los granos en vez de hablarse de contenido de proteína en grano, dada (i) la diversidad de criterios en el factor de conversión k, y (ii) con objeto de asimilar ese contenido de nitrógeno en grano a otras variables en estudio (*e.g.* contenido total de N en la biomasa, etc.).

Teniendo en cuenta que los incrementos observados en el rendimiento, sea por efecto del mejoramiento genético y/o del manejo agronómico de los cultivos, se encuentran asociados, en términos generales, a disminuciones en el contenido de N en grano (Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Bogard et al., 2010), en los últimos tiempos surgió la necesidad de incrementar el N disponible para los cultivos y el impacto de la fertilización en los planteos de producción agrícola, ya que no sólo se requiere incrementar el rendimiento (por medio de fertilizaciones tempranas en el ciclo) sino

también generar herramientas para optimizar el contenido de N en grano utilizando por ejemplo la fertilización alrededor de floración como estrategia para aumentar la disponibilidad de N durante el llenado de los granos (Loewy, 2004; Varga y Svečnjak, 2006). A pesar de esto, son escasos los trabajos realizados sobre el estudio comparado de la economía del carbono (C) y del N en trigo y cebada cervecera en variables asociadas a la generación del rendimiento y calidad del grano, punto que constituye el eje de la presente tesis.

1.2.2. La influencia de la disponibilidad de nutrientes sobre la generación del rendimiento en los cultivos de trigo pan y cebada cervecera

El rendimiento de trigo y cebada puede ser analizado a través del modelo que desglosa al rendimiento en sus componentes numéricos (Ec. 1.1):

$$\text{Rendimiento (g m}^{-2}\text{)} = N^{\circ} \text{ granos (\# m}^{-2}\text{)} \times \text{peso de los granos (g)} \quad (\text{Ecuación 1.1})$$

En ambas especies altos rendimientos se sustentan en el establecimiento de un alto número de granos (NG; Slafer et al., 1994; Miralles et al., 2011). A su vez, ese número de granos, bajo densidades de siembra tradicionales para la región pampeana (150-400 pl m⁻²), en trigo se explica principalmente por el número de granos establecidos por espiga (NGE; Fischer, 1983; Slafer et al., 1994), mientras que en cebada cervecera (2 hileras) se explica principalmente por variaciones en el número de espigas establecidas por metro cuadrado (NE; Abeledo et al., 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004), considerando que:

$$NG (m^{-2}) = Npl (m^{-2}) \times NE pl^{-1} \times NGE \quad (\text{Ecuación 1.2})$$

donde: N_{pl} es el número de plantas establecidas por unidad de superficie, NE_{pl}^{-1} es el número de espigas establecidas por planta, NGE es el número de granos logrados por espiga.

A pesar de existir numerosos trabajos en la literatura donde se ha analizado la generación del rendimiento en los cultivos de trigo y cebada, son escasos los trabajos realizados sobre ecofisiología comparada entre ambas especies (Delogu et al., 1998; Wahbi y Sinclair, 2005; Zhang et al., 2005; Cossani et al., 2009), sumado a que la mayoría de ellos fueron realizados en ambientes que suelen tener estreses marcados (*e.g.* hídricos o térmicos) en diferentes etapas del cultivo (ambientes mediterráneos). En base a ello, dentro del marco de esta tesis se plantea analizar comparativamente la acumulación de biomasa y generación de rendimiento en cultivares de trigo y cebada cervecera a fin de identificar estrategias diferenciales de generación del rendimiento, en términos de sus componentes numéricos, entre especies en ambientes templados sin estreses marcados (como los de la región pampeana) en respuesta a modificaciones en la disponibilidad de nutrientes (nitrógeno, azufre) en suelo.

Alternativamente, la generación de rendimiento puede ser analizada a través de un modelo ligado al crecimiento del cultivo durante todo su ciclo o particionado por sub fases de interés (*e.g.* pre y/o post floración), en el cual la biomasa generada es función de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) acumulada y de la eficiencia de uso de la radiación, donde el producto de la biomasa generada por el índice de cosecha (IC) define finalmente el rendimiento del cultivo (Ec. 1.3).

$$\text{Rendimiento (g m}^{-2}\text{)} = \text{Biomasa total (g m}^{-2}\text{)} \times \text{IC} \quad (\text{Ecuación 1.3})$$

La tasa de crecimiento del cultivo (TCC) depende fuertemente de la radiación absorbida que fue interceptada por el cultivo (RFAi). Mientras que esta última, depende de la eficiencia de intercepción de la radiación incidente (Efi), la cual a su vez, está condicionada por la capacidad del cultivo de generar área foliar, mientras que la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) es definida como la relación entre la biomasa acumulada y la RFAi para un periodo dado (Bonhomme, 2000; Ec. 1.4).

$$\text{Biomasa (g m}^{-2}\text{)} = \text{RFAi (MJ m}^{-2}\text{)} \times \text{EUR (gMS MJ}^{-1}\text{)} \quad (\text{Ecuación 1.4})$$

donde *RFAi* es la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada, y *EUR* es la eficiencia en el uso de la radiación.

El N juega un rol como modulador tanto de la Efi como de la EUR. Generalmente la oferta de N promueve incrementos significativos en la Efi y en menor medida en la EUR (Serrano et al., 2000). Si bien Salvagiotti y Miralles (2008) no observaron variaciones en la EUR con aumentos en la disponibilidad de N en el cultivo de trigo, sí lo hicieron Fischer (1993) y Caviglia y Sadras (2001) cuando exploraron disponibilidades de N en suelo iniciales muy bajas, sugiriendo que ésta podría verse afectada en casos donde el N disponible para el cultivo sea fuertemente limitante. Por otro lado, el N es uno de los principales condicionantes de la generación del área foliar, ya que altas disponibilidades nitrogenadas en el suelo se asocian con aumentos en la capacidad del cultivo de generar y establecer macollos y, por lo tanto, de incrementar el área foliar del cultivo (Prystupa et al., 2003), posibilitando que se alcance el índice de área foliar (IAF) crítico (*i.e.*, mínimo valor de IAF para interceptar 95% de la radiación incidente) más tempranamente en el ciclo del cultivo. La generación de IAF depende del establecimiento de hojas en el cultivo y guarda un alto correlato con la aparición de macollos, la cual es a su vez regulada, entre otros factores, por la disponibilidad de

nutrientes (Abeledo et al., 2004). Las deficiencias de N limitan notoriamente el macollaje en cebada (Baethgen et al., 1995) y trigo (Longnecker et al., 1993). Además de la reducción en el número de macollos, la deficiencia de nutrientes puede tener efectos sobre la coordinación de la aparición de macollos y hojas (Longnecker et al., 1993; Prystupa et al., 2003), aunque existen resultados contradictorios en este sentido. Rodríguez et al. (2007) observaron modificaciones en la coordinación de la aparición de hojas y macollos ante deficiencias en la oferta de P en el cultivo de trigo; sin embargo, en cebada, Prystupa et al. (2003) observaron mayores efectos de la deficiencia de P en el macollaje que en los atributos del filocrono o del número final de hojas, a pesar de observar en algunos casos un efecto parcialmente compensatorio de la duración en la aparición de macollos con la tasa de macollaje. En el mencionado trabajo de Prystupa et al. (2003), se observó que las deficiencias de nutrientes disminuyeron marcadamente el número máximo de macollos diferenciados. Así, incrementos en la disponibilidad de N promoverían la tasa de aparición de macollos y la duración del periodo de diferenciación de macollos, consiguiéndose finalmente un mayor número de macollos. Sin embargo, no hay trabajos donde la dinámica de macollaje se haya analizado en forma comparada para trigo y cebada. La respuesta del macollaje a la disponibilidad de N se encuentra a su vez condicionada por su interacción con otros nutrientes ya que, por ejemplo, incrementos en la disponibilidad de S potencian la respuesta del macollaje y/o del número final de espigas al N (Salvagiotti y Miralles, 2007; Arens et al., 2008) aunque son escasos los trabajos publicados en la literatura referidos a este tema. De acuerdo a lo descripto anteriormente en relación a la importancia diferencial de los componentes que generan el rendimiento en trigo y en cebada cultivados bajo densidades de siembras tradicionales para la Región Pampeña, sería esperable que ambas especies presenten una respuesta diferente ante cambios en la disponibilidad de

nutrientes, siendo esperable, por ejemplo, en el cultivo de cebada (donde el número de espigas por unidad de área es un atributo clave para la generación del número de granos) una marcada respuesta a la disponibilidad de N durante la etapa de macollaje del cultivo y no tan marcada en el cultivo de trigo (donde el número de granos por espiga sería el componente que más fuertemente explique el número final de granos por unidad de superficie). La respuesta de trigo y cebada a la disponibilidad de N en términos de generación de área foliar desde estados tempranos del cultivo condicionaría el nivel de biomasa establecido y consecuentemente la definición de los componentes numéricos del rendimiento, estableciendo diferentes relaciones entre el número de granos establecidos y el nivel de carbono y/o N disponibles para esos granos, los cuales regularían la relación entre rendimiento y calidad. Este constituye uno de los aspectos a estudiar en la presente tesis.

1.2.3. La eficiencia en el uso de los recursos como condicionante del nivel de producción y calidad del grano

En los cultivos de grano la respuesta del rendimiento a incrementos en la disponibilidad inicial de N presenta una fase lineal de respuesta hasta un nivel de N a partir del cual incrementos en el N disponible no son acompañados por variaciones en los rendimientos (respuesta asintótica; ley de los rendimientos no proporcionales, Mitscherlich, 1909) (Figura 1.1). Tanto trigo como cebada presentan este tipo de respuesta; sin embargo, ambas especies parecieran diferir en la magnitud de la respuesta dependiendo del ambiente y genotipos utilizados. Algunos de los escasos estudios realizados comparativamente entre trigo y cebada (Christensen y Killorn, 1981; Delogu et al., 1998) indican que para alcanzar los máximos rendimientos se requiere una mayor cantidad de N disponible en trigo que en cebada, aunque los rendimientos máximos en

alta disponibilidad de N parecieran ser menores en cebada que en trigo, pese a ello, en baja disponibilidad de N en suelo cebada suele presentar rendimientos superiores a los de trigo; sin embargo, otros trabajos no han encontrado un comportamiento diferencial entre ambas especies sea en sitios de baja como alta potencialidad de rendimiento (Cossani et al., 2007; Muurinen et al. 2007; Cossani et al., 2009). Diferencias entre especies en el rendimiento logrado por unidad de N disponible podrían estar asociadas a cambios en la eficiencia en la captura y uso de los recursos.

A lo largo de la ontogenia, los cultivos cambian su capacidad de captar recursos y de convertir en biomasa los recursos capturados. Desde la aproximación de la economía del N del cultivo, el rendimiento de trigo y cebada puede ser explicado a partir del N total absorbido por el cultivo y la eficiencia con la cual ese N es utilizado y convertido en biomasa (*e.g.*, eficiencia fisiológica en el uso del nitrógeno, EUN). La eficiencia fisiológica en el uso del N (EUN) se define como la relación entre la biomasa generada por cada unidad de N absorbido a nivel de cultivo (Ec. 1.5).

$$\text{Biomasa total (g m}^{-2}\text{)} = N \text{ absorbido (gN m}^{-2}\text{)} \times EUN \text{ (g gN}^{-1}\text{)} \quad (\text{Ecuación 1.5})$$

La EUN puede también expresarse en término de rendimiento como el cociente entre el rendimiento logrado por unidad de nitrógeno derivado a los granos (EUN rto, g gN⁻¹). La EUN es altamente dependiente del genotipo (Cox et al., 1985), observándose que, ante condiciones de crecimiento potenciales, las mayores diferencias en la economía del N entre cultivares se evidencian durante el periodo de prefloración (Feingold et al., 1990). Dentro de este contexto, y dada la aparente respuesta diferencial del rendimiento entre ambas especies (trigo y cebada) a la disponibilidad de N, sería esperable que trigo y cebada posean diferencias en la eficiencia fisiológica en el uso del

N. Dichas eventuales diferencias en el uso del N repercutirían no sólo en el rendimiento logrado sino también en el contenido de N en grano; aspecto a abordar en esta tesis.

El rendimiento y el contenido absoluto de N en grano se encuentran determinados por la eficiencia con la cual es derivada la materia seca (carbono) y el N hacia los granos (partición de carbono y N hacia los destinos). El contenido relativo de N en los granos depende así tanto del N total absorbido por el cultivo y de la posterior distribución del N entre los órganos reproductivos y vegetativos (cuantificado por medio del índice de cosecha de nitrógeno, ICN, el cual representa el contenido de nitrógeno en los granos respecto al nitrógeno total presente en la biomasa del cultivo a madurez) como de la asociación entre la biomasa total generada por el cultivo y la proporción de ésta que es derivada hacia los granos (Foulkes et al., 2009). A partir de floración los granos son el principal destino de carbono y N; sin embargo, sus dinámicas son diferentes debido a que la principal fuente de carbono es la fotosíntesis actual (Wardlaw, 1990; Schnyder, 1993), mientras que la principal fuente de N en los granos es la removilización de N acumulado en prefloración (Spiertz y De Vos, 1983) proveniente desde hojas y/o tallos. Diferentes trabajos estudiaron la contribución de la absorción de N en postfloración y el contenido nitrogenado de los granos, presentando diversidad de resultados, ya que mientras algunos muestran una relación positiva entre ambas variables e independiente del contenido de N en floración (Heitholt et al., 1990; Ottman et al., 2000; Bogard et al., 2010), otros trabajos presentan resultados opuestos (Bulman y Smith, 1994; Oscarson et al., 1995). Estas discrepancias descritas en la literatura pueden estar asociadas a diferencias entre genotipos y a la diversidad de condiciones experimentales exploradas (*e.g.*, tamaño del destino, acceso al N del suelo, la regulación de la absorción de N por el estado de las plantas o la capacidad de

mantener la actividad de las raíces durante el llenado de granos, Mi et al., 2000; Bogard et al., 2010). A diferencia de la literatura encontrada en el cultivo de trigo, son escasos los trabajos que se hayan abocado al estudio de la economía del C y del N en cebada y su impacto sobre la generación del rendimiento (Dalal et al., 1997) y aún menos los trabajos que han comparado a ambas especies creciendo en ambientes contrastantes (Cossani et al., 2010).

En los cereales, al momento de la floración el cultivo presenta, bajo condiciones de crecimiento potencial, *ca.* 50% de la materia seca total y el 80% del contenido de N total que presentará a madurez (Lazzari., 2001; Hirel et al., 2007; Lazzari et al., 2007), mientras que en ambientes de secano la cantidad de carbono y N acumulado a floración ha sido señalado como uno de los principales determinantes del rendimiento (Royo, 1999; Slafer et al., 2005), tanto en trigo como en cebada, avena y triticale (Lopez-Castañeda et al., 1994; Cossani et al., 2009; Estrada-Campuzano et al., 2012). Por lo tanto, es posible especular que trigo y cebada durante el periodo de pre floración presentan una EUN menor a la que poseen en post floración, y que existirían diferencias entre genotipos en esta eficiencia (Kichey et al., 2007). Según Gajú et al. (2011) uno de los motivos por los cuales podrían existir diferencias entre genotipos es el momento en el cual comienza la senescencia foliar y consecuentemente la removilización de N desde tallos y hojas hacia los granos (Foulkes et al., 2009). El tamaño de la fuente de asimilados durante el llenado (*i.e.*, área foliar, duración de la misma y capacidad fotosintética de las hojas) determina la capacidad del cultivo de proveer de asimilados actuales a los granos en crecimiento, mientras que el número de granos cuajados y el tamaño potencial de los mismos determina la capacidad potencial del destino de acumular asimilados. El balance entre el tamaño de la fuente y de los destinos establece

lo que se conoce como relación fuente-destino del cultivo (Wardlaw y Moncur, 1976; Austin et al., 1977; Jones y Simmons, 1983; Venkateswarlu y Visperas, 1987 Schnyder, 1993; Rajcan y Tollenaar, 1999; Borrás et al., 2004, Bingham et al., 2007; Serrago et al., 2013). Durante el periodo de post floración tanto el cultivo de trigo como de cebada presentan una baja o nula limitación por carbono (Dreccer et al., 1997; Calderini y Reynolds, 2000; Borrás et al., 2004, Bingham et al., 2007). No obstante, resultados recientes evidencian que en la actualidad existe una co-limitación fuente - destino durante esta etapa (Acreche y Slafer, 2006; Serrago et al., 2013). En contraposición a lo referido a la economía del carbono en el cultivo, durante la etapa de llenado de grano existe una clara limitación por fuente nitrogenada (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997; Martre et al., 2003). Las variaciones en la proporción de N absorbido en pre y post floración suelen ser más acotadas en el cultivo de cebada, dada que algunos estudios indican que la mayor demanda de N en cebada se produce durante los primeros estadios de crecimiento, presentando luego una alta eficiencia de translocación o removilización de N al grano (Ellen, 1993; Delogu et al., 1998). En virtud de lo expuesto, dentro de esta tesis se analiza en forma comparada la eficiencia fisiológica en el uso del N en cultivares de trigo y cebada cervecera, focalizándose el estudio en el análisis de las diferencias en la utilización del N que posee cada cultivo a lo largo de su ontogenia y de las discrepancias entre especies. Este aspecto reviste fuerte relevancia ya que no hay trabajos sobre el tema realizados bajo condiciones de campo entre ambas especies. En el marco de esta tesis el porcentaje de nitrógeno en los granos (PNG) será evaluado a partir del siguiente marco analítico:

$$PNG = EUN \times IC^{-1} \quad (\text{Ecuación 1.6})$$

$$PNG = NMF \times BMF^{-1} \times ICN \times IC^{-1} \quad (\text{Ecuación 1.7})$$

donde: *EUN* es la eficiencia en el uso del nitrógeno (gMS gN^{-1}), *IC* es el índice de cosecha, *NMF* es nitrógeno absorbido por el cultivo a madurez fisiológica (gN m^{-2}), *BMF* es la biomasa acumulada a madurez fisiológica (gMS m^{-2}), e *ICN* es el índice de cosecha de nitrógeno

1.2.4. La interacción entre nitrógeno y azufre como condicionante del balance entre rendimiento y calidad del grano

Al igual que otros macro-nutrientes, como el nitrógeno y el fósforo, el azufre (S) es esencial para el crecimiento y desarrollo de los cultivos, presentando a nivel suelo-planta una dinámica similar a la del N (Echeverría et al., 1996). Estos nutrientes interactúan en la generación de biomasa y la determinación del rendimiento dado que la respuesta a la aplicación de N puede aumentar si se aplica otro nutriente que se encuentra deficiente como por ejemplo S (Salvagiotti and y Miralles, 2008; Salvagiotti et al., 2009). Sin embargo, muy pocos trabajos publicados han abordado la interacción N x S en trigos identificados *a priori* como de diferentes grupos de calidad, con diferentes potenciales de rendimiento y acumulación de N en los granos, ya que principalmente han analizado el rendimiento y en menor medida su impacto sobre el porcentaje de proteínas (Loewy et al. 2008; Reussi Calvo et al., 2006; Reussi Calvo et al., 2008). Loewy et al. (2008) observaron que las respuestas positivas del rendimiento del cultivo trigo a la fertilización azufrada son esporádicas e impredecibles, en gran parte por las dificultades analíticas del diagnóstico. Mientras que para calidad del grano, las carencias de S podrían ser muy importantes en el sudoeste de la región pampeana (Reussi Calvo et al., 2006; Reussi Calvo et al., 2008). La importancia del S sobre la calidad de los granos radica en que desde el punto de vista de la industria debe considerarse tanto el contenido total de proteína en grano como la composición de

dichas proteínas, aspecto sobre el cual el S juega un rol fundamental. De hecho, granos de trigo que presentan altos contenidos de proteína en numerosas oportunidades presentan serios problemas de ligamiento de gluten, posiblemente debido a deficiencias en otros macronutrientes como por ejemplo S. La concentración de S en grano afecta la calidad industrial de los granos dadas las uniones puente disulfuro entre cadenas proteicas, debido a la presencia de grupos sulfhidrilo en los aminoácidos azufrados de las gluteninas y gliadinas (Shewry et al., 2001; Shewry et al., 2009), que le otorgan elasticidad y fuerza a la masa de trigo a igual contenido de N total en grano. A su vez, la magnitud de estos efectos dependerá del genotipo en estudio, por lo cual es esperable encontrar diferencias entre genotipos que han sido catalogados previamente como contrastantes en aptitud panadera.

1.3. Objetivos

1.3.1. El objetivo general de la presente tesis es analizar en los cultivos de trigo pan y cebada:

- (i) la generación de biomasa y su partición hacia los órganos reproductivos, considerando la dinámica de Carbono y N a lo largo del ciclo del cultivo y
- (ii) su relación con la calidad comercial e industrial de los granos.

1.3.2. Los objetivos específicos planteados son:

- (a) Analizar la dinámica de aparición de hojas y su coordinación con la aparición de macollos como condicionantes de la fenología del cultivo y de la captación de recursos (*i.e.*, radiación) en cultivos de trigo y cebada creciendo bajos disponibilidades contrastantes de N y S.

- (b) Identificar y analizar comparativamente entre ambas especies los mecanismos ecofisiológicos asociados a la economía del carbono del cultivo vinculados con la generación de la biomasa aérea y establecimiento del rendimiento en respuesta a variaciones en la disponibilidad de N y sus consecuentes cambios en la EUN.
- (c) Analizar las diferencias genotípicas en la acumulación de N en la biomasa y su partición hacia los granos y cómo esto afecta la calidad del grano en trigos modernos contrastantes en cuanto a su calidad industrial, comparándolo con el cultivo de cebada cervecera.
- (d) Analizar el impacto de la interacción N x S sobre los atributos fisiológicos que determinan el rendimiento y la calidad comercial e industrial en genotipos modernos de trigo contrastantes en aptitud panadera.

1.4. Hipótesis y predicciones derivadas de las mismas

1. En genotipos con una similar duración del ciclo hasta floración, trigo y cebada presentan diferente coordinación entre la aparición de hojas y macollos, provocando diferencias en la radiación interceptada por ambos cultivos en etapas tempranas y en la contribución de los diferentes componentes numéricos del rendimiento.

Predicción 1. Trigo muestra una menor radiación interceptada que cebada al momento en el cual se alcanza el máximo número de macollos aparecidos.

Predicción 2. En trigo, la contribución relativa al rendimiento final de los macollos, respecto de la del tallo principal, es menor que la observada en cebada.

2. Las principales diferencias en la generación de biomasa entre cultivares de trigo y cebada están dadas por la acumulación de la misma tanto durante pre floración como post floración.

Predicción 1. Los cultivares de trigo se diferencian entre sí principalmente por su acumulación de biomasa en post floración, mientras que éstos en promedio presentan menor acumulación de biomasa a floración que la cebada.

3. Las diferencias en el porcentaje de nitrógeno en grano (PNG) entre cultivares están principalmente asociadas con la EUN más que con la partición de Carbono y N a los granos.

Predicción 1. Cebada presenta mayor EUN y relación IC:ICN respecto de trigo, presentando consecuentemente menores niveles de N en grano que trigo.

4. La disponibilidad de S y su interacción con la disponibilidad de N condicionan (a) el rendimiento y (b) el porcentaje de nitrógeno en grano de trigo pan.

Predicción 1. Ante una misma cantidad de N disponible en el suelo, una mayor disponibilidad de S produce incrementos en la absorción de N tanto en pre como post floración y consecuentemente en el rendimiento.

Predicción 2. Esos incrementos en la absorción de N post floración, repercuten positivamente en el porcentaje de nitrógeno en grano.

5. Genotipos de trigo pan previamente calificados como de distinta calidad industrial, y en su comparación con cebada cervecera, difieren en la estabilidad de variables asociadas a la calidad ante cambios en el momento y dosis de fertilización nitrogenada.

Predicción 1. Materiales caracterizados como de alta calidad panadera muestran mayor estabilidad en las variables de calidad que cultivares caracterizados como de calidad panadera intermedia a baja ante cambios en la disponibilidad de nutrientes.

Predicción 2: Ante cambios en la oferta nitrogenada, cebada presenta menores modificaciones en variables de calidad que trigo (independientemente del grupo de calidad de trigo considerado).

1.5. Estructura de la tesis

La presente tesis doctoral abarca diferentes aspectos relacionados con la economía del carbono y nitrógeno en trigo pan y cebada cervecera, y su comparación simultánea entre cultivares pertenecientes a una y otra especie, considerando tanto variables asociadas a la generación del rendimiento como de calidad del grano, mediante una aproximación desde la ecofisiología de los cultivos (nivel canopeo), nivel de órganos (granos) y nivel bioquímico (tipo de proteína). Para esto se ha montado una serie de experimentos en diferentes años, donde se combinaron cultivares de trigo y cebada ampliamente difundidos entre los productores de la región pampeana con diferentes dosis de nitrógeno (inicial o en post floración) y azufre (inicial). La información presentada en esta tesis puede ser base importante tanto en el campo del manejo de la fertilización de cultivos como en el campo de la modelización y mejora genética de ambos cultivos.

A lo largo de la misma se utilizaron para la gran mayoría de los experimentos tres (3) cultivares de trigo pan de ciclo corto-intermedio caracterizados como de diferentes calidad panadera y un (1) cultivar de cebada cervecera de dos hileras. Al momento de comenzar el proyecto de tesis, los cultivares con los cuales trabajar fueron

elegidos considerando su alto grado de difusión dentro de la región pampeana. En el cultivar de cebada cervecera la cantidad de cultivares presentes en el mercado es sensiblemente inferior a la de cultivares de trigo (Cattaneo, 2011). Para simplificar la redacción de la tesis y hacer más sencilla la interpretación de resultados, cuando se realizaron comparaciones entre los cultivares de ambas especies se hace referencia a “trigo” (como la media de todos los cultivares utilizados) y “cebada” (para el único cultivar utilizado), mientras que si algún resultado es destacado para cualquier de los cultivares en particular, se lo detallará con la abreviatura de su nombre. Igualmente cabe resaltar que los resultados expuesto en esta tesis no se pretende sean tomados como el comportamiento absoluto de ambas especies, sino como el de un grupo de cultivares muy representativos en la producción agrícola de Argentina. Por otro lado, cuando se haga referencia al efecto del nitrógeno inicial (Ni), se hará referencia solamente a los experimentos que contienen tratamientos que no estén vinculados a las aplicaciones de nitrógeno post floración y/o azufre, los cuales fueron analizados individualmente en ensayos particulares. En particular el estudio de la interacción N x S está focalizado en trigo por razones: (i) ecofisiológicas (implicancia práctica de comparar genotipos con diferente respuesta en su calidad a la fertilización tanto de S como de N) y (ii) logísticas (tiempos y costos de desarrollo de los experimentos).

La estructura de la tesis ha sido dividida en 6 capítulos. En el Capítulo 1, se describen el alcance del trabajo, las evidencias existentes en la literatura sobre las analogías y diferencias en la producción de trigo pan y cebada cervecera, desde la eficiencia en el uso de los recursos y el efecto del nitrógeno, el azufre y su interacción como condicionantes del nivel de producción y calidad del grano, seguido por los objetivos generales y particulares, las hipótesis y las predicciones derivadas de las

mismas. En el segundo capítulo inicialmente se analiza si los cultivos de trigo y cebada poseen una dinámica de macollaje diferencial en respuesta a la fertilización nitrogenada y azufrada, y como ello repercutiría desde etapas tempranas del ciclo sobre la generación del rendimiento. Este análisis en el patrón de macollaje entre especies constituyó el paso inicial para posteriormente evaluar en el tercer capítulo las diferencias entre especies en las estrategias para generar biomasa (*i.e.*, EUR), rendimiento en función de sus componentes numéricos (*i.e.*, NE, NGE, IC) y el contenido de N en los granos (analizado en término de la absorción de N, EUN, ICN). En el Capítulo 4 se caracterizará la dinámica de acumulación de Carbono y N en los granos, evaluando las posibles diferencias en la relación entre la fuente y los destinos entre ambos cultivos, para luego estudiar en ambos cultivos el efecto de los diferentes tratamientos de fertilización (*i.e.*, dosis y momentos de aplicación) sobre la calidad comercial e industrial y profundizando puntualmente en el cultivo de trigo en las diferencias genotípicas preestablecidas en cuanto a su potencial de calidad. Finalmente en el sexto y último capítulo de esta tesis, con el objetivo de analizar globalmente las diferencias y similitudes entre trigo pan y cebada cervecera, bajo el rango de disponibilidades de nutrientes explorados, se incluye una síntesis y discusión general de los resultados abarcando los distintos niveles de aproximación que fueron explorados a lo largo de la presente tesis.

DIFERENCIAS ENTRE TRIGO PAN Y CEBADA CERVECERA EN LA COORDINACIÓN ENTRE LA APARICIÓN DE HOJAS Y MACOLLOS BAJO CONDICIONES CONTRASTANTES DE NITRÓGENO Y AZUFRE Y SU IMPACTO SOBRE LA INTERCEPCIÓN DE RADIACIÓN^{2.1}

^{2.1}El contenido de este capítulo fue publicado en:

Alzueta I, Abeledo LG, Mignone CM, Miralles, DJ. DIFFERENCES BETWEEN WHEAT AND BARLEY IN LEAF AND TILLERING CO-ORDINATION UNDER CONTRASTING NITROGEN AND SULFUR CONDITIONS. European Journal of Agronomy, Volume 41, August 2012, Pages 92-102, ISSN 1161-0301, 10.1016/j.eja.2012.04.002.

Alzueta, Ignacio; L. Gabriela Abeledo y Daniel J. Miralles (2011): "DIFFERENCES BETWEEN WHEAT AND BARLEY IN LEAF AND TILLERING CO-ORDINATION UNDER CONTRASTING NUTRITIONAL CONDITIONS". ASA-CSSA-SSSA International Annual Meetings. October 16-19. San Antonio, Texas, EEUU.

2.1. Introducción

Se asume empíricamente que cebada tiene una mayor producción de macollos que trigo; sin embargo, en la literatura son escasos los trabajos publicados en los que se haya estudiado comparativamente el proceso de macollaje entre ambas especies y bajo diferentes condiciones ambientales pese a ser el macollaje un factor determinante en la generación de área foliar (y, por consiguiente, determinante de la captura de radiación) y en la definición del número de espigas (subcomponente numérico del rendimiento). A su vez, varios estudios han analizado el efecto del N sobre la fenología y la dinámica de hojas y macollos de trigo (Berry et al., 2003; Evers et al., 2006; Salvagiotti y Miralles, 2007), así como en la cebada (Baethgen et al., 1995; García del Moral y García del Moral, 1995; Prystupa et al., 2003; Abeledo et al., 2004; Borrás et al., 2009), pero hay muy pocas evidencias analizando estos atributos en ambos cultivos creciendo simultáneamente bajo condiciones nutricionales contrastantes.

Tanto en el cultivo de trigo como en el de cebada, existe una gran variabilidad intraespecífica en su capacidad de macollaje. En cebada, una de las principales causas de las diferencias en la dinámica de macollaje entre cultivares está asociado con el tipo de espiga. Los cultivares de seis hileras establecen menos macollos por planta que los cultivares de dos hileras (Kirby y Riggs, 1978; García del Moral y García del Moral, 1995; Arisnabarreta y Miralles, 2004) aún en cultivares con un ciclo similar a floración. En ambos cultivos, la duración del ciclo que va desde la emergencia hasta la floración del cultivo depende del número final de hojas que aparecen en el tallo principal y de la tasa de aparición de esas hojas (Levy y Peterson, 1972, Baker y Gallagher, 1983; Davidson et al, 1985; Kirby et al., 1987; Hay y Kirby, 1991; Kirby et al., 1992; Slafer y Rawson, 1994; Gonzalez et al., 2002). A su vez, está ampliamente documentado que la temperatura, el fotoperiodo y la vernalización son los principales factores que regulan la

tasa de desarrollo en ambos cultivos (Davidson et al, 1985; Hay y Kirby, 1991; Slafer y Rawson, 1994), mientras que las disponibilidades de agua y nutrientes son factores secundarios que pueden modificar la duración de las fases ontogénicas desde la emergencia de los cultivos hasta la floración de los mismos (Arisnabarreta y Miralles, 2004; Salvagiotti y Miralles, 2007). Sin embargo, los efectos de la disponibilidad de nutrientes en los procesos de desarrollo no son concluyentes. Por ejemplo, para trigo, Fischer (1993) observó un retraso en la fecha de floración ante deficiencias extremas de N, mientras que en otros estudios, el efecto de deficiencias de N en la duración de las fases ontogénicas no fue perceptible (Cartelle et al., 2006). Las diferencias encontradas entre los diferentes estudios sobre el efecto de la disponibilidad de N en la duración de las fases ontogénicas podrían estar relacionadas a diferencias en el tiempo, la intensidad y/o la duración del estrés: cuanto mayor es la intensidad y la duración del estrés de N, mayor será su impacto en el desarrollo de los cultivos (Fischer et al., 1993). Retrasos en la fecha de floración con bajos niveles de N en el suelo también se han descrito en la cebada (Arisnabarreta y Miralles, 2004) como el resultado de un filocrono mayor combinado con un nulo (Prystupa et al, 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004) o menor efecto sobre el número final de hojas (Longnecker et al., 1993). El efecto del N en estos procesos está condicionado por la disponibilidad de otros nutrientes tales como el S. Burke et al. (1986) observaron que las deficiencias en S redujeron el número y el tamaño de células en el trigo, y Salvagiotti y Miralles (2007) propusieron que estas limitaciones en S podrían modificar la ocurrencia de la floración, al afectar el tamaño de las hojas y modificar la tasa de aparición de las mismas. No poseo conocimiento de la existencia de otros trabajos en los que haya sido evaluada la tasa de aparición de hojas en cebada bajo el efecto de la interacción entre N y S. Su estudio, sin embargo, reviste una alta trascendencia desde el punto de vista de la ecofisiología de la generación del

rendimiento dado que la aparición de hojas condiciona no solo la fenología del cultivo sino también al proceso de macollaje.

El proceso de macollaje puede ser dividido en cuatro fases: (i) una fase inicial caracterizada por la aparición de macollos, (ii) una segunda fase en la cual se alcanza el máximo número de macollos aparecidos, (iii) la tercer fase donde una proporción de los macollos aparecidos comienzan a morir, y (iv) cuando el número final de macollos queda definido. Generalmente, el primer macollo aparece cuando se expandió entre la tercer y cuarta hoja en el tallo principal. Una vez que el primer macollo ha aparecido, el siguiente macollo aparecerá alcanzando una coordinación de un macollo por cada filocrono, siguiendo la serie teórica de Fibonacci se observará un crecimiento exponencial del número de macollos (Skinner y Nelson, 1992; Bos y Neuteboom, 1998; Salvagiotti y Miralles, 2007). Sin embargo, la dinámica de macollaje depende fuertemente del cultivar utilizado y las características del ambiente, cambios en ambos, o al menos uno de éstos, pueden alterar la dinámica de macollaje afectando la coordinación entre la aparición de hojas y macollos. Incrementos en la disponibilidad de N en cebada aumentan la tasa de aparición de macollos, generando por lo tanto un mayor número máximo de macollos por planta (Prystupa et al., 2003) y modificando así la coordinación entre la aparición de macollos y hojas. De la misma manera en trigo, el agregado de S incrementó la tasa de aparición de macollos, especialmente bajo condiciones no limitantes de N, evidenciando una fuerte interacción NxS (Salvagiotti y Miralles, 2007). A pesar de las ventajas que aporta la aplicación de nutrientes en la producción de macollos, Berry et al. (2003) observaron que a mayor número de macollos aparecidos menor es el porcentaje de supervivencia de los mismos, provocando una relación negativa entre la tasa de aparición y la tasa de mortalidad de macollos.

Algunas evidencias en sorgo muestran que la aparición de nuevos macollos comienza a disminuir fuertemente a partir de un índice de área foliar particular (Lafarge y Hammer, 2002), mientras Evers et al. (2006) informaron que en trigo el fin de la aparición de macollos se produjo cuando la fracción de radiación interceptada por el canopeo superó un umbral específico (0,40 a 0,45) y la relación rojo: rojo lejano cayó por debajo de 0,35-0,40.

En general, se asume que el fin de la aparición de los macollos es coincidente con la etapa de primer nudo visible, coincidiendo con el inicio de elongación del tallos en ambos cultivos (García del Moral y García del Moral, 1995; Miralles y Richards, 2000), mientras que el inicio de la mortalidad de macollos parece ocurrir durante la fase de activo crecimiento del tallo (Davidson y Chevalier, 1989; Sparkes et al., 2006; Borràs-Gelonch et al., 2012). Por lo tanto, es importante no sólo analizar cómo se generan los macollos, sino también evaluar cómo la tasa de mortalidad de los mismos influye en el número final de macollos alcanzados y su relación con la fenología de los cultivos. La mayoría de los estudios publicados se han centrado en comprender los procesos relacionados con la aparición de macollos, pero muy pocos trabajos han avanzado en el estudio de la mortalidad de éstos, y menos aún comparando entre cultivares de trigo y cebada al mismo tiempo. El objetivo general de este capítulo responderá a parte de los objetivos específicos a) e hipótesis 1 de esta tesis (ver Capítulo 1) y consiste en analizar la dinámica de aparición de hojas y su coordinación con la aparición de macollos como condicionantes de la fenología del cultivo y de la captación de recursos (*i.e.*, radiación) en cultivos de trigo y cebada creciendo bajos disponibilidades contrastantes de N y S.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental

Con el fin de lograr el objetivo propuesto, se llevaron a cabo dos tipos de experimentos desde 2004 hasta 2009 en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Universidad de Buenos Aires (34° 35 'S, 58° 29' W). El primer grupo de experimentos fue llevado a cabo bajo condiciones de campo sobre un suelo franco arcillo limoso (Argiudol vértico) durante las estaciones de crecimiento de 2004 (Exp. 1), 2006 (Exp. 2.I), 2007 (Exp. 2.II) y 2008 (Exp. 2.III). Estos experimentos consistieron en combinar diferentes cultivares de trigo y cebada, con dos niveles de N en el suelo a la siembra (N natural del suelo más N fertilizado como urea) nombrado como disponibilidades de N "bajo" (N0) o "alto" (N1) (ver Cuadro 2.1 para más detalles). Para llevar a cabo el objetivo propuesto se utilizaron distintos cultivares de trigo y cebada, con objeto de incrementar la variabilidad genotípica bajo estudio, a su vez, los mismo fueron seleccionados teniendo en cuenta sus similitud en el tiempo a la floración de los cultivos (FL) y a que representan el grupo de cultivares más utilizados por los agricultores en Argentina. En el caso de la cebada se incluyeron sólo cebadas de dos hileras porque representan casi el 100% de los cultivares utilizados por la industria cervecera en Argentina. Los experimentos se sembraron a un distanciamiento de 17,5 cm y una densidad de siembra objetivo de *ca.* 300 pl m⁻² (ver detalle en Cuadro 2.1). Para alcanzar la densidad de cultivo objetivo, se utilizaron "cintas de siembra", estas consisten en cintas de papel biodegradables a las cuales se pegan los granos, de trigo o cebada, equidistantes cada *ca.* 1,9 cm. Con este sistema se evita el posterior raleo y al utilizar semilla con un alto poder germinativo y de logro (>98%), se asegura que la densidad real alcanzada sea similar a la objetivo. Dentro de cada año experimental, las parcelas se dispusieron en un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones, donde las parcelas principales fueron asignadas a los diferentes niveles de N utilizados a la

siembra y los cultivares fueron asignados al azar dentro de las parcelas principales. Cada unidad experimental (parcelas) fue de 3 m de ancho por 8 m de largo.

El segundo grupo de experimentos fue diseñado para analizar la interacción NxS. Estos experimentos se llevaron a cabo durante las estaciones de crecimiento de 2005 (Exp. 3), 2008 (Exp. 4) y 2009 (Exp. 5). Los tratamientos consistieron en la combinación de cultivares de trigo y cebada, con dos niveles iniciales de nitrógeno (N0 y N1) y dos niveles de azufre (S0 y S1) (ver Cuadro 2.1 para detalles). En 2005, el experimento se llevó a cabo bajo condiciones de campo en el mismo suelo detallado anteriormente y las parcelas (24) se dispusieron en un diseño completamente al azar. En 2008 y 2009, los experimentos fueron sembrados en contenedores de 1000 litros de capacidad (1 m de ancho x 1 m de alto x 1 m de largo), expuestos a condiciones de campo, los cuales contenían una mezcla compuesta por un 66% de arena y 33% del suelo anteriormente descrito. Los 24 contenedores se dispusieron en un diseño completamente al azar con tres repeticiones. Los experimentos 4 y 5 se sembraron a un distanciamiento de 15 cm y una densidad de siembra objetivo de *ca.* 350 pl m⁻², utilizando el sistema de “cintas de siembra” (ver detalle en Cuadro 2.1). Los cultivares de trigo y cebada utilizados fueron algunos de los mismos que los seleccionados en el primer grupo de experimentos (ver Cuadro 2.1). La identificación numérica de los experimentos (Exp. 1 a Exp. 5) se mantendrá a lo largo de toda la tesis.

En cada uno de los experimentos (Exp. 1 a 5), la cantidad inicial de N mineral (medido como NO₃⁻) y S (medido como SO₄⁻) se evaluaron para los primeros 60 cm del suelo, previo a la siembra de los cultivos. De ser necesario, las parcelas fueron fertilizadas con urea (46:0:0) y sulfato de amonio (21:0:0 24% S) para alcanzar los niveles de N o S objetivos (Cuadro 2.1), los cuales en el caso del N consistieron en agregar aproximadamente 100 kgN ha⁻¹ (N1), a la situación que presentaba cada

experimento a la siembra (N0), mientras que en el caso de S la situación inicial (S0) también fue la del suelo y en la situación S1, se agregó una dosis que fuera suficiente para cubrir la demanda del cultivo (IPNI, 2002). Los experimentos se llevaron a cabo bajo condiciones no limitantes de agua y sin la presencia de malezas, plagas o enfermedades.

Cuadro 2.1. Resumen de los diferentes experimentos realizados. Se indica el nombre del experimento (Exp.), año experimental, fecha de siembra (FS), condiciones en la que se realizó (Cond), densidad de plantas (DS; pl m⁻²), los códigos de los tratamientos de nitrógeno (TN) en relación con la nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno en el suelo a la siembra más fertilizante, NF, kg N ha⁻¹), los códigos de los tratamientos de azufre (TS) en relación con la dosis de fertilizante de azufre del suelo a la siembra (azufre en el suelo a la siembra más fertilizante, SF; kg de S ha⁻¹) y los cultivares de trigo (T) y cebada (C) utilizados.

Exp.	Año	FS	Cond	DS	TN	NF	TS	SF	Cultivares
Exp 1	2004	7 de julio	Campo	300	N0	40			Klein Chajá (Kcha, T)
					N1	200			Buck Manantial (Man, T)
					N0	40			Quilmes Alfa (QAlf, C)
					N1	200			Quilmes Ayelén (QAye, C)
Exp 2.I	2006	12 de agosto	Campo	320	N0	60			Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	150			Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N0	60			Klein Chajá (Kcha, T)
					N1	150			Scarlett (Sca, C)
Exp 2.II	2007	12 de julio	Campo	305	N0	90			Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	190			Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N0	90			Klein Chajá (Kcha, T)
					N1	190			Scarlett (Sca, C)
Exp 2.III	2008	15 de julio	Campo	305	N0	70			Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	170			Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N0	70			Klein Chajá (Kcha, T)
					N1	170			Scarlett (Sca, C)
Exp 3	2005	20 de julio	Campo	300	N0	40	S0	10	Quilmes Ayelén (QAye, C)
					N1	200	S1	30	Klein Chajá (Kcha, T)
Exp 4	2008	30 de julio	Contenedor	350	N0	60	S0	5	Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	150	S1	30	Klein Chajá (Kcha, T)
Exp 5	2009	16 de julio	Contenedor	350	N0	90	S0	7	Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	190	S1	60	Baguette 13 Premium (Bg13, T)

2.2.2. Mediciones y análisis

La fenología externa de los cultivos se caracterizó utilizando la escala de Zadoks et al. (1974). Se registró la ocurrencia de la emergencia de las plántulas (Z1.0, EM) y primer nudo visible (Z3.1, PNV), éste último se midió exclusivamente en los Exp. 2, 4 y 5. Para determinar el momento de floración (FL), y que ambas especies sean comparables, el mismo se registró cuando las flores alcanzaron el estado de flor fértil (W_{10} ; Waddington et al., 1983) y se observó liberación de polen dentro de las espiguillas centrales de la espiga, como indicador de la fecundación de las mismas. En el cultivo de cebada esta etapa está asociada al comienzo de la aparición de las aristas por encima de la vaina de la hoja bandera (4-5 cm), mientras que en el cultivo de trigo esto ocurre luego de que la espiga se encuentra por encima de la hoja bandera (espigazón) y previo a que se visualicen las anteras por fuera de las espiguillas (Miralles et al., 2011). Al momento de EM, en cada unidad experimental dos plantas de los surcos interiores de las mismas fueron marcadas para seguir la dinámica de aparición de hojas y macollos durante todo el ciclo de cultivo. El número de hojas en el tallo principal se registró cada 3-4 días desde la EM a la FL, usando la escala propuesta por Haun (1973). La aparición del número de hojas fue relacionada con el tiempo térmico acumulado desde la emergencia utilizando un modelo lineal:

$$y = a + b * x \quad (\text{Ecuación 2.1})$$

donde: y es el número de hojas en el tallo principal (hoja planta⁻¹), a la ordenada al origen (hoja planta⁻¹), b representa la tasa de aparición de hojas (hoja °Cd⁻¹; TAH) y x el tiempo térmico acumulado desde emergencia. Los parámetros a y b fueron estimados y de ser necesaria su comparación entre sí (*e.g.* test de pendientes) usando un procedimiento de optimización (Radushev et al., 2007a). El filocrono (°Cd hoja⁻¹) fue estimado como la inversa de b (TAH).

El número total de macollos por planta (sin discriminar entre macollos de origen primario, secundario o terciario) fue registrado al menos dos veces por semana desde una semana luego de la emergencia del primer macollo hasta la madurez fisiológica. En todos los experimentos, la dinámica de macollaje durante el ciclo del cultivo fue analizada usando un modelo tetralinear (Radushev et al., 2007b) que se esquematiza en la Figura 2.1:

$$y = a + b * x \quad (x <= c)$$

$$y = b * c \quad (c < x < d)$$

$$y = e * (x - d) \quad (d <= x < f)$$

$$y = e * (f - x) \quad (x >= f) \quad \text{(Ecuación 2.2)}$$

donde: y representa el número de macollos por planta (macollos planta⁻¹), a la ordenada al origen (macollos planta⁻¹), b la tasa de aparición de macollos (macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹; TAM), c el tiempo térmico en el cual se alcanza el máximo número de macollos (°Cd; MNM), d el tiempo térmico al cual comienza la mortalidad de macollos (°Cd; IMM), e la tasa de mortalidad de macollos (macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹, TMM), f el tiempo térmico en el cual el número final de macollos queda establecido (°Cd; NFM) y x el tiempo térmico acumulado desde la emergencia (Figura 2.1).

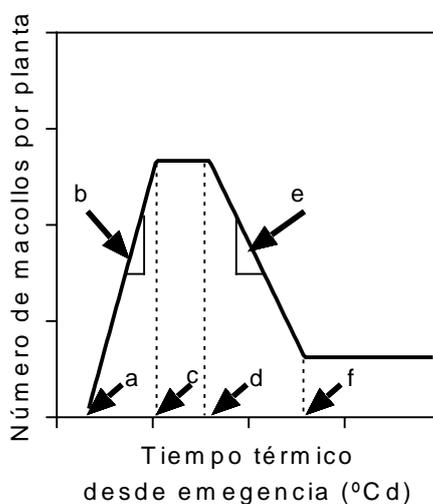


Figura 2.1. Esquema que muestra el modelo tetralinear utilizado (Ec. 2.2) para determinar los parámetros de la dinámica de macollaje (a , intercepción; b , tasa de aparición de macollos; c , tiempo térmico donde finaliza la aparición de macollos; d , tiempo térmico en el cual comienza la mortalidad de macollos; e , tasa de mortalidad de macollos; f , tiempo térmico en el que se define el número final de macollos).

En los experimentos, 2.I, 2.II, 2.II, 4 y 5, la intercepción de radiación fotosintéticamente activa (RFAi) por parte del cultivo fue registrada desde emergencia hasta floración con un ceptómetro lineal (BAR-RAD 100; Cavadevices.com, Buenos Aires, Argentina) entre las 12 y 14 hs. en días sin nubosidad. Cuatro mediciones fueron tomadas en cada parcela. La primera medición se realizó sobre el canopeo para determinar la RFA incidente (I0). Las otras tres mediciones fueron tomadas sobre la superficie del suelo o siguiendo el perfil de la senescencia del canopeo, colocando el sensor en tres posiciones dentro del entresurco (izquierda, centro y derecha) y luego promediándolas para determinar la RFA transmitida (RFAt; It) tal cual lo indicado por Charles-Edwards y Lawn (1984). La RFAi fue calculada como $[I0 - It]/I0$. La evolución de la RFAi a lo largo del ciclo del cultivo se estimó utilizando una función sigmoidea desde Em a FL (Ec. 2.3), mientras que desde FL hasta la total senescencia del canopeo se utilizó una función parabólica (Ec. 2.4). Estas ecuaciones se aplicaron mediante un modelo de optimización que minimiza el error de la estimación total de los parámetros, por medio de un software de ajuste (Radushev et al., 2007b). El modelo utilizado para pre floración fue:

$$RFAi = A / (1 + e^{-B*(t-C)}) \quad (\text{Ecuación 2.3})$$

donde: A es la máxima RFAi, B es el cambio relativo en la RFAi, C es el tiempo al cual ocurre el punto de inflexión, y t es el tiempo en días desde la emergencia del cultivo.

El modelo utilizado para post floración fue:

$$RFAi = A + B*t + C*t^2 \quad (\text{Ecuación 2.4})$$

donde: A es la RFA_i a la emergencia del cultivo, B es el t cuando la RFA_i comienza a decrecer, y C (valores negativo) es el cambio relativo en la RFA_i . Los parámetros A , B y C son estimados por el modelo a partir de los datos experimentales, en el caso de la Ec. 2.4, el parámetro A careció de sentido biológico dado que se utilizó solo la parte decreciente de la parábola.

Las unidades de tiempo térmico se calcularon a partir de la temperatura media del aire con una temperatura base de 0 °C (Rozen y Skaletsky, 2000). La temperatura media del aire se calculó como el promedio de la temperatura máxima y mínima del aire, medida cada una hora. Los datos se obtuvieron con una estación meteorológica estándar (Weather Monitor II, Davis Instruments, EE.UU.) situada en el campo experimental.

La coordinación entre la aparición de hojas y macollos fue estimada con un modelo de regresión lineal entre el número de macollos por planta y el índice de Haun, considerando solamente la fase que va desde la aparición del primer macollo y el momento en el que se alcanzó el número máximo de macollos. La pendiente de este modelo fue definido como la coordinación de aparición de macollos por cada hoja emergida (macollos hojas⁻¹) (Salvagiotti y Miralles, 2007).

Para poder contrastar el efecto de diferentes tratamientos de manera descriptiva, se utilizó un análisis del tipo relación 1 a 1. Este análisis consiste en contrastar directamente para las diferentes variables analizadas, el valor de cada una de ellas en un tratamiento versus la misma variable en el tratamiento contrastante. En este tipo de análisis, si los puntos de la variable analizada para ambos tratamientos son iguales, los mismos caerán sobre la línea 1 a 1 y en el caso que estos caigan por debajo o por encima de esta línea, se puede adjudicar al tratamiento que se observaron menores (para puntos ubicados en el sector inferior de la línea 1:1) o mayores (para puntos ubicados en

el sector superior de la línea 1:1) valores absolutos o de respuesta de acuerdo al caso particular.

Finalmente, se determinó el momento de madurez fisiológica a campo (MF), como la observación visual de la pérdida de color verde de la hoja bandera y las glumas y el momento en el cual el 50% de los pedúnculos de las espigas mostraron un color amarillo limón (Hanft y Wych, 1982; Singh et al., 1984). En este momento se realizaron muestreos de biomasa (Exp. 1 a 5), donde se cosecharon 50 cm lineales de los 4 surcos centrales de cada parcela (*ca.* 0,35 m²) para evaluar rendimiento (segregando entre granos provenientes del vástago principal y de los macollos). Las muestras fueron secadas en estufa (*ca.* 72 hs a 60 °C) y luego pesadas.

Las diferencias estadísticas de todas las variables analizadas entre los tratamientos fueron testeadas mediante un análisis de varianza estándar con las interacciones de primer nivel, en cada experimento. Para los experimentos 2.I, 2.II y 2.III, los años se consideraron como la fuente de variación principal junto con los efectos de nitrógeno y los cultivares. Cuando el análisis de varianza reveló diferencias significativas, los valores medios de cada tratamiento se compararon mediante el test de Tukey con un nivel de significancia de $\alpha < 0,05$. El software utilizado para el análisis estadístico fue INFOSTAT Profesional v.1.1 (2009).

2.3. Resultados

2.3.1. Fenología

La duración de la fase entre siembra y emergencia del cultivo fue similar ($p > 0,10$) entre tratamientos en todos los experimentos, mostrando una media general de 151 °Cd. Mientras que para la fase EM-FL se observó una duración media de 1200 °Cd. A excepción del cultivar Buck Manantial (Man), el cuál mostró una duración a FL *ca.* 230 °Cd mayor que el resto de los cultivares de trigo y todos los de cebadas utilizados (Exp. 1; Cuadro 2.2), no se observaron diferencias significativas en la duración a floración entre trigo y cebada.

Los cambios en la disponibilidad de N, con la excepción de los Exp. 2 y 5, tampoco produjeron diferencias significativas en la duración de la fase EM-FL. Sin embargo, en los casos donde el efecto del nitrógeno fue significativo, el agregado de este nutriente demoró la duración de la fase no más de 60 °Cd (entre N0 y N1), siendo esta diferencia en promedio menor a 20 °Cd, lo cual es agronómicamente irrelevante cuando esto es medido en días (*ca.* 2-4 días). Tampoco se observaron efectos de los tratamientos con S sobre el tiempo a floración o interacción con cultivares o N en ningún experimento ($p > 0,10$; Cuadro 2.3).

El efecto de los tratamientos sobre la duración de las subfases que componen el ciclo del cultivo a floración, EM-PNV y PNV-FL, fue similar a lo observado para todo el periodo hasta floración. Si bien se observaron diferencias entre cultivares y la disponibilidad de nitrógeno, las mismas en general no fueron estadísticamente significativas y fueron insignificantes desde el punto de vista agronómico (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.2. Duración de las fases en tiempo térmico (°Cd) desde la emergencia (EM) a primer nudo visible (PNV), PNV a floración (FL), y EM a FL, filocrono (Cd° hoja⁻¹), y número final de hojas en el tallo principal (NFH) en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a la siembra (N). Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal (Cv, efecto cultivar; N, efecto nitrógeno) para el Exp. 1 y 2. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Exp	Fuente de Variación	Tratamiento	EM-PNV	PNV-FL	EM-FL	Filocrono	NFH						
Exp 1	Cv	QAlf (C)	-	-	1251	bc	107,9	ab	11,4	ab			
		QAye (C)	-	-	1294	b	119,7	a	11,0	b			
		Kcha (T)	-	-	1207	c	103,9	b	10,7	b			
		Man (T)	-	-	1477	a	99,7	b	12,1	a			
	N	N0	-	-	1337	a	111,0	a	11,3	a			
		N1	-	-	1278	a	104,6	a	11,3	a			
	Cv				**	*	*						
	N				ns	ns	ns						
	Cv*N				*	ns	ns						
	Exp 2	Año	2006 (Exp 2.I)	620	a	551	a	1170	a	100,0	a	10,4	b
2007 (Exp 2.II)			597	b	541	b	1138	b	102,3	a	12,0	a	
2008 (Exp 2.III)			619	a	461	c	1080	c	91,8	a	11,0	a	
Cv		B75 (T)		a	512	b	1121	c	98,1	a	11,2	ab	
		Bg13 (T)		a	529	a	1140	b	101,9	a	10,8	b	
		Kcha (T)		a	500	b	1108	d	95,8	a	10,9	ab	
		Sca (C)		a	529	a	1149	a	96,4	a	11,6	a	
N		N0		616	a	511	b	1127	b	99,8	a	11,0	a
		N1		607	a	525	a	1132	a	96,3	a	11,2	a
Año			**	**	**	ns	*						
Cv			ns	*	**	ns	*						
N			ns	**	*	ns	ns						
Año*Cv			ns	ns	**	ns	*						
Año*N			ns	ns	*	ns	ns						
N*Cv			ns	ns	**	ns	ns						
Año*N*Cv		ns	ns	*	ns	ns							

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

2.3.2. Aparición de hojas

El número de hojas acumuladas en el tallo principal fue relacionado con el tiempo térmico desde emergencia, mostrando un coeficiente $r^2 \geq 0,95$ en todas las regresiones analizadas ($p < 0,001$). Para todo el conjunto de experimentos, se observó que el filocrono varió desde *ca.* 85 a 120 °Cd por hoja, lo que estuvo principalmente asociado a diferencias genóticas (Cuadro 2.2). El filocrono en cebada tendió a ser similar y en algunos casos mayor (*ca.* 8%) al observado en trigo (Cuadros 2.2 y 2.3). Por ejemplo, en el Exp. 1 el filocrono de los cultivares de cebada QAlf y QAYe fue de 108 y 120 °Cd por hoja, respectivamente; mientras que los cultivares de trigo Man y Kcha mostraron valores de 100 y 104 °Cd por hoja, respectivamente (Cuadro 2.2). En la mayoría de los experimentos no se observaron efectos del N o S sobre el filocrono ($p > 0,10$; Cuadros 2.2 y 2.3). La única excepción se observó en el Exp. 3, donde ante altas disponibilidades de N, el filocrono medio fue 5 °Cd menor que el observado en la situaciones de baja disponibilidad de N (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.3. Duración de las fases en tiempo térmico (°Cd) desde la emergencia (EM) a primer nudo visible (PNV), PNV a floración (FL), y EM a FL, filocrono (Cd° hoja⁻¹), y número final de hojas en el tallo principal (NFH) en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno y azufre a la siembra (N y S). Se muestran los valores medios para cada fuente de variación principal (Cv, efecto cultivar; N, efecto nitrógeno; S, azufre) para los Exp. 3 a 5. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Exp	Fuente de Variación	Tratamiento	EM-PNV	PNV-FL	EM-FL	Filocrono	NFH	
Exp 3	Cv	Kcha (T)	-	-	1198	a 88,5	b 11,3	a
		QAye (C)	-	-	1214	a 99,6	a 10,9	a
	N	N0	-	-	1198	a 96,9	a 11,3	a
		N1	-	-	1214	a 91,2	b 10,9	a
	S	S0	-	-	1198	a 96,2	a 11,0	a
		S1	-	-	1214	a 91,9	a 11,3	a
	Cv			ns	**	ns		
	N			ns	*	ns		
	S			ns	ns	ns		
	Cv *N			ns	*	ns		
	Cv *S			ns	ns	ns		
	N*S			ns	ns	ns		
Exp 4	Cv	B75 (T)	543 a	476 b	1020	b 87,5	a 10,2	a
		Kcha (T)	526 b	526 a	1052	a 85,1	a 10,2	a
	N	N0	535 a	500 a	1035	a 86,0	a 10,2	a
		N1	534 a	502 a	1036	a 86,6	a 10,2	a
	S	S0	532 a	505 a	1037	a 86,4	a 10,2	a
		S1	537 a	497 a	1034	a 86,2	a 10,2	a
	Cv		*	*	*	ns	ns	
	N		ns	ns	ns	ns	ns	
	S		ns	ns	ns	ns	ns	
	Cv *N		ns	ns	ns	ns	ns	
	Cv *S		ns	ns	ns	ns	ns	
	N*S		ns	ns	ns	ns	ns	
Exp 5	Cv	B75 (T)	740 b	480 b	1221	b 112,4	a 10,1	a
		Bg13 (T)	796 a	498 a	1294	a 110,7	a 10,2	a
	N	N0	763 b	487 a	1250	b 111,8	a 10,0	a
		N1	773 a	491 a	1265	a 111,3	a 10,3	a
	S	S0	765 a	490 a	1255	a 109,0	a 10,4	a
		S1	771 a	489 a	1260	a 114,1	a 9,8	a
	Cv		*	*	*	ns	ns	
	N		*	ns	*	ns	ns	
	S		ns	ns	ns	ns	ns	
	Cv *N		ns	ns	ns	ns	ns	
	Cv *S		ns	ns	ns	ns	ns	
	N*S		ns	ns	*	ns	ns	

ANOVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$.

El número final de hojas varió entre 10 y 12 hojas por tallo principal para todo el conjunto de experimentos. El número final de hojas en el tallo principal fue de 11, 10, 12, 11, 11, 10 y 10 en el Exp. 1, 2.I, 2.II, 2.III, 3, 4, y 5, respectivamente (Cuadro 2.2 y 2.3). Solo se observaron diferencias significativas entre cultivares en el número final de hojas en los Exp. 1 y 2.I, 2.II y 2.III ($p < 0,05$), pero éstas solamente fueron $\leq 0,5$ hojas por planta (Cuadro 2.2). A su vez, cambios en la disponibilidad de N o S no afectaron el número final de hojas por planta ($p > 0,10$) en ningún experimento (Cuadro 2.2. y 2.3).

Finalmente, no se encontró asociación entre la duración de la fase EM-FL y el filocrono o el número final de hojas en el tallo principal ($p > 0,10$), probablemente debido a que el rango de tiempo térmico explorado entre cultivares para esta fase fue demasiado estrecho. El número de hojas al momento de PNV fue similar ($p > 0,10$) entre tratamientos en todos los experimentos, con una media general de 4,3 hojas aparecidas, representando *ca.* 40% del número final de hojas. Por lo tanto, el cultivo expandió *ca.* 6,4 hojas entre PNV y FL (60% del número final de hojas).

2.3.3. Dinámica de macollaje

La dinámica de macollaje fue analizada considerando la tasa de aparición de macollos (TAM), el número máximo de macollos aparecidos (MNM), la tasa de mortalidad de macollos (TMM) y el número final de macollos por planta (NFM). El momento en el cual comenzó el macollaje fue independiente del cultivar o de la disponibilidad de N o S ($p > 0,05$). El primer macollo apareció entre la segunda a cuarta hoja aparecida en el tallo principal en todos los tratamientos. Una vez que el primer macollo apareció, la TAM de cebada fue en promedio 20% mayor que la observada en los cultivares de trigo en todos los experimentos (promedio general de $1,87 \cdot 10^{-2}$ vs. $1,53 \cdot 10^{-2}$ macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹, respectivamente). Incrementos en la disponibilidad de N aumentaron la TAM *ca.* 23% (promedio general de $1,83 \cdot 10^{-2}$ vs. $1,41 \cdot 10^{-2}$ macollos

planta⁻¹ °Cd⁻¹ para los tratamientos N1 y N0 respectivamente). Por ejemplo, en el Exp. 2, cebada mostró una TAM de 1,8 10⁻² macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹, mientras que para los cultivares de trigo B75, Bg13 y Kcha fue de 1,2 10⁻²; 1,0 10⁻² y 1,3 10⁻² macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹, respectivamente; y se observó en promedio una TAM para el tratamiento N1 de 1,6 10⁻² vs. 1,1 10⁻² macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹ en el tratamiento N0 (p<0,05) (Figura 2.2; Cuadro 2.4).

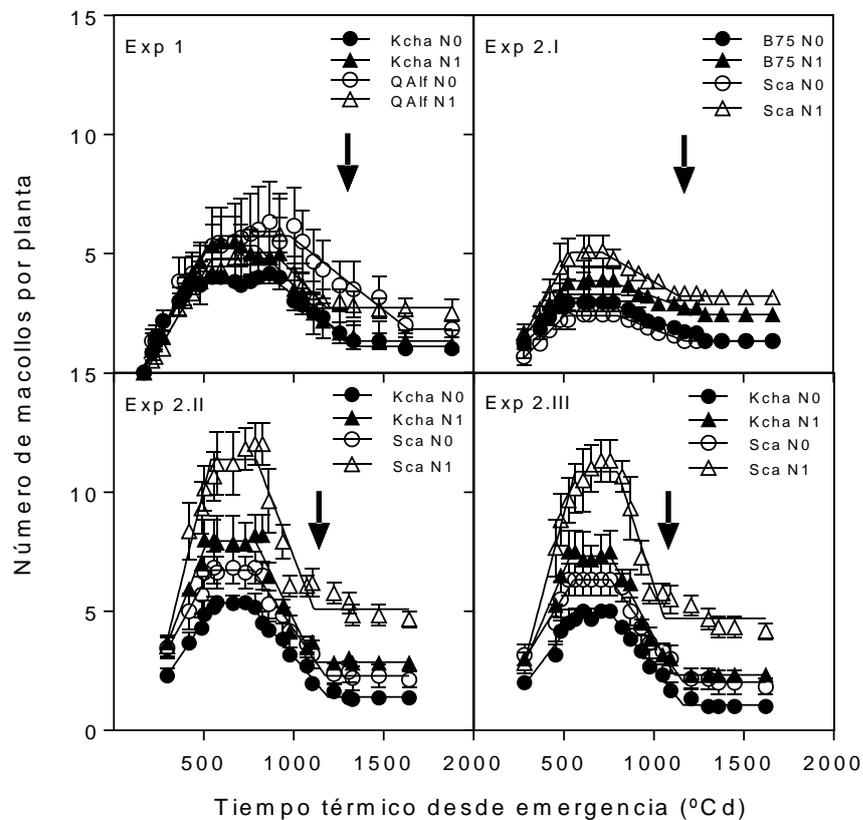


Figura 2.2. Relación entre el número de macollos por planta y el tiempo térmico desde emergencia de cultivares de trigo (Kcha, B75) y cebada (QAlf, Sca) creciendo bajo condiciones de baja (N0) o alta (N1) disponibilidad de N en suelo a la siembra. Datos para Exp. 1 (a), Exp. 2.I (b), Exp. 2.II (c) y Exp. 2.III (d). Las líneas continuas representan el ajuste del análisis de regresión usando la ecuación 2.2. Los parámetros de los ajustes se detallan en el Cuadro 2.4. Las flechas indican el momento de floración.

Mientras que en los experimentos diseñados para evaluar la respuesta de los cultivares al N y el S (Exp. 3 al 5), la TAM mostró interacción entre ambos nutrientes.

Se observaron incrementos en la TAM en respuesta al agregado de S solamente cuando la disponibilidad de N fue alta (N1S1), mostrando una TAM de $2,5 \cdot 10^{-2}$ macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹ vs. $1,8 \cdot 10^{-2}$ macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹ para el resto de los tratamientos de N y S. Esta tendencia fue similar para todos los cultivares estudiados en estos experimentos (Figura 2.3a).

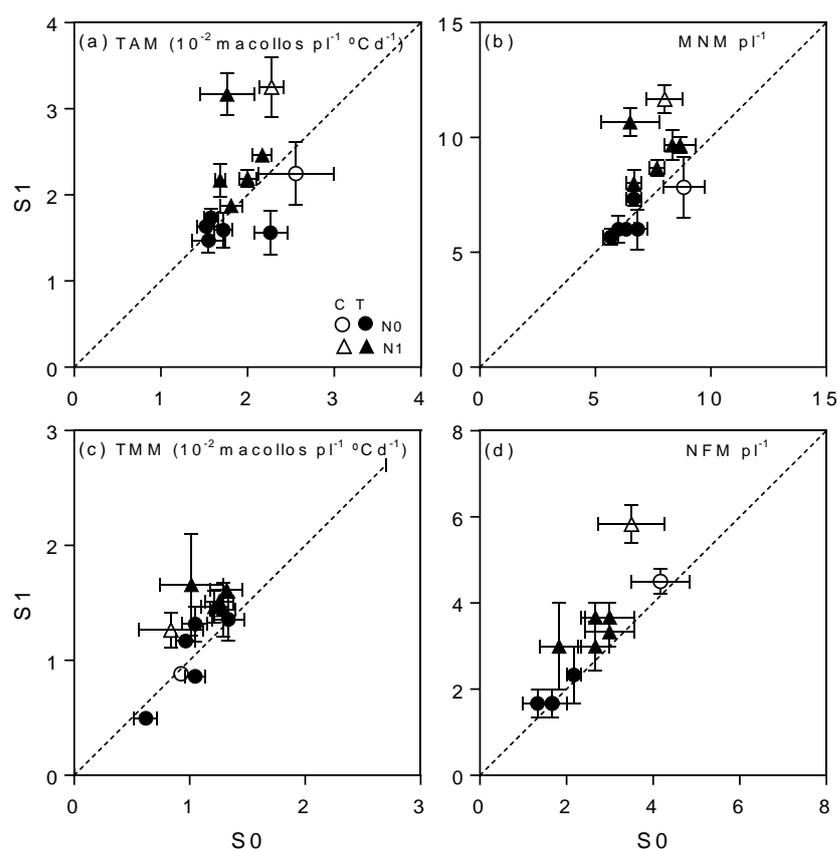


Figura 2.3. (a) Tasa de aparición de macollos (TAM; 10^{-2} macollos $\text{pl}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$), (b) máximo número de macollos por planta (MNM pl^{-1}), (c) tasa de mortalidad de macollos (TMM; 10^{-2} macollos $\text{pl}^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) y (d) número final de macollos por planta (NFM pl^{-1}) en cultivares de trigo (T) y el de cebada (C) utilizados, creciendo en bajas (N0) o altas (N1) disponibilidades de N a la siembra. Cada variable se contrasta para S1 y S0, con y sin aplicación de azufre, respectivamente. Los datos corresponden a los Exp. 3, 4 y 5. Las líneas punteadas representan la relación 1:1.

La duración promedio de la fase entre la aparición del primer macollos aparecido y el punto donde se alcanzó el NMM fue de *ca.* 506 °Cd y no mostró diferencias significativas entre tratamientos ($p > 0,10$; Cuadro 2.4).

Cuadro 2.4. Tasa de aparición de macollos (TAM; 10^{-2} macollos $pl^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$), duración de la fase de aparición de macollos (DAM; $^\circ\text{Cd}$), máximo número de macollos por planta (MNM; macollos pl^{-1}), comienzo de la mortalidad de macollos (CMM; $^\circ\text{Cd}$), tasa de mortalidad de macollos (TMM; 10^{-2} macollos $pl^{-1} \text{ } ^\circ\text{Cd}^{-1}$), duración de la fase de mortalidad de macollos (DMM; $^\circ\text{Cd}$), número final de macollos por planta (NFM; macollos pl^{-1}) y momento donde se establece el número final de macollos (DNFM; $^\circ\text{Cd}$), en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo bajo diferentes disponibilidades de N a la siembra (N). Se muestran los valores medios para cada fuente de variación principal (Cv, efecto cultivar; N, efecto nitrógeno) para los Exp. 1 y 2. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Exp	Fuente de Var	Tratamiento	TAM	DAM	MNM	CMM	TMM	DMM	NFM	DNFM
Exp 1	Cv	QAlf (C)	1,3 a	552 a	6,4 a	944 a	0,9 a	510 a	2,3 a	1454 a
		QAye (C)	1,2 a	591 a	4,9 a	931 a	0,6 a	459 a	2,0 a	1390 a
		Kcha (W)	1,8 a	448 a	5,2 a	850 a	0,9 a	451 a	0,9 a	1301 a
		Man (W)	1,1 a	561 a	4,7 a	908 a	0,7 a	495 a	1,1 a	1402 a
	N	N0	1,3 a	518 a	5,0 a	964 a	0,6 a	527 a	1,3 a	1490 a
		N1	1,4 a	557 a	5,6 a	851 a	0,9 a	430 a	1,9 a	1281 a
	Cv		ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
	N		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Cv*N		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Exp 2	Año	2006	0,8 b	550 a	3,2 b	792 a	0,4 a	388 a	1,8 b
2007			1,7 a	543 a	7,0 a	791 a	1,6 b	318 a	2,2 a	1108 b
2008			1,5 a	562 a	6,4 a	785 a	1,6 b	314 a	1,8 b	1099 b
Cv		B75 (T)	1,2 b	557 a	5,1 bc	803 a	1,2 ab	327 a	1,7 b	1130 a
		Bg13 (T)	1,0 b	542 a	4,5 c	780 a	0,9 a	320 a	1,4 b	1100 a
		Kcha (T)	1,3 b	552 a	5,4 b	787 a	1,1 ab	364 a	1,7 b	1151 a
		Sca (C)	1,8 a	556 a	7,3 a	786 a	1,5 b	349 a	2,9 a	1136 a
N		N0	1,1 b	556 a	4,7 b	783 a	0,9 a	377 a	1,3 b	1160 a
		N1	1,6 a	548 a	6,4 a	795 a	1,4 b	303 b	2,5 a	1098 b
Año			*	ns	**	ns	*	ns	*	*
Cv			*	ns	**	ns	*	ns	**	ns
N			*	ns	*	ns	*	*	**	*
Año*Cv			*	ns	*	ns	*	*	ns	ns
Año*N			ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cv*N			ns	ns	**	ns	ns	ns	**	ns
Año*Cv*N			ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,001$.

Cuando se alcanzó el MNM la fracción de RFAi en cebada fue en promedio un 27% mayor que en los cultivares de trigo (RFAi de 0,56 vs. 0,44, respectivamente). Sin embargo, cuando se alcanzó el MNM, el rango de RFAi explorado por ambos cultivos fue muy amplio (entre 0,20 a 0,80). Este amplio rango de RFAi se generó principalmente por cambios en la disponibilidad de N, siendo 70% mayor en N1 que en N0 (RFAi de 0,61 vs. 0,36, respectivamente) (Figura 2.4). En el experimento 3, al momento de MNM, el agregado de S generó mayores valores de RFAi en ambos cultivares, tanto cuando la disponibilidad de N fue baja (0,50 para cebada vs. 0,23 para trigo) como cuando la disponibilidad de N fue alta (0,77 vs. 0,60, respectivamente) (Figura 2.4).

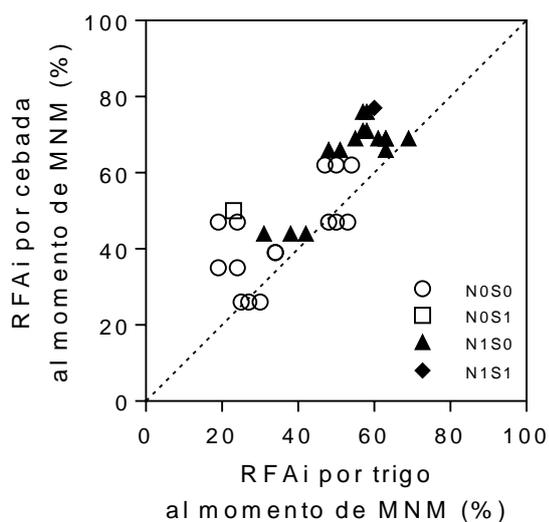


Figura 2.4. Relación entre la fracción de la radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFAi) por los cultivares de trigo y cebada utilizados, cuando se alcanzó el máximo número de macollos (MNM) con baja y alta disponibilidad de N (N0, N1) y S (S0, S1). Los datos pertenecen a los Exp. 1 a 3. La línea punteada representa la relación 1:1.

Mientras que en el experimento 2.I, 2.II y 2.III, la RFAi acumulada durante el ciclo del cultivo fue similar entre trigo y cebada, pero sí se observaron diferencias significativas entre las disponibilidades de N, siendo un 27% mayor en N1 que en N0

(RFAi acumulada a MF de 446 vs. 330 $Mj m^{-2}$, respectivamente). Sin embargo, se observaron diferencias significativas entre trigo y cebada en la RFAi acumulada durante pre y post floración ($p < 0,001$). Siendo durante pre floración en promedio para cebada un 10% mayor que en los cultivares de trigo y un 15% menor durante post floración. Al igual que para el ciclo hasta MF, las principales diferencias en la RFAi acumulada se generaron principalmente por cambios en la disponibilidad de N, siendo un 23% y un 30% mayor en N1 que en N0, durante pre y post floración, respectivamente (Figura 2.5). Mientras que el agregado de S no generó diferencias significativas tanto entre cultivares como en combinación con diferentes disponibilidades de N ($p > 0,05$).

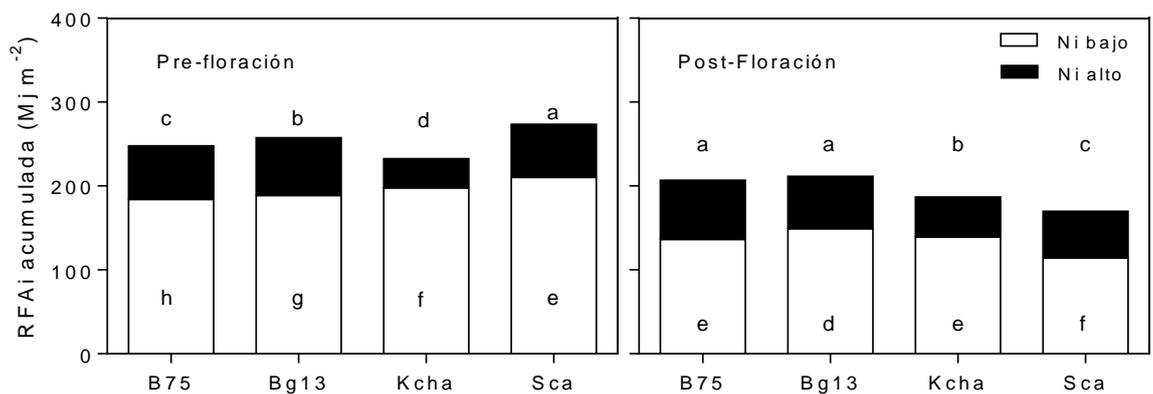


Figura 2.5. Radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFAi acumulada) por los cultivares de trigo y el de cebada utilizados, durante pre y post floración, con baja y alta disponibilidad de N (N0, N1). Datos promedios pertenecientes al Exp. 2. Diferentes letras muestran, para cada tratamiento nitrogenado, diferencias significativas entre cultivares en cada etapa en particular analizados con el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

El MNM alcanzado en los cultivos de cebada fue un 18% mayor que en trigo (7,4 vs 6,1 macollos por planta, respectivamente). Mientras que las situaciones N1 mostraron un incremento en el MNM del 24% comparado con N0 (7,2 vs 5,5 macollos por planta, respectivamente). La respuesta del MNM a incrementos en la disponibilidad de N fue mayor en cebada que en trigo (Figura 2.2 y Cuadro 2.4). Por ejemplo, para los

Exp. 2.I, 2.II y 2.III los tres cultivares de trigo utilizados, en promedio, alcanzaron un MNM de 4,5 y 5,4 macollos por planta creciendo con bajas y altas disponibilidades de N, respectivamente. Mientras que el cultivar de cebada Sca alcanzó un MNM de 5,2 y 9,5 macollos por planta (para los tratamientos N0 y N1, respectivamente) (Figura 2.2 y Cuadro 2.4). Similar a lo ocurrido con la TAM, el MNM respondió a la aplicación de S solamente cuando la disponibilidad de N fue alta, alcanzando 9,7 macollos por planta para el tratamiento N1S1 y 7,0 macollos por planta en promedio para todas las otras combinaciones de N y S (Figura 2.3b).

Una vez que la aparición de macollos se detuvo (MNM), este número se mantuvo estable por un tiempo, para que luego algunos de estos comenzaran a morir. La duración de la fase entre estos dos eventos fue en promedio *ca.* 245 °Cd (para todos los experimentos) y el comienzo de la mortalidad de macollos comenzó *ca.* 775 °Cd desde emergencia de los cultivos. La sincronización de los dos eventos fue independiente de los tratamientos nitrogenados aplicados ($p > 0,05$) y no se observó asociación entre el comienzo de mortalidad de macollos y la ocurrencia del PNV ($p > 0,10$), ya que la mortalidad comenzó luego de que comenzara la etapa de elongación de entrenudos (*ca.* 612 °Cd). La fase de mortalidad de macollos mostró una duración media general de *ca.* 400 °Cd, sin mostrar diferencias estadísticamente significativas para ningún tratamiento en todos los experimentos realizados ($p > 0,10$) (Figura 2.6).

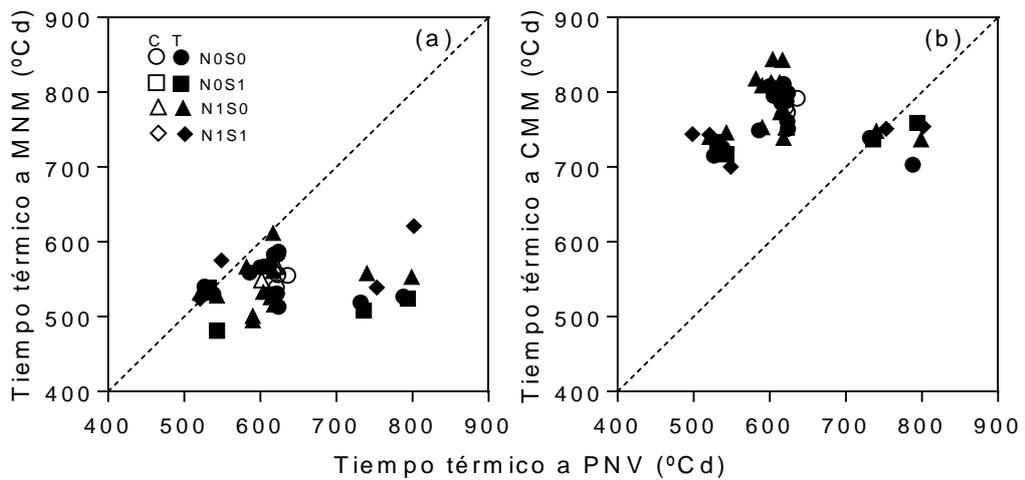


Figura 2.6. Tiempo térmico a máximo número de macollos (MNM) (a), y comienzo de mortalidad de macollos (CMM) (b) en relación con el tiempo térmico en el cual ocurrió el momento de primer nudo visible (PNV) en cultivares de trigo (T) y el de cebada (C), creciendo bajo disponibilidades a la siembra altas y bajas de N (N0, N1) y S (S0, S1). Los datos mostrados corresponden a los Exp. 2, 4 y 5. La línea punteada representa la relación 1:1.

Los cultivares de cebada mostraron mayor TMM que los de trigo, registrando valores medios de $1,12 \cdot 10^{-2}$ vs. $1,03 \cdot 10^{-2}$ macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹, respectivamente (Figura 2.2 y Cuadro 2.4). A su vez, incrementos en la disponibilidad de N incrementaron la TMM (Cuadro 2.4). Por ejemplo, en el Exp. 2 la condición N1 mostró un valor medio de TMM *ca.* 35% mayor que la condición N0 (*ca.* $1,4 \cdot 10^{-2}$ vs. $0,9 \cdot 10^{-2}$ macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹) ($p < 0,05$) (Figura 2.2 y Cuadro 2.4). Al igual que lo observado para la TAM y MNM, incrementos en la disponibilidad de S aumentaron la TMM sólo cuando la disponibilidad de N fue alta. La TMM mostró valores de $1,6 \cdot 10^{-2}$ macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹ para el tratamiento N1S1 y de $1,0 \cdot 10^{-2}$ macollos planta⁻¹ °Cd⁻¹ en promedio para el resto de los tratamientos (Figura 2.3c).

Por último, en cuanto al número final de macollos alcanzados, se observó que los cultivos de cebada establecieron mayor NFM que los cultivos de trigo (promedio

general de 3,1 vs. 1,9 macollos por planta, respectivamente; Cuadro 2.4). Este NFM quedó establecido alrededor de los 1235 °Cd desde la emergencia de los cultivos (Cuadro 2.4). Al igual que en otros de los atributos de la dinámica de macollaje, el NFM aumentó tanto con incrementos en la disponibilidad de N como de S, mostrando valores de 3,8 macollos por planta en el tratamiento N1S1, mientras que el promedio para el resto de las combinaciones de N y S fue de 2,4 macollos por planta (Figura 2.3d).

El máximo número de macollos aparecidos estuvo relacionado positiva y significativamente con la tasa de aparición de macollos (Figura 2.7a), pero a su vez también se determinó una mayor tasa de mortalidad de macollos (Figura 2.7b). Por lo tanto, se observó que cuanto mayor fue la tasa de aparición de macollos, mayor fue la tasa de mortalidad de los mismos (Figura 2.7c). Sin embargo, la relación entre ambos parámetros mostró una pendiente menor a 1 (Figura 2.7c), y por consiguiente el NFM estuvo estrechamente relacionado al MNM (Figura 2.7d). En este trabajo no se encontró una relación significativa entre el NFM y la tasa de mortalidad de macollos ($p > 0,10$).

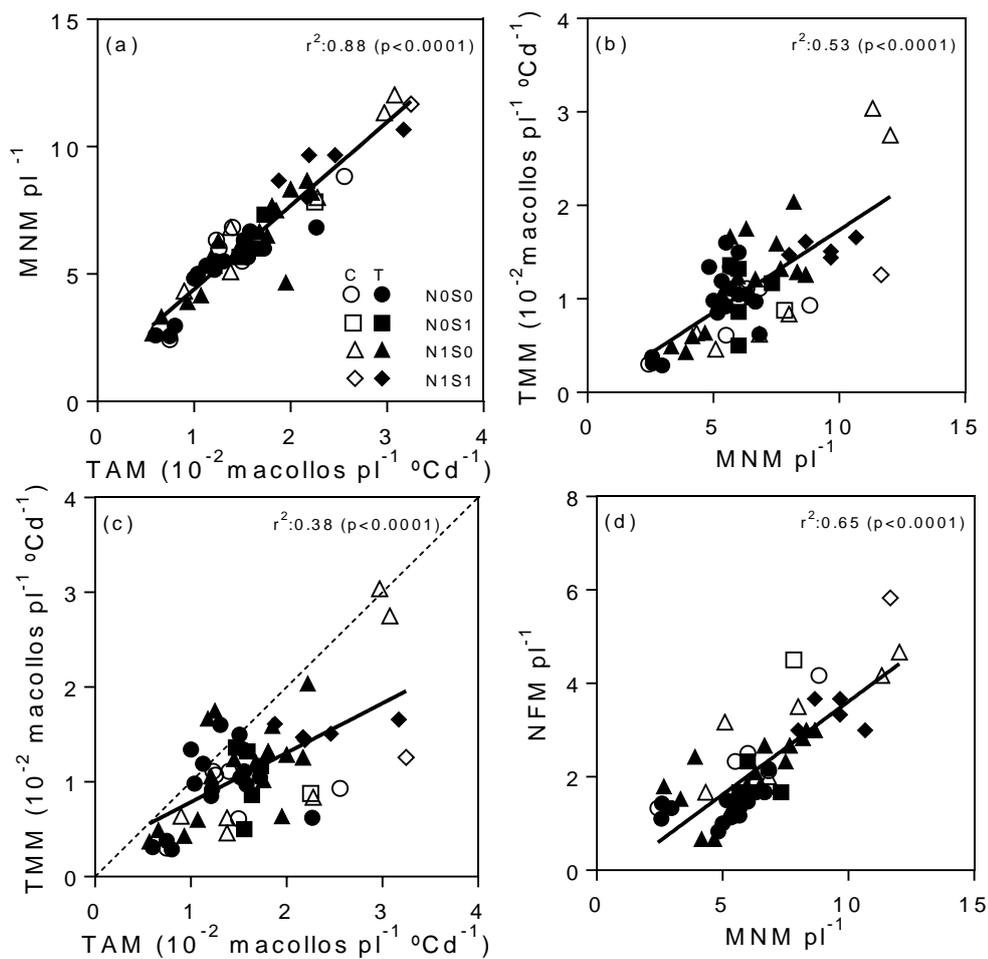


Figura 2.7. Relación entre (a) el máximo número de macollos por planta (MNM) y la tasa de aparición de macollos por planta (TAM), (b) la tasa de mortalidad de macollos (TMM) y el máximo número de macollos por planta (MNM), (c) la tasa de mortalidad de macollos (TMM) y la tasa de aparición de macollos (TAM), y (d) el número final de macollos por planta (NFM) y el máximo número de macollos por planta en cultivares de trigo (T) y cebada (C) creciendo en suelos de baja y alta disponibilidad de N (N0, N1) y S (S0, S1) a la siembra. Los datos corresponden a los Exp. 1 a 5. Las líneas continuas representan la regresión lineal. En (c), la línea de puntos representa la relación 1:1.

2.3.4 Coordinación entre la aparición de hojas y macollos

La coordinación entre la aparición de hojas y macollos mostró diferencias significativas entre cultivares. En promedio, en cebada aparecieron más macollos por hoja que en trigo. El cultivar de cebada Sca mostró los mayores valores de macollos aparecidos por hoja (*ca.* 1,25 macollos hoja⁻¹), mientras el menor valor se registró en el

cultivar Bg13 (*ca.* 0,77 macollos hoja⁻¹; Figura 2.7). La coordinación respecto del número de macollos aparecidos por hoja emergida fue *ca.* 25% mayor en los cultivos que crecieron bajo condiciones altas de N respecto de aquellos con condiciones de baja disponibilidad de N (media general de 1,45 vs. 1,10 macollos hoja⁻¹, respectivamente). Por ejemplo, en el Exp. 1, la cantidad de macollos aparecidos por hoja en N1 fue un 20% ($p < 0,05$) mayor que en N0 (*ca.* 1,12 y 0,89 macollos hoja⁻¹, respectivamente) y no mostró interacción entre los cultivares y la disponibilidad de N utilizados (Figura 2.8).

En los experimentos diseñados para evaluar el efecto combinado de N y S (Exp. 3, 4 y 5), la coordinación mostró una fuerte interacción NxS ($p < 0,05$). En el Exp. 3, por ejemplo, los mayores valores de aparición de macollos por hoja aparecida fueron observados cuando la disponibilidad tanto de N como de S fue alta, con valores de 2,2 y 2,6 macollos hoja⁻¹ para Kcha y QAy, mientras que los valores medios para el resto de los tratamientos fueron de 1,3 y 1,8 macollos hoja⁻¹, respectivamente (Figura 2.8). Siguiendo el mismo patrón observado en el Exp. 3, en los Exp. 4 y 5 los mayores valores de macollos aparecidos por hoja se observaron en el tratamiento N1S1, respecto al resto de los tratamientos (2,0 vs. 1,4, respectivamente; Figura 2.7).

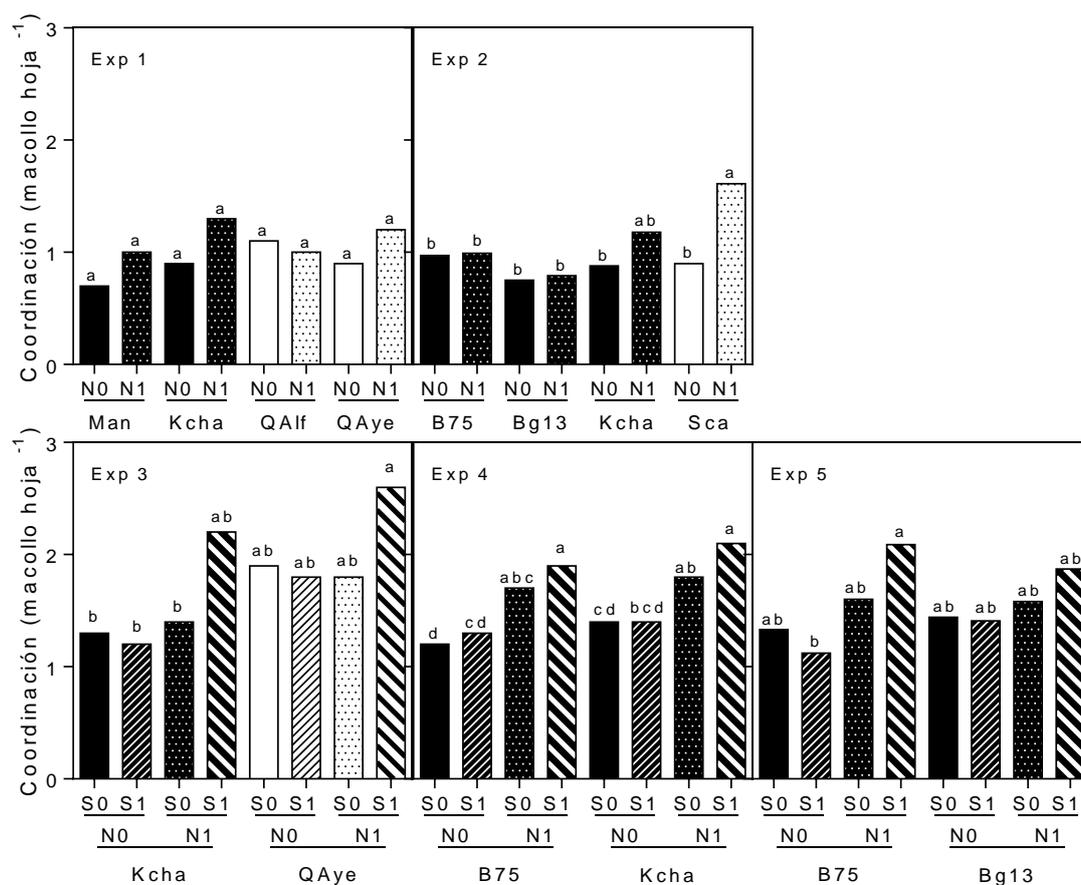


Figura 2.8. Coordinación entre la aparición de hojas y macollos en el tallo principal de cultivares de trigo (Man, Kcha, B75, Bg13) y cebada (QAlf, QAye, Sca) creciendo en suelos con baja y alta disponibilidad de N (N0, N1) y S (S0, S1) a la siembra. Los datos corresponden a los Exp. 1 a 5. En el Exp. 2, los datos son la media de los tres años. Dentro de cada panel, los valores con la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Finalmente, con el fin de evaluar la contribución de los macollos al rendimiento, se relacionó el rendimiento proveniente de los vástagos principales y/o macollos con el rendimiento total del cultivo. En cebada, la contribución de los macollos al rendimiento fue superior a la contribución del tallo principal independientemente de la condición ambiental (r^2 : 0,68; $p < 0,0001$; Figura 2.9a), mientras que en los cultivares de trigo se observó una mayor contribución del tallo principal al rendimiento en ambientes pobres

y de los macollos en los mejores ambientes, siendo significativa la relación de ambos componentes con el rendimiento final ($p < 0,0001$; 2.9b).

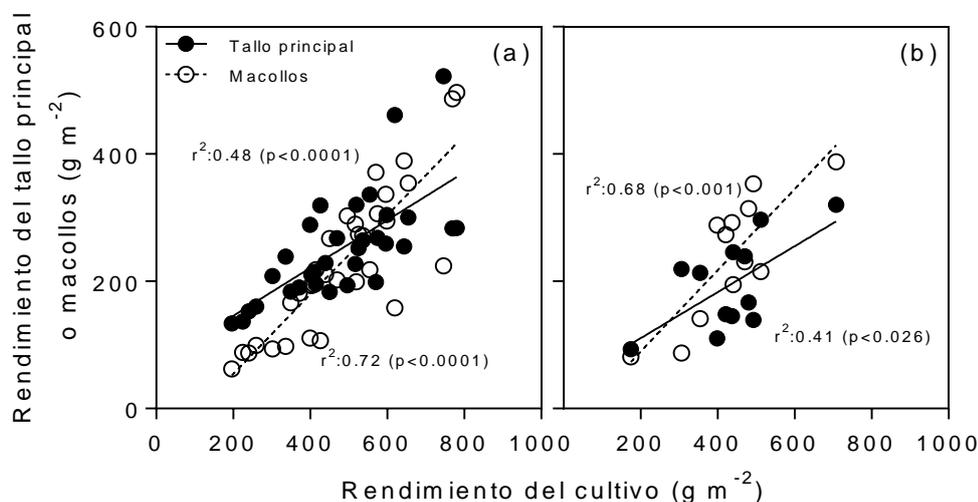


Figura 2.9. Relación entre el rendimiento proveniente del tallo principal o macollos y el rendimiento total de los cultivos de (a) trigo y (b) cebada. Los datos presentados son del Exp. 1 a 5. Las líneas continuas representan la regresión lineal de los datos de rendimiento del tallo principal. Las líneas punteadas representan la regresión lineal de los datos de rendimiento de macollos.

2.4 Discusión

Esta sección de la tesis pone de manifiesto la respuesta diferencial de trigo y cebada en la aparición de hojas y macollos creciendo bajo condiciones contrastantes de disponibilidad de N y S. El filocrono fue modificado solo por efecto del cultivar, mostrando cebada filocronos mayores a los de trigo, coincidiendo con lo observado por Miralles y Richards (2000). Modificaciones en las disponibilidades de N y S no generaron cambios significativos ni en el filocrono, ni en el número final de hojas. En forma similar a lo observado por otros autores (Cantero-Martínez et al, 1995; Cartelle et al, 2006; Salvagiotti y Miralles, 2007), la duración de las fases hasta floración tampoco fueron modificadas por cambios en las condiciones nutricionales ya que las diferencias estadísticamente significativas observadas fueron irrelevantes en términos agronómicos.

Sin embargo, otros estudios han reportado demoras en la fecha de floración como resultado de incrementos en el filocrono bajo situaciones restrictivas de N en el suelo (Fischer et al., 1993; Arisnabarreta y Miralles, 2004), así como de S (Longnecker y Robson, 1994; Salvagiotti y Miralles, 2007). Estas divergencias entre estudios sobre el efecto del N o S en el desarrollo de los cultivos podrían estar relacionadas a diferencias en la magnitud y duración del estrés nutricional al cual los cultivos han sido expuestos, ya que es esperable que cuanto mayor sea el nivel de estrés (severidad y duración), mayor sea la influencia sobre el desarrollo del cultivo (Fischer et al., 1993). En nuestro estudio las deficiencias de N y S fueron relativamente moderadas, siendo el motivo por el cual tal vez no se observaron efectos de los mismos sobre el desarrollo de los cultivos.

La dinámica de macollaje fue afectada significativamente por el cultivar como así también por los cambios en las disponibilidades de N y S. Los cultivares de cebada mostraron TAM un 30% mayor que las de trigo, similar a lo observado por Lopez-Castañeda et al. (1995) y Miralles y Richards (2000). Estas diferencias fueron evidentes desde el proceso de aparición de los macollos, siendo que cebada presentó una mayor capacidad de macollar que trigo, independientemente de la condición nutricional explorada.

El cese del macollaje podría estar relacionado (i) al comienzo de la elongación del tallo principal y/o (ii) a cambios en las condiciones de luz dentro del canopeo (disminución de la relación rojo: rojo lejano). La respuesta del macollaje a estos factores podrían determinar que cuando el primer mecanismo (elongación del tallo) se desencadena el macollaje podría continuar con altas relaciones rojo: rojo lejano o viceversa. De esta manera, Evers et al. (2006) reportaron en trigo que la finalización de aparición de macollos ocurrió cuando la fracción de RFA interceptada por el canopeo

superó un umbral específico (0,40-0,45) y la relación rojo: rojo lejano cayó por debajo de 0,35-0,40. Aunque en los experimentos llevados a cabo en el marco de esta tesis no se midió la calidad de la luz, el hecho que en cebada aparezcan macollos a una mayor tasa respecto a trigo bajo altas condiciones de RFAi (cebada mostró mayor RFAi a MNM que trigo; Figura 2.4), sugeriría que las yemas foliares (sitio donde se diferencian los macollos) de cebada podrían presentar una sensibilidad diferente a la calidad de luz (R:RL) que las de trigo para producir el desbloqueo de las mismas y generar un macollo. Por lo tanto, incluso cuando las condiciones de luz en el canopeo de cebada han alcanzado niveles RFAi superiores al 40%, tal como propone para trigo Evers et al. (2006), la aparición de macollos en cebada continúa, determinando un MNM mayor que trigo. Este tema, en particular relacionado con la diferente sensibilidad a la calidad de luz entre ambas especies, no ha sido estudiado hasta el momento, por lo que debería ser explorado en futuras investigaciones para comprender las diferencias en la dinámica de macollaje entre las especies. A su vez, está mayor RFAi en etapas tempranas del ciclo del cultivo por parte de la cebada, condicionó la cantidad de RFAi acumulada hasta floración (*ca.* 10% mayor que en trigo), revirtiéndose durante post floración (*ca.* 13% mayor en los trigos que en la cebada), provocando que finalmente ambos alcancen similares niveles de RFAi acumulada a MF.

Por su parte, aumentos en la disponibilidad de nitrógeno incrementaron la TAM (*ca.* 23%) en ambos cultivos, coincidiendo con lo observado en otros estudios tanto para trigo (Rodríguez et al., 1998; Salvagiotti y Miralles, 2007) como en cebada (Prystupa et al., 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004). El cultivo de cebada tradicionalmente ha sido considerado como un cultivo que tenía menor respuesta a la aplicación de N (*i.e.*, respuesta al rendimiento por unidad de N aplicado) en comparación con trigo (Christensen y Killorn, 1981; Delogu et al., 1998). Sin embargo, esta suposición no ha

sido adecuadamente probada en la literatura, de hecho, Cossani et al. (2009) no encontró diferencias en rendimiento entre el trigo y la cebada en la respuesta a la aplicación de N. En nuestro trabajo, la respuesta del macollaje de trigo y cebada a la aplicación de nitrógeno fue similar. A pesar de que tanto el N y S incrementaron la tasa de aparición de macollos y con ello el número máximo de macollos, el efecto del S en general sólo se evidenció cuando la disponibilidad de N fue alta (demostrando la interacción entre ambos nutrientes). Probablemente, el S promovió la absorción de N por la planta (Salvagiotti et al., 2009) aumentando el contenido de N en el cultivo, promoviendo en consecuencia una mayor TAM. Los diferentes cultivares y niveles de nutrientes utilizados modificaron principalmente atributos de crecimiento de los cultivos (como la tasa de macollaje) y no provocaron cambios notables sobre el desarrollo de los cultivos (como la duración de la fase de macollaje).

A pesar del hecho que la tasa de aparición de macollos fue el principal componente para determinar el máximo número de macollos aparecidos, esta relación positiva fue contrabalanceada por el hecho de que cuanto mayor fue el número de macollos aparecidos, mayor fue la tasa de mortalidad de macollos. No obstante, como la relación entre la TAM y la TMM fue menos que proporcional, el NFM dependió mayormente de la tasa de aparición de macollos, impulsado por las diferencias entre especies (cebada vs. trigo) y/o nutrientes (*e.g.*, N0 vs. N1) y determinando que el NFM quede preestablecido desde etapas tempranas del ciclo del cultivo. La asociación entre MNM y TMM también ha sido observada en otros trabajos (Sharma, 1995; Borrás et al., 2009). Los macollos que no sobreviven podrían ser beneficiosos para el rendimiento si el carbono fijado luego es redistribuido a otras partes de la planta luego de morir (Palta et al., 2007). En esta línea, Ao et al. (2010) demostraron que la reducción del número de tallos improductivos no contribuyó a aumentar el rendimiento de grano en los cultivos

de arroz bajo riego. Sin embargo, Berry et al. (2003) mostraron que el carbono retenido en los macollos no sobrevivientes no fue totalmente redistribuido, determinando un balance negativo en el uso de los recursos. Del mismo modo, Thorne y Wood (1987) observaron que, cuando el agua era limitante, la producción de macollos no sobrevivientes fue perjudicial para el rendimiento del cultivo debido a que el carbono de los macollos que mueren no fue completamente redistribuido a los tallos fértiles. Por lo tanto, una TAM alta y un alto MNM podrían ser problemáticos en situaciones donde la disponibilidad de agua sea limitante (y/o en condiciones donde los cultivos comienzan con un alto contenido de agua en el suelo pero las precipitaciones se reducen drásticamente durante el resto del ciclo). Esa situación es una condición opuesta a la del ambiente explorado en nuestro estudio, donde la disponibilidad de agua no fue una limitante. En este tipo de ambientes, para el establecimiento de altos rendimientos, es necesario maximizar la contribución de parte de los macollos (Figura 2.9), ya que éstos mejoran la eficiencia de intercepción de radiación y consecuentemente la RFAi acumulada tanto en pre como en post floración. En cebada, la contribución de los macollos al rendimiento fue superior a la contribución del tallo principal independientemente de la condición ambiental (Figura 2.9a), mientras que en los cultivares de trigo se observó una mayor contribución del tallo principal al rendimiento en ambientes pobres y de los macollos en los mejores ambientes (Figura 2.9b).

En las gramíneas la aparición de macollos está relacionada con la tasa de aparición de hojas en el tallo principal a través de un patrón de producción de macollos basado en la serie de Fibonacci (Neuteboom y Latinga, 1989; Boone et al., 1990; Miralles y Richards, 2000). Como resultado de las diferencias entre cultivares y disponibilidades de nutrientes sobre la aparición de hojas y macollos, la coordinación entre ambos órganos mostró diferencias. Cebada mostró mayores valores de aparición

de macollos por hoja aparecida respecto coordinación de trigo y deficiencias de N y S disminuyeron dicha coordinación entre macollos y hojas. Un punto interesante es que a pesar que cebada mostró un mayor filocrono (*i.e.*, menor TAH) que trigo, su capacidad para establecer macollos por hojas fue mayor que en trigo. Los aumentos en la coordinación en cebada respecto a trigo, podrían estar relacionadas a la capacidad de cebada de generar macollos de órdenes superiores (*i.e.*, secundarios y terciarios). Como los macollos secundarios y terciarios son más lábiles que los macollos primarios, promover este orden de macollos en cebada podría explicar las mayores TMM que en trigo. Las futuras investigaciones deberían centrarse en el análisis de la dinámica de macollaje segregando entre los diferentes órdenes de macollos y cuantificar el número de hojas, el tiempo a floración de cada uno de estos macollos y como esto afectaría su potencial rendimiento.

2.5 Conclusiones

En conclusión, el número final de macollos en trigo y cebada fue predefinido durante fases tempranas del proceso de macollaje, y la mayor capacidad de macollaje de cebada estuvo basada en su mayor tasa de aparición de macollos a pesar de su menor tasa de aparición de hojas (respecto a trigo). Las diferencias entre especies en la aparición de hojas y dinámica de macollaje en respuesta a la disponibilidad de N y S representan importantes herramientas para ser tomadas en cuenta por los programas de mejora genética (Borrás et al., 2009) y en la modelización (Lafarge y Hammer, 2002) de los determinantes de la fracción de RAFi por los cultivos (Abeledo et al., 2004; Kemanian et al., 2004) y generación del rendimiento (García del Moral et al., 1999; Arisnabarreta y Miralles, 2006). Las diferencias entre las especies en la aparición de hojas y macollos y su coordinación, y la comprensión de los mecanismos implicados en

estas diferencias, constituyen una base importante para la comprensión de la adaptación de ambos cultivos a diferentes ambientes y su respuesta a la aplicación de nutrientes.

EFICIENCIA EN EL USO DE LA RADIACIÓN Y EFICIENCIA FISIOLÓGICA EN EL USO DEL NITRÓGENO EN PRE Y POST FLORACIÓN COMO CONDICIONANTES DEL RENDIMIENTO Y EL PORCENTAJE DE NITRÓGENO EN GRANO EN GENOTIPOS DE TRIGO PAN, Y SU COMPARACIÓN CON CEBADA CERVECERA^{3.1}

^{3.1}El contenido de este capítulo fue publicado en:

Abeledo, L. Gabriela; **Ignacio Alzueta** y Daniel J. Miralles (2012). “Differences in grain yield generation between wheat and barley”. 6th International Crop Science Congress. August 06th to 10th, 2012. Bento Gonçalves, RS, Brasil.

Alzueta, Ignacio; L. Gabriela Abeledo y Daniel J. Miralles (2010): “Nitrogen availability in pre and post anthesis and its effect on grain yield and quality in contrasting bread wheat cultivars”. 8th International Wheat Conference. June 1-4. St. Petersburg, Russia.

Abeledo L. Gabriela; **Ignacio Alzueta** y Daniel J. Miralles (2010). “The grain C:N stoichiometry as determinant of the grain nitrogen accumulation during post-flowering in contrasting wheat cultivars”. 8th international wheat conference. June 1-4. St. Petersburg, Russia.

3.1. Introducción

Comparativamente entre trigo y cebada, los escasos estudios realizados indicaron que para alcanzar los máximos rendimientos se requiere una mayor cantidad de N disponible en trigo que en cebada aunque trabajos realizados sobre el tema muestran que los rendimientos máximos en alta disponibilidad de N parecerían ser menores en este último cultivo (Christensen y Killorn, 1981; Delogu et al., 1998); pese a ello, con baja disponibilidad de N en suelo cebada suele presentar rendimientos superiores a los de trigo (Cossani et al., 2007). Diferencias entre especies en el rendimiento podrían estar asociadas a cambios en la eficiencia en el uso de los recursos captados (Cossani et al., 2012).

La generación de rendimiento puede ser analizada a través de diferentes modelos. Uno de los modelos frecuentemente utilizado es el que permite analizar el crecimiento del cultivo en términos de radiación, mientras que otro de los modelos de frecuente uso está basado en la economía del N del cultivo. La eficiencia en el uso de la radiación (EUR) es definida como la relación entre la biomasa acumulada y la radiación interceptada para un periodo dado (g MJ^{-1} ; Bonhomme, 2000), donde el N juega un rol como modulador tanto de la eficiencia de interceptación (Efi) como de la EUR. Generalmente, la oferta de N promueve incrementos significativos en la Efi y en menor medida en la EUR (Serrano et al., 2000). Si bien en trigo, Salvagiotti y Miralles (2008) no observaron variaciones en la EUR con aumentos en la disponibilidad de N en el cultivo de trigo, sí lo hicieron, entre otros, Fischer (1993) y Caviglia y Sadras (2001) cuando exploraron disponibilidades de N en suelo a la siembra del cultivo muy bajas. Por su parte, la eficiencia fisiológica en el uso del N (EUN), definida como la biomasa generada por cada unidad de N absorbido a nivel de cultivo (gMS g N^{-1}), cambia entre

genotipos (Cox et al., 1985), ante condiciones de crecimiento potenciales, evidenciando las mayores diferencias en la economía del N entre cultivares durante el periodo de pre floración (Feingold et al., 1990). A su vez, a lo largo de la ontogenia, los cultivos cambian su capacidad de captar recursos (i.e., radiación y N) (baja captura durante la etapa inicial y final del ciclo, y máxima durante la fase central de crecimiento activo; Kätterer et al., 1997) y de convertir en biomasa los recursos capturados (e.g., EUR y EUN). Esta variabilidad temporal en la dinámica de captación y uso de los recursos incide en la generación de los diferentes componentes numéricos que hacen al rendimiento. Si bien tanto trigo como cebada sustentan su rendimiento en el establecimiento de un alto número de granos, ambas especies presentan diferencias en la forma en la cual establecen ese número de granos. Mientras en trigo dicho número se explica por la cantidad de granos establecidos por espiga (Fischer, 1983; Slafer et al., 1994), en cebada cervecera se explica principalmente por variaciones en el número de espigas establecidas por m² (Abeledo et al., 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004). Sin embargo, muy pocos trabajos han sido realizados en los cuales en forma comparada se hayan evaluado variaciones en la composición del rendimiento entre ambas especies creciendo en forma simultánea en ambiente contrastantes en las condiciones nutricionales y en particular con distinta disponibilidad de nitrógeno.

El rendimiento y el contenido absoluto de N en grano se encuentran determinados por la eficiencia con la cual es derivado el carbono de la materia seca y el N hacia los granos (partición de carbono y N hacia los destinos). El rendimiento del cultivo al momento de cosecha se encuentra definido por la cantidad de biomasa total que es derivada hacia los granos, definiéndose como índice de cosecha a la proporción de biomasa presente en los granos a madurez respecto al total de biomasa. Siguiendo un

análisis semejante, el contenido de nitrógeno presente en los granos (*i.e.*, contenido de proteína) se encuentra condicionado por la eficiencia de partición de nitrógeno desde la biomasa hacia esas estructuras reproductivas (Foulkes et al., 2009). Diferentes trabajos estudiaron la contribución de la absorción de N en post floración y el contenido nitrogenado de los granos (CNG; mgN grano⁻¹), presentando diversidad de resultados, ya que mientras algunos muestran una relación positiva entre ambas variables, e independiente del contenido de N en floración (Heitholt et al., 1990; Ottman et al., 2000; Bogard et al., 2010), otros trabajos presentan resultados opuestos para el N absorbido en post floración, asociando el CNG con la cantidad de N absorbido durante todo el ciclo (Bulman y Smith, 1994; Oscarson et al., 1995). A su vez, diversos trabajos han encontrado diferencias genotípicas tanto en trigo (Guarda et al., 2004; Muurinem et al., 2007; Carcea et al., 2006) como en cebada (Clancy et al., 1991; Weston et al., 1993) en cuanto al CNG o parámetros relacionados a él (.e.g., porcentaje de proteínas, W, P, L, etc.). Mortarini et al. (2004) en Argentina observaron que diversos indicadores de la calidad de los granos relacionados al CNG en grano se modificaron diferencialmente ante cambios ambientales, en cultivares caracterizados previamente como de diferentes grupos de calidad (ver Capítulo 1).

Este capítulo responderá a los objetivos específicos a) y b) de esta tesis (ver Capítulo 1). Así, analizada en forma comparada tanto la economía del carbono como del N en cultivares de trigo y cebada cervecera, se focalizará el estudio en el análisis en las diferencias en la captación y utilización de radiación y N que posee el cultivo a lo largo de su ontogenia y de las discrepancias entre especies. Este aspecto reviste fuerte relevancia dentro de la presente tesis ya que no hay trabajos sobre el tema realizados

bajo condiciones de campo en genotipos de trigo caracterizados *a priori* como de diferentes grupos de calidad (Capítulo 1) y a su vez comparados con cebada cervecera.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental

Con el fin de lograr los objetivos propuestos, se llevaron a cabo dos tipos de experimentos desde 2006 hasta 2009 en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Universidad de Buenos Aires (34° 35' S, 58° 29' O). El primer grupo de experimentos fue llevado a cabo bajo condiciones de campo sobre un suelo franco arcillo limoso (Argiudol vértico) durante las estaciones de crecimiento de 2006 (Exp. 2.I), 2007 (Exp. 2.II) y 2008 (Exp. 2.III). Estos experimentos consistieron en combinar diferentes genotipos de trigo y cebada, con dos niveles de N en el suelo a la siembra (N suelo a la siembra más N fertilizado) nombrado como disponibilidades de N "bajo" (N0) o "alto" (N1) con dos niveles de N durante post floración (Nf), nombrado como "sin agregado de N en post floración" (Nf0) o "con agregado de N en post floración" (Nf1). La dosis de N post floración se aplicó la mitad con fertilizantes foliares y la otra mitad como urea diluida en agua y luego aplicada en el suelo (ver Cuadro 3.1 para más detalles). Los genotipos utilizados en cada experimento fueron elegidos teniendo en cuenta su similitud en el tiempo a floración (FL) y que, en trigo, cada uno de ellos dentro de las clasificaciones existentes referidas a sus cualidades de panificación, pertenece a un grupo de calidad (GC) diferente, B75 al grupo de calidad 1 (GC1), Bg13 al grupo de calidad 2 (GC2) y Kcha al grupo de calidad 3 (GC3). En el caso de la cebada se incluyeron sólo una cebada de dos hileras ya que las mismas representan el 100% de los cultivares utilizados por la industria cervecera en Argentina. Los experimentos se sembraron en fechas típicas para región pampeana a una densidad de aproximadamente 300 pl m⁻². Dentro de cada año experimental, las parcelas se

dispusieron en un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones, donde las parcelas principales fueron asignadas a los diferentes niveles de N utilizados a la siembra y los genotipos fueron asignados al azar dentro de las parcelas principales y dentro de cada una de ellos el Nf se asignó en sub-sub parcelas. Cada sub-parcela fue de 3 m de ancho por 4 m de largo.

El segundo grupo de experimentos fue diseñado para analizar la interacción NxS. Estos experimentos se llevaron a cabo durante las estaciones de crecimiento de 2008 (Exp. 3) y 2009 (Exp. 4). Para estos experimentos se utilizaron en cada año dos genotipos de trigo clasificados *a priori* como de diferentes grupos de calidad (GC), los cuales se combinaron con dos niveles de nitrógeno (N0 y N1) y dos niveles de azufre a siembra (S0 y S1) (ver Cuadro 3.1 para detalles). Los experimentos fueron sembrados en contenedores, los cuales se dispusieron en un diseño completamente al azar con tres repeticiones (24 contenedores; detalles en Capítulo 2). Los genotipos de trigo utilizados fueron los mismos que los seleccionados en el primer grupo de experimentos.

En cada uno de los experimentos (Exp. 1 a 4), la cantidad inicial de N mineral (medido como NO_3^-) y S (medido como $\text{SO}_4^{=}$) se evaluaron para los primeros 60 cm del suelo, previo a la siembra de los mismos. De ser necesario, las parcelas fueron fertilizadas con urea (46:0:0) y sulfato de amonio (21:0:0 24% S) para alcanzar los niveles de N o S objetivos (Cuadro 3.1), los cuales en el caso del N consistieron en agregar aproximadamente 100 kgN ha^{-1} (N1), a la situación que presentaba cada experimento a la siembra (N0), mientras que en el caso de S la situación inicial (S0) también fue la del suelo y en la situación S1, se agregó una dosis que fuera suficiente para cubrir la demanda del cultivo (IPNI, 2002). Los experimentos se llevaron a cabo bajo condiciones no limitantes de agua y sin la presencia de malezas, plagas o enfermedades.

Cuadro 3.1. Resumen de los diferentes experimentos utilizados para el presente capítulo. Se indica el nombre del experimento (Exp), año experimental, fecha de siembra (FS), condiciones en la que se realizó (Cond), densidad de plantas (DS; pl m⁻²), los códigos de los tratamientos de nitrógeno (TN) en relación con el nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno natural más fertilizante, Ni, kg N ha⁻¹), los códigos de los tratamientos de nitrógeno en floración (TNf) en relación con la dosis de fertilizante nitrogenado en floración (Nf; kg de N ha⁻¹) y los códigos de los tratamientos de azufre (TS) en relación con la dosis de fertilizante de azufre del suelo a la siembra (azufre en el suelo a la siembra más fertilizante, SF; kg de S ha⁻¹) y los genotipos de trigo (T) y cebada (C) utilizados.

Exp	Año	FS	Cond	DS	TN	NF	TNf	Nf	TS	SF	Cultivares
Exp 2.I	2006	12 de agosto	Campo	320	N0	60					Buck 75 Aniversario (B75, T)
											Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N1	150					Klein Chajá (Kcha, T)
											Scarlett (Sca, C)
Exp 2.II	2007	12 de julio	Campo	305	N0	90	Nf0	0			Buck 75 Aniversario (B75, T)
											Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N1	190	Nf1	40			Klein Chajá (Kcha, T)
											Scarlett (Sca, C)
Exp 2.III	2008	15 de julio	Campo	305	N0	70	Nf0	0			Buck 75 Aniversario (B75, T)
											Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N1	170	Nf1	40			Klein Chajá (Kcha, T)
											Scarlett (Sca, C)
Exp 4	2008	30 de julio	Contenedor	350	N0	60			S0	5	Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	150			S1	30	
Exp 5	2009	16 de julio	Contenedor	350	N0	90			S0	7	Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	190			S1	60	

3.2.2. Mediciones y análisis

En los experimentos evaluados, se realizaron muestreos de biomasa aérea en floración (FL) y en madurez fisiológica MF (ver Capítulo 2). En floración se cosecharon 50 cm lineales de los dos surcos centrales de cada parcela (0,20 m²), mientras que en

madurez fisiológica (MF) se cosecharon 50 cm lineales de los 4 surcos centrales de cada parcela (0,35 m²). En ambos casos las muestras fueron secadas en estufa (ca. 72 hs a 60 °C) y luego pesadas. De la diferencia de los muestreos de FL y MF, se estimó lo ocurrido durante la etapa de post floración o llenado de granos (LLG). Posteriormente, las muestras fueron molidas y se determinó el porcentaje de nitrógeno en tejido utilizando el método propuesto por Kjeldahl (Horwitz et al., 1975). El contenido absoluto de nitrógeno en biomasa (gN m⁻²) y el rendimiento de N o N total en los granos (gN m⁻²) se estimaron como el producto de la biomasa total acumulada o rendimiento en grano y el porcentaje de nitrógeno de cada una de esas variables.

A su vez, sobre el muestreo de MF (0,35 m²) se estimó el rendimiento (rto) y sus componentes, número de granos (NG) y espigas por metro cuadrado (NE), número de granos por espiga (NGE) y el peso de mil granos (PMG). Para ello, las plantas de toda la muestra fueron separadas en 2 categorías: espigas y hojas más tallos. Posteriormente se contaron todas las espigas fértiles y luego se las trilló manualmente. El índice de cosecha (IC) se estimó como el cociente entre el rendimiento y la biomasa total acumulada a MF y el índice de cosecha de nitrógeno (ICN) se estimó como el cociente entre el rendimiento en N y el contenido absoluto de N en la biomasa. El PMG se calculó como el peso promedio de tres sub muestras de 100 granos cada una, el NG se estimó como el cociente entre el rendimiento y el PMG estimado, y el NGE se estimó como el cociente entre el NG y el NE.

La tasa diaria de crecimiento del cultivo (TCC; gMS m⁻² d⁻¹) para la etapa de pre floración (TCC FL) fue calculada como el cociente entre la biomasa aérea a floración y la duración en días de la etapa emergencia – floración. La TCC a madurez se estimó como el cociente entre la biomasa aérea a madurez y la duración en días de la etapa

emergencia – madurez. La TCC en post floración o de llenado de los granos (TCC LLG) se calculó como:

$$TCC\ LLG = (B\ MF - B\ FL) \times (D\ MF - D\ FL)^{-1} \quad (\text{Ecuación 3.1})$$

donde: *TCC LLG* es la tasa de crecimiento del cultivo en post floración (gMS m⁻² d⁻¹), *B MF* es la biomasa aérea total a madurez fisiológica (gMS m⁻²), *B FL* es la biomasa aérea total a floración (gMS m⁻²), *D MF* es la duración en días de la etapa emergencia-madurez fisiológica y *D FL* es la duración en días de la etapa emergencia-floración.

La intercepción de radiación fotosintéticamente activa (*RFAi*) fue registrada desde la emergencia hasta la madurez fisiológica del cultivo tal como fue descrito en la sección 2.2.2 de esta tesis. La EUR de las diferentes etapas en estudio se calculó a través de la siguiente ecuación:

$$EUR = B \times RFAi\ acumulada^{-1} \quad (\text{Ecuación 3.2})$$

donde: *EUR* es la eficiencia en el uso de la radiación (gMS MJ⁻¹) de la fase ; *RAFi* acumulada es la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante la fase de interés (MJ m⁻²) y *B* la biomasa acumulada en el mismo periodo (gMS m⁻²).

La eficiencia en el uso de la radiación para rendimiento fue calculada como:

$$EUR\ rto = Rto \times RFA_{MF}\ acumulada^{-1} \quad (\text{Ecuación 3.3})$$

donde: *EUR rto* es la eficiencia en el uso de la radiación para rendimiento (gMS MJ⁻¹); *RAF_{MF}* acumulada es la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada a madurez fisiológica y *Rto* el rendimiento a madurez (gMS m⁻²).

Y finalmente, se estimó la eficiencia fisiológica en el uso del N para las etapas pre floración, post floración y el ciclo completo del cultivo a MF a través de la siguiente ecuación:

$$EUN = B \times N\ absorbido\ acumulado^{-1} \quad (\text{Ecuación 3.4})$$

donde: *EUN* es la eficiencia fisiológica en el uso del nitrógeno (gMS gN^{-1}); *N absorbido acumulado* es el nitrógeno acumulado en la biomasa durante la fase de interés (gN m^{-2}) y *B* la biomasa acumulada en el mismo periodo (gMS m^{-2}).

La *EUN* para rendimiento (*EUN rto*; gMS gN^{-1}) se calculó como:

$$EUN\ rto = Rto \times N\ absorbido\ acumulado^{-1} \quad (\text{Ecuación 3.5})$$

donde: *Rto* es el rendimiento del cultivo medido a madurez fisiológica (gMS m^{-2}) y *N absorbido acumulado* es el nitrógeno acumulado en la biomasa durante la fase de interés (gN m^{-2}).

Para poder contrastar el efecto de diferentes tratamientos de manera descriptiva, se utilizó un análisis del tipo relación 1 a 1 (ver Capítulo 2) presentado como: (i) valores absolutos y (ii) como residuales de los valores analizados, el cual consiste en que para cada tratamiento seleccionado, se grafica la diferencia de los valores de cada tratamiento con la media de ambos (residual igual a cero).

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos fueron testeadas mediante un análisis de varianza estándar con las interacciones de primer nivel, en cada experimento. En el experimento 2.I, 2.II y 2.III, los años se consideraron como la principal fuente de variación junto con los efectos de nitrógeno y los genotipos. Cuando el análisis de varianza reveló diferencias significativas, los valores medios de cada tratamiento se compararon mediante el test de Tukey con un nivel de significancia de $\alpha < 0,05$. El software utilizado para el análisis estadístico fue INFOSTAT Profesional v.1.1 (2009).

3.3. Resultados

3.3.1. El rendimiento y sus componentes ecofisiológicos

3.3.1.1. Efecto de la disponibilidad de nitrógeno a siembra y en post floración

El rendimiento presentó diferencias estadísticamente significativas entre genotipos ($p < 0,05$), siendo el trigo Bg13 el que mostró el mayor rendimiento (*ca.* $523\ \text{g m}^{-2}$),

Kcha y la cebada Sca valores intermedios (*ca.* 465 y 463 g m⁻², respectivamente) y el trigo B75 el menor rendimiento (*ca.* 420 g m⁻²) (Exp. 2.I, 2.II y 2.III). A su vez, incrementos en la disponibilidad de Ni (Exp. 2 I, 2.II y 2.III), sin considerar los tratamientos de agregado de N en post floración (Nf1), provocaron aumentos de rendimiento de casi el 45% (*ca.* 563 vs. 372 g m⁻², para los tratamientos N1 y N0 respectivamente) (Cuadro 3.2). Cuando se analizó el experimento diseñado para analizar los cambios en la disponibilidad nitrogenada durante el llenado de los granos (Exp. 2.II y 2.III) se observó que con el agregado de Nf, el rendimiento mostró un incremento medio del 12% ($p < 0,05$; Cuadro 3.3). Sin embargo, dicha respuesta varió (i) en función del genotipo, ya que se observaron incrementos en el rendimiento con aplicación de Nf del 5 a 16% para B75 y Bg13, respectivamente (Figura 3.1), y (ii) en función de la disponibilidad inicial de N a siembra (aumento del rendimiento del 9% para la condición N1 y del 15 % para N0).

Cuando se analizaron todos los tratamientos en conjunto, la biomasa total acumulada a madurez fisiológica fue la principal variable que explicó los cambios en el rendimiento de los cultivos (relación lineal, $r^2 = 0,83$, $p < 0,001$). Sin embargo, se observaron diferencias entre cultivares, siendo en promedio un 15% mayor la biomasa a MF en trigo que en cebada (*ca.* 1181 vs. 1009 g m⁻², respectivamente). Incrementos en la disponibilidad de Ni generaron un aumento promedio en la biomasa acumulada a MF del 31% (*ca.* 931 vs. 1346 g m⁻², para los tratamientos N1 y N0, respectivamente) (Cuadro 3.2). El incremento en la biomasa cuando se aplicó Nf fue del 11% ($p < 0,05$), mostrando interacción Ni x Cv, variando su respuesta entre un 1% en B75 hasta un 12% en Kcha (Cuadro 3.3; Figura 3.1) y desde un 5% hasta un 11% para N1 y N0, respectivamente. Otro de los componentes ecofisiológicos analizados fue el IC; si bien el rto mostró una relación lineal significativa con el IC ($p < 0,05$) el coeficiente de ajuste

fue muy bajo comparado con la biomasa a MF ($r^2 = 0,23$). A su vez, se observaron diferencias entre cultivares en el IC ($p < 0,0001$), siendo cebada la que mostró los mayores valores (0,46) respecto a los trigos (en promedio *ca.* 0,39). Aumentos en la disponibilidad de Ni generaron incrementos en el IC de un 5% (0,40 y 0,42 para N0 y N1, respectivamente; $p < 0,05$) (Cuadro 3.2), mientras que el Nf también ocasionó incrementos significativos en el IC ($p < 0,05$; Cuadro 3.3), pasando de 0,41 a 0,43 para Nf0 y Nf1, respectivamente (Cuadro 3.6; Figura 3.1).

Cuadro 3.2. Rendimiento (Rto, $g\ m^{-2}$), biomasa total a madurez fisiológica (BMF; $g\ m^{-2}$), índice de cosecha (IC), tasa de crecimiento durante pre floración (TCC FL; $g\ m^{-2}\ d^{-1}$), durante post floración (TCC LLG; $g\ m^{-2}\ d^{-1}$) y del ciclo total (TCC MF; $g\ m^{-2}\ d^{-1}$), eficiencia en el uso de la radiación durante pre floración (EUR FL; $g\ MJ^{-1}$), durante post floración (EUR LLG; $g\ MJ^{-1}$), del ciclo total (EUR MF; $g\ MJ^{-1}$) y para el rto en granos (EUR rto; $g\ MJ^{-1}$), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a la siembra (Ni). Datos correspondientes a Exp. 2 I, 2.II y 2.III. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

		Rto	BMF	IC	TCC FL	TCC LLG	TCC MF	EUR FL	EUR LLG	EUR MF	EUR Rto
Año	2006	459 ab	1131 b	0,40 a	10,7 a	10,5 a	10,6 a	3,71 a	2,72 a	3,31 a	1,32 a
	2007	513 a	1206 a	0,43 a	10,2 a	11,4 a	10,6 a	3,62 ab	2,13 a	2,94 a	1,25 a
	2008	431 b	1079 b	0,40 a	8,6 b	11,8 a	9,5 b	2,84 b	2,33 a	2,66 a	1,05 a
Cv	B75	420 b	1100 b	0,38 b	9,4 a	11,9 a	10,1 b	3,33 a	2,29 ab	2,85 b	1,09 b
	Bg13	523 a	1271 a	0,41 ab	10,2 a	13,8 a	11,3 a	3,48 a	2,77 a	3,15 a	1,30 a
	Kcha	465 ab	1173 b	0,39 b	9,8 a	11,9 a	10,4 b	3,49 a	2,67 a	3,12 a	1,22 ab
	Sca	463 b	1009 c	0,46 a	9,9 a	7,4 b	9,2 c	3,27 a	1,84 b	2,75 b	1,22 ab
Ni	Bajo	372 b	931 b	0,40 b	8,3 b	9,1 b	8,5 b	3,27 b	2,30 a	2,87 a	1,13 b
	Alto	563 a	1346 a	0,42 a	11,4 a	13,4 a	12,0 a	3,52 a	2,49 a	3,06 a	1,28 a
Año		*	*	ns	*	ns	*	*	ns	ns	ns
Cv		*	**	*	ns	**	**	ns	*	**	*
Ni		*	**	*	**	*	**	**	ns	ns	*
Año*Cv		*	*	*	**	*	**	**	*	**	*
Año*Ni		ns	ns	*	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Ni*Cv		ns	*	ns	*	ns	*	*	ns	*	ns
Año*Cv*Ni		ns	*	ns	*	*	*	**	ns	**	ns

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

Al analizar los componentes de la biomasa se observó que tanto la TCC FL como la TCC LLG explicaron la biomasa total acumulada a MF ($r^2= 0,79$ y $0,66$, respectivamente; $p<0,0001$). A su vez, los cultivares mostraron diferente comportamiento para ambas TCC, siendo similar la TCC FL para cebada y trigo (*ca.* $10 \text{ gMS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; $p>0,05$) y un 40% mayor la TCC LLG de los trigos que la de la cebada en estudio. Esto determinó que trigo presentara mayor TCC MF que cebada ($10,6$ vs. $9,2 \text{ gMS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente). Incrementos en la disponibilidad Ni promovieron diferencias significativas en las TCC MF, TCC pre FL y TCC LLG ($p<0,05$; Cuadro 3.2), las cuales se incrementaron *ca.* 30% al pasar de la condición N0 a N1. Por su parte el Nf incrementó significativamente la TCC LLG (*ca.* 18%; $p<0,05$; Cuadro 3.3), siendo notoriamente mayor la respuesta relativa de la cebada comparada con los trigos (38% vs. 11%; Figura 3.1). Este incremento en la TCC LLG impactó a su vez en la TCC MF, la cual mostró en promedio valores 6% mayores en Nf1 respecto a Nf0.

Cuadro 3.3. Análisis de varianza para las variables Rto (gMS m^{-2}), biomasa total a madurez fisiológica (BMF; gMS m^{-2}), índice de cosecha (IC), tasa de crecimiento durante post floración (TCC LLG; $\text{gMS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y eficiencia en el uso de la radiación durante post floración (EUR LLG; gMS MJ^{-1}), en genotipos de trigo y cebada (fuente de variación cultivar. Cv) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a siembra (Ni) y en post floración (Nf). Datos para Exp. 2.II y Exp. 2.III.

Fuente de variación	Rto	BMF	IC	TCC LLG	EUR LLG
Nf	*	*	*	*	ns
Nf*Ni	ns	ns	ns	ns	ns
Nf*Cv	ns	ns	ns	ns	*

ANVA: ns $p>0,05$; * $p<0,05$; ** $p<0,0001$.

Similar a lo observado previamente con las TCC, la EUR FL no mostró diferencias significativas entre cultivares, observándose valores medios de $3,39 \text{ gMS MJ}^{-1}$ ($p>0,05$), mientras que sí se observaron diferencias en la EUR LLG entre genotipos ($p<0,05$), siendo un 30% mayor en promedio para los trigos que para cebada ($2,58$ vs. $1,84 \text{ gMS}$

MJ⁻¹, respectivamente). Estas diferencias durante LLG condicionaron la EUR MF, observándose menores valores en la cebada que en los trigos (2,75 vs. 3,04 gMS MJ⁻¹, respectivamente) y a su vez diferencias entre estos últimos (Cuadro 3.2). Finalmente cuando se analizó la EUR rto, si bien se observaron diferencias significativas entre cultivares (p<0,05) donde el máximo valor observado correspondió a Bg13 (*ca.* 1,30 gMS MJ⁻¹) y el mínimo a B75 (*ca.* 1,09 gMS MJ⁻¹). No se observaron diferencias marcadas entre los trigos y la cebada (*ca.* 1,20 vs 1,22 gMS MJ⁻¹, respectivamente; p>0,05) (Cuadro 3.2). Por su parte, mejoras en la disponibilidad de Ni mostraron diferencias significativas (p<0,05) tanto en la EUR FL (3,27 vs. 3,52 gMS MJ⁻¹ para N0 y N1, respectivamente) como en la EUR rto (1,13 vs. 1,28 gMS MJ⁻¹ para N0 y N1, respectivamente), mientras que no lo hicieron sobre la EUR LLG.

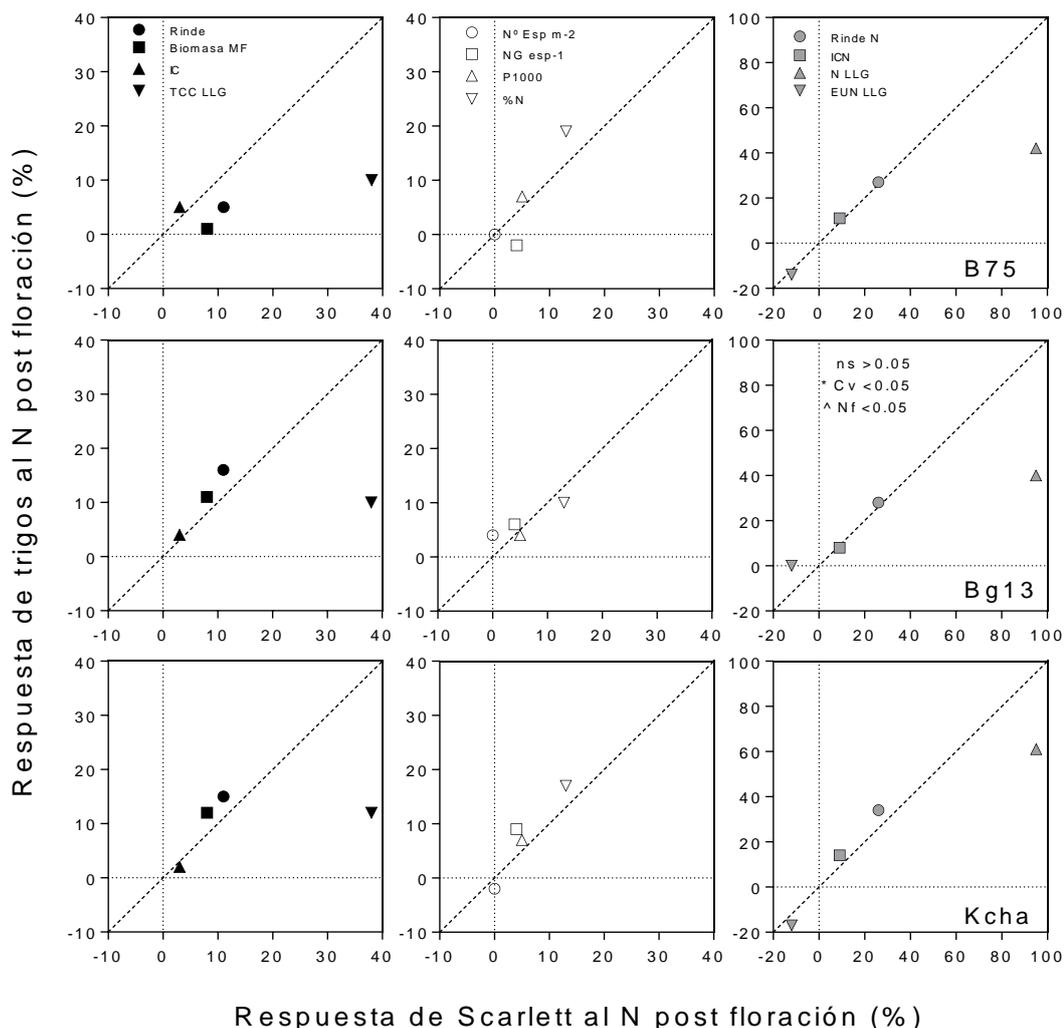


Figura 3.1. Relación entre la respuesta a la aplicación de nitrógeno durante post floración (relativo a la condición Nf0) de los cultivares de trigo B75 (paneles superiores), Bg13 (paneles medios) y Kcha (paneles inferiores) en función de la respuesta del cultivar de cebada Scarlett. Para cada cultivar, en el panel izquierdo de columnas se detallan las variables de crecimiento r_{to} ($gMS\ m^{-2}$), biomasa total a madurez fisiológica (BMF; $gMS\ m^{-2}$), índice de cosecha (IC), tasa de crecimiento durante post floración (TCC LLG; $gMS\ m^{-2}\ d^{-1}$) y eficiencia en el uso de la radiación durante post floración (EUR LLG; $gMS\ MJ^{-1}$). En el panel central de columnas se detallan las variables que hacen a los componentes numéricos del rendimiento, número de espigas por metro cuadrado (NE), número de granos por espiga (NGE), peso de mil granos (PMG) y porcentaje de nitrógeno en grano a MF (PNG). Finalmente, en el panel derecho de columnas las variables de la economía del nitrógeno, Rto N ($gN\ m^{-2}$), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido durante post floración (N LLG; $gN\ m^{-2}$) y eficiencia en uso del N durante post floración (EUN LLG; $gMS\ gN^{-1}$). Datos para Exp. 2.II y Exp. 2.III (promedio de las condiciones N0 y N1). Las líneas punteadas representan la relación 1:1 entre ambos cultivares.

3.3.1.2. Efecto de la disponibilidad de azufre y su interacción con nitrógeno

En los experimentos 4 y 5, el agregado de S no mostró en forma directa diferencias significativas en ninguno de los parámetros relacionados al crecimiento de los cultivos como: rendimiento, biomasa a MF, IC, TCC y EUR respecto a la situación sin S ($p>0,05$; Cuadro 3.4).

Si bien el S mostró una interacción significativa con el Ni en ambos años tanto para el rendimiento como para la TCC FL, ésta no fue una respuesta consistente, ya que dependiendo del genotipo analizado y el año en el que se realizó el experimento, el S incrementó o disminuyó ambos parámetros.

Cuadro 3.4. Rto (gMS m⁻²), biomasa total a madurez fisiológica (BMF; gMS m⁻²), índice de cosecha (IC), tasa de crecimiento durante pre floración (TCC FL; gMS m⁻² d⁻¹), durante post floración (TCC LLG; gMS m⁻² d⁻¹) y del ciclo total (TCC MF; gMS m⁻² d⁻¹), eficiencia en el uso de la radiación durante pre floración (EUR FL; gMS MJ⁻¹), durante post floración (EUR LLG; gMS MJ⁻¹), del ciclo total (EUR MF; gMS MJ⁻¹) y para el rto en granos (EUR rto; gMS MJ⁻¹), en genotipos de trigo creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) y azufre (Si) a la siembra. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 4 (2008) y 5 (2009). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

		Rto	BMF	IC	TCC FL	TCC LLG	TCC MF	EUR FL	EUR LLG	EUR MF	EUR rto	
Exp 4	Cv	B75	514 a	1300 a	0,40 a	13,0 b	13,9 a	13,8 a	2,90 b	1,74 a	2,41 b	0,95 a
		Kcha	506 a	1398 a	0,37 b	14,9 a	14,0 a	13,3 a	3,27 a	1,71 a	2,68 a	0,98 a
	Ni	Bajo	440 b	1042 b	0,42 a	11,3 b	11,7 b	12,5 b	2,58 b	1,22 b	2,04 b	0,86 b
		Alto	580 a	1655 a	0,35 b	16,5 a	16,2 a	14,6 a	3,58 a	2,23 a	3,05 a	1,07 a
	Si	Bajo	501 a	1342 a	0,38 a	13,7 a	13,4 a	13,5 a	3,03 a	1,74 a	2,50 a	0,94 a
		Alto	519 a	1356 a	0,39 a	14,1 a	14,5 a	13,5 a	3,14 a	1,71 a	2,58 a	0,99 a
	Cv	ns	ns	*	*	ns	ns	*	ns	*	ns	
	Ni	*	**	**	**	*	*	**	**	**	**	
	Si	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	Cv*Ni	*	*	ns	*	ns	ns	*	*	ns	ns	
	Cv*Si	*	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	*	
	Ni*Si	*	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
	Cv*Ni*Si	*	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	*	*	
	Exp 5	Cv	B75	476 a	1123 a	0,42 a	10,8 a	11,3 a	11,3 a	2,36 a	1,13 b	1,89 a
Bg13			449 a	1060 a	0,42 a	9,0 b	10,1 a	11,1 a	2,02 a	1,42 a	1,80 a	0,76 a
Ni		Bajo	366 b	868 b	0,42 a	7,9 b	7,0 b	9,2 b	1,82 b	1,11 b	1,56 b	0,66 b
		Alto	559 a	1316 a	0,42 a	11,8 a	14,4 a	13,2 a	2,56 a	1,44 a	2,12 a	0,90 a
Si		Bajo	488 a	1145 a	0,43 a	10,2 a	10,4 a	11,1 a	2,22 a	1,29 a	1,85 a	0,79 a
		Alto	437 a	1039 a	0,42 a	9,5 a	11,0 a	11,2 a	2,16 a	1,26 a	1,84 a	0,77 a
Cv		ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	*	ns	ns	
Ni		**	**	ns	*	**	**	*	*	*	*	
Si		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
Cv*Ni		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
Cv*Si		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
Ni*Si		*	*	ns	*	ns	ns	*	ns	*	*	
Cv*Ni*Si		*	*	ns	*	ns	*	*	ns	*	ns	

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

3.3.2. El rendimiento y sus componentes numéricos

El análisis del rendimiento a través de sus componentes numéricos mostró que el número de granos por metro cuadrado (NG) fue el que mayormente explicó los cambios en rendimiento ($r^2= 0,96$, $p<0,001$). Los cultivares presentaron diferencias significativas ($p<0,05$) en el NG, siendo Bg13 el que mostró los mayores valores medios (ca. 14.700 granos m^{-2}), seguido por Kcha y Sca (ca. 13.200 y 12.900 granos m^{-2} , respectivamente) y B75 quien mostró los menores valores de NG (ca. 11.900 granos m^{-2}) (Cuadro 3.5). Incrementos en la disponibilidad de Ni mostraron aumentos del 35 % en el NG, pasando de ca. 10.500 granos m^{-2} en la situación N0 a ca. 16.000 granos m^{-2} en N1.

Al analizar los componentes del NG, número de espigas por metro cuadrado (NE) y número de granos por espiga (NGE), se observó que existieron diferencias significativas entre cultivares para ambas variables ($p<0,0001$). Cebada mostró un mayor valor de NE (746 espigas m^{-2}) respecto a los trigos (606 espigas m^{-2}), los cuales a su vez mostraron diferencias entre ellos (537 a 657 espigas m^{-2} , para Kcha y B75, respectivamente) (Cuadro 3.5). Contrariamente, para el NGE cebada mostró valores menores que los trigos (17,5 vs. 22,2 granos por espiga, respectivamente), mientras que nuevamente se observó variabilidad entre los cultivares de trigo, mostrando valores entre 18,0 granos por espiga (B75) hasta 24,7 granos por espiga (Kcha) (Cuadro 3.5). Ambos componentes del NG se incrementaron cuanto mayor fue la disponibilidad de Ni, aumentando, en promedio, un 26% el NE y un 13% el NGE en la situación N1 respecto de N0.

Cuadro 3.5. Número de granos por metro cuadrado (NG m⁻²), número de espigas por metro cuadrado (NE m⁻²), número de granos por espiga (NGE) y el peso de mil granos (PMG; gMS), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) a la siembra. Datos correspondientes al Exp. 2 I, 2.II y 2.III. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

		NG		NE		NGE		PMG	
Año	2006	12950	b	612	a	20,9	b	35,6	a
	2007	14809	a	639	a	23,4	a	34,7	a
	2008	11890	b	671	a	18,8	c	36,6	a
Cv	B75	11953	b	657	ab	18,0	b	35,3	ab
	Bg13	14764	a	622	bc	24,0	a	35,7	ab
	Kcha	13235	ab	537	bc	24,7	a	35,0	b
	Sca	12914	b	746	a	17,5	b	36,4	a
Ni	Bajo	10450	b	545	b	19,6	b	35,8	a
	Alto	15982	a	737	a	22,5	a	35,4	a
Año		*		ns		**		ns	
Cv		*		**		**		*	
Ni		**		**		*		ns	
Año*Cv		**		*		*		**	
Año*Ni		ns		*		*		*	
Ni*Cv		ns		ns		ns		ns	
Año*Cv*Ni		ns		ns		ns		ns	

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

No se observaron diferencias significativas en los componentes que hacen al número de granos (NG, NE, NGE) como consecuencia de aumentos en la disponibilidad de Nf ($p > 0,05$; Cuadro 3.6; Figura 3.1).

Cuadro 3.6. ANVA con detalle de las variables de componentes numéricos del rendimiento para los tratamientos Nf: número de espigas por metro cuadrado (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso de mil granos (PMG), en genotipos de trigo y cebada (fuente de variación cultivar. Cv) creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a siembra (Ni) y en post floración (Nf). Datos para Exp. 2.II y Exp. 2.III.

Fuente de variación	NE	NGE	PMG
Nf	ns	ns	**
Nf*Ni	ns	ns	*
Nf*Cv	ns	ns	ns

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

Por otro lado, en los ensayos diseñados para evaluar el efecto de S (Exp. 4 y 5), se observó que al igual que en la mayoría de los parámetros ecofisiológicos del rendimiento, el agregado de S no mostró efecto significativo sobre ninguno de los componentes del NG respecto a la situación sin agregado de S ($p > 0,05$; Cuadro 3.7).

El peso de los granos (PMG) mostró diferencias significativas entre cultivares ($p < 0,05$), donde cebada mostró valores de PMG de 36,4 g y los trigos presentaron valores medios de PMG de 35,3 g (Cuadro 3.5). Distinto a lo observado en los componentes del NG, el Ni no provocó diferencias significativas para el PMG ($p > 0,05$), pero sí se observaron diferencias cuando se incrementó la disponibilidad de Nf ($p < 0,05$; Cuadro 3.6), siendo *ca.* 6% mayor el PMG en Nf1 que en Nf0. Por su parte, el agregado de S no mostró resultados claros sobre el PMG. Al analizar el Exp. 5 el agregado de S disminuyó el PMG un 10%, respecto a la situación sin agregado de S ($p < 0,05$). Aunque esta situación no se observó en el Exp. 4, donde si bien no se observaron diferencias significativas ($p > 0,05$) existió una tendencia a incrementar el PMG (*ca.* 4%) cuando se agregó S al inicio del ciclo del cultivo (Cuadro 3.7).

Cuadro 3.7. Número de granos por metro cuadrado (NG m⁻²), número de espigas por metro cuadrado (NE m⁻²), número de granos por espiga (NGE) y peso de mil granos (PMG; gMS), en genotipos de trigo creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) y azufre (Si) a la siembra. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 4 (2008) y 5 (2009). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Fuentes de variación		NG		NE		NGE		PMG		
Exp 4	Cv	B75	16033	a	646	a	25,0	b	32,1	a
		Kcha	15429	a	500	b	31,6	a	32,7	a
	Ni	Bajo	14478	b	485	b	30,6	a	30,6	b
		Alto	16984	a	661	a	26,0	b	34,2	a
	Si	Bajo	15893	a	588	a	27,8	a	31,7	a
		Alto	15569	a	558	a	28,8	a	33,1	a
	Cv	ns		**		**		ns		
	Ni	**		**		*		*		
	Si	ns		ns		ns		ns		
	Cv*Ni	*		ns		*		ns		
Cv*Si	*		ns		ns		ns			
Ni*Si	ns		ns		ns		ns			
Cv*Ni*Si	*		ns		ns		ns			
Exp 5	Cv	B75	15535	a	758	a	20,2	b	31,1	a
		Bg13	15281	a	630	b	23,9	a	29,9	a
	Ni	Bajo	11401	b	598	b	19,4	b	32,2	a
		Alto	19414	a	790	a	24,8	a	28,9	b
	Si	Bajo	15173	a	691	a	21,7	a	32,3	a
		Alto	15643	a	697	a	22,4	a	28,8	b
	Cv	ns		*		*		ns		
	Ni	**		**		*		*		
	Si	ns		ns		ns		*		
	Cv*Ni	ns		ns		ns		ns		
Cv*Si	ns		ns		ns		ns			
Ni*Si	ns		ns		ns		*			
Cv*Ni*Si	*		ns		ns		ns			

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

3.3.3. Absorción y partición de nitrógeno y sus componentes fisiológicos

La cantidad total de N absorbido en la biomasa total (NMF) y en los granos a MF (Rto N) mostraron una fuerte relación lineal entre ambas ($r^2=0,94$; $p<0,0001$). A su vez ambas variables estuvieron positivamente relacionadas con el rendimiento final ($r^2=0,84$ y $0,78$ para Rto N y NMF respectivamente) y con la biomasa total generada a MF ($r^2=0,88$ y $0,87$ para Rto N y NMF respectivamente). Por otro lado, tanto el Rto N como el NMF mostraron diferencias significativas entre cultivares ($p<0,05$; Cuadro 3.8), observándose los mayores valores en los trigos (*ca.* $9,7$ y $13,9$ gN m^{-2} , respectivamente) respecto a cebada (*ca.* $8,3$ y $12,6$ gN m^{-2} , respectivamente). Incrementos en la disponibilidad de N promovieron aumentos de *ca.* 43% tanto en el Rto N ($6,7$ vs. $11,9$ gN m^{-2} para N0 y N1, respectivamente) como en el NMF ($9,8$ vs. $17,3$ gN m^{-2} para N0 y N1, respectivamente; Cuadro 3.8).

Cuadro 3.8. Porcentaje de N en granos a MF (PNG; %), rto N (gN m^{-2}), N absorbido total a MF (NMF; gN m^{-2}), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido a FL (NFL; gN m^{-2}), N absorbido durante post FL (NLLG; gN m^{-2}), eficiencia en el uso del N durante pre floración (EUN FL; gMS gN^{-1}), durante post floración (EUN LLG; gMS gN^{-1}), el ciclo total (EUN MF; gMS gN^{-1}) y para el rto en granos (EUN rto; gMS gN^{-1}), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno a la siembra (Ni). Datos correspondientes a los Exp. 2 I, 2.II y 2.III. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Fuentes de variación	Rto N	N MF	ICN	N FL	N LLG	EUN FL	EUN LLG	EUN MF	EUN rto	PNG
Año										
2006	9,7 a	14,3 a	0,66 a	10,6 a	3,7 a	75,3 b	110,5 b	81,7 b	32,1 b	2,1 a
2007	9,2 a	13,2 b	0,71 a	10,1 a	3,1 a	86,3 a	136,6 ab	94,0 a	39,9 a	1,8 b
2008	9,1 a	13,1 b	0,69 a	10,8 a	2,3 a	68,6 b	171,5 a	85,4 b	34,1 b	2,1 a
Cv										
B75	8,9 b	12,9 bc	0,69 ab	9,7 b	3,2 ab	80,3 a	129,2 ab	88,4 a	33,5 b	2,1 a
Bg13	10,6 a	14,7 a	0,72 a	11,4 a	3,3 a	72,6 b	165,5 a	89,6 a	36,5 ab	2,0 a
Kcha	9,5 ab	13,9 ab	0,67 b	10,7 ab	3,2 ab	74,1 b	149,6 ab	86,6 a	33,7 b	2,0 a
Sca	8,3 b	12,6 c	0,66 b	10,2 ab	2,4 b	79,9 a	113,6 b	83,5 a	37,8 a	1,8 b
Ni										
Bajo	6,7 b	9,8 b	0,68 a	7,2 b	2,6 b	89,6 b	128,3 a	95,9 a	38,0 a	1,8 b
Alto	11,9 a	17,3 a	0,69 a	13,8 a	3,5 a	63,9 a	150,7 a	78,2 b	32,7 b	2,1 a
Año	ns	*	ns	ns	ns	*	*	*	*	*
Cv	*	*	*	*	*	*	*	ns	*	**
Ni	**	**	ns	**	*	**	ns	**	**	*
Año*Cv	*	**	ns	*	ns	*	ns	ns	*	*
Año*Ni	*	ns	*	ns	ns	*	ns	ns	*	ns
Ni*Cv	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
Año*Cv*Ni	ns	ns	*	ns	ns	**	*	ns	ns	ns

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

La fertilización realizada durante el llenado de los granos provocó aumentos de *ca.* 29% en el Rto N y del *ca.* 17% en el NMF ($p < 0,05$; Cuadro 3.9; Figura 3.1).

Por su parte, el agregado de S no mostró una respuesta consistente en ambos experimentos, ya que en el Exp. 5 no se observaron respuestas de ningún tipo, mientras que en el Exp.4 la respuesta al agregado de S en Rto N fue de *ca.* 23% y en el NMF de *ca.* 14% (Cuadro 3.10).

Cuadro 3.9. ANVA para los componentes fisiológicos de la dinámica del N: porcentaje de nitrógeno en grano a MF (PNG; %), Rto de N (gN m^{-2}), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido durante post floración (N LLG; gN m^{-2}) y eficiencia en el uso del N durante post floración (EUN LLG; gMS gN^{-1}), en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno en post floración (Nf). Datos para Exp. 2.II y Exp. 2.III.

Fuente de variación	Rto N	ICN	N LLG	EUN LLG	PNG
Nf	*	*	*	*	**
Nf*Ni	ns	ns	ns	ns	*
Nf*Cv	ns	ns	ns	ns	*

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

El NMF estuvo relacionado positiva y linealmente con la cantidad de nitrógeno que se absorbió en pre y post floración (NFL y NLLG, respectivamente), pero fue el NFL el que explicó en mayor grado los cambios en NMF ($r^2=0,92$; $p < 0,001$) en comparación con el NLLG ($r^2=0,37$; $p < 0,05$). El NFL presentó diferencias significativas entre genotipos ($p < 0,05$; Cuadro 3.8) pero las mismas no fueron agronómicamente destacables (ca. $10,5 \text{ gN m}^{-2}$ en promedio para todos los cultivares). Sí hubo entre cultivares diferencias ($p < 0,05$) en el NLLG, siendo cebada la que mostró los menores valores (ca. $2,4 \text{ gN m}^{-2}$) respecto a los trigos (ca. $3,3 \text{ gN m}^{-2}$; Cuadro 3.8). Al igual que el NMF, tanto el NFL como el NLLG mostraron respuesta al aumento de la disponibilidad de Ni (48 y 26%, respectivamente). Aplicaciones de Nf provocaron aumentos en el NLLG, en un rango de entre 40% para Bg13 y hasta 95% en Sca respecto a Nf0 (Figura 3.1), pero los valores absolutos de NLLG observados fueron mayores para los trigos (ca. $3,58 \text{ gN m}^{-2}$) respecto al de la cebada (ca. $3,05 \text{ gN m}^{-2}$).

Por su parte, el agregado de S si bien no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$) tanto en el NFL como en NLLG, en este último mostró una tendencia a incrementar el N absorbido durante el llenado de los granos en Exp. 4 y 5 (ca. 16%; Cuadro 3.10; Figura 3.2).

La proporción del NMF que se encontraba en los granos (ICN) mostró diferencias significativas entre cultivares ($p < 0,05$; Cuadro 3.8), siendo cebada la que registró los menores valores de ICN (*ca.* 0,66) respecto a los trigos (*ca.* 0,69), los cuales también mostraron diferencias entre ellos, abarcando un rango entre 0,67 para Kcha hasta 0,72 para Bg13 (Cuadro 3.8). Cambios en la disponibilidad de Ni no modificaron significativamente los valores de ICN ($p < 0,05$; 0,68 vs. 0,69 para N0 y N1, respectivamente; Cuadro 3.8), pero sí se observaron incrementos de *ca.* 10% en el ICN cuando aumentó la disponibilidad de Nf, pasando de 0,70 en Nf0 a 0,77 en Nf1 (Cuadro 3.9). Lo mismo se observó cuando se incrementó la disponibilidad de S, aumentando el ICN en S1 *ca.* 11% en el Exp. 4 y un 5% en el Exp. 5, respecto a S0 (Cuadro 3.10; Figura 3.2).

Al analizar la eficiencia con la cual los cultivos convirtieron el nitrógeno absorbido en biomasa (EUN), no se observaron diferencias entre genotipos ($p > 0,05$) cuando se analizó todo el ciclo de cultivo (EUN MF). Pero la EUN MF disminuyó significativamente ($p < 0,0001$) cuando se incrementó tanto la disponibilidad Ni como la Nf (*ca.* -20 y -5%, respectivamente). La misma tendencia se observó en los experimentos diseñados para analizar el efecto del S, donde la EUN MF disminuyó *ca.* 15% en el Exp. 4 y *ca.* 9% en el Exp. 5 en S1 respecto a S0 (Cuadro 3.10).

Cuadro 3.10. Porcentaje de N en granos a MF (PNG; %), rto N (gN m^{-2}), N absorbido total a MF (NMF; gN m^{-2}), índice de cosecha de N (ICN), N absorbido a FL (NFL; gN m^{-2}) y N absorbido durante post FL (NLLG; gN m^{-2}), eficiencia en el uso del N durante pre floración (EUN FL; gMS gN^{-1}), durante post floración (EUN LLG; gMS gN^{-1}), el ciclo total (EUN MF; gMS gN^{-1}) y para el rto en granos (EUN rto; gMS gN^{-1}), en genotipos de trigo creciendo bajo diferentes disponibilidades de nitrógeno (Ni) y azufre (Si) a la siembra. Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para el Exp. 4 (2008) y 5 (2009). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Fuentes de variación		Rto N	N MF	ICN	N FL	N LLG	EUN FL	EUN LLG	EUN MF	EUN rto	PNG
2008	Cv B75	11,1 a	17,2 a	0,65 a	12,5 a	4,7 a	80,4 b	88,5 b	76,1 b	30,6 a	2,16 a
	Cv Kcha	10,8 a	16,7 a	0,65 a	12,7 a	4,0 a	94,5 a	114,4 a	85,8 a	32,1 a	2,08 a
	Ni Bajo	8,8 b	12,7 b	0,69 b	7,6 b	5,1 a	107,1 a	56,0 b	82,9 a	34,9 a	2,01 b
	Ni Alto	13,0 a	21,1 a	0,62 a	17,6 a	3,5 b	67,8 b	147,0 a	79,0 a	27,7 b	2,24 a
	Si Bajo	9,5 b	15,7 b	0,62 b	11,8 a	3,9 a	89,4 a	120,6 a	86,4 a	32,8 a	1,90 b
	Si Alto	12,3 a	18,1 a	0,69 a	13,4 a	4,7 a	85,4 a	82,3 a	75,5 b	29,8 b	2,34 a
	Cv	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	*	ns	ns
	Ni	**	**	*	**	*	**	*	ns	**	*
	Si	*	*	*	ns	ns	ns	ns	*	*	**
	Cv*Ni	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*
	Cv*Si	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns
	Ni*Si	*	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cv*Ni*Si	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
2009	Cv B75	11,7 a	18,8 a	0,64 a	11,7 a	7,1 a	86,2 a	37,6 b	63,2 b	26,8 b	2,44 a
	Cv Bg13	9,6 b	15,4 b	0,63 a	12,9 a	2,5 b	60,3 b	171,4 a	69,7 a	29,5 a	2,15 b
	Ni Bajo	8,2 b	12,2 b	0,67 a	7,6 b	4,6 a	89,0 a	76,3 b	72,2 a	30,5 a	2,23 a
	Ni Alto	13,2 a	22,0 a	0,60 b	17,0 a	5,1 a	57,4 b	132,7 a	60,7 b	25,8 b	2,36 a
	Si Bajo	10,6 a	17,2 a	0,62 b	12,8 a	4,4 a	72,7 a	133,9 a	69,3 a	29,6 a	2,14 b
	Si Alto	10,7 a	17,0 a	0,65 a	11,8 a	5,2 a	73,8 a	75,1 b	63,6 b	26,7 b	2,44 a
	Cv	*	*	ns	ns	*	**	*	*	*	*
	Ni	**	**	**	**	ns	**	ns	*	*	ns
	Si	ns	ns	*	ns	ns	ns	*	*	*	*
	Cv*Ni	ns	*	ns	ns	ns	**	ns	*	*	*
	Cv*Si	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Ni*Si	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cv*Ni*Si	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

Al analizar la EUN de las sub etapas del ciclo pre y post floración (EUN FL y EUN LLG, respectivamente), se observaron diferencias entre genotipos ($p < 0,05$) en la EUN FL. Si bien cebada mostró un mayor valor de EUN FL (80 gMS gN^{-1}) que los trigos en promedio (*ca.* 76 gMS gN^{-1}), estos últimos evidenciaron un comportamiento diferente, ya que la EUN FL varió en un rango entre 73 gMS gN^{-1} en Bg13 hasta 80 gMS gN^{-1} en B75. Incrementos en la disponibilidad Ni disminuyeron significativamente la EUN FL (*ca.* 30% ; $p < 0,05$; Cuadro 3.8), pero no hubo efecto del S sobre la EUN FL ($p > 0,05$; Cuadro 3.10).

La EUN LLG también mostró diferencias significativas entre los cultivares, siendo los trigos los que mostraron los mayores valores (*ca.* 140 gMS gN^{-1}), con un rango que fue desde 130 gMS gN^{-1} en B75 hasta 165 gMS gN^{-1} Bg13, comparado con la cebada que mostró los valores más bajos de EUN LLG (114 gMS gN^{-1}). Incrementos en la disponibilidad de Ni y Nf mostraron respuestas contrarias para este parámetro, debido a que en la situación N1, comparado con N0, aumentó la EUN LLG *ca.* 14% (Cuadro 3.8), mientras que las aplicaciones de Nfl disminuyeron *ca.* -11% ($p < 0,05$) la EUN LLG comparado con los tratamientos Nf0. A su vez, los cambios en la EUN LLG debido a la aplicación de Nfl variaron en función de la disponibilidad inicial de N en el suelo ya que dicha eficiencia se redujo entre -5% hasta -17% cuando el tratamiento se aplicó sobre N1 o N0, respectivamente (Cuadro 3.9; Figura 3.1).

Cuando se analizó cuanta fue la biomasa de granos que se obtuvo por cada gramo de N absorbido (EUN rto), cebada mostró los mayores valores (38 gMS gN^{-1}) comparado con los trigos (*ca.* 35 gMS gN^{-1}). Al igual que lo observado para la EUN MF, la EUN rto disminuyó significativamente ($p < 0,0001$) cuando se incrementó la disponibilidad Ni (*ca.* 14%), mientras que incrementos en Nf no mostraron respuestas significativas sobre la EUN rto. La misma tendencia que se observó en Ni fue vista en

los experimentos diseñados para analizar el efecto del S, donde la EUN rto disminuyó *ca.* 10% en los Exp. 4 y 5 en las situaciones S1 respecto a S0 (Cuadro 3.10).

Finalmente se analizó el porcentaje de N en los granos (PNG), observándose una marcada diferencia entre cultivares ($p < 0,0001$; Cuadro 3.8), siendo este parámetro mayor en todos los trigos que en la cebada (2,05 vs. 1,78 %, respectivamente), independientemente del ensayo o años evaluados (Exp. 2 I, 2.II y 2.III). Por su lado, también se encontraron diferencias de *ca.* 15% cuando se incrementó el Ni, observándose un incremento promedio para todos los cultivares en PNG desde 1,83% en N0 a 2,13% en N1. Al aumentar la disponibilidad nitrogenada durante post floración (Nf), se observaron incrementos medios de *ca.* 15% en el PNG ($p < 0,05$; Cuadro 3.9). A su vez para este parámetro se observó que el Nf interactuó con los genotipos ($p < 0,05$; Cuadro 3.9; Exp. 2.II y 2.III), siendo Bg13 y B75 los que mostraron la menor respuesta (*ca.* 10%) y mayor respuesta (*ca.* 19%), respectivamente, al aumento en el PNG ante incrementos en la disponibilidad nitrogenada en post floración (Figura 3.1). A su vez, las mayores respuestas del PNG al Nf se observaron en los casos de menor disponibilidad de Ni (N0; *ca.* 19%) respecto a las de mayor disponibilidad (N1; *ca.* 11%). Por su parte, el agregado de S mostró un claro efecto sobre el PNG ($p < 0,05$; Cuadro 3.10; Figura 3.2), observándose una respuesta de *ca.* 19% en el Exp. 4 (2,34 vs. 1,90 % para S1 y S0, respectivamente; Cuadro 3.10; Figura 3.2) y de *ca.* 12% en el Exp. 5 (2,44 vs. 2,14% para S1 y S0, respectivamente; Cuadro 3.10; Figura 3.2).

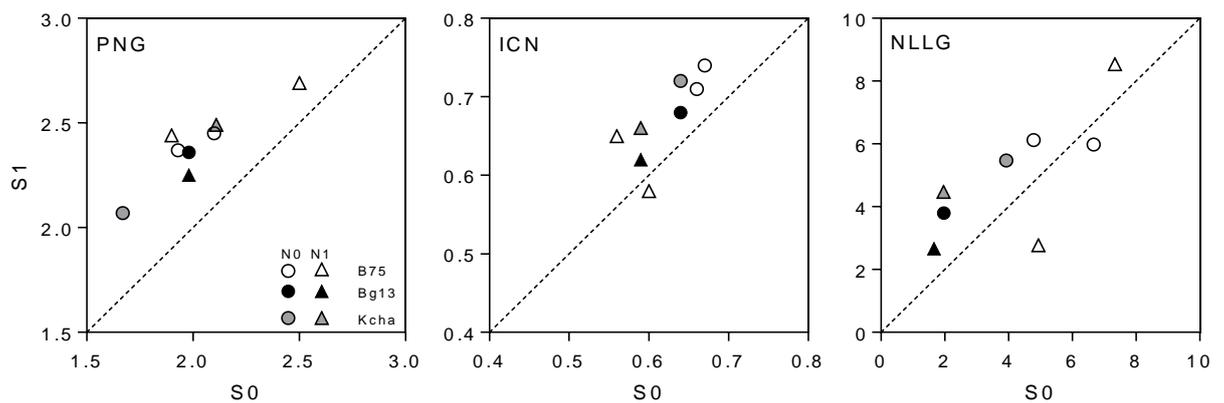


Figura 3.2. (a) Porcentaje de N en grano (PNG; %), (b) índice de cosecha de N (ICN) y N acumulado durante post floración (NLLG; gN m^{-2}), en genotipos de trigo utilizados, creciendo en bajas (N0) o altas (N1) disponibilidades de N a la siembra (N_i). Cada variable se contrasta para S1 y S0, con y sin aplicación de azufre, respectivamente. Los datos corresponden a los Exp. 4 y 5. Las líneas punteadas representan la relación 1:1.

Con el objetivo de determinar cuáles fueron los principales parámetros ecofisiológicos que definieron el PNG final a MF, se relacionó el PNG con (i) la EUN rto, (ii) la relación entre IC y el ICN y (iii) el NLLG, en valores absolutos y los residuales entre los cultivares de trigo y cebada utilizados, para cada tratamiento de fertilización. A partir de esto, se pudo observar que existió una relación lineal y negativa entre el PNG y la EUN rto ($r^2=0,58$; $p<0,0001$), dependiendo dicha relación de la disponibilidad de nitrógeno en post floración. Así, la relación entre PNG con la EUN rto para el tratamiento Nf1 mostró una mayor pendiente y ordenada al origen (con coeficiente de correlación $r^2= 0,80$, $p<0,0001$), respecto del tratamiento Nf0 ($r^2= 0,65$, $p<0,0001$). A su vez, esto junto al hecho de que trigo mostró menores valores que cebada en la EUN rto en valores absolutos y todos los residuales, excepto uno, esta variable fue uno de los condicionantes de las diferencias en el PNG entre especies (Figura 3.3.a y d).

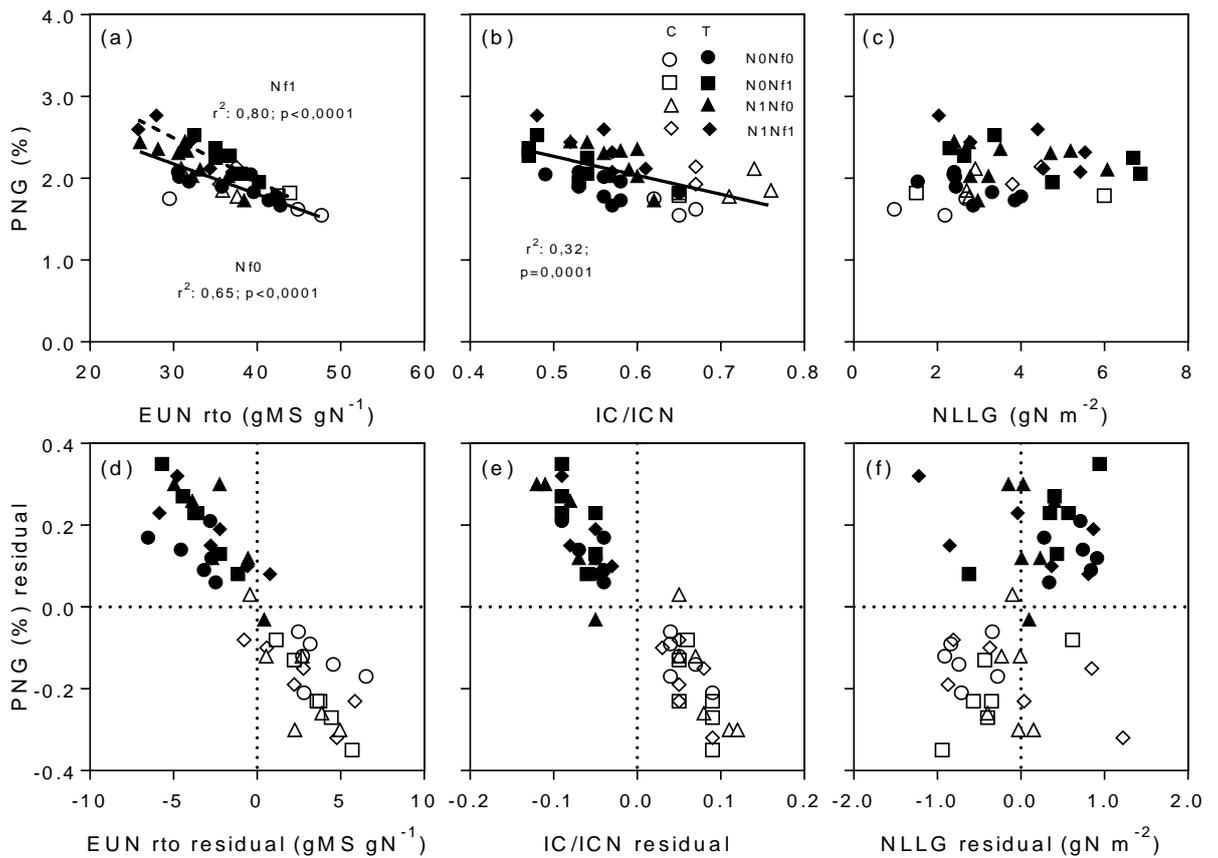


Figura 3.3. Relación entre el porcentaje de N en grano a MF (PNG) y (a) la eficiencia en el uso del N para los granos en MF (EUN rto; gMS gN⁻¹), (b) la relación entre el índice de cosecha de carbono y el índice de cosecha de N (IC/ICN) y (c) el N absorbido durante post floración (NLLG; gN m⁻²), para cultivos de trigo (T; símbolos llenos) y cebada (C; símbolos vacíos), creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf). En los paneles inferiores (d, e, f) se muestran los residuales entre los cultivares de trigo y el de cebada para los parámetros detallados previamente. Los datos corresponden a los Exp. 2.I, 2.II y 2.III.

Al relacionar al PNG con el cociente entre el IC y el ICN se observó una relación negativa significativa ($r^2=0,32$; $p<0,05$), donde lo que más se destaca es que independientemente de la condición ambiental explorada trigo mostró una relación de IC/ICN menor que la cebada (Figura 3.3e). Estas diferencias entre los cultivares de ambas especies en el cociente IC/ICN se explicaron principalmente por un IC mayor de cebada con respecto al trigo más que por diferencias en el ICN. Por lo tanto, la partición de carbono en la cebada fue relativamente más alta que la partición de nitrógeno en

comparación con el trigo, mientras que el trigo fue más eficiente que la cebada en derivar N a los granos respecto a carbono (Figura 3.3). Finalmente, se pudo observar que si bien existió un amplio rango de NLLG y en estos los residuales de cebada tendieron a ser menores que los de trigo (Figura 3.3.f), y este parámetro no fue un condicionante del PNG, ya que no se observó una relación significativa entre ambas variables ($p > 0,05$; Figura 3.3).

3.4. Discusión

Esta sección de la tesis pone de manifiesto que trigo y cebada alcanzaron niveles de rendimiento similares y, a su vez, que ambos cultivos mostraron una respuesta positiva en la mayoría de los parámetros relacionados con el crecimiento, tanto a la fertilización inicial (Christensen y Killorn, 1981; Delogu et al., 1998, Cossani et al., 2007; Cossani et al., 2009), como a la fertilización nitrogenada realizada próxima a la floración del cultivo (Christensen y Killorn, 1981; Varga y Svecnjak, 2006), coincidiendo con lo observado en los pocos trabajos previos existentes donde se han comparado ambos cultivos en ambientes con diferente limitaciones y potencial de rendimiento. Sin embargo, ambos cultivos mostraron diferencias destacables en la mayoría de los componentes ecofisiológicos que explican la generación de su rendimiento, con implicancias tanto en el manejo del cultivo como para programas de mejoramiento, aspectos con fuerte relevancia dentro de la literatura hoy día (Foulkes et al., 2009; Bradley y Kindred, 2009; Kant et al., 2011; Chardon et al., 2012; Gutiérrez et al., 2012; Pask et al., 2012).

En cebada y trigo la biomasa acumulada a MF fue el componente que mayor impacto tuvo sobre el rendimiento final (r^2 : 0,83; $p < 0,0001$). Por otro lado, la cebada mostró mayor partición de la biomasa generada a granos o índice de cosecha (IC)

respecto de los cultivares de trigo estudiados, coincidiendo con lo observado por Delogu et al. (1998) y Peltonen-Sainio et al. (2008). El análisis de los componentes fisiológicos de la biomasa a lo largo del ciclo del cultivo, mostró que ambas especies tuvieron un comportamiento similar tanto en su EUR FL como en su TCC FL, mientras que el cultivo de trigo mostró mayores valores de EUR LLG y TCC LLG, coincidiendo con lo observado por Albrizio et al. (2010) y Muurinen et al. (2007). De forma tal que las diferencias entre trigo y cebada en generación de biomasa se evidenciaron principalmente durante la etapa de post floración. Aunque esta diferencia entre especies parece variar en función del ambiente y genotipo dado que otros trabajos encontraron respuestas similares entre trigo y cebada para las variables mencionadas e incluso en algunos casos cebada tendió a acumular más biomasa post floración respecto de trigo (Delogu et al., 1998 y Cossanni et al, 2009). Es importante resaltar que los trabajos de Cossani et al. (2009) y Delogu et al. (1998) fueron realizados en ambientes mediterráneos. Las diferencias entre los resultados de esos grupos de trabajo (ejecutados en condiciones mediterráneas) con los detallados en la presente tesis probablemente estén dadas por (i) los cultivares utilizados en cada caso, ya que la longitud del ciclo de cultivo que se utilizaron en nuestros experimentos fue sustancialmente menor (primaverales) que los utilizados en la región mediterránea (invernales) y (ii) a que la etapa post floración en condiciones mediterráneas está expuesta a condiciones ambientales marcadamente diferentes a la de la presente tesis, ya que la restricción hídrica en condiciones mediterráneas es frecuente en dichos ambientes (acompañado por aumento en las temperaturas y déficit de presión de vapor).

Coincidiendo con diversos trabajos previos tanto en trigo como en cebada, aumentos en la disponibilidad de N al inicio del ciclo del cultivo incrementaron la

biomasa, a través de aumentos en la TCC de las diferentes etapas analizadas (Fischer; 1993; Delogu et al., 1998; Caviglia y Sadras, 2001, Lazzari et al., 2007; Salvagiotti y Miralles, 2007, Cossani et al., 2007; Cossani et al., 2009), como en la EUR (Fischer; 1993; Caviglia y Sadras, 2001), lo mismo se observó para las fertilizaciones post floración pero en menor escala. Por su parte, aumentos en la disponibilidad de S y su interacción con el N no provocaron cambios significativos en la biomasa generada a diferencia de lo observado en trigo por Salvagiotti y Miralles (2007), quienes también observaron respuestas contradictorias dependiendo del genotipo y de las condiciones ambientales en las que se llevaron a cabo los experimentos.

Si bien el rendimiento en trigo y cebada alcanzó niveles similares, los componentes numéricos del mismo mostraron algunas diferencias entre especies en el número y el peso de los granos. Aunque el número de granos por metro cuadrado alcanzado no difirió significativamente entre ambas especies, sí se observaron diferencias significativas entre trigo y cebada en los sub componentes que conforman el NG. Similar a lo observado en trabajos previos, cebada solventó mayormente su número de granos a través del número de espigas establecidas por unidad de superficie (Abeledo et al., 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004), mientras que si bien existió variabilidad genotípica en los trigos, éstos mostraron un mayor número de granos por espiga (Fischer, 1983; Slafer et al., 1994). A su vez, ambos sub componentes del número de granos fueron modificados por la disponibilidad nitrogenada, aumentando mayormente el NE que el NGE (Delogu et al., 1998; Arisnabarreta y Miralles, 2004; Cossani et al., 2009), mientras que los mayores niveles de S no mostraron efecto en el NE por unidad de superficie. Esto último de cierta manera contrasta con lo observado previamente en el Capítulo 2 de esta tesis, ya que altas disponibilidades de S,

combinadas con altas disponibilidades de N, habían incrementado notoriamente la tasa de macollaje del cultivo y el número máximo de macollos por planta (Alzueta 2012; Salvagiotti y Miralles 2007), por lo que la fertilización azufrada no repercutió directamente en aumentos en el número de macollos fértiles finalmente establecidos (NE) a nivel de canopeo. En cuanto al otro componente numérico del rendimiento, *i.e.* el peso de los granos (PMG), éste tendió a ser mayor en cebada que en trigo, coincidiendo con trabajos previos que analizaron este parámetro (Delogu et al., 1998; Cossani et al., 2009; Serrago et al., 2013). Al igual que lo observado por Varga y Svecnjak (2006) el PMG fue modificado por las fertilizaciones nitrogenadas durante post floración, incrementándose levemente el mismo.

Analizando la dinámica del N en el ciclo del cultivo, se pudo observar que la absorción total de N hasta la madurez del cultivo fue uno de los factores que mejor explicó los incrementos en la generación de biomasa y rendimiento final (Delogu et al., 1998; Salvagiotti y Miralles, 2007; Cossani et al., 2012). El cultivo de trigo absorbió mayores cantidades totales de N a MF que la cebada. Similar a lo observado en cebadas cultivadas en diferentes sitios de la región pampeana por Lazzari et al. (2001 y 2007), es importante tener en cuenta que la mayor parte del N MF fue absorbido durante pre floración (*ca.* 70-80%), no observándose grandes diferencias entre ambos cultivos en la absorción de N en pre floración coincidiendo con trabajos previos donde se compararon ambos cultivos (Delogu et al., 1998, Cossani et al., 2012). Por lo tanto las principales diferencias entre ambos cultivos en la absorción de N se observaron durante post floración tendiendo a ser mayor en trigo que en cebada. Estos resultados difieren de los trabajos realizados por Delogu et al. (1998) y Cossani et al. (2012), utilizando genotipos invernales, donde en sus trabajos durante post floración la absorción fue similar o mayor

en cebada que en trigo, y con Feingold et al. (1990) quien observó que ante condiciones de crecimiento potenciales, las mayores diferencias en la economía del N entre cultivares se evidenciaron durante el periodo de pre floración y no durante postfloración como en este trabajo. Estos resultados sugieren que para los cultivares que se analizaron en este estudio y las condiciones ambientales de la región pampeana, el cultivo de cebada podría estar limitado por N más fuertemente que el trigo durante post floración.

Por su parte, los aumentos en la disponibilidad nitrogenada al momento de la siembra incrementaron notoriamente la absorción de N en ambos cultivos, principalmente durante el periodo previo a la floración (Sieling et al., 1998; Cossani et al., 2010), mientras que las fertilizaciones tardías en el ciclo del cultivo también mostraron un notable incremento en la cantidad de N absorbido en la parte final del ciclo, aumentando desde *ca.* 50% en los trigos hasta *ca.* 95% en la cebada, aunque en valores absolutos la cantidad total de NLLG ha sido mayor en trigo que en cebada. A su vez, es destacable el efecto que tuvieron las fertilizaciones azufradas en la cantidad de N absorbido por los cultivos durante post floración incrementando el N LLG un 16% respecto a las situaciones S0 (Cuadro 3.10; Figura 3.2). Mientras que la proporción del NMF que se encontraba en los granos (ICN) mostró leves diferencias entre trigo y cebada, siendo algo menor en esta última, similar a lo observado por Delogu et al. (1998) donde los ICN alcanzados fueron muy similares entre ambas especies y a lo observado en trabajos previos realizados en la región pampeana (Lazzari et al., 2005; Lazzari et al., 2007). A su vez, el ICN mostró incrementos tanto producto de las fertilizaciones nitrogenadas en floración (Cuadro 3.9) como de los aumentos en la disponibilidad de S durante todo el ciclo (Cuadro 3.10; Figura 3.2).

El análisis de la eficiencia con la que se generó biomasa por cada unidad de N absorbido al momento de madurez fisiológica (EUN MF) demostró que dicho atributo fue similar entre trigo y cebada (semejante a lo presentado por Cossani et al., 2012); sin embargo, fue esta última especie la que generó más rendimiento por unidad de N absorbido (EUN rto), coincidiendo con lo observado en la región mediterránea (Delogu et al., 1998). Esta mayor EUN rto del cultivar de cebada respecto a los trigos posiblemente sea producto de una mayor relación entre el IC y el ICN. Por su parte los incrementos en la disponibilidad a la siembra de N y S disminuyeron la EUN del rendimiento, EUN a MF y EUN a FL, coincidiendo con diferentes trabajos en trigo pan, trigo candeal y cebada (Delogu et al., 1998; Guarda et al., 2004; Albrizio et al., 2010; Cossani et al., 2012). Sin embargo, cuando se analizaron las situaciones con alto Ni (N1) contrastadas con las de baja disponibilidad de Ni (N0) se observó un incremento en la EUN LLG, posiblemente por efecto de una mejor funcionalidad de las hojas durante esta etapa (Spano et al., 2003; Markino et al., 2011), las cuales provocaron una mayor TCC LLG de N1 respecto a N0.

Si bien el porcentaje de proteínas en los granos (PPG) es el parámetro más utilizado tanto en trigo como cebada para su comercialización, en la mejora genética y modelización de cultivos, existe una estrecha relación entre dicho parámetro y el porcentaje de N en granos (PNG). Diversos trabajos han estudiado esta relación entre ambos parámetros estableciendo un valor medio de conversión del PNG a PPG de 5,4 (Mosse, 1990; Mariotti et al., 2008). El porcentaje de N en granos (PNG) fue claramente diferente entre cebada y trigo, mostrando este último los mayores valores de PNG en todas las situaciones analizadas. Como era esperado, cambios en las disponibilidades de Ni, Nf y Si generaron modificaciones en el PNG finalmente alcanzado, esto coincide

con varios trabajos realizados en trigo y cebada donde aumentos de las disponibilidades de N incrementaron el PNG, sobre todo debido a aplicaciones próximas a la floración del cultivo (Langer y Liew, 1973; Christensen y Killorn, 1981; Rawluk et al., 2000; Garrido-Lestache et al., 2004; Varga y Svecnjak, 2006; Lazzari et al., 2007). A su vez, se observaron interacciones debido al momento y la magnitud de las aplicaciones de nitrógeno y de azufre. Por ejemplo, incrementos en el N a floración determinaron aumentos en el PNG los cuales fueron de mayor magnitud cuando la disponibilidad inicial fue baja comparada a cuando fue alta, mientras que cuando la disponibilidad de S aumentó se observaron mayores valores de PNG sin importar el nivel de Ni. Las variaciones en el PNG ante incrementos en la disponibilidad nitrogenada o de azufre fueron semejantes entre trigo y cebada.

Estas diferencias en el PNG parecen estar explicadas en que, independientemente de la condición ambiental explorada, trigo mostró una EUN para generar rendimiento y relación IC/ICN menor que la cebada. Estas diferencias entre los cultivares de ambas especies en ambos parámetros se explican principalmente porque cebada cosechó proporcionalmente más carbono (IC) que N (ICN) con respecto al trigo, por lo que también podría sugerirse que este último es más eficiente que cebada en derivar N a los granos respecto a la partición de carbono. Estos resultados sugieren una mayor limitación por nitrógeno en el cultivo de cebada que de trigo, aspecto abordado en el próximo capítulo de esta tesis. Finalmente, los resultados de este capítulo no mostrarán una relación significativa del NLLG con el PNG alcanzado, coincidiendo con algunos trabajos previos donde se observó una tendencia similar a la encontrada en la presente tesis (Bulman y Smith, 1994; Oscarson et al., 1995) y en desacuerdo con otros

trabajos que afirman que el PNG estaría fuertemente condicionado por el N absorbido durante esta etapa (Heitholt et al., 1990; Ottman et al., 2000; Bogard et al., 2010).

3.5 Conclusiones

Sobre la base de los resultados obtenidos en este capítulo es posible concluir que cebada y trigo alcanzaron niveles de rendimiento que no difirieron entre sí (sea en condiciones de baja o de alta productividad). Sin embargo, la capacidad de usar el N fue diferente entre ambas especies. Si bien se observaron diferencias en cuanto a las estrategias entre ambas especies para establecer el número de granos por unidad de área (principalmente NE cebada y NGE trigo), los componentes que determinan la generación de biomasa en cada uno de los cultivos parece ser muy similar hasta el momento de floración. Sin embargo, las principales diferencias entre trigo y cebada en cuanto a la acumulación de biomasa y N y la cantidad que derivan a los granos se observaron luego del momento de la floración. Estas diferencias entre las especies durante el llenado de los granos constituyen una de las principales herramientas para comprender la adaptación de ambos cultivos a diferentes ambientes y su respuesta a la aplicación de nutrientes, las cuales pueden ser utilizados para planes de mejora genética, modelización de cultivos y manejo agronómico.

DINÁMICA DE ACUMULACIÓN DE MATERIA SECA Y NITRÓGENO EN LOS GRANOS Y LA RELACIÓN FUENTE DESTINO DURANTE POST FLORACIÓN EN CULTIVARES DE TRIGO PAN, Y SU COMPARACIÓN CON CEBADA CERVECERA^{4.1}

^{4.1}Parte del contenido de este capítulo fue publicado en: **Alzueta, Ignacio;** Walter Tanaka y Daniel J. Miralles (2008): “Fertilización nitrogenada y momento de aplicación: impacto en el peso y concentración de proteínas en granos de diferentes posiciones de la espiga en trigo”. XIII Reunión Latinoamericana de Fisiología Vegetal y XXVII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, realizada desde el 21 al 24 de Septiembre de 2008 en la Ciudad de Rosario, Provincia de Santa Fe, República Argentina.

4.1. Introducción

Tanto en trigo como en cebada a partir de la floración el rendimiento y el contenido absoluto de nitrógeno en grano, uno de los principales condicionantes de su calidad (*i.e.*, porcentaje de proteína, tenacidad, extensibilidad y fuerza de la masa), se encuentran determinados por la eficiencia con la cual es derivado el carbono y N hacia los granos; sin embargo, sus dinámicas en el cultivo son diferentes debido a que la principal fuente de carbono es la fotosíntesis actual de las hojas (Wardlaw, 1990; Schnyder, 1993), seguido por la traslocación de reservas no estructurales almacenadas en las etapas previas a la floración (Ehdaie et al., 2008; Bingham et al., 2009) y en menor medida por la fotosíntesis de la espiga (Rawson y Evans, 1970; Araus et al., 1993; Tambussi et al., 2007; Serrago et al., 2012). La principal fuente de N en los granos es la removilización de N acumulado en pre floración (Spiertz y De Vos, 1983) proveniente desde hojas y/o tallos, lo cual estaría relacionado con el momento en el que comienza la senescencia del canopeo durante la etapa de llenado de granos, y en menor medida por el N absorbido durante post floración.

En los cereales, al momento de la floración el cultivo presenta, bajo condiciones de crecimiento potencial, *ca.* 50% de la materia seca total y el 80% del contenido de N total que presentará a madurez (Hirel et al., 2007). El tamaño de la fuente durante el llenado (*i.e.*, área foliar, duración de la misma y capacidad fotosintética de las hojas y espigas) determina la capacidad del cultivo de proveer de asimilados actuales a los granos en crecimiento, mientras que el número de granos cuajados y el tamaño potencial de los mismos determina la capacidad potencial del destino de acumular asimilados (Brocklehurst, 1977; Fischer y HilleRisLambers, 1978; Voltas et al., 1997). El balance

entre el tamaño de la fuente y de los destinos establece lo que se conoce como relación fuente-destino del cultivo (Borrás et al., 2004).

Durante el periodo de post floración tanto el cultivo de trigo como de cebada presentan una baja o nula limitación por carbono (Richards, 1996; Calderini y Reynolds, 2000; Borrás et al., 2004; Bingham et al., 2007; Serrago et al., 2012). No obstante, resultados recientes evidencian que en la actualidad existe una co-limitación fuente - destino durante esta etapa (Acreche y Slafer, 2006; Alvarez-Prado et al., 2013). En contraposición a lo referido a la economía del carbono en el cultivo, durante la etapa de llenado de grano existe una clara limitación por fuente nitrogenada en ambos cultivos (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997; Martre et al., 2003). Sin embargo, no hay trabajos en los que se hayan analizado las limitaciones por nitrógeno en forma comparada entre genotipos de trigo de caracterizados como de diferentes calidades panaderas y en relación a cebada. Las variaciones en la proporción de N absorbido en pre/post floración suelen ser más acotadas en el cultivo de cebada (ver Capítulo 3), dado que algunos estudios indican que la mayor demanda de N en cebada se produce durante los primeros estadios de crecimiento (Ellen, 1993; Delogu et al., 1998). Los resultados presentados en el capítulo previo de esta tesis son coincidentes con dicho resultado, dado que cebada presentó respecto a trigo mayor proporción de N absorbido en pre floración que en post floración.

Este capítulo responderá en parte al objetivo específico b) de esta tesis (ver Capítulo 1). Así, se analizará en trigo pan y cebada cervecera, tanto la dinámica de acumulación del carbono y N, como la relación fuente - destino durante post floración para ambos elementos. Se focalizará el estudio en el análisis de las diferencias a lo largo del llenado de granos, de las discrepancias entre especies y el efecto de incrementos en la oferta

nitrogenada por grano sobre el contenido de nitrógeno de los granos. Los resultados del Capítulo 3 de esta tesis indicaron que trigo presentó un mayor porcentaje de nitrógeno en grano que cebada, asociado ello con una baja EUN y relación IC/ICN. En este capítulo se explora si dichas diferencias se sustentan en diferente grado de limitación por carbono o por N entre especies y entre genotipos de trigo.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental

Con el fin de lograr los objetivos propuestos, se llevaron a cabo dos tipos de experimentos desde 2006 hasta 2009 en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Universidad de Buenos Aires (34 ° 35 'S, 58 ° 29' O). El primer grupo de experimentos fue llevado a cabo bajo condiciones de campo sobre un suelo franco arcillo limoso (Argiudol vértico) durante las estaciones de crecimiento de 2007 (Exp. 2.II) y 2008 (Exp. 2.III). La estructura general de estos experimentos, tal lo detallado en el Capítulo 2 de la presente tesis, consistió en combinar diferentes cultivares de trigo y cebada, con dos niveles de N en el suelo a la siembra (N natural del suelo más N fertilizado) nombrado como disponibilidades de N "bajo" (N0) o "alto" (N1) con dos niveles de N durante post floración (Nf), nombrado como "sin agregado de N en post floración" (Nf0) o "con agregado de N en post floración" (Nf1), ya que la dosis de N post floración se aplicó la mitad con fertilizantes foliares y la otra mitad como urea diluida en el suelo (ver Cuadro 4.1 para más detalles). Los genotipos utilizados en cada experimento fueron elegidos teniendo en cuenta su similitud en el tiempo a floración (FL) y que, en trigo, cada uno de ellos, dentro de las clasificaciones existentes referidas a sus cualidades de panificación (PRONACATRI, 2006), pertenece a un grupo de calidad (GC) diferente, B75 al grupo de calidad 1 (GC1), Bg13 al grupo de calidad 2 (GC2) y Kcha al grupo de calidad 3 (GC3). En el caso de la cebada se

incluyó sólo una cebada de dos hileras, ya que estas representan el 100% de los cultivares utilizados por la industria cervecera en Argentina y particularmente el cultivar Scarlett, el cual ocupa aproximadamente el 85% del área cultivada con cebada en Argentina y es, a su vez, un cultivar de amplia difusión a nivel mundial (Cattaneo, 2011).

Los experimentos se sembraron en fechas típicas para región pampeana a una densidad lograda de aproximadamente 300 pl m⁻². Dentro de cada año experimental, las parcelas se dispusieron en un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones, donde las parcelas principales fueron asignadas a los diferentes niveles de N utilizados a la siembra y los cultivares fueron asignados al azar dentro de las parcelas principales y dentro de cada una de ellos el Nf se asignó en sub-sub parcelas. Cada unidad experimental de sub-sub parcela fue de 1,5 m de ancho por 2 m de largo.

A su vez, en el experimento 2.III, se realizaron tratamientos para incrementar la relación fuente - destino de los cultivos (desespiguillado). Para ello, 10 y 20 días luego de la floración se removieron longitudinalmente a mano la mitad de las espiguillas de al menos 10 espigas del estrato dominante (vástagos principales y macollos primarios) en cada unidad experimental (combinación Cv x Ni x Nf). A otras 10 espigas de tamaño similar (*i.e.* número de espiguillas) no se les realizó ningún tipo de manipulación y sirvieron como control.

El segundo grupo de experimentos fue diseñado para analizar la interacción NxS. Estos experimentos se llevaron a cabo en contenedores de 1 m³ durante las estaciones de crecimiento de 2008 (Exp. 4) y 2009 (Exp. 5, de acuerdo a la nomenclatura detallada en el Capítulo 2 de la presente tesis). Los tratamientos consistieron en la combinación de dos cultivares de trigo clasificados como de diferentes grupos de calidad, con dos niveles de nitrógeno (N0 y N1) y dos niveles de

azufre a siembra (S0 y S1) (ver Cuadro 4.1 para detalles). Los experimentos fueron sembrados en contenedores, los cuales se dispusieron en un diseño completamente al azar con tres repeticiones (24 contenedores). Los cultivares de trigo utilizados fueron los mismos que los seleccionados en el primer grupo de experimentos (ver Cuadro 4.1 para detalles).

En cada uno de los experimentos (Exp. 2 a 5), la cantidad inicial de N mineral (medido como NO_3^-) y S (medido como SO_4^{2-}) se evaluaron para los primeros 60 cm del suelo, previo a la siembra. De ser necesario, las parcelas fueron fertilizadas con urea (46:0:0) y sulfato de amonio (21:0:0 24% S) para alcanzar los niveles de N o S objetivos (Cuadro 4.1), los cuales en el caso del N consistieron en agregar aproximadamente 100 kgN ha^{-1} (N1), a la situación que presentaba cada experimento a la siembra (N0), mientras que en el caso de S la situación inicial (S0) también fue la del suelo y en la situación S1, se agregó una dosis que fuera suficiente para cubrir la demanda del cultivo (IPNI, 2002; Cuadro 4.1). Los experimentos se llevaron a cabo bajo condiciones no limitantes de agua y sin la presencia de malezas, plagas o enfermedades.

Cuadro 4.1. Resumen de los diferentes experimentos utilizados para el presente capítulo. Se indica el nombre del experimento (Exp), año experimental, fecha de siembra (FS), condiciones en la que se realizó, densidad de plantas lograda (DS; pl m⁻²), los códigos de los tratamientos de nitrógeno (TN) en relación con el nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno natural más fertilizante, Ni, kg N ha⁻¹), los códigos de los tratamientos de nitrógeno en floración (TNf) en relación con la dosis de fertilizante nitrogenado en floración (Nf; kg N ha⁻¹) y los códigos de los tratamientos de azufre (TS) en relación con la dosis de fertilizante de azufre del suelo a la siembra (azufre en el suelo a la siembra más fertilizante, (SF; kg S ha⁻¹) y los cultivares de trigo (T) y cebada (C) utilizados.

Exp	Año	FS	Cond	DS	TN	Ni	TNf	Nf	TS	SF	Cultivares
Exp 2.II	2007	12 de julio	Campo	305	N0	90	Nf0	0			Buck 75 Aniversario (B75, T)
							Nf1	40			Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N1	190	Nf0	0	Klein Chajá (Kcha, T)		
							Nf1	40	Scarlett (Sca, C)		
Exp 2.III	2008	15 de julio	Campo	305	N0	70	Nf0	0			Buck 75 Aniversario (B75, T)
							Nf1	40			Baguette 13 Premium (Bg13, T)
					N1	170	Nf0	0	Klein Chajá (Kcha, T)		
							Nf1	40	Scarlett (Sca, C)		
Exp 4	2008	30 de julio	Contenedor	350	N0	60			S0	5	Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	150			S1	30	Klein Chajá (Kcha, T)
Exp 5	2009	16 de julio	Contenedor	350	N0	90			S0	7	Buck 75 Aniversario (B75, T)
					N1	190			S1	60	Baguette 13 Premium (Bg13, T)

4.2.2. Mediciones y análisis

Para realizar un seguimiento de la dinámica tanto del peso seco de los granos como del contenido y porcentaje de nitrógeno de los mismos, se realizaron muestreos de espigas durante todo el llenado de granos, comenzando 4-5 días luego de floración y continuando periódicamente cada 2-3 días hasta la madurez de cosecha (% humedad del grano < 10%). Cada vez que las espigas eran cosechadas, se seleccionaban (i) en las cuatro espiguillas centrales los dos primeros granos de las posiciones proximales al raquis (C₁₋₂; Exp. 2.II y 2.III) en trigo y los únicos granos en la cebada (espiguilla uniflora), (ii) los granos distales o terceros granos de las mismas espiguillas (C₃; Exp. 2.III) en trigo y (iii) los dos primeros granos de las cuatro espiguillas apicales en trigo

(Ap₁₋₂; Exp. 2.II y 2.III). Luego estos granos fueron secados en estufa (ca. 72 hs a 50 °C) y pesados cada una de estas posiciones por separado (Figura 4.1).

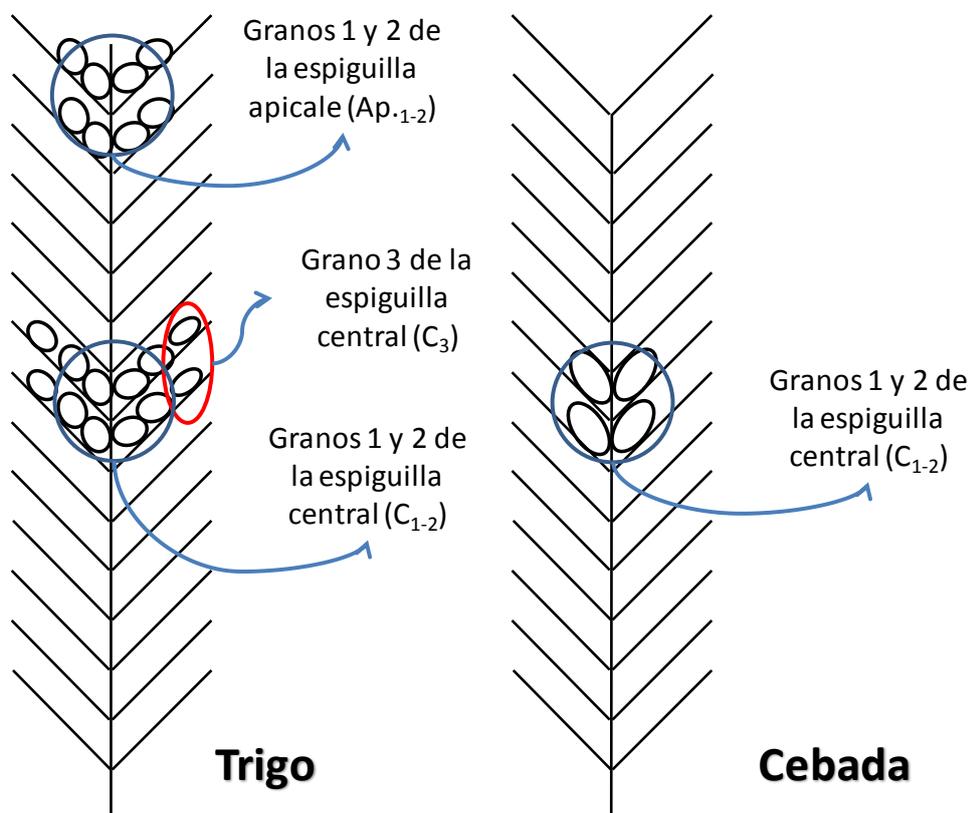


Figura 4.1. Esquema de la espiga de trigo pan (izq.) y cebada cervecera (der.) ilustrando las posiciones de muestreo.

La dinámica del peso seco del grano (PSG) se caracterizó mediante el ajuste de los datos a un modelo bilineal (Ecuación 4.1), a partir del cual se estimó el momento en el que los granos alcanzaron su máximo peso seco (se considerará como madurez fisiológica), para luego estimar la tasa y duración del llenado de granos.

$$PSG = a + TLLG \times TTDFL \quad (\text{si } TTDFL \leq TTMF)$$

$$PSG = a + TLLG \times TTMF \quad (\text{si } TTDFL > TTMF) \quad (\text{Ecuación 4.1})$$

donde: *PSG* es el peso seco del grano (mg), *a* es la ordenada al origen, *TLLG* es la tasa de llenado de granos (mg °Cd⁻¹), *TTDFL* es el tiempo térmico transcurrido desde la floración del cultivo (°Cd) y *TTMF* es el tiempo térmico en el que ocurre la MF (°Cd).

El tiempo térmico durante el llenado de granos se calculó utilizando una temperatura base de 8,2 °C (Slafer y Savin, 1991).

El inicio de acumulación de materia seca en los granos (ILLG) fue determinado como el momento en tiempo térmico desde floración (°Cd) en el cual el PSG fue igual a cero (Ec. 4.1).

Posteriormente, en los experimentos 2.II y 2.III, cada una de las muestras de los granos C₁₋₂, Ap₁₋₂ y C₃ (solo 2.III) fue molida y se determinó el porcentaje de nitrógeno en grano (PNG) utilizando el método propuesto por Kjeldahl (Horwitz et al., 1975). El contenido de nitrógeno en grano (CNG, mgN) se estimó como el producto entre el PNG y el PSG. Luego se caracterizó la dinámica de acumulación de N en el grano mediante el ajuste de los datos a un modelo bilineal (Ecuación 4.2), a partir del cual se estimó el momento en el cual se alcanzó el CNG final para luego calcular la tasa y duración de acumulación de N en los granos.

$$CNG = a + TAN \times TTDFL \quad (si \quad TTDFL \leq TTMCN)$$

$$CNG = a + TAN \times TTMCN \quad (si \quad TTDFL > TTMCN) \quad (Ecuación \ 4.2)$$

donde: CNG es el contenido de nitrógeno del grano (mg N grano⁻¹), a es la ordenada al origen, TAN es la tasa de acumulación de N en el grano (mgN °Cd⁻¹), TTDFL es el tiempo térmico transcurrido desde la floración del cultivo (°Cd) y TTMCN es el tiempo térmico en el que se alcanza el máximo contenido de N (°Cd).

En los tratamientos para alterar la relación fuente – destino, al momento de MF se cosecharon las espigas desespiguilladas y sus controles (sin desespiguillar), para luego pesar los granos, a los cuales posteriormente se les determinó su porcentaje de N a través del método Kjeldahl (Horwitz et al., 1975).

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos fueron testeadas mediante un análisis de varianza estándar con las interacciones de primer nivel, en cada experimento.

En el experimento 2.I, 2.II, 2.III, los años se consideraron como la fuente de variación fija junto con los efectos de nitrógeno y los cultivares. Cuando el análisis de varianza reveló diferencias significativas, los valores medios de cada tratamiento se compararon mediante el test de Tukey con un nivel de significancia de $\alpha < 0,05$. Las diferencias entre pendientes se determinaron por medio de un test de comparación de pendientes (Test b; Radushev et al., 2007a). El software utilizado para el análisis estadístico fue INFOSTAT Profesional v.1.1 (2009).

4.3. Resultados

4.3.1. Dinámica de acumulación del peso seco en los granos

El peso seco del grano final alcanzado (PSG) mostró diferencias significativas entre cultivares en los granos C_{1-2} ($p < 0,05$; Cuadro 4.2), donde cebada presentó valores de PSG ligeramente superiores respecto de trigo (*ca.* 45 vs. 44 mg respectivamente; Cuadro 4.2). Los cultivares de trigo mostraron variabilidad en el PSG siendo Kcha y B75 los que mostraron los mayores y menores PSG, respectivamente (Cuadro 4.2). Dentro de los trigos, cuando se analizaron los granos de las posiciones apicales (Ap_{1-2}) y el tercer grano de las espiguillas centrales (C_3), se observó que en estas posiciones los granos fueron un 12 y 31% más livianos (*ca.* 39 y 31 mg, respectivamente) que en las posiciones C_{1-2} (*ca.* 44 mg) (Figura 4.2). Nuevamente se observaron diferencias entre cultivares ($p < 0,05$) en el PSG, observándose un ranking similar al de las posiciones C_{1-2} , siendo Kcha el que mostró los mayores valores (*ca.* 41 y 34 mg, para Ap_{1-2} y C_3 , respectivamente) y B75 el que mostró los menores valores de PSG (*ca.* 38 y 27 mg, Ap_{1-2} y C_3 , respectivamente).

El aumento en la disponibilidad de Ni solamente generó efectos significativos sobre el peso de los granos de las posiciones Ap_{1-2} , disminuyendo en el tratamiento N1

el PSG *ca.* 5% respecto a la situación N0. Por su parte, incrementos en la disponibilidad de Nf (Nf1), aumentaron el PSG de todas las posiciones *ca.* 5% respecto a la situación Nf0 ($p < 0,05$).

El momento en el cual comenzó la acumulación de materia seca en el grano desde la floración de los cultivos mostró diferencias significativas en las posiciones C₁₋₂ de las espigas entre los cultivares utilizados ($p < 0,05$; Cuadro 4.2). Cebada inició la acumulación de materia seca más tempranamente, desde la floración, respecto a los trigos (37 vs. 56 °Cd, respectivamente), mientras que, dentro de los trigos, Bg13 fue el cultivar que comenzó su llenado más tardíamente (61°Cd; Cuadro 4.2). A su vez, también se observaron diferencias entre los cultivares de trigo en el ILLG tanto en las posiciones apicales de la espiga (Ap₁₋₂) como en el tercer grano de las espiguillas centrales (C₃) ($p < 0,05$), si bien ambas posiciones tendieron a iniciar el llenado de granos respecto a floración más tardíamente que el grano central, éstas no fueron significativas (*ca.* 6 °Cd). Por su parte el ILLG, en todos los cultivares y posiciones de la espiga analizados, no mostró diferencias para ninguno de los tratamientos de fertilización tanto Ni como Nf ($p > 0,05$; Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Inicio efectivo del llenado de granos (ILLG; °Cd), tasa de llenado de granos (TLLG; mg °Cd⁻¹), duración del llenado de granos (DLLG; °Cd) y el peso seco del granos final (PSG; mg), para los granos de posiciones C₁₋₂ en genotipos de trigo y cebada creciendo bajo diferentes disponibilidades de N a la siembra (Ni) y durante post floración (Nf). Se muestran los valores medios de cada fuente de variación principal para los Exp. 2.II y 2.III. Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

		ILLG	TLLG	DLLG	PSG
Año	2007	53 a	0,166 a	333 a	46,0 a
	2008	49 b	0,146 b	349 a	43,0 b
Cv	B75	51 b	0,147 c	349 b	43,5 b
	Bg13	61 a	0,139 d	378 a	43,8 b
	Kcha	55 b	0,159 b	343 b	45,6 a
	Sca	37 c	0,177 a	294 c	45,1 a
Ni	Bajo	49 a	0,159 a	334 b	44,9 a
	Alto	53 a	0,152 b	348 a	44,1 a
Nf	Bajo	50 a	0,153 b	338 a	43,3 b
	Alto	52 a	0,159 a	344 a	45,6 a
Año		ns	*	*	*
Cv		**	**	**	*
Ni		ns	*	*	ns
Nf		ns	*	ns	**
Año*Cv		*	**	**	ns
Año*Ni		ns	ns	ns	ns
Año*Nf		ns	ns	ns	*
Cv*Ni		ns	ns	ns	ns
Cv*Nf		ns	ns	*	ns
Ni*Nf		ns	ns	ns	ns
Año*Cv*Ni*Nf		ns	ns	ns	ns

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

La tasa de acumulación de materia seca en los granos (TLLG; C₁₋₂) mostró una asociación lineal y positiva con el peso seco de los granos final, tanto para trigo como para cebada (r^2 : 0,77 y 0,73; $p < 0,05$; Figura 4.3), los cuales mostraron diferencias significativas entre sí y entre los cultivares de trigo analizados ($p < 0,05$; Cuadro 4.2). Cebada mostró una TLLG mayor a los trigos (0,177 vs. 0,149 mg °Cd⁻¹, respectivamente), mientras que entre los cultivares de trigo la mayor y la menor TLLG

la mostraron Kcha y Bg13, respectivamente (Cuadro 4.2). Para las posiciones Ap₁₋₂ y C₃ de las espigas de trigo, no se observaron diferencias marcadas entre cultivares en la TLLG, pero éstas fueron un 11 y 32% menores a la TLLG de los granos de las espiguillas centrales (0,132 y 0,101 vs. 0,149 mg °Cd⁻¹, respectivamente). Por su parte, se observaron diferencias significativas sobre la TLLG cuando varió la disponibilidad de Ni, disminuyendo entre *ca.* 4 y 9 % en N1 respecto a N0, en las posiciones C₁₋₂, C₃ y Ap₁₋₂ de la espiga (p<0,05; Cuadro 4.2).

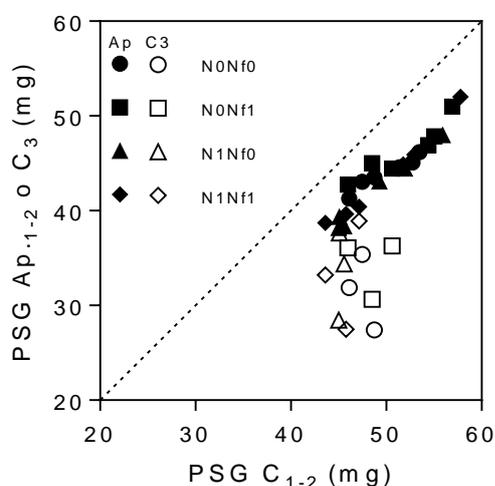


Figura 4.2. Relación entre el peso seco de los granos (PSG) provenientes de espiguillas apicales (Ap₁₋₂, símbolos llenos) o el grano 3 de la espiguilla central (C₃, símbolos vacíos) y el peso seco de los granos 1 y 2 de la espiguilla central (C₁₋₂), en cultivos de trigo creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf0; Nf1). Los datos corresponden a los Exp. 2.II y 2.III.

Por su parte, el momento en el cual se alcanzó la madurez fisiológica y se determinó la duración total del llenado de granos (DLLG) no mostró ningún tipo de asociación con el PSG (p>0,05; Figura 4.3b), pero principalmente se observaron diferencias entre cebada (294 °Cd) y trigo (357 °Cd), siendo el primer cultivo el que más rápidamente culminó el llenado de los granos (p<0,05; Cuadro 4.2). En los trigos,

mientras que las posiciones Ap₁₋₂ mostraron una DLLG similar a la de los granos de las posiciones C₁₋₂, en los C₃ se observó que la DLLG fue levemente mayor (ca. 10 °Cd).

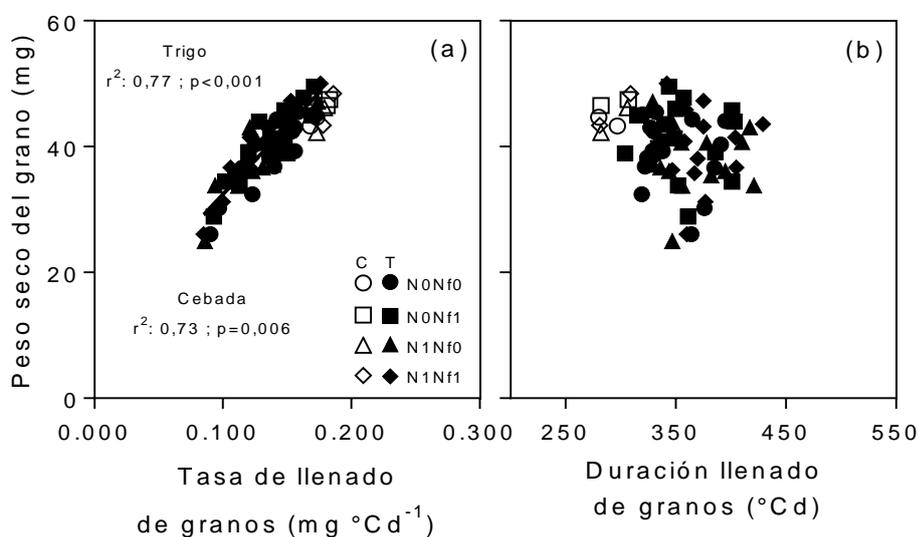


Figura 4.3. Relación entre el peso del grano a madurez en todas las posiciones de la espiga bajo estudio y (a) la tasa de llenado de granos (mg °Cd⁻¹) y la duración del llenado de los granos (°Cd), para cultivos de trigo (T; símbolos llenos) y cebada (C; símbolos vacíos), creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf). Los datos corresponden a los Exp. 2.II y 2.III.

Finalmente, la DLLG en todos los cultivares y posiciones de la espiga analizados, no mostró diferencias relevantes en ninguno de los tratamientos de fertilización, tanto Ni como Nf (Cuadro 4.2).

4.3.2. Efecto de la disponibilidad de azufre y su interacción con nitrógeno sobre el peso seco de los granos

En los experimentos 4 y 5, el agregado de S no mostró en forma directa diferencias significativas en ninguno de los parámetros relacionados al crecimiento de los granos, como el ILLG, la TLLG, la DLLG y el PSG finalmente alcanzado, respecto a la situación sin S ($p > 0,05$).

4.3.3. Dinámica de acumulación de nitrógeno en los granos

Cuando se caracterizó la acumulación de N en granos en los experimentos 2.II y 2.III, se observó que el CNG de los granos C_{1-2} fue menor en cebada que en trigo y que dichas diferencias fueron producto tanto de cambios en la duración de la acumulación de N (DAN) como de la tasa de acumulación de N (TAN) ($p < 0,05$; Figura 4.4). La TAN fue menor en cebada ($0,0025 \text{ mgN } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) respecto de la observada en trigo ($0,0028 \text{ mgN } ^\circ\text{Cd}^{-1}$), mientras que la DAN fue 64°Cd menor en cebada que en los trigos (322 vs. 386°Cd , respectivamente) (Figura 4.4). La combinación de ambas generó un CNG en cebada *ca.* 30 % menor comparado con los trigos ($0,69$ vs. $0,94 \text{ mg}$, respectivamente; Figura 4.4).

Por su parte las disponibilidades de alto Ni y Nf generaron incrementos en el CNG en todas las posiciones de espiguillas dentro de la espiga ($p < 0,05$). Estos aumentos fueron principalmente producto de un incremento en la TAN ($p < 0,05$) ya que la DAN no fue modificada por cambios en la disponibilidad de Ni o Nf ($p > 0,05$; Figura 4.4).

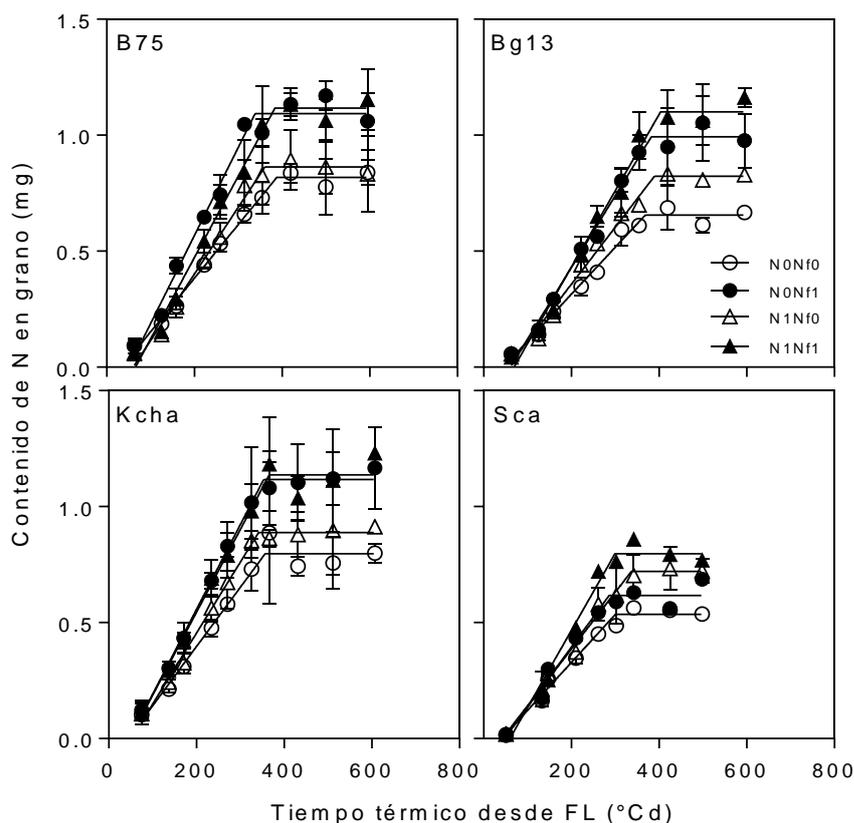


Figura 4.4. Relación entre el contenido de N de los granos 1 y 2 de la espiguilla central (C_{1-2}) y el tiempo térmico desde floración ($^{\circ}\text{Cd}$), para cultivos de trigo y cebada, creciendo con disponibilidades contrastantes de N a la siembra, N0 (círculos) y N1 (triángulos) y durante post floración, Nf0 (símbolos vacíos) y Nf1 (símbolos llenos). Los datos corresponden a los granos de las espiguillas centrales del Exp. 2.II.

La situación N1 incrementó el CNG de los granos C_{1-2} *ca.* 14% respecto a N0, siendo la respuesta mayor en cebada que en los trigos (17 vs. 11%, respectivamente), mientras que por su parte el aumento de la disponibilidad Nf también mostró una respuesta significativa, pero inversa a la observada anteriormente entre cebada y los trigos, siendo mayor en estos últimos (*ca.* 20%) que en la cebada (*ca.* 13%; Figura 4.4). Los granos de las posiciones de espiguillas apicales (Ap_{1-2}) y los centrales de la posición C_3 mostraron un CNG *ca.* 17 y 35% menor que los granos C_{1-2} , respectivamente. A su vez, también se observaron diferencias entre los cultivares de

trigos analizados, siendo Kcha el que mostró los mayores valores en ambas posiciones (Figura 4.5a).

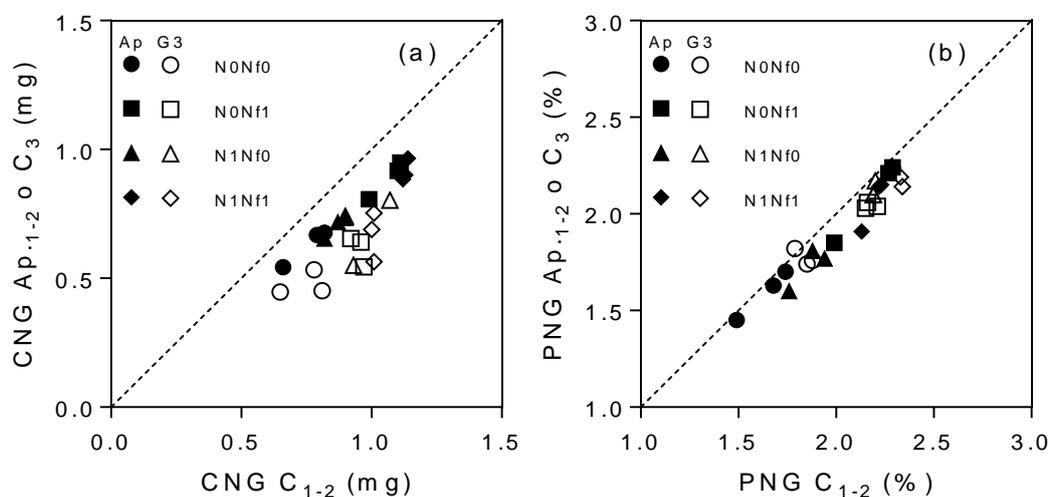


Figura 4.5. Relación entre (a) contenido de N (CNG; mg) y (b) el porcentaje de N (PNG; %) en granos provenientes de espiguillas apicales (Ap_{1-2} ; símbolos llenos) o grano 3 de la espiguilla central (C_3 , símbolos vacíos) y los mismos parámetros para granos provenientes de espiguillas centrales (C_{1-2}), en cultivos de trigo, creciendo bajo disponibilidades contrastantes de N a la siembra (N0; N1) y durante post floración (Nf0; Nf1). Los datos corresponden a los Exp. 2.I y 2.II.

4.3.4. Porcentaje de nitrógeno en granos durante el llenado de los mismos

Los resultados presentados en el capítulo previo de esta tesis mostraron que el porcentaje de N en los granos (PNG) en todos cultivares de trigo fue mayor que en la cebada, independientemente del ensayo o años evaluados (Capítulo 3). También se encontró que el PNG se incrementó con aumentos en el Ni, Nf o ante el agregado de S. Cuando se analizaron puntualmente las diferentes posiciones de los granos dentro de las espigas de trigo, se observó que durante el año 2007 los granos de posiciones Ap_{1-2} mostraron valores promedio de PNG *ca.* 2% menores (1,82 vs 1,86%) que los observados en las posiciones C_{1-2} de la espiga (Figura 4.5b), mientras que en 2008 los granos de la posición C_{1-2} mostraron valores de PNG *ca.* 12% menor (1,73 vs 1,95 %) que los granos proximales al raquis de las mismas espiguillas (Figura 4.5b).

Al relacionarse el PSG con el CNG durante todo el llenado de los granos se observó una relación lineal y positiva entre ambas variables para cada uno de los tratamientos analizados (combinaciones de diferentes cultivares con disponibilidades de Ni y Nf) (Figura 4.6). Todas las regresiones observadas mostraron un alto ajuste ($p < 0,0001$; $r^2 > 0,90$; Cuadro 4.3), lo cual permite analizar a la pendiente de esta relación como la dinámica del porcentaje de N en grano (PNG; mgN mg^{-1}) a lo largo del periodo de llenado. El PNG fue un valor muy constante a lo largo del llenado de los granos para todos los tratamientos analizados (Figura 4.6). Al igual que lo observado en el Capítulo 3 de esta tesis a nivel de canopeo, en los granos provenientes de las espiguillas centrales (C_{1-2}), cebada mostró menores valores de PNG respecto a los trigos (1,37 vs. 1,90 %, respectivamente) y estos últimos mostraron variabilidad entre los cultivares (Figura 4.6), siendo B75 el que mostró los mayores valores (*ca.* 2,02%; Cuadro 4.3).

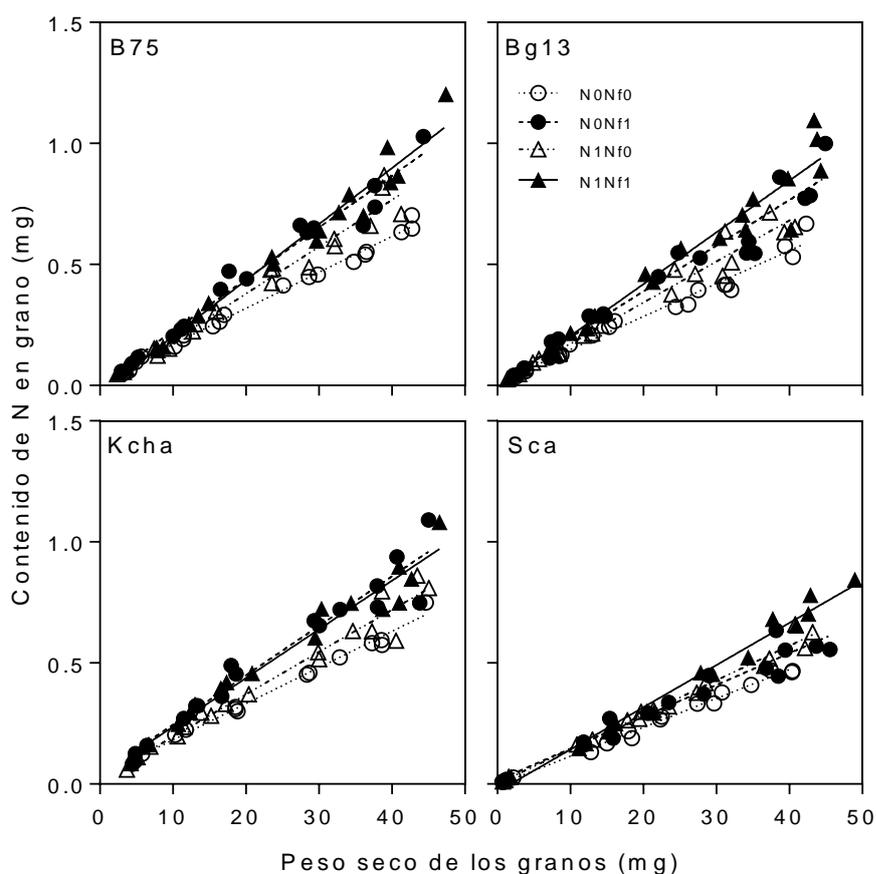


Figura 4.6. Relación entre el contenido de N de los granos (mgN) y el peso seco de los granos (mg), para cultivares de trigo y cebada, creciendo ante disponibilidad de nitrógeno bajo (N0, círculos) y alto (N1, triángulos) a la siembra y durante post floración, Nf0 (símbolos vacíos) y Nf1 (símbolos llenos). Los datos corresponden a los granos 1 y 2 de las espiguillas centrales (C_{1-2}) del Exp. 2.II.

Cuando se compararon las pendientes de los tratamientos en cada uno de los genotipos, se observó que éstas fueron estadísticamente diferentes entre sí ($p < 0,0001$; Cuadro 4.3). Sin embargo, la tendencia fue consistente en cuanto a los mayores valores de PNG a medida que se incrementó la disponibilidad de Ni como la de Nf.

Por ejemplo, en promedio para los Exp. 2.II y 2.III, el tratamiento N1 incrementó en promedio el PNG *ca.* 15% para todos los cultivares de trigo y *ca.* 22% el PNG de cebada respecto a la situación N0 (Figura 4.6; Cuadro 4.3). Mientras que el incremento de la disponibilidad de Nf, pasando de Nf0 a Nf1, aumentó el PNG *ca.* 12%

en cebada y *ca.* 17% en trigo (Cuadro 4.3, Figura 4.6). Para los mismos experimentos se observaron diferencias entre los genotipos, B75 fue el cultivar de trigo que mostró los mayores valores de PNG en todos los tratamientos de fertilización (Ni y Nf) seguido por Kcha, quien obtuvo valores de PNG mayores en 5 de las 8 situaciones ambientales exploradas (Cuadro 4.3). A su vez, B75 mostró la mayor respuesta en su PNG (*ca.* 18%) al tratamiento Ni, seguido por Bg13 (*ca.* 15%) y finalmente Kcha (*ca.* 12%), mientras que Bg13 fue el que mostró la mayor respuesta al Nf (*ca.* 19%), seguido por B75 (*ca.* 17%) y Kcha (*ca.* 14%).

Cuadro 4.3. Pendiente de la relación entre el PSG y CNG, coeficiente de regresión de la regresión (r^2), y la significancia del test de comparación de pendientes para los tratamientos de Ni y Nf en cada cultivar respecto al tratamiento N0 Nf0 (Test b; Radushev et al., 2007a; ns $p>0,05$; ** $p<0,0001$), para los granos 1 y 2 de las espiguillas centrales (C₁₋₂) en los cultivares bajo estudio en el año 2007 y 2008 (Exp. 2.II y 2.III).

Cultivar	Ni (kg ha ⁻¹)	Nf (kg ha ⁻¹)	Exp. 2.II (2007)			Exp. 2.III (2008)		
			PNG (%)	r ²	Test b	PNG (%)	r ²	Test b
B75	N0	Nf0	1,49	0,99		1,61	1,00	
		Nf1	2,14	0,97	**	2,06	0,98	**
	N1	Nf0	1,94	0,97	**	2,28	0,97	**
		Nf1	2,32	0,98	**	2,32	0,97	**
Bg13	N0	Nf0	1,36	0,97		1,48	0,99	
		Nf1	1,89	0,95	**	1,97	0,99	**
	N1	Nf0	1,70	0,96	**	2,01	0,99	**
		Nf1	2,14	0,96	**	2,06	0,95	**
Kcha	N0	Nf0	1,49	0,99		1,58	0,99	
		Nf1	2,04	0,95	**	1,87	0,99	**
	N1	Nf0	1,75	0,96	**	2,00	0,90	**
		Nf1	2,01	0,97	**	2,16	0,99	**
Sca	N0	Nf0	1,19	0,99		1,07	0,99	
		Nf1	1,31	0,95	ns	1,24	0,98	**
	N1	Nf0	1,42	0,99	**	1,46	0,92	**
		Nf1	1,74	0,99	**	1,53	0,98	**

4.3.5. Relación fuente - destino durante el llenado de los granos como condicionante del porcentaje de nitrógeno en granos

El incremento de peso del grano de los cultivares bajo estudio por efecto del incremento de la relación fuente - destino 10 días luego de la floración del cultivo fue significativo (*ca.* 5%; $p < 0,05$), no así cuando el mismo se realizó a los 20 días desde la floración (*ca.* 3%; $p > 0,05$; Cuadro 4.4). En el tratamiento de desespiguillado temprano sí se observaron tendencias consistentes en el PSG (el que se incrementó entre 4 y 7%), mientras que en el desespiguillado tardío estos incrementos fueron entre 2 a 5% respecto a la situación control (espigas enteras sin desespiguillar) (Cuadro 4.4). No hubo diferencias significativas ($p > 0,05$) entre cultivares en la respuesta del PSG al desespiguillado.

A su vez, se encontraron incrementos en el PSG respecto al control en todas las situaciones de Ni y Nf cuando se aumentó la relación fuente - destino 10 días post floración, pero cuando lo mismo se analizó en la situación de 20 días post floración, solamente se observaron incrementos significativos del desespiguillado sobre el PSG en la situación con menor disponibilidad de Nf (Nf0; $p < 0,05$; Cuadro 4.4).

Cuadro 4.4. Peso seco de los granos en la situación control y desespiguillada (Desesp; PSG; mg), respuesta relativa del PSG al desespiguillado respecto al control (Rta PSG; %), porcentaje de nitrógeno en grano de la condición control y desespiguillada (PNG; %) y la respuesta relativa del PNG al desespiguillado respecto al control (Rta PNG; %), para los tratamientos de desespiguillado (Trat) realizados a los 10 y 20 días post floración, en los tratamientos N0 y N1 (Ni) y Nf0 y Nf1 (Nf), durante el año 2008 (Exp. 2.III). Dentro de cada columna y cultivar, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Fuente de variación		10 días				20 días			
		PSG	Rta PSG	PNG	Rta PNG	PSG	Rta PSG	PNG	Rta PNG
B75	Control	40,9 cd		2,20 b		40,9 bc		2,20 bc	
	Desesp	42,5 abc	4%	2,78 a	21%	41,8 abc	2%	2,53 a	13%
Bg13	Control	39,4 d		2,13 b		39,4 c		2,13 c	
	Desesp	42,1 bcd	6%	2,63 a	19%	40,6 c	3%	2,36 ab	10%
Kcha	Control	41,9 bcd		2,12 b		41,9 abc		2,12 c	
	Desesp	44,1 ab	4%	2,73 a	22%	44,4 a	5%	2,37 ab	10%
Sca	Control	42,0 bcd		1,56 d		42,0 abc		1,56 d	
	Desesp	45,4 a	7%	1,84 c	15%	43,5 ab	4%	1,64 d	4%
Ni	Bajo	Control	41,5 bc		1,84 d		41,5 ab		1,84 c
	Desesp	44,0 a	5%	2,33 b	20%	43,0 a	3%	2,05 b	9%
Alto	Control	40,5 c		2,16 c		40,5 b		2,16 b	
	Desesp	43,1 ab	6%	2,66 a	19%	42,1 ab	3%	2,40 a	9%
Nf	Bajo	Control	40,1 c		1,86 d		40,1 b		1,86 c
	Desesp	42,9 ab	6%	2,34 b	20%	42,0 a	4%	2,10 b	10%
Alto	Control	41,9 b		2,13 c		41,9 a		2,13 b	
	Desesp	44,2 a	5%	2,65 a	19%	43,1 a	2%	2,35 a	9%
Cv		*		**		*		**	
Ni		ns		*		ns		*	
Nf		*		**		*		**	
Trat		**		**		*		**	
Cv*Ni		ns		ns		ns		ns	
Cv*Nf		ns		ns		ns		*	
Ni*Nf		ns		*		ns		*	
Trat*Cv		ns		*		ns		ns	
Trat*Ni		ns		ns		ns		ns	
Trat*Nf		ns		ns		ns		ns	
Cv*Ni*Nf		ns		ns		ns		ns	
Cv*Ni*Nf*Trat		ns		ns		ns		ns	

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

Por su parte, el PNG mostró un fuerte aumento cuando se incrementó la relación fuente- destino tanto a los 10 (*ca.* 19%) como a los 20 días post floración (*ca.* 9%; $p < 0,05$), siendo significativa para todos los cultivares bajo todas las situaciones de crecimiento (N0, N1 y Nf0, Nf1; $p < 0,05$; Cuadro 4.4). A su vez, se observó una respuesta diferencial entre cultivares al desespiguillado ($p < 0,05$), siendo el cultivar de cebada el que mostró los menores valores de respuesta respecto a trigo, tanto a los 10 días (*ca.* 15% vs. 20%, respectivamente) como a los 20 días post floración (*ca.* 4% vs. 11%, respectivamente; Figura 4.7). Por su parte, la respuesta relativa al control de las situaciones Ni y Nf fueron en promedio mayores para todos los cultivares a los 10 días (*ca.* 20%) que a los 20 días post floración (*ca.* 10%; Cuadro 4.4; Figura 4.7).

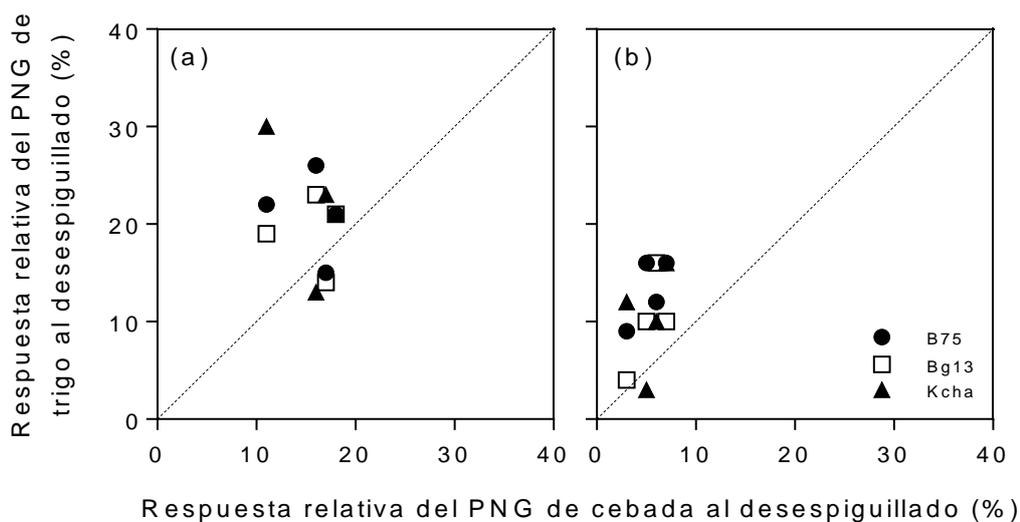


Figura 4.7. Relación entre la respuesta relativa del porcentaje de nitrógeno en grano (PNG) de trigo para los cultivares Buck 75, Baguette 13 y Klein Chajá y cebada para tratamientos de desespiguillado realizados a los 10 (a) y 20 (b) días post floración respecto a una situación control sin desespiguillar, en los tratamientos N0 y N1 (Ni) y Nf0 y Nf1 (Nf), durante el año 2008 (Exp. 2.III).

Al relacionarse la respuesta relativa a la situación control del PNG con el PSG, se observó que casi todos los puntos se encontraron por encima de la relación 1 a 1, indicando una mayor respuesta relativa en el PNG que en el PSG (Figura 4.8). Esto se

observó tanto en los casos de respuesta mayores (vinculados a las situaciones de aumentos de la relación fuente – destino a los 10 días) como en las situaciones donde la respuesta fue menor (vinculado principalmente a la situaciones de desespiguillado a los 20 días post floración) (Figura 4.8).

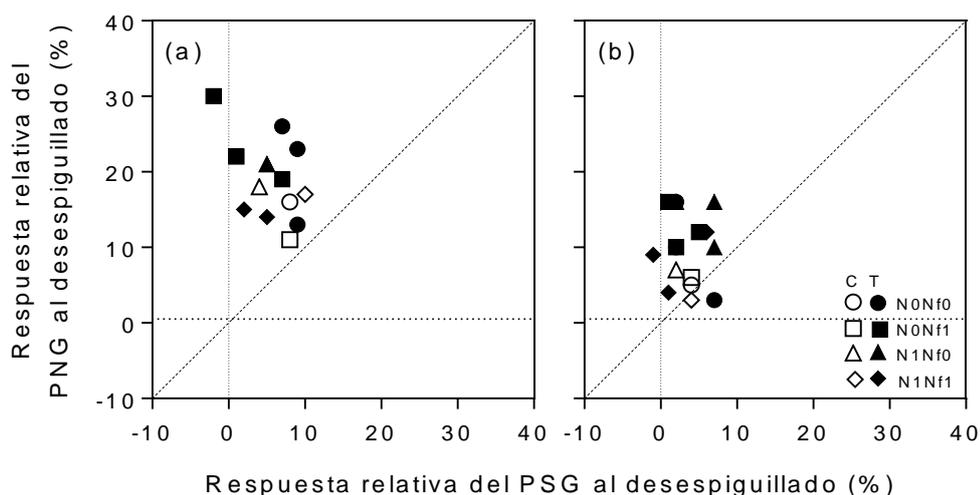


Figura 4.8. Relación entre la respuesta relativa del porcentaje de nitrógeno en grano (PNG) y del peso seco del grano (PSG), para cebada (C, símbolos vacíos) y trigo (T, símbolos llenos) con tratamientos de desespiguillado realizados a los 10 (a) y 20 (b) días post floración, en los tratamientos N0 y N1 (Ni) y Nf0 y Nf1 (Nf), durante el año 2008 (Exp. 2.III).

4.4. Discusión

Esta sección de la tesis pone de manifiesto que trigo y cebada presentan diferencias tanto en la dinámica de acumulación de carbono como en la de nitrógeno en sus granos. Esta parte del análisis se basó principalmente en el seguimiento de los granos de las espiguillas centrales de la espiga (C_{1-2}) en ambos cultivos y, al igual que lo observado sobre el peso de mil granos (PMG) previamente en el Capítulo 3 de esta tesis, el PSG de los granos de cebada tendió a ser mayor que los observados en los cultivares de trigo, coincidiendo con trabajos previos donde se compararon ambos cultivos (Cossani et al., 2009; Alvarez Prado et al., 2013; Serrago et al., 2013). Consistente en el

caso de los trigos, aquellos granos de posiciones que comenzaron su diferenciación más tardíamente en el ciclo, como los provenientes de posiciones de espiguillas apicales (Ap.₁₋₂) dentro de la espiga o el tercer grano de las espiguillas centrales (C₃), mostraron menores valores en su peso final respecto de los C₁₋₂ (Kruk et al., 1997; Alvarez Prado et al., 2013).

Cuando se analizaron los parámetros que caracterizan la dinámica de acumulación de PSG, primeramente se observó que ambos cultivos modificaron su peso final cuando se generaron cambios en la TTLG producto de cambios en la oferta nutricional durante el ciclo de cultivos y no por ocurrir cambios notorios en la DLLG, similar a lo observado por Serrago et al. (2013) en ambientes mediterráneos. A su vez, se observó que ambas especies se diferenciaron tanto en el momento de ILLG, como en su TLLG y DLLG. Si bien los granos de cebada fueron los que comenzaron su llenado efectivo primeramente, considerando desde la floración del cultivo, esta diferencia no fue muy relevante en cómo se compuso el PSG, ya que luego mostró una menor DLLG, respecto al trigo (*ca.* 63 °Cd). Cebada sí presentó mayor TLLG (*ca.* 10 a 15 %) que trigo. La relación entre la TLLG y DLLG provocó que no existieran diferencias mayores a las observadas entre el PSG de cebada y el de los trigos. Particularmente en el cultivo de trigo los granos Ap.₁₋₂ y C₃ mostraron un leve retraso en el ILLG, una TLLG considerablemente menor y similar DLLG a los granos C₁₋₂ de la misma espiga, provocando menores valores de PSG que los de las espiguillas centrales. Por su parte, la disponibilidad de Ni, Nf y el Si no alteraron los parámetros que están relacionados con el desarrollo de los granos, como son el ILLG y la DLLG, pero sí el Ni y el Nf lo hicieron sobre la TLLG, el primero disminuyendo la tasa y el segundo aumentándola y por lo tanto modificando su PSG final. El comportamiento diferencial del Ni y Nf sobre la tasa de llenado podría deberse, a título especulativo, a que el Nf genera un aumento

directo sobre la funcionalidad de las hojas durante la etapa de llenado, incrementando la provisión de esqueletos carbonados para los granos ya establecidos y por consiguiente aumentando la TLLG. Por su parte, la disponibilidad de S, al igual que lo observado en el Capítulo 3 no afectó ningún parámetro de crecimiento de los granos (TLLG) y consecuentemente no alteró el peso final de los granos.

A partir de lo observado es posible suponer que cada una de estas prácticas de manejo del nitrógeno alteró la relación entre la fuente disponible y los destinos diferencialmente. Así los cambios en el nitrógeno a la siembra (Ni) incrementaron el número de destinos a floración y consecuentemente disminuyó la relación fuente-destino durante post floración, mientras que la aplicación de N en floración (Nf) incrementó la fuente de asimilados por destino establecido durante post floración, obteniendo respuestas leves en el PSG (*ca.* 2-5%), similares a lo que se observó a través de tratamientos manipulativos como los desespiguillados, en los cuales se incrementó la relación fuente - destino 10-20 días luego de la floración de los cultivos. A partir de esto es posible concluir que al menos para este conjunto de datos generado sobre cultivares de cebada y trigo con una amplia difusión en la región pampeana, la limitación por carbono fue relativamente baja (*ca.* entre 4-7%; *i.e.*, el cultivo presenta para carbono limitación por destinos) coincidiendo con algunos trabajos previos (Calderini y Reynolds, 2000; Borrás et al., 2004) y siendo levemente menor comparándolo con otros trabajos realizados en trigo y cebada en Argentina quienes alcanzaron respuestas entre el 5-9% (Alvarez Prado et al., 2013) o en ambientes mediterráneos, en los cuales la respuesta en el PSG al desespiguillado alcanzó niveles entre el 10-20% (Alvaro et al., 2008; Acreche et al., 2009; Serrago et al., 2013). Las diferencias entre trabajos en la respuesta a los desespiguillados pueden deberse a la duración de los ciclos y al potencial de rendimiento explorado en cada caso.

En concordancia con lo observado a nivel de canopeo en el Capítulo 3 de esta tesis, tanto el contenido (CNG) como el porcentaje de N (PNG) en los granos fue menor en cebada que en los cultivares de trigo, coincidiendo con diferentes trabajos en los cuales se compararon en diferentes ambientes cebada con trigo pan o candeal (Albrizio et al., 2010; Muurinem et al., 2007). Las diferencias en el CNG entre especies principalmente estuvieron dadas por diferencias en el tiempo de acumulación de N en los granos (DAN) y por la tasa de acumulación de N (TAN). Tanto de la disponibilidad de Ni como Nf incrementaron la TAN sin modificar notoriamente la DAN. Si bien ambas estrategias de fertilización aumentaron alrededor de un 15% el CNG, coincidiendo con trabajos previos donde la disponibilidad de nutriente fue modificada (Langer y Liew, 1973; Rawluk et al., 2000; Garrido-Lestache et al., 2004; Varga y Svecnjak, 2006), la respuesta fue diferente en trigo y cebada dependiendo del momento de aplicación del N, ya que se observaron mayores respuestas en cebada respecto a trigo cuando el N fue aplicado al inicio del ciclo del cultivo, pero cuando se observó solamente la respuesta durante el llenado de los granos (Nf) fue el trigo el que mostró mayor respuesta respecto a la cebada. Por su parte, el CNG de los Ap₁₋₂, y particularmente los C₃ en el cultivo de trigo, tendió a ser menor que en los granos C₁₋₂ producto de un menor PSG y un levemente menor PNG.

Se observó una fuerte relación entre la dinámica de acumulación de Carbono y N desde estadios tempranos en el llenado de los granos, mostrando un muy alto ajuste ($r^2 > 0,90$) para todos los cultivares bajo las diferentes disponibilidades de Ni y Nf, la cual puede ser identificada como la evolución del PNG a lo largo del periodo. Esta situación indicaría que la relación carbono:N existente en los primeros momentos del LLG impondría un nivel de PNG mínimo para cada situación ambiental explorada y que este nivel podría incrementarse dependiendo de la fuente nitrogenada disponible durante

el llenado activo de los granos. Ésta logró ser incrementada en todos los cultivares de trigo y cebada estudiados tanto por aumentos en la disponibilidad de Nf como por los tratamientos manipulativos (desespiguillados), donde se pudo observar que el PNG se incrementó siempre que se aumentó la disponibilidad de N durante post floración, lográndose incrementos en el PNG entre *ca.* 9 y 25%, similares a los observados en trabajos previos donde se fertilizó trigo próximo a la floración (Bly y Woodard 2003; Varga y Svecnjak; 2006) o donde se removieron la mitad de los granos sea en trigo (Bancal, 2009; Dordas, 2009) o en cebada (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997; Savin et al., 2006). Similar a lo observado en trabajos previos con diferentes condiciones potenciales de rendimiento y estreses durante el llenado de granos (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997; Martre et al., 2003; Dordas, 2012), los resultados de la presente tesis muestran una fuerte limitación por N durante el llenado de granos tanto en cebada como en trigo. Dicha limitación nitrogenada fue más acentuada cuanto más temprano en el periodo de llenado el incremento en la fuente nitrogenada por grano (tratamientos de desespiguillado a los 10 vs. 20 días). Trigo fue el que mostró las mayores respuestas a los incrementos de la disponibilidad de N durante post floración respecto a cebada, a pesar de ser cebada la que mostró los menores valores de PNG en las situaciones control. Estos resultados descartan la suposición surgida del Capítulo 3 de esta tesis, de que cebada podría estar más limitada por nitrógeno que trigo durante el llenado de los granos, por lo que las diferencias entre ambas especies parecen ser constitutivas de cada una de ellas (*i.e.*, las diferencias entre ambas especies parecen propias de las mismas, más allá del tratamiento realizado) (Martre et al., 2003). A su vez, la marcada limitación en la fuente nitrogenada a diferencia de lo observado con el carbono, avala que la dinámica de carbono y N son independientes entre sí (Jenner, 1991), dado que las mismas se desacoplan ante aumentos de la fuente nitrogenada,

coincidiendo con los pocos trabajos previos que han analizado tanto la dinámica de N como la de carbono al mismo tiempo en cebadas de dos y seis hileras (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997) y trigo (Martre et al., 2003).

4.5 Conclusiones

En conclusión, analizando la dinámica de acumulación de carbono y N durante post floración en cebada y trigo, se observó que en los dos cultivos la relación existente entre ambas dinámicas parece ser constante a lo largo del llenado. Sin embargo, la dinámica de acumulación de carbono y N son independientes una de la otra, ya que se observó que ambos cultivos no están fuertemente limitados por fuente de carbono, pero sí lo están por fuente nitrogenada. A su vez, al igual que lo observado en el Capítulo 3 de esta tesis, ambos cultivos bajo estudio presentaron diferentes valores de contenido y porcentaje de nitrógeno en los granos entre sí, siendo mayor en trigo que cebada, pero de los dos fue el cultivo de trigo el que mostró las mayores limitaciones por nitrógeno durante el llenado de los granos, dado la mayor respuesta al incremento en la disponibilidad de N en esta etapa. No poseo conocimiento de trabajos en los cuales en forma conjunta se haya evaluado para ambas especies, creciendo conjuntamente en similares condiciones ambientales, su grado de limitación por nitrógeno. Conocer estas diferencias entre especies nos permitiría a futuro diseñar estrategias de manejo particulares para cada uno de estos cultivos y así maximizar no solamente el rendimiento sino también el contenido de N y consecuentemente la calidad de los mismos.

LA FERTILIZACIÓN NITROGENADA Y SU MOMENTO DE APLICACIÓN
MODIFICAN LA CALIDAD COMERCIAL E INDUSTRIAL DE TRIGO PAN Y
CEBADA CERVECERA^{5.1}

^{5.1}Parte del contenido de este capítulo fue publicado en:

Alzueta, Ignacio; Abel Farroni, Daniel J. Miralles y L. Gabriela Abeledo (2012): “Tipo de proteínas y calidad reológica en granos de trigo pan ante variaciones en la disponibilidad de nitrógeno en suelo”. XXIX Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, realizada desde el 17 al 20 de Septiembre de 2012 en la Ciudad de Mar del Plata, Provincia de Buenos Aires, República Argentina.

Alzueta, Ignacio; L. Gabriela Abeledo y Daniel J. Miralles (2008): “Impacto de la fertilización nitrogenada y el momento de aplicación sobre la calidad comercial y reológica en trigo pan (*Triticum aestivum* L.)”. VII Congreso Nacional de trigo, realizado del 2 al 4 de Julio de 2008, en la ciudad de Santa Rosa, Provincia de La Pampa, República Argentina.

5.1. Introducción

Debido a la composición de sus granos, la cual permite que los mismos sean industrializados y luego formen parte de la alimentación humana, trigo y cebada son dos de los cereales más producidos en el mundo (FAO, 2012). En nuestro país, el principal destino del cultivo de trigo es la industria harinera, mientras que en el caso de cebada tradicionalmente lo ha sido la industria maltero-cervecera, si bien en los últimos años ha incrementado notablemente el mercado de cebada forrajera (MAGyP, 2011). La calidad del trigo pan está principalmente determinada por las proteínas de reservas que forman el gluten, el cual permite que el proceso de panificación sea posible. La cantidad y proporción de cada una de las proteínas que forman el gluten (*i.e.*, gluteninas y gliadinas) que se alcanzan en cada lote de granos de trigo depende principalmente de dos factores: el genotipo y el ambiente que exploró el cultivo durante su ciclo, sumado al grado diferencial de respuesta que presenta cada genotipo ante modificaciones en el ambiente (interacción genotipo x ambiente). A diferencia de sus principales competidores, actualmente el sistema de oficial de Argentina (SAGyP; 1994) no le permite garantizar a sus clientes consistencia y homogeneidad en la calidad de sus embarques (Otamendi, 2004), debido a que no cuenta con un sistema de segregación del producto estable y eficiente (Cuniberti, 2001; Otamendi, 2004). Los sistemas de clasificación más eficientes (*i.e.*, Canadá, EEUU, Australia) están basados en las diferencias genotípicas de los materiales usados en relación al tipo de industrialización del trigo (pan, fideos, galletitas, etc.), duración de los ciclos (invernales o primaverales) y color de los granos (rojo, ámbar, etc.), y consideran a su vez la segregación por ambientes en los cuales se producen estos genotipos (AWB, 2009; CGC, 2009). Si bien, en Argentina, la Comisión Nacional de Semillas (CONASE) propuso un sistema de segregación, más simple que el de sus competidores, basado en diferenciar el trigo

producido genotípicamente en tres (3) grupos de acuerdo a su comportamiento industrial y para cada una de la regiones productoras de trigo (Grupo 1- trigos correctores para panificación industrial, Grupo 2- trigos para panificación tradicional con más de 8 horas de fermentación y Grupo 3- trigos para panificación directa con menos de 8 horas de fermentación; Cuniberti., 2004), algunas evidencias indican que es riesgoso poseer un sistema basado solo en el genotipo como principal fuente de clasificación debido a la fuerte interacción que el genotipo presenta con el ambiente al cual se expone, siendo la disponibilidad de N para el cultivo uno de los factores ambientales que más fuertemente modifican la calidad final de los mismos (Bly y Woodard, 2003; Loewy, 2004; Loewy, 2005; Varga y Svečnjak, 2006). En este sentido, Mortarini et al. (2004) observaron que las categorías de pre-clasificación de los trigos en grupos de calidad considerando solo el genotipo pueden sufrir fuertes modificaciones dependiendo del ambiente, de modo que un genotipo clasificado dentro de un grupo de alta calidad podría pasar a una calidad menor en función del ambiente explorado o viceversa. Estos cambios de los materiales en cuanto a su calidad en función de las variaciones en el ambiente es un aspecto poco explorado dado que tradicionalmente el análisis de la generación del rendimiento y la calidad se han estudiados como compartimentos estancos e independientes.

Por otro lado, tradicionalmente en Argentina el mercado de cebada cervecera es principalmente regulado por la industria maltera. La calidad maltera es un carácter complejo, dependiente de la interacción de características individuales expresadas durante el desarrollo del grano y durante el proceso industrial (Thomas et al., 1993; Aguinaga, 2003). Del primero resultan las diferencias en la estructura del endosperma y su composición (*e.g.*, cantidad de β -glucanos y hordeínas), mientras que del proceso de malteo derivan principalmente la producción de enzimas hidrolíticas y sus efectos sobre

las células del endosperma y sus componentes de reserva. Tradicionalmente, el manejo de la fertilización nitrogenada, comúnmente realizada por los productores para aumentar los rendimientos, suele determinar incrementos en el porcentaje de proteína de los granos por encima de los requerimientos de la industria, la cual requiere valores óptimos de entre 10 y 11% de proteínas, aunque existe una tolerancia hasta 12% (Lazzari et al., 2005). En los últimos tiempos, con la introducción de cultivares de alto potencial de rendimiento, se ha incrementado el número de partidas con contenidos de N en grano inferiores al demandado por la industria maltera (Passarella et al., 2003), generando el rechazo de la misma, asociado a un efecto dilución del N en el grano como consecuencia del aumento de rendimiento (Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Prystupa et al., 2008). El efecto que tiene el ambiente (*e.g.*, fertilización nitrogenada) sobre estos caracteres de la calidad maltera continúan siendo parcialmente comprendidos (Lazzeri y Shewry, 1993; MacLeod, 2000; Aguinaga, 2003).

Teniendo en cuenta que los incrementos observados en el rendimiento, sea por efecto del mejoramiento genético y/o del manejo agronómico de los cultivos, se encuentran asociados, en términos generales, a disminuciones en el contenido de N en grano (Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Bogard et al., 2010), en los últimos tiempos se determinó la necesidad de incrementar el N disponible para los cultivos y el impacto de la fertilización en los planteos de producción agrícola, ya que no sólo se requiere incrementar el rendimiento (por medio de fertilizaciones tempranas en el ciclo) sino también generar herramientas para optimizar el contenido de N en grano utilizando por ejemplo la fertilización alrededor de floración como estrategia para aumentar la disponibilidad de N durante el llenado de los granos (Bly y Woodard, 2003; Loewy, 2004; Lazzari et al., 2005; Varga y Svečnjak, 2006).

Este capítulo responderá al objetivo específico b) e hipótesis 6 de esta tesis (ver Capítulo 1), analizándose cómo los cambios en la oferta nutricional modifican los parámetros que definen la calidad industrial en genotipos de trigo clasificados previamente como de distinto grupo de calidad, y en cebada. A diferencia de los anteriores capítulos de esta tesis, se analizará en forma separada trigo pan de cebada cervecera, dado el diferente uso industrial que tiene cada especie. Este aspecto reviste fuerte relevancia dentro de la presente tesis ya que no se conocen muchos trabajos previos sobre el tema, que hayan sido realizados bajo condiciones de campo en cultivares de trigo caracterizados *a priori* como de diferentes grupos de calidad (Cap. 1) y en cultivares de cebada cervecera con destacado potencial de rendimiento.

5.2. Materiales y Métodos

5.2.1. Condiciones generales, tratamientos y diseño experimental

Con el fin de lograr los objetivos propuestos, se llevaron a cabo experimentos desde 2006 hasta 2008 en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Universidad de Buenos Aires (34 ° 35 'S, 58 ° 29' O). Los experimentos fueron llevados a cabo bajo condiciones de campo sobre un suelo franco arcillo limoso (Argiudol vértico) durante las estaciones de crecimiento de 2006 (Exp. 2.I), 2007 (Exp. 2.II) y 2008 (Exp. 2.III). La estructura general de estos experimentos, tal lo detallado en el Capítulo 2 de la presente tesis, consistió en combinar diferentes cultivares de trigo y cebada, con dos niveles de N en el suelo a la siembra (N inicial del suelo más N fertilizado) nombrado como disponibilidades de N "bajo" (N0) o "alto" (N1) con dos niveles de N durante post floración (Nf), nombrado como "sin agregado de N en post floración" (Nf0) o "con agregado de N en post floración" (Nf1), ya que la dosis de N post floración se aplicó la mitad con fertilizantes foliares y la otra mitad como urea diluida en el suelo (ver Cuadro 5.1 para más detalles). Los cultivares utilizados en cada

experimento fueron elegidos teniendo en cuenta sus similitudes en el tiempo a floración (FL), y en el caso del trigo a que cada uno de los cultivares utilizados según una clasificación preexistente (PRONACATRI, 2006) pertenecía a un grupo de calidad diferente (Cuadro 5.1) y a que representan el grupo de cultivares más utilizados por los agricultores en Argentina al momento de iniciarse estos experimentos. Se utilizó Buck 75 Aniversario como cultivar representante del grupo de calidad 1 (GC1), a Baguette 13 del grupo de calidad 2 (GC2), y a Klein Chajá del grupo de calidad 3 (GC3). En el caso de la cebada se incluyeron sólo cebadas de dos hileras porque representan el 100% de los cultivares utilizados por la industria cervecera en Argentina y particularmente el cultivar Scarlett, el cual ocupa aproximadamente el 85% del área cultivada con cebada en Argentina y es, a su vez, un cultivar de amplia difusión a nivel mundial (Cattaneo, 2011).

Los experimentos se sembraron en fechas típicas para región pampeana a una densidad de aproximadamente 300 pl m⁻². Dentro de cada año experimental, las parcelas se dispusieron en un diseño de parcelas divididas con tres repeticiones, donde las parcelas principales fueron asignadas a los diferentes niveles de N utilizados a la siembra y los cultivares fueron asignados al azar dentro de las parcelas principales y dentro de cada una de ellos el Nf se asignó en sub-sub parcelas. Cada unidad experimental (sub-parcelas) fue de 3 m de ancho por 4 m de largo.

En cada uno de los experimentos (Exp. 2.I, 2.II y 2.III), la cantidad inicial de N mineral (medido como NO₃⁻) se evaluó para los primeros 60 cm del suelo, previo a la siembra de los mismos. De ser necesario, las parcelas fueron fertilizadas con urea (46:0:0) para alcanzar los niveles de N objetivos (Cuadro 5.1). Los experimentos se llevaron a cabo bajo condiciones no limitantes de agua y sin la presencia de malezas, plagas o enfermedades.

Cuadro 5.1. Resumen de los diferentes experimentos realizados a campo utilizados para el presente capítulo. Se indica el nombre del experimento (Exp), año experimental, fecha de siembra (FS), densidad de plantas (DS; pl m⁻²), los códigos de los tratamientos de nitrógeno (TN) en relación con el nivel de nitrógeno del suelo a la siembra (nitrógeno natural más fertilizante, Ni, kg N ha⁻¹), los códigos de los tratamientos de nitrógeno en floración (TNf) en relación con la dosis de fertilizante nitrogenado en floración (Nf; kg de N ha⁻¹) y los cultivares de trigo (T) y cebada (C) utilizados.

Exp	Año	FS	DS	TN	Ni	TNf	Nf	Cultivares
Exp 2.I	2006	12 de agosto	320	N0	60			Buck 75 Aniversario (B75, T)
								Baguette 13 (Bg13, T)
				N1	150			Klein Chajá (Kcha, T)
								Scarlett (Sca, C)
Exp 2.II	2007	12 de julio	305	N0	90			Buck 75 Aniversario (B75, T)
								Baguette 13 (Bg13, T)
				N1	190			Klein Chajá (Kcha, T)
								Scarlett (Sca, C)
Exp 2.III	2008	15 de julio	305	N0	70			Buck 75 Aniversario (B75, T)
								Baguette 13 (Bg13, T)
				N1	170			Klein Chajá (Kcha, T)
								Scarlett (Sca, C)

5.2.2. Mediciones y análisis

Una vez que el cultivo superó el estado de madurez fisiológica (MF), se determinó la humedad de los granos cada 2 días utilizando un higrómetro Delver modelo HD-1000 DD. Cuando los granos alcanzaron el nivel de humedad comercial de 14% (SAGyP, 1994), se cosecharon todas las espigas de cada una de las parcelas a mano, se las trilló y acondicionó para que sean evaluados los indicadores de calidad comercial e industrial en laboratorio.

La molienda de las muestras de granos y las determinaciones de calidad comercial e industrial de las muestras de granos de trigo pan de los experimentos 2.I

(2006), 2.II (2007) y 2.III (2008), se realizaron en los laboratorios de la Cámara Arbitral de la Bolsa de Cereales de Buenos Aires y fueron:

- *Peso hectolítrico de los granos (PHG)*: es el peso de un determinado volumen de granos utilizando una balanza de Schopper y se expresa en kg hl^{-1} (Norma ISO 7971, 1995).
- *Porcentaje de proteínas (PPG)*: determinada a 13,5% de humedad, determinado a través de espectrometría en el infrarrojo cercano (NIR; IRAM 15879-2, 1999).
- *Gluten húmedo (Gluten H, %)*: es un producto visco-elástico constituido principalmente por agua y proteínas insolubles en agua. La determinación del mismo se realizó mediante el método de lavado automático (Norma IRAM 15864, 2007).
- *Alveograma*: Se preparó una masa, de contenido de humedad constante, a partir de la muestra de harina y de una solución de cloruro de sodio 2,5% p/v, bajo ciertas condiciones de temperatura (24 °C) y amasado en un alveógrafo Chopin. Luego de un proceso de insuflado con aire se generaron cinco gráficos, a partir de los cuales se obtuvo una curva promedio. Sobre esta última se calcularon los parámetros que indican la tenacidad (P), extensibilidad (L), la relación P/L y la fuerza o trabajo (W) necesario para insuflar la masa (Norma IRAM 15857, 1995). Para cuantificar la calidad de la masa se tomaron como valores de referencia de P, L, y W los detallados en el Cuadro 5.2.

Cuadro 5.2. Parámetros de referencia para cuantificar la calidad de la masa de trigo pan medido a través del Alveograma de Chopin (AAPROTRIGO; 1996).

Fuerza de la masa (W)	Superior >320 Aceptable 250-320 Inferior <250
Equilibrio P/L	Superior 1,0 - 1,5 Aceptable 0,7 - 1,0 y 1,5 - 2,0 Inferior <0,7 y >2,0

A partir del análisis de los parámetros de calidad industrial en los experimentos 2.II y 2.III, se seleccionaron los cultivares de trigo con mayor y menor respuesta a los tratamientos de fertilización nitrogenada para identificar cual fue el contenido de gluteninas y de gliadinas en sus granos. Estos análisis se realizaron a través del método de RP-HPLC (Huebner y Bietz, 1993). Para ellos se utilizó un sistema Hewlett-Packard 1050 HPLC, con una bomba cuaternaria, automuestreador y detector de UV a 210 nm, perteneciente al INTA Pergamino. Utilizando el software HP ChemStation 3.0, se cuantificó la cantidad presente de cada tipo de proteína. Para ello, se estimó el área bajo la curva (ABC) de las dos fracciones de proteínas respecto a la cantidad de proteína en la muestra inyectada a la columna, comparados con curvas de calibración.

Las determinaciones de calidad comercial e industrial de las muestras de granos de cebada cervecera de los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008) se realizaron en los laboratorios de Maltería y Cervecería Quilmes SA, en Tres Arroyos, provincia de Buenos Aires, y fueron:

- *Proteína Total*: se determinó a través de espectrometría en el infrarrojo Foss – Tecator (EBC, 1998).
- *Clasificación*: se colocaron 100 gramos de granos de cebada en el interior de una calibradora Sortimat de Pfeuffer GmbH. Se encendió la máquina durante 5 minutos. Se recogió en las bandejas correspondientes la muestra retenida por cada zaranda (2,8 mm, 2,5 mm, 2,2 mm) y se pesó cada fracción. El calibre se definió como el porcentaje de granos que quedó retenido sobre una zaranda de 2,5 mm, es decir, resulta de la suma del porcentaje retenido sobre zarandas de 2,8 mm más 2,5 mm (EBC, 1998).
- *Micromalteos*:
 - *Extracto (% s/s)*: Se definió como el total de sustancias solubles de malta obtenidas a partir de una maceración con un programa de tiempos y temperaturas determinado. El

extracto está formado por hidratos de carbono, compuestos nitrogenados, vitaminas y sales, que han sido solubilizados durante la maceración. El objetivo del análisis es la determinación del potencial de malta para producir solubles de mosto (denominado mosto Congreso; EBC, 1998) por un programa estándar de maceración. Este procedimiento también fue usado para la determinación de la velocidad de filtración (min), pH del mosto, viscosidad del mosto (milí Pascal por segundo; mPa s), y contenido de nitrógeno amino libre (FAN; mg L⁻¹).

-Dureza de Malta (Newton-metros; Nm): Con un Farinógrafo Brabender se midió el momento (fuerza x distancia) necesario para moler una muestra de malta. Este parámetro está íntimamente relacionado con la friabilidad de dicha muestra, y como ésta, es indicativo de la intensidad de modificación del endospermo.

-Atenuación límite aparente (ALA %): Se denomina así a la disminución de la densidad del mosto, cuando el mismo es puesto en contacto con levaduras en condiciones de fermentación. Es la medida (en %) de la intensidad de fermentación, un mosto será de mayor calidad cuando mayor sea su fermentabilidad, y presente la cantidad suficiente de aminoácidos en solución para el desarrollo óptimo de las levaduras (EBC, 1998).

-Índice de Hartong (Vz 45°C): Es un parámetro que indica la intensidad potencial de acción de las enzimas proteolíticas desarrolladas durante el proceso de malteo. Se realizó una maceración a 45 °C, que es la temperatura óptima de las enzimas proteolíticas, durante 1 hora (mosto Hartong). Por ese motivo, el extracto generado en tales condiciones (en % s/s) está compuesto fundamentalmente por sustancias nitrogenadas como producto de la disolución de proteínas complejas (EBC, 1998).

-Beta-glucanos: La cantidad y el peso molecular en la malta afectan a las viscosidades del mosto y la cerveza, así como en la filtración y también tienen que ver con la turbidez en cerveza.

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos fueron testeadas mediante un análisis de varianza estándar con las interacciones de primer nivel, en cada experimento. En este capítulo se analizaron las especies por separado y se evaluó el efecto del nitrógeno y los cultivares en cada año de experimento por separado. Cuando el análisis de varianza reveló diferencias significativas, los valores medios de cada tratamiento se compararon mediante el test de Tukey con un nivel de significancia de $\alpha < 0,05$. El software utilizado para el análisis estadístico fue INFOSTAT Profesional v.1.1 (2009).

5.3. Resultados

5.3.1. Calidad comercial e industrial de trigo pan

El peso hectolítrico de los granos (PHG) presentó diferencias significativas entre los cultivares de trigo en los tres años analizados ($p < 0,05$; Cuadro 5.3), siendo Bg13 (GC2) y B75 (GC1) los que mostraron los mayores valores de PHG (*ca.* 81 kg hl⁻¹), mientras que Kcha (GC3) fue, en todos los años, el que mostró los menores valores (*ca.* 78 kg hl⁻¹). Por su parte, tanto la disponibilidad de Ni como la Nf, tuvieron efectos significativos ($p < 0,05$; *ca.* 15% de la varianza) sobre el PHG en los años donde el valor medio fue menor (2006 y 2008), incrementando el PHG finalmente alcanzado (Cuadro 5.2.).

Cuadro 5.3. Peso hectolítrico de los granos (PHG; kg hl⁻¹), porcentaje de proteína de los granos (PPG; %) y porcentaje de gluten húmedo (Glu H; %), para los genotipos de trigo B75 (GC1), Bg13 (GC2) y Kcha (GC3), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Cultivar	Ni	Nf	2006			2007			2008		
			PHG (kg hl ⁻¹)	PPG (%)	Glu H (%)	PHG (kg hl ⁻¹)	PPG (%)	Glu H (%)	PHG (kg hl ⁻¹)	PPG (%)	Glu H (%)
B75	N0	Nf0	77,5 ab	11,0 b	22,0 d	83,0 ab	9,7 d	22,0 cde	77,5 c	9,8 ef	20,6 d
		Nf1				83,3 ab	11,9 ab	29,9 ab	79,3 abc	12,1 bc	29,3 ab
	N1	Nf0	79,0 ab	12,7 a	28,7 b	83,7 ab	10,7 c	25,4 bc	79,6 abc	12,2 abc	27,3 bc
		Nf1				84,5 a	12,4 a	31,7 a	81,5 ab	13,8 a	32,4 a
Bg13	N0	Nf0	76,8 b	9,7 c	18,2 e	84,2 a	8,7 e	19,8 de	79,0 abc	8,8 f	0,0 e
		Nf1				84,0 ab	10,6 c	24,1 cd	80,7 abc	10,9 cde	24,4 cd
	N1	Nf0	78,6 a	11,6 b	25,2 c	84,0 ab	9,5 de	19,9 de	80,7 abc	11,4 bcd	25,5 bc
		Nf1				83,5 ab	11,2 bc	26,9 abc	81,6 a	12,5 abc	29,0 abc
Kcha	N0	Nf0	72,2 c	11,4 b	25,6 c	81,2 ab	9,5 de	19,2 de	77,0 c	9,8 ef	20,4 d
		Nf1				80,2 b	11,2 bc	21,8 cde	78,4 abc	11,2 bcde	24,7 cd
	N1	Nf0	73,2 c	12,9 a	34,0	81,7 ab	9,0 de	17,9 e	77,8 bc	12,0 bc	27,0 bc
		Nf1			a	81,2 ab	11,4 bc	23,9 cd	78,2 abc	12,7 ab	27,8 bc
B75			78,3 a	11,9 a	25,4 b	83,6 a	11,1 a	27,3 a	79,5 a	12,0 a	27,4 a
Bg13			77,7 a	10,7 b	21,7 c	83,9 a	10,0 b	22,7 b	80,5 a	10,9 b	19,7 c
Kcha			72,7 b	12,1 a	29,8 a	81,1 b	10,3 b	20,7 b	77,8 b	11,5 ab	25,0 b
N0			75,5 b	10,7 b	21,9 b	82,6 a	10,3 a	22,8 a	78,6 b	10,4 b	19,9 b
N1			76,9 a	12,4 a	29,3 a	83,1 a	10,7 a	24,3 a	79,8 a	12,4 a	28,2 a
Nf0						82,9 a	9,5 b	20,7 b	78,6 b	10,7 b	20,1 b
Nf1						82,8 a	11,5 a	26,4 a	79,9 a	12,2 a	27,9 a
Cv			**	**	**	*	*	*	*	*	*
Ni			*	*	*	ns	ns	ns	*	*	*
Nf						ns	**	**	*	**	**
Cv*Ni			ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	**
Cv*Nf						ns	ns	ns	ns	ns	**
Ni*Nf						ns	ns	ns	ns	*	**
Cv*Ni*Nf						ns	*	ns	ns	ns	**

ANVA: ns p>0,05; * p<0,05; ** p<0,0001.

Las variaciones en el porcentaje de proteínas de los granos (PPG) determinada a través de NIR coincidió con lo observado en los Capítulos 3 y 4 de esta tesis sobre el porcentaje de N en grano, ya que se observaron diferencias producto de los cultivares utilizados (*ca.* 21% de la varianza) y principalmente por cambios en la disponibilidad de Ni y Nf (*ca.* 85% de la varianza). Se observó que el cultivar identificado previamente como GC1 (B75), obtuvo los mayores valores medios de PPG para todos los años analizados (*ca.* 11,6 %), pero fue levemente superado por el genotipo del GC3 (Kcha) en 2006 ($p>0,05$; 12,1 vs. 11,9%, respectivamente; Cuadro 5.3.), mientras que este último superó en todos los años al cultivar caracterizado como del GC2 (Bg13; Cuadro 5.2.). Aumentos en la disponibilidad de Ni incrementaron en promedio el nivel de PPG en *ca.* 13% ($p<0,05$), mientras que el tratamiento Nf1 lo hizo en *ca.* 15% respecto a Nf0 (Cuadro 5.3; Exp. 2.II y 2.III). La respuesta, en ambos momentos de fertilización, fue mayor en los cultivares del GC1 y GC2 que en el cultivar del GC3 (13 vs 9%, respectivamente).

Las diferencias en el porcentaje de gluten húmedo (Glu H; %) entre cultivares y tratamientos de disponibilidad nitrogenada, mostraron una tendencia similar al del PPG. A su vez, el Glu H mostró una relación lineal positiva y significativa con el PPG (r^2 : 0,84; $p<0,001$; Figura 5.2), indicando que este último es un muy buen predictor del Glu H. Las diferencias entre cultivares en el Glu H, aportaron *ca.*33% de la varianza total, mientras que las fertilizaciones al inicio y en floración explicaron el *ca.* 28% y 33% de esa varianza, respectivamente. El cultivar del GC1 fue el que mostró los mayores valores medios de Glu H, los cuales fueron *ca.* 5 y 20% mayores a los del GC 3 y GC2, respectivamente (Cuadro 5.3). El cultivar del GC2 en el tratamiento N0Nf0 durante el año 2008, debido a su bajo PPG, no generó un gluten que ligue lo suficiente para

medios de W mayores en todos los años estudiados, respecto al cultivar del GC2 (ca.22%) y al cultivar del GC3 (ca.33%).

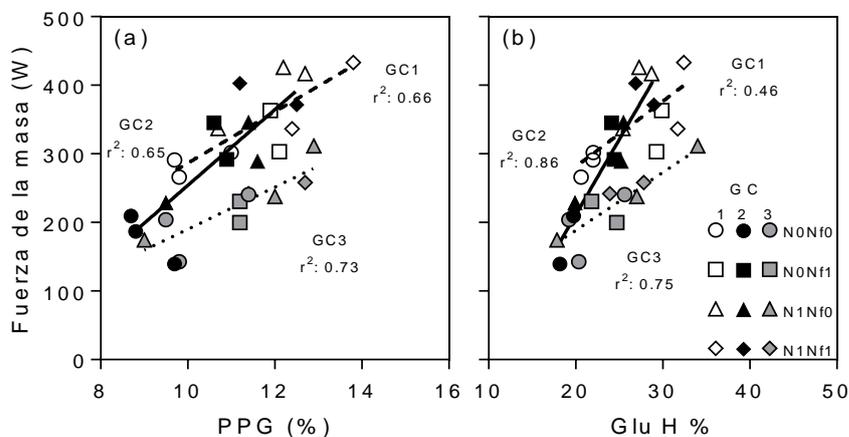


Figura 5.2. Relación entre la fuerza de la masa (W , $J 10^{-4}$) con (a) el porcentaje de proteína en grano (PPG) y (b) el porcentaje de gluten húmedo (Glu H), para los genotipos de trigo B75 (GC1, línea cortada), Bg13 (GC2, línea llena) y Kcha (GC3, línea punteada), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008).

Incrementos en el Ni (N1), mostraron una respuesta en los valores de W que variaron desde ca. 4% en 2007 hasta un 33% para 2006 y 2008 ($p < 0,05$), siendo el cultivar del GC2 el que mostró la mayor respuesta al aumento del Ni (ca. 38%) respecto al cultivar del GC1 (ca. 27%) y el del GC3 (19%; Cuadro 5.4). Mientras que la aplicación de fertilizantes nitrogenados en floración generó incrementos en el parámetro W de ca. 25% en 2007 y ca.15% en 2008. El cultivar del GC2 fue el que mostró las mayores respuestas en W a la fertilización cercana a la floración, incrementando el valor del parámetro W ca. 34%, respecto al ca. 5 y 6% del GC1 y GC3, respectivamente (Cuadro 5.4).

En cuanto a los componentes de la fuerza de la masa (W), se observó que las diferencias en el parámetro de tenacidad de la masa (P) estuvieron principalmente relacionadas con el efecto genotipo (ca. 28% de la varianza total). A su vez, se observó

que el cultivar del GC1 mostró valores de P que fueron *ca.* 15% menores (*ca.* 99 mm H₂O) que los de los cultivares del GC 2 y 3 (*ca.* 116 y 109 mm H₂O, respectivamente) en todos los ensayos (Cuadro 5.4). Por su parte, cambios en la disponibilidad de Ni y Nf, no provocaron grandes cambios en P siendo *ca.* 4% mayor en el caso de N1 comparado con N0 y *ca.*-4% para Nf1 respecto a Nf0 (Cuadro 5.4). Entre años no siempre fueron significativas las diferencias en P (Cuadro 5.4).

El parámetro de extensibilidad de la masa (L) mostró diferencias significativas tanto entre cultivares (*ca.* 58% de la varianza total) como por cambios en la disponibilidad de Ni y Nf (*ca.* 20% de la varianza total cada uno de los momentos de fertilización). El cultivar del GC1 obtuvo los mayores valores medios de L (*ca.* 106 mm), siendo un 45 y 30% mayor que los observados en los cultivares del GC2 (*ca.* 59 mm) y GC3 (*ca.* 72 mm), respectivamente ($p < 0,05$; Cuadro 5.4). Incrementos en la disponibilidad inicial de N (N1) provocaron una respuesta en los valores de L que variaron desde *ca.* 3% en 2007 hasta un 33% para 2006 y 2008 ($p < 0,05$), siendo los GC 2 y 3 los que mostraron la mayor respuesta de L al aumento del Ni (*ca.* 38%) respecto al cultivar del GC1 (*ca.* 22%; Cuadro 5.4). Mientras que el Nf1 generó incrementos en el parámetro L de *ca.* 41% en 2007 y *ca.*19% en 2008. Siendo claramente el cultivar del GC2 el que mostró las mayores respuestas a la fertilización cercana a la floración, incrementando el valor del parámetro L *ca.* 40%, respecto al *ca.* 27% del GC1 y 15% del GC3 (Cuadro 5.4).

Cuadro 5.4. Fuerza de la masa (W, J 10⁻⁴), tenacidad de la masa (P; mm H₂O) y la extensibilidad de la masa (L; mm), para los genotipos de trigo B75 (GC1), Bg13 (GC2) y Kcha (GC3), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Cv	Ni	Nf	2006			2007			2008											
			W	P	L	W	P	L	W	P	L									
B75	N0	Nf0	302	b	104	b	71	bc	291	bc	103	cd	86	bc	266	cdef	82	a	95	bc
		Nf1							363	ab	104	cd	124	a	303	bcde	77	a	135	a
	N1	Nf0	417	a	109	ab	100	a	337	ab	116	bcd	89	b	426	ab	95	a	133	a
		Nf1							336	ab	94	d	124	a	433	a	94	a	144	a
Bg13	N0	Nf0	139	d	100	b	31	d	210	d	131	abc	37	e	187	ef	101	a	43	d
		Nf1							345	ab	143	ab	63	d	292	cde	104	a	70	c
	N1	Nf0	289	bc	123	a	54	c	229	cd	151	a	34	e	346	abcd	92	a	94	bc
		Nf1							403	a	136	abc	82	bcd	371	abc	89	a	111	ab
Kcha	N0	Nf0	241	c	104	ab	72	b	204	d	149	ab	34	e	143	f	92	a	42	d
		Nf1							231	cd	119	abcd	66	cd	200	ef	91	a	82	bc
	N1	Nf0	311	b	103	b	101	a	175	d	142	ab	30	e	238	def	84	a	107	abc
		Nf1							242	cd	123	abcd	63	d	258	cdef	101	a	92	bc
B75			359	a	106	a	85	a	332	a	104	b	106	a	357	a	87	a	127	a
Bg13			214	c	112	a	43	b	297	b	140	a	54	b	299	b	97	a	80	b
Kcha			276	b	104	a	87	a	213	c	133	a	48	b	210	c	92	a	81	b
	N0		227	b	103	b	58	b	274	a	125	a	68	a	232	b	91	a	78	b
	N1		339	a	112	a	85	a	287	a	127	a	70	a	345	a	93	a	114	a
	Nf0								241	b	132	a	52	b	268	b	91	a	86	b
	Nf1								320	a	120	b	87	a	309	a	93	a	106	a
	Cv		**		ns		*		**		**		**		**		ns		**	
	Ni		*		*		*		ns		ns		ns		*		ns		*	
	Nf								**		*		**		*		ns		*	
	Cv*Ni		*		*		ns		*		ns		ns		*		*		ns	
	Cv*Nf								**		ns		ns		ns		ns		ns	
	Ni*Nf								ns		ns		ns		ns		ns		*	
	Cv*Ni*Nf								*		ns		ns		ns		ns		ns	

ANVA: ns $p > 0,05$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,0001$.

Cuando se relacionó la fuerza de la masa (W) tanto con la tenacidad (P) como con la extensibilidad de la masa (L), se observó que solamente L, presentó una asociación significativa y positiva con W ($r^2: 0,58; P<0,05$). Pero al analizar la respuesta de cada cultivar por separado, se observaron diferencias entre cultivares de acuerdo a su GC, Bg13 (GC2) fue el cultivar que mostró las mayores respuestas al incremento en L con una pendiente de *ca.* $2,75 \text{ W L}^{-1}$ ($r^2: 0,76; p<0,05$), respecto al cultivar Kcha (GC3) que mostró una pendiente de $1,27 \text{ W L}^{-1}$ ($r^2: 0,56; p<0,05$) y el cultivar B75 (GC1), el cual no tuvo una relación significativa entre ambos parámetros ($p>0,05$; Figura 5.3).

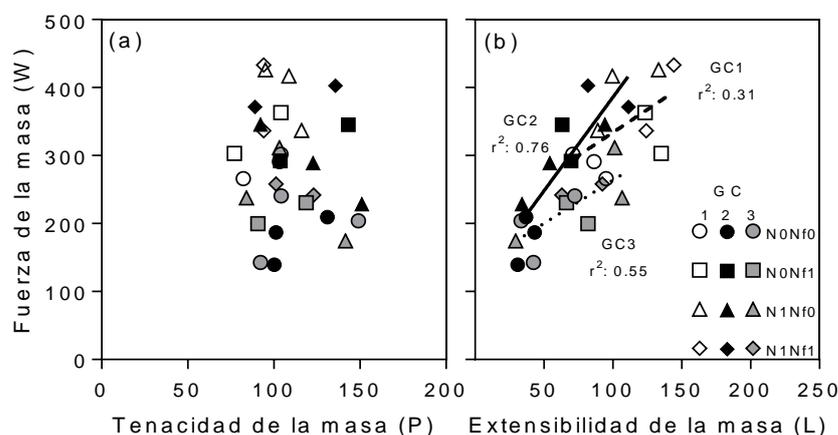


Figura 5.3. Relación entre la fuerza de la masa ($W, \text{J } 10^{-4}$) con (a) la tenacidad de la masa (P, mm) y (b) la extensibilidad de la masa (L, mm), para los genotipos de trigo B75 (GC1, línea cortada), Bg13 (GC2, línea llena) y Kcha (GC3, línea punteada), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.I (2006), 2.II (2007) y 2.III (2008).

Otro importante parámetro a tener en cuenta para definir la calidad de la harina producida es el equilibrio entre la tenacidad (P) y la extensibilidad (L), conocido como la relación P/L. Los valores obtenidos de esta relación muestran que existieron diferencias significativas tanto entre cultivares como por cambios en la disponibilidad de Ni o Nf. El cultivar del GC1 (B75) mostró valores de P/L medio de *ca.* 1,0, los cuales variaron entre años desde 0,7 en 2008 a 1,3 en 2006, pero por su parte el cultivar

del GC2 (Bg13) mostró valores medios de P/L de *ca.* 2,4, mostrando un rango de variación entre años de *ca.* 100% (1,5 a 3,0, para 2008 vs. 2007 y 2006), y finalmente el cultivar del GC3 (Kcha) fue el que mostró los rangos de P/L mayores entre años, pasando de 3,3 en 2007 a 1,2 en 2008 (*ca.* 175%). El aumento en la disponibilidad de Ni disminuyó la relación P/L, en promedio, *ca.* 20% para todos los años, si bien en el año 2007 la relación pareció no alterarse (Figura 5.4). Aumentos en la disponibilidad Nf provocaron disminuciones en la relación P/L de *ca.* 65%, mostrando disminuciones de *ca.* 40% en 2006 y 2008 y una respuesta máxima en 2007 con valores de P/L de la mitad (*ca.* 100%) en la situación Nf1, respecto a la situación Nf0 (Figura 5.4).

El valor de equilibrio P/L se relacionó con la fuerza de la masa (W) (Figura 5.4) y se lo comparó con valores de referencia tenidos en cuenta por la industria panadera para determinar la calidad industrial de los lotes de harina (Cuadro 5.2). El cultivar del GC1 mostró para los tres años en estudio, y bajo todas las disponibilidades nitrogenadas, valores que se encontraron en la zona de calidad aceptable o superior tanto para W como para P/L (Figura 5.4), mientras que los cultivares de los GC2 y GC3 mostraron cambios muy notorios en ambos parámetros producto de la fertilización nitrogenada al inicio o en floración y consecuentemente en la calidad finalmente lograda. Por su parte el cultivar del GC2, si bien fue el que evidenció en sus parámetros una calidad inferior en algunas de las situaciones ambientales (W bajos y P/L muy altos), fue el que mostró mejor respuesta al manejo nitrogenado para mejorar la calidad de su harina, pasando de situaciones como la N0Nf0 en las cuales su calidad fue inferior a las del GC3 a situaciones en las cuales su calidad se asemejó a la alcanzada por el cultivar del GC1 principalmente en las situaciones Nf1 (Figura 5.4). Finalmente el cultivar del GC3 mostró la mayoría de los valores de W dentro de la zona de calidad

inferior ($W < 250$) y de P/L en la zona inferior o aceptable, determinando una harina que se comportó casi siempre como de calidad inferior (Figura 5.4), dentro de dicho rango. Este cultivar mostró sus mejores combinaciones de W y P/L en las situaciones con alta disponibilidad de N, principalmente en las situaciones Nf1.

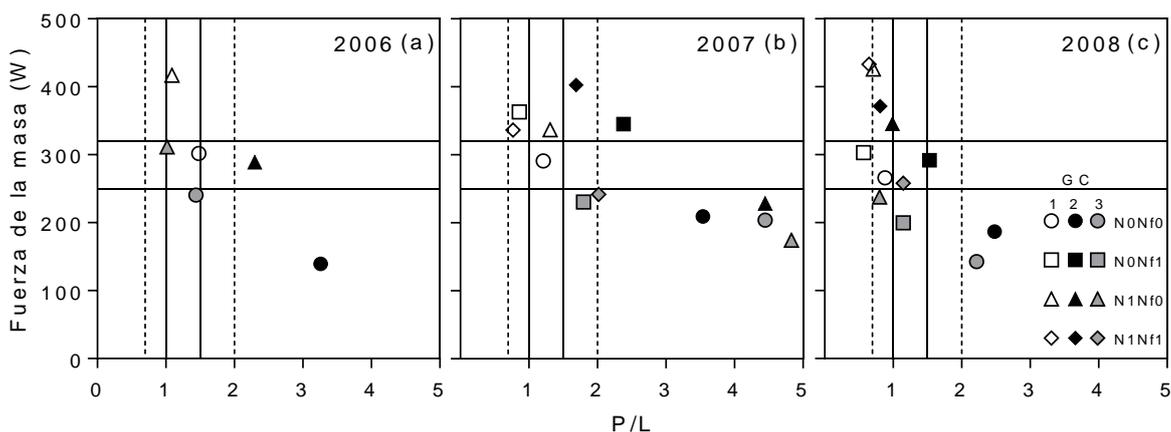


Figura 5.4. Relación entre la fuerza de la masa (W , $J 10^{-4}$) con la relación P/L, para los genotipos de trigo B75 (GC1), Bg13 (GC2) y Kcha (GC3), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos (a) 2.I (2006), (b) 2.II (2007) y (c) 2.III (2008). Las líneas enteras y cortadas pertenecen a los valores de referencia demandados por la industria para cada variable (ver Cuadro 5.2; AAPROTTRIGO; 1996).

Una vez analizada la calidad comercial e industrial de los granos de trigo pan, se seleccionaron los dos cultivares que mostraron las respuestas más contrastantes al manejo de la fertilización (B75 la menor y Bg13 la mayor respuesta) sobre variables de la calidad industrial y se evaluó a nivel bioquímico el perfil de cada tipo de proteína de reserva (gluteninas y gliadinas), durante el año 2007 y 2008. Los cambios en el área bajo la curva (ABC) de las gluteninas (GLU) -ABC GLU-, no mostraron asociación significativa alguna tanto con la fuerza de la masa (W) como con sus dos componentes, la tenacidad (P) y la extensibilidad (L) de la masa ($p > 0,05$). Sin embargo, se encontró una relación significativa para cada cultivar entre el ABC GLI y la fuerza de la masa

(W) y la extensibilidad de la misma (L) ($p < 0,05$; Figura 5.5). Tanto el ABC GLU como el ABC GLI del cultivar del GC2 (Bg13) mostraron incrementos en el tratamiento N1 respecto a N0 mayores (ca. 65 y 29%, para GLU y GLI) a los del cultivar del GC1 (B75; ca 35 y 20%). El Nf también incrementó el ABC de ambos tipos de proteínas pero en menor medida, siendo para el ABC GLU ca. 38 y 49% y para el ABC GLI ca. 14 y 29% para el GC1 y GC2, respectivamente. Por lo tanto, los cambios en la disponibilidad nitrogenada parecen haber incrementado la fuerza de la masa (W) por incrementos del ABC GLI, a través de incrementos en la extensibilidad de la masa (L) (Figura 5.5).

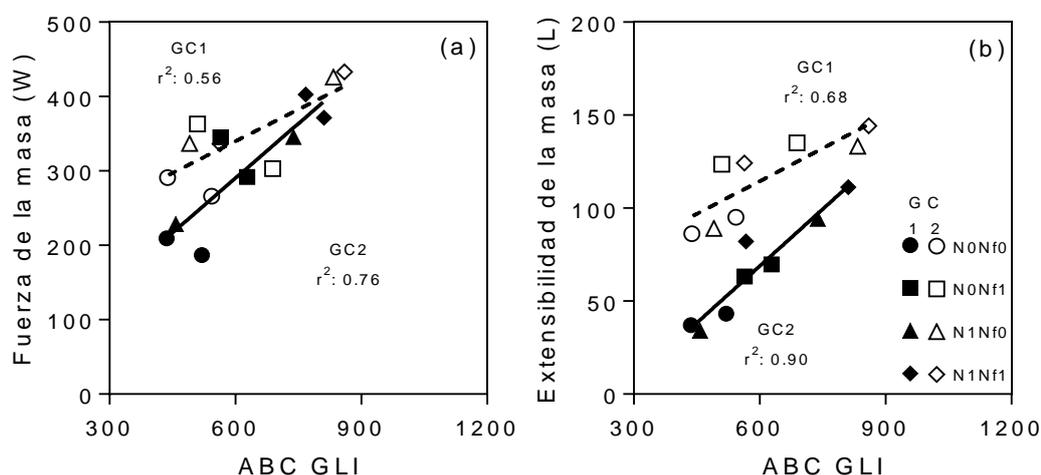


Figura 5.5. Relación entre la fuerza de la masa (W , $J \cdot 10^{-4}$) con el área bajo la curva de gliadinas (AUC GLI) determinadas por RP-HPLC, para los genotipos de trigo B75 (GC1, línea cortada) y Bg13 (GC2, línea llena), creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos (a) 2.II (2007) y (b) 2.III (2008).

5.3.2. Calidad comercial e industrial de cebada cervecera

Si bien no existieron diferencias significativas en el porcentaje de calibre de primera zaranda entre años y tratamientos, el incremento de disponibilidad nitrogenada al inicio del cultivo (Ni) mostró una disminución de ca. 8% ($p < 0,05$) en el calibre,

provocando por ejemplo en el Exp. 2.II que los valores alcanzados en la situación N1 estén por debajo del límite mínimo requerido por la industria maltera en cuanto a esta variable (Figura 5.6).

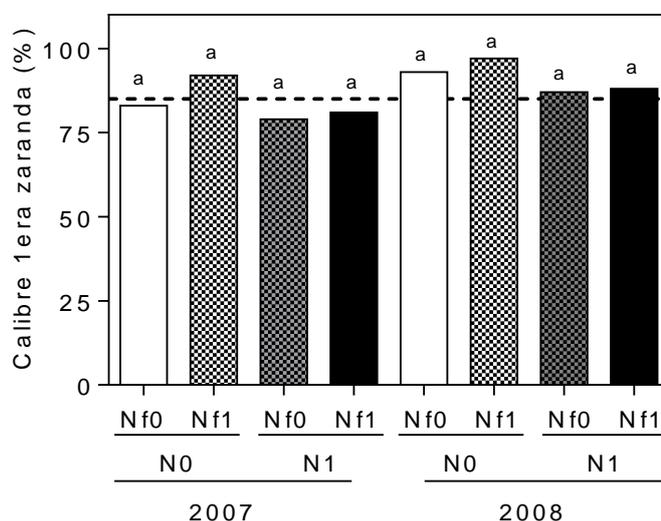


Figura 5.6. Porcentaje de granos con calibre en primera zaranda (>2,75 mm), para el genotipo de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). La línea punteada corresponde al valor de referencia utilizado por la industria para determinar calidad comercial (>85%; SAGyP; 1994).

El porcentaje de proteínas en granos (PPG) mostró efectos significativos producto tanto de Ni como Nf ($p < 0,05$; Figura 5.7). En ambos años experimentales se observó que a medida que se incrementó el N disponible total durante el ciclo del cultivo (Ni y Nf), el PPG aumentó, pasando de valores que se encuentran claramente por debajo del mínimo PPG requerido por la industria maltera en la situación NONf0 (ca. 7,9 %) a valores cercanos o que incluso superan el máximo permitido en la situación N1Nf1 (ca. 12,5%; Figura 5.7; Lazzari et al., 2005).

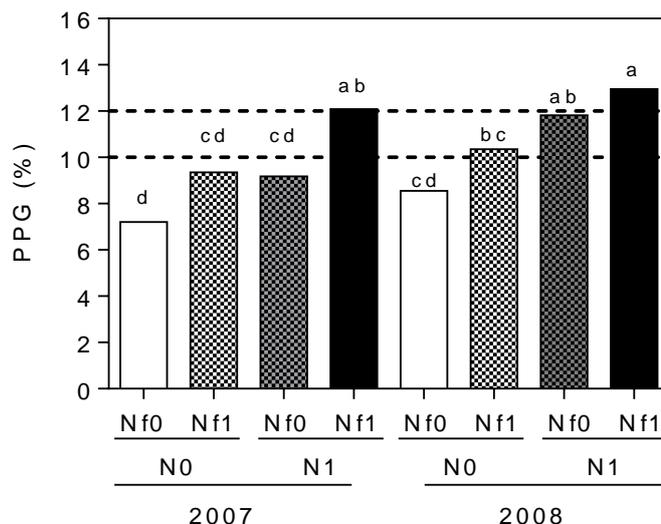


Figura 5.7. Porcentaje de proteína en grano (PPG), para el genotipo de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). Las líneas punteadas corresponden a los valores de referencia utilizados por la industria para determinar la calidad comercial (10% límite inferior y 12% límite superior; SAGyP; 1994; Lazzari et al., 2005).

Al realizarse los análisis de micro-malteo, se observó para los Exp. 2.II y 2.III que incrementos en la disponibilidad nitrogenada inicial o a floración tuvieron efectos significativos para los parámetros extracto de malta, aminoácidos libres en el mosto (FAN) y la dureza de la malta ($p < 0,05$; Cuadro 5.5). El extracto de malta mostró una relación lineal y negativa con el PPG, disminuyendo a medida que el PPG incrementó producto de aumentos en la disponibilidad de Ni y Nf (r^2 : 0,70; $p < 0,0001$; Figura 5.8). Sin embargo, fueron los tratamientos de Ni los que mostraron diferencias significativas para este parámetro ($p < 0,05$; Cuadro 5.5).

Cuadro 5.5. Extracto de malta (% s/s), tiempo de filtrado del mosto (min), viscosidad del mosto (mPa s), fermentabilidad potencial del mosto (ALA %), aminoácidos libres en el mosto (FAN; mg L⁻¹) y dureza de la malta (Nm), para el genotipo de cebada Sca, creciendo bajo diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). Dentro de cada columna y experimento, los valores seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes según el Test de Tukey ($\alpha < 0,05$).

Año	Ni (kg ha⁻¹)	Nf (kg ha⁻¹)	Extracto		Filtración		Viscosidad		ALA		FAN		Dureza de malta	
2007	90	0	84,4		35,3		1,81		83,8		146,3		71,0	
		40	82,9		37,7		1,72		83,4		173,0		79,5	
	190	0	83,9		35,0		1,79		83,6		165,3		76,4	
		40	81,5		40,0		1,72		83,2		205,0		91,7	
2008	70	0	81,4		28,3		1,58		84,0		111,7		80,9	
		40	79,8		20,8		1,52		84,0		140,7		89,5	
	170	0	81,8		25,0		1,56		84,6		136,0		89,3	
		40	78,5		19,2		1,46		84,6		160,3		104,0	
Año		2007	83,2	a	37,0	a	1,76	a	83,5	a	172,4	a	79,6	b
		2008	80,4	b	23,3	b	1,53	a	84,3	a	137,2	b	90,9	a
Ni		Bajo	82,9	a	30,9	a	1,69	a	84,0	a	139,8	b	79,4	b
		Alto	80,7	b	29,4	a	1,61	a	83,8	a	169,8	a	91,2	a
Nf		Bajo	82,1	a	30,5	a	1,66	a	83,8	a	142,9	b	80,2	b
		Alto	81,4	a	29,8	a	1,63	a	84,0	a	166,7	a	90,3	a
Año			*		*		ns		ns		*		*	
Ni			*		ns		ns		ns		*		*	
Nf			ns		ns		ns		ns		*		**	
Año*Ni			ns		ns		ns		ns		ns		ns	
Año*Nf			ns		ns		ns		ns		ns		ns	
Cv*Nf			ns		ns		ns		ns		ns		ns	
Ni*Nf			ns		ns		ns		ns		ns		*	
Año*Ni*Nf			ns		ns		ns		ns		ns		ns	

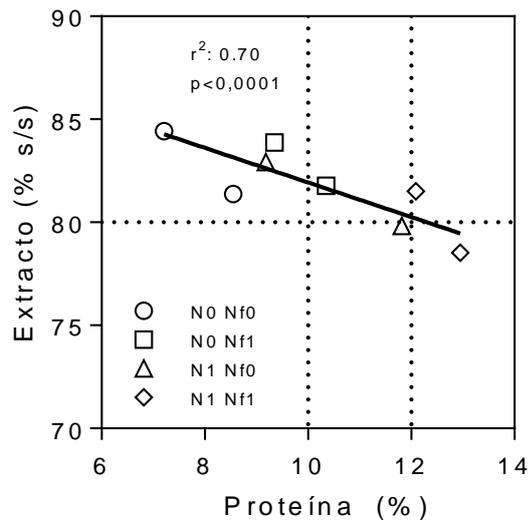


Figura 5.8. Relación entre el extracto de malta (% s/s) y el porcentaje de proteína en grano para el cultivar de cebada Sca, creciendo con diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). Las líneas punteadas corresponden a los valores de referencia utilizados por la industria para determinar la calidad industrial (10% límite inferior y 12% límite superior para PPG, y > 80 % para extracto de malta; SAGyP; 1994; Lazzari et al., 2005; Aguinaga, 2003).

La dureza de malta mostró una asociación positiva y significativa con el PPG ($r^2:0,87$; $p<0,05$; Figura 5.9.a), y estuvo negativamente relacionada con el extracto de malta ($r^2:0,84$; $p<0,05$; Figura 5.9.b). Tanto el parámetro FAN como la dureza de malta mostraron incrementos significativos con el Ni y el Nf ($p<0,05$; Cuadro 5.5), con valores de *ca.* 15 y 12% de dureza de malta y de *ca.* 18 y 15% de FAN mayores en los tratamientos N1 y Nf1 respecto a N0 y Nf0, respectivamente. Los mayores valores de dureza de malta y consecuentemente los menores de extracto de malta se observaron en la situación N1Nf1, la cual incluso cayó por debajo del mínimo porcentaje de extracto de malta tolerable por la industria.

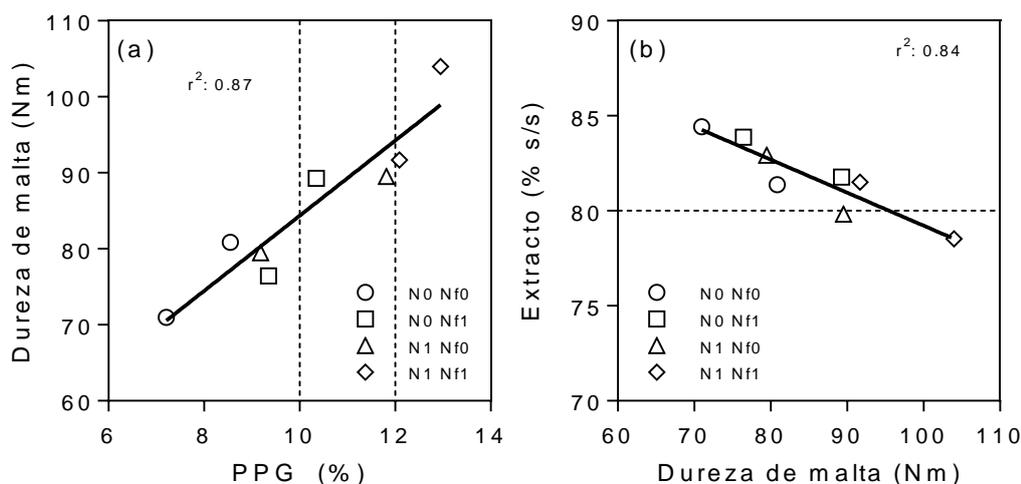


Figura 5.9. Relación entre (a) la dureza de malta y el porcentaje de proteína (PPG) y (b) el extracto de malta (% s/s) con la dureza de la malta (Nm), para el cultivar de cebada Scarlett, creciendo con diferentes disponibilidades de N inicial (N0, N1) y N en floración (Nf0, Nf1), para los experimentos 2.II (2007) y 2.III (2008). Las líneas punteadas corresponden a los valores de referencia utilizados por la industria para determinar la calidad comercial e industrial (PPG, 10% límite inferior y 12% límite superior; Extracto de malta, >80%; SAGyP; 1994; Lazzari et al., 2005; Aguinaga, 2003).

En los micro-maltes realizados durante 2008 se pudo evaluar a su vez el contenido de beta-glucanos en el mosto y se observó que el tratamiento N1 incrementó *ca.* 25% el contenido de beta-glucanos en el mosto, respecto a la situación N0 (*ca.* 23,7 vs. 18,2 mg L⁻¹, respectivamente), mientras que los aumentos en la disponibilidad de N en post floración (Nf1) también generaron incrementos en el contenido de beta-glucanos en el mosto de *ca.* 25% respecto a Nf0 (24,0 vs. 17,8 mg L⁻¹, respectivamente).

Finalmente los parámetros como el tiempo de filtrado del mosto (min), viscosidad del mosto (mPa s) y fermentabilidad potencial del mosto (ALA %) no mostraron efectos significativos de ninguno de los tratamientos nitrogenados llevados a cabo en este estudio ($p > 0,05$; Cuadro 5.5).

5.4. Discusión

Los resultados de este capítulo, junto a los previamente detallados en capítulos anteriores, referidos a la dinámica del N en el cultivo (Capítulos 3 y 4), ponen de manifiesto que tanto trigo como cebada mostraron cambios en los parámetros relacionados a su calidad comercial e industrial producto del manejo de la fertilización nitrogenada, ya sea por modificaciones en la dosis de N o el momento en el cual se aplicó el fertilizante, a su vez en el cultivo de trigo se observó un fuerte impacto del cultivar utilizado.

De los parámetros comerciales que se analizaron, los el peso hectolítrico en trigo y calibre de los granos en cebada fueron los que relativamente tuvieron menor modificación entre tratamientos nitrogenados, pero cabe destacar que ese pequeño cambio puede ser muy importante a la hora de comercializar cada lote de granos. Por ejemplo en el caso del trigo seleccionar un cierto cultivar por su PHG puede ser un factor clave en la liquidación de la mercadería, ya que este parámetro afecta la productividad, eficiencia y los costos operativos de los molinos harineros (Hossain et al., 2003). Los resultados de la presente tesis mostraron que los cultivares previamente seleccionados como del GC1 (B75) y GC2 (Bg13) tuvieron valores de PHG que siempre estuvieron dentro del grado 1 ($>79 \text{ kg hl}^{-1}$) según las normas de comercialización vigentes en Argentina (SAGyP 1994), mientras que el cultivar del GC3 se encontró en promedio en el grado 2 de liquidación comercial ($76 \text{ kg hl}^{-1} > Kcha < 79 \text{ kg hl}^{-1}$). Estos resultados acerca del PHG coinciden con lo observado en trabajos previos (Johnson et al., 1973; Marshal et al., 1986; Souza et al., 2004; Varga y Svečnjak, 2006; Otteson et al., 2008) aunque diversos trabajos indican interacción para PHG interacción genotipo x ambiente cuando las variaciones ambientales están dadas por cambios en la fecha de siembra (Fowler, 1986; Geleta et al., 2002). Por otro lado,

aumentos en Ni o Nf modificaron levemente el PHG, por ejemplo en el Exp. 2.III de esta tesis se observó que valores medios de PHG calificados como de grado 2 para la liquidación comercial pasaron a grado 1. Estas leves modificaciones en el PHG fueron observadas en trabajos previos aunque no siempre fueron positivas (Varga y Svečnjak, 2006), en algunos casos el PHG tendió a disminuir (Finney et al., 1957, Johnson et al., 1973; Souza et al., 2004). Diferente es lo que se observó en cebada respecto al porcentaje de granos con calibre sobre zaranda mayor a 2,5 mm (>85%; SAGyP 1994), donde por ejemplo en el año 2007 incrementos en el Ni produjeron reducciones en el porcentaje de calibre por debajo del 85% lo que repercutiría en rechazos o penalizaciones en la liquidación del lote de granos (Figura 5.6), tendencias similares a disminuir el calibre del grano fueron observadas en trabajos previos donde se evaluó el efecto de la fertilización nitrogenada (Peterson y Foster, 1975; Clancy et al., 1991; Weston et al. 1993). Esa disminución en el porcentaje de calibre por debajo del 85% con incrementos en el Ni estaría relacionada con el aumento en la proporción de granos de menor peso provenientes de macollos (Fig. 2.9).

Coincidiendo con lo observado con el porcentaje de N en granos en los capítulos anteriores de esta tesis, el porcentaje de proteínas de los granos (PPG) de trigo pan y cebada varió tanto por cambios en la disponibilidad nitrogenada como por el cultivar utilizado en el caso del trigo. En el caso del trigo, similar a lo observado en diversos trabajos previos (Pomeranz y Shellenberger, 1971; Branlard et al., 1985; Liu et al., 1996; Branlard et al., 2001; Johansson et al., 2001; Varga y Svečnjak, 2006), los valores de gluten húmedo alcanzados (Glu H %) estuvieron fuertemente relacionados al PPG, dado que éste representa la porción de la harina que es insoluble en agua, lo cual está formado en su mayoría por las proteínas de reserva (*i.e.*, gluteninas y gliadinas). En los ensayos llevados a cabo en el marco de esta tesis, y tal como era esperado, se

observaron diferencias notorias entre los cultivares analizados, tanto en el PPG como Glu H, coincidiendo con trabajos previos en trigo donde se evaluó el efecto genotípico sobre el PPG (Johnson et al., 1973; Bly y Woodard, 2003; Martre et al., 2003; Souza et al., 2004; Varga y Svečnjak, 2006; Carcea et al., 2006). Por su parte, incrementos en el nitrógeno inicial o alrededor de la floración aumentaron el PPG respecto a las situaciones con bajas disponibilidades, en línea con lo que se describe en la literatura para el rango de disponibilidades nitrogenadas exploradas (Finney et al., 1957; Johnson et al., 1973; Bly y Woodard, 2003; Martre et al., 2003; Souza et al., 2004; Varga y Svečnjak, 2006). Al combinar ambas fuentes de variación, se observó que existió interacción entre cultivares y la disponibilidad de Ni o Nf, un ejemplo de ello es que si bien los valores medios de PPG alcanzados por el cultivar del GC1 fueron los mayores en casi todas las situaciones, seguido por el GC3 y el GC2, el cultivar caracterizado como GC2 fue el que mostró las mayores respuestas a los cambios en la disponibilidad nitrogenada, pasando de obtener en las situaciones de menor disponibilidad (N0Nf0) los valores de PPG y Glu H más bajos a valores similares a los del GC1 en algunas situaciones de alta disponibilidad de N (N1Nf1; 2007). Sin embargo, merece remarcarse que la variabilidad entre cultivares modernos de trigo en parámetros asociados a la calidad alveográfica es más restringida que entre cultivares antiguos de trigo (Bordes et al., 2008). En cebada cervecera, Al igual que lo observado en trigo, el PPG, se incrementó cuanto mayor fue la disponibilidad de N tanto al inicio como durante el llenado de los granos o la combinación de ambos coincidiendo con trabajos previos realizados en Argentina por Aguinaga (2003) y en diferentes sitios de Europa y Estados Unidos (Clancy et al., 1991; Weston et al. 1993). En el caso de la cebada es muy importante el manejo ajustado de la fertilización nitrogenada para conciliar la obtención de altos rendimientos y buena calidad comercial, dado que las normas de

comercialización poseen tanto un límite mínimo como máximo del PPG para no ser penalizados en la liquidación del precio del lote de granos (PPG >10% y <12%; SAGyP, 1994). A modo de ejemplo, en el año 2007 donde se observaron los mayores rendimientos (Capítulo 3) fue necesario incrementar tanto la dosis de Ni como Nf para alcanzar los valores de PPG que requieren los estándares de comercialización, mientras que en el año 2008 con el mismo manejo del fertilizante (N1Nf1) el valor de PPG alcanzado superó el máximo tolerado. Si bien no fue analizado en esta tesis, existen claras diferencias entre cultivares de cebada en cuanto a los niveles de PPG alcanzados (Clancy et al., 1991; Weston et al. 1993).

de la Horra et al. (2012) observaron que los parámetros surgidos a partir del test de alveograma de la masa como el W y L son de los indicadores indirectos de la calidad de las harinas de trigo más confiables para predecir el comportamiento que tendrá una determinada harina. En el presente trabajo, los cultivares de trigo si bien mostraron una respuesta diferencial entre ellos, tendieron en general a mejorar los parámetros alveográficos cuando se incrementó la disponibilidad de N inicial o cercano a floración.

En trigo, la fuerza de la masa (W) se incrementó notablemente por efecto tanto del Ni como el Nf, y esto estuvo principalmente relacionado a incrementos en la extensibilidad de la masa (L) más que a cambios en la tenacidad de la masa (P), provocando un equilibrio entre P y L que cumple con el requerimiento de la industria panadera (Cuadro 5.4), coincidiendo con trabajos previos realizados en ambientes mediterráneos (Lopez Bellindo et al., 1998; Garrido-Lesteche et al., 2004). Al analizar a nivel bioquímico cual de las proteínas de reserva explicó los cambios en W, se observó que la fertilización nitrogenada (Ni y Nf) incrementó tanto las gluteninas como las gliadinas, coincidiendo con trabajos previos en los cuales observaron que ambos polímeros se incrementaban al aumentar la disponibilidad nitrogenada en post floración

(Jia et al., 1996; Martre et al., 2003; Fuertes-Mendizábal et al., 2010). A su vez, los cambios en el ABC GLI estuvieron fuertemente relacionadas al parámetro L y consecuentemente incrementó los valores de W alcanzados (Figura 5.5). Si bien ésta fue la respuesta general de la calidad de los cultivares de trigo a los cambios en la disponibilidad nitrogenada, existieron diferencias en la respuesta entre cultivares, similar a lo observado en trabajos previos donde se evaluaron varios genotipos de trigo (Carcea et al., 2006; Guarda et al., 2004). Se observó que el cultivar del GC1 con todos los tratamientos de fertilización mostró valores de W y equilibrio entre P y L que alcanzaron niveles de calidad aceptable o en su mayoría superior de acuerdo a los estándares que requiere la industria (Cuadro 5.4), por el contrario el cultivar del GC3, en casi todos los casos mostró valores de W de calidad inferior. Por su parte el cultivar del GC2 mostró un comportamiento más inestable o con una mayor respuesta ante cambios en la disponibilidad de N, ya que al igual que lo observado con el PPG y Glu H, pasó de obtener masas en la situaciones de menor disponibilidad de N (N0Nf0) con valores de W y P/L muy desfavorables y hasta más bajos que el cultivar del GC3 a valores de W y P/L que dan una masa de calidad superior según la industria en algunas situaciones de alta disponibilidad de N (N1Nf1; 2007 y 2008).

Si bien la tendencia en el promedio de los parámetros de calidad y en particular en el W siguió el ranking asociado a la calidad de los genotipos en función de la preclasificación asignada, la respuesta entre materiales fue diferente. Así, en bajas oferta de recursos nitrogenados, que determinaron menores contenidos PPG los materiales del GC 2 y GC3 tendieron a igualarse. Sin embargo, a medida que se incrementó el PPG la calidad panadera caracterizada a través del W tendió a aumentar con pendientes diferentes dependiendo de cada grupo de calidad. Así, el cultivar Bg13 clasificado como GC2 mostró una alta plasticidad para incrementar su calidad, de modo que ante un

manejo adecuado de los niveles de N podría lograr parámetros de calidad similares a los del GC1. Sin embargo, el material clasificado como GC3 mostró ser menos plástico y en el rango de PPG en términos generales no pudo lograr mejoras en el W similares a las observadas por el GC2. Por lo tanto, si bien la actual clasificación de los trigos por GC nos daría una idea de la potencialidad de calidad que podría mostrar un determinado genotipo, los resultados obtenidos para esta tesis sugieren que la utilización de cultivares con comportamiento similar al Bg 13 del GC2 puede provocar grandes errores a la hora de segregar la producción en cuanto a su calidad, ya que de acuerdo al ambiente al cual estos cultivares son expuestos (*i.e.*, diferentes fechas de siembra, fertilizaciones, niveles de riego, etc.) se podría obtener lotes de granos desde muy mala a buena calidad panadera. Estos resultados sugieren que es necesario conocer el grado de plasticidad que presentan los diferentes genotipos de modo que en los materiales que son plásticos sería posible mejorarle su calidad industrial a través de una estrategia de manejo sencilla y de amplia difusión en el medio productivo como es la fertilización nitrogenada. Abatte et al. (2010), trabajando con cultivares de trigo argentinos en región pampeana, concluyeron que las variaciones en las variables asociadas a las condiciones meteorológicas sufren fuertes modificaciones por efecto localidad o año tanto o más importantes que las debidas al efecto cultivar. De forma tal que la segregación por calidad no debiera basarse en el factor genotipo como criterio único de clasificación.

En cebada, los parámetros de los micro-malteos mostraron que no existieron cambios sobre muchos de ellos en respuesta a la fertilización nitrogenada pero en los que sí los hubo, la calidad pareció verse desmejorada por efecto de aumentos en la disponibilidad de N, ya que se observó que aumentó la dureza de la malta, afectando la capacidad de absorción de agua y velocidad de síntesis y actividad enzimática, por lo que disminuyó el extracto de malta que se puede obtener a partir de un lote de granos,

esto es coincidente con los observado por Aguinaga (2003) en Argentina y Weston et al. (1993) en el medio oeste de Estados Unidos, para un amplio rango de disponibilidades nitrogenadas iniciales. A su vez, se observó que aumentó la viscosidad y el tiempo de filtración del mosto, los cuales enlentecen el proceso de elaboración de la cerveza, algo que no es deseado por la industria cervecera. Así en el caso de cebada es crítico establecer un modelo de fertilización de N basal, evitando los aumentos en el PPG que desmejoren el proceso industrial, combinado con un modelo de corrección de N avanzado el ciclo del cultivo (por ejemplo previo a la floración) que permita corregir el contenido de N en los granos en caso que los rendimientos esperados sean muy altos y provoquen un efecto dilución en los granos.

5.5 Conclusiones

Analizando tanto el comportamiento de la calidad comercial e industrial de los diferentes cultivares de trigo y cebada analizados, se observó que en los dos cultivos el manejo nitrogenado, ya sea por dosis o momento de aplicación, tiene efectos sobre la misma. Sin embargo la respuesta de cada uno de los cultivos fue diferente, encontrándose en el caso de la cebada leves mejoras en los parámetros comerciales y efectos neutros o negativos en la mayoría de los parámetros de la calidad industrial por efecto de aumentos en los niveles de N en los granos. Mientras que en el caso del trigo las respuestas entre cultivares fueron contrastantes, modificándose fuertemente la calidad en el GC2, con una gran plasticidad para alterar los parámetros de calidad en respuesta a la fertilización y muy poco en los restantes GC. Por lo que conocer estas diferencias entre especies y cultivares dentro de cada una de ellas nos permitiría a futuro diseñar estrategias de manejo particulares para cada situación y así intentar maximizar la calidad de los mismos, para obtener los mejores precios en el mercado de granos.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES

6. Discusión general y consideraciones finales

6.1. Contexto de la problemática abordada y aportes del trabajo al conocimiento científico

La fertilización nitrogenada y fosfatada, y en menor medida la azufrada, son de las prácticas de manejo más difundidas para incrementar tanto los rendimientos como la calidad de los cultivos de trigo y cebada (Fischer et al., 1993; Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Salvagiotti y Miralles, 2008; Cossani et al., 2007; Cossani et al., 2009).

Si bien al comienzo de esta tesis se contaba con información referida a la respuesta del rendimiento, y en menor medida la calidad, de trigo y cebada a cambios en la disponibilidad de nitrógeno y, aunque en menor volumen de información, a la disponibilidad de azufre (Cossani et al., 2007; Muurinen et al., 2007; Salvagiotti y Miralles, 2008; Cossani et al., 2009, Albrizio et al., 2010), son escasos los trabajos que han contemplado, en ambientes templados y sin restricciones hídricas, la comparación simultánea para trigo y cebada de las variables ecofisiológicas involucradas en la definición tanto del rendimiento como de la calidad (*i.e.*, EUR, IC, EUN, ICN, etc.) a nivel de cultivo (nivel canopeo), nivel de órganos (granos) y nivel bioquímico (tipo de proteína) en respuesta a la fertilización nitrogenada y azufrada y su interacción. A su vez, también son escasos los trabajos comparados entre trigo y cebada donde se haya analizado el efecto de la aplicación de fertilizaciones próximas al momento de floración sobre el rendimiento y particularmente la calidad de ambos cultivos (Bly y Woodard, 2003; Loewy, 2004; Varga y Svečnjak, 2006).

La presente tesis abordó el comportamiento del rendimiento y la calidad de trigo y cebada ante cambios en la disponibilidad de nitrógeno y azufre, desde una

aproximación funcional con objeto de dilucidar los atributos de ambos cultivos que fueron afectados por los tratamientos de fertilización (*i.e.*, dosis y momentos de aplicación). Inicialmente, los resultados de esta tesis analizaron si los cultivos de trigo y cebada poseían una dinámica de macollaje diferencial, en respuesta a la fertilización nitrogenada y azufrada, y cómo ésta repercutía desde etapas tempranas del ciclo del cultivo sobre la generación del rendimiento (Capítulo 2). El análisis en el patrón de macollaje constituyó el paso inicial para posteriormente evaluar diferencias entre especies en las estrategias para generar biomasa (*i.e.*, EUR, TCC), rendimiento en función de sus componentes numéricos (*i.e.*, NE, NGE, IC) y el contenido de N en los granos (analizado en término de la absorción de N, EUN, e ICN; Capítulo 3), para luego caracterizar la dinámica de acumulación de Carbono y N en los granos, evaluando la posibles diferencias en la relación entre la fuente y los destinos entre ambos cultivos (Capítulo 4). Finalmente, se estudió en ambos cultivos el efecto de los diferentes tratamientos de fertilización (*i.e.*, dosis y momentos de aplicación) sobre la calidad comercial e industrial, profundizándose puntualmente en el cultivo de trigo en las diferencias genóticas en variables de calidad panadera (Capítulo 5).

6.1.1. Variables ecofisiológicas determinantes de la producción de biomasa, el rendimiento y el porcentaje de nitrógeno en grano: diferencias entre trigo y cebada. ¿Cómo son afectadas estas variables por cambios en la disponibilidad de nutrientes durante el ciclo del cultivo?

Los resultados de esta tesis mostraron que trigo y cebada alcanzaron niveles de rendimiento similares en la gran mayoría de las situaciones a las cuales fueron expuestos (Capítulo 3). El análisis de los rendimientos a través de la biomasa total establecida a madurez y la proporción que es derivada hacia los granos (índice de

cosecha), mostró que la biomasa total acumulada a madurez fisiológica fue el componentes que mejor explicó las variaciones en los rendimientos, de aquí la importancia de analizar cómo ésta fue generándose a través de todo el ciclo del cultivo utilizando variables ecofisiológicas clásicas como herramienta que permita comparar ambos cultivos. La Figura 6.1 resume, esquemáticamente, la cascada de generación del rendimiento en términos del establecimiento de biomasa y en función de sus componentes numéricos considerando las diferencias por efecto cultivar, disponibilidad de nitrógeno a siembra o a floación, y disponibilidad de azufre.

El Capítulo 2 de esta tesis puso de manifiesto la respuesta diferencial en la aparición de hojas y macollos de trigo y cebada creciendo en condiciones contrastantes de disponibilidad de N y S, y cómo ello repercute tanto en los niveles de radiación fotosintética activa interceptada (RFAi) como en el rendimiento alcanzado (resultados que se resumen en la Figura 6.1). Lo primero que se observó en ese capítulo fue que las duraciones de las fases hasta floración no fueron modificadas por cambios en las condiciones nutricionales, dado que tanto el filocrono como el número final de hojas no fueron alterados por modificaciones en las disponibilidades de N y S. Solo se observaron diferencias entre especies y cultivares utilizados en filocrono y número final de hojas, pero no en el día que ocurrió la floración. Estos resultados coinciden con otros estudios, donde el efecto de deficiencias de N en la duración de las fases ontogénicas no fue perceptible (Cartelle et al., 2006) y contrastan con otros en los cuales se han reportado demoras en la fecha de floración bajo situaciones restrictivas de N en el suelo (Fischer et al., 1993; Arisnabarreta y Miralles, 2004), así como de S (Longnecker y Robson, 1994; Salvagiotti y Miralles, 2007). Las divergencias entre estudios sobre el efecto del N o S en el desarrollo de los cultivos podrían estar relacionadas a diferencias

en la magnitud y duración del estrés nutricional al cual los cultivos han sido expuestos, ya que es esperable que cuanto mayor sea el nivel de estrés (severidad y duración), mayor sea la influencia sobre el desarrollo del cultivo (Fischer et al., 1993). Debido a que en los experimentos conducidos en el marco de la presente tesis las deficiencias de N y S fueron relativamente moderadas (análogas a las esperables en el ámbito productivo), es posible que ese sea el motivo por el cual no se observaron efectos de la oferta nutricional sobre el desarrollo de los cultivos.

La dinámica de macollaje fue afectada significativamente por el cultivar como así también por los cambios en las disponibilidades de N y S (Figura 6.1). Los cultivares de cebada mostraron una tasa de aparición de macollos (TAM) mayores que las de trigo, independientemente de la condición nutricional explorada, similar a lo observado por Lopez-Castañeda et al. (1995) y Miralles y Richards (2000), incrementándose la TAM cuando las dosis de fertilizantes fueron mayores y alcanzando sus máximos valores en las condiciones donde altas dosis de N potenciaron su efecto por el agregado de S (Figura 2.2). Esto determinó un mayor número máximo de macollos aparecidos (MNM) en cebada que en trigo, provocando una mayor RFAi en etapas tempranas del ciclo del cultivo por parte de la cebada. Como contraparte, cuanto mayor fue el MNM mayor fue también la tasa de mortandad de macollos, aunque dicho efecto compensatorio no fue completo ya que el número de macollos fértiles finalmente logrados estuvo más asociado al MNM que a la supervivencia de macollos. Las diferencias tempranas en el macollaje fueron un condicionante de la cantidad de RFAi acumulada hasta floración (Figura 6.1), siendo mayor en cebada que en trigo (*ca.* 10%), aunque luego esa tendencia claramente se revirtió durante post floración, donde la intercepción de la cebada cayó abruptamente, siendo *ca.* 13% menor que en los trigos, lo cual provocó que

finalmente ambos alcancen similares niveles de RFAi acumulada a MF. Por otro lado, en el Capítulo 3 de esta tesis, se observó que los componentes numéricos del rendimiento de trigo y cebada mostraron diferencias entre sí, tanto en el número como en el peso de los granos. Si bien el número de granos por metro cuadrado alcanzado no difirió significativamente entre especies, sí se observaron diferencias significativas entre trigo y cebada en los sub componentes que conforman el NG. Similar a lo observado en trabajos previos realizados en forma individual para cada especie, cebada solventó mayormente su número de granos a través del número de espigas establecidas por unidad de superficie (Abeledo et al., 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2004), mientras que si bien existió variabilidad genotípica en los trigos, éstos mostraron un mayor número de granos por espiga (Fischer, 1983; Slafer et al., 1994). Como era esperado ambos sub componentes del número de granos fueron modificados por la disponibilidad nitrogenada, aumentando principalmente el NE más que el NGE (Figura 6.1), mientras que los mayores niveles de S no mostraron efecto en el NE por unidad de superficie (Delogu et al., 1998; Arisnabarreta y Miralles, 2004; Cossani et al., 2009). Estos resultados, junto a lo observado en el Capítulo 2, permite concluir que en cebada la contribución de los granos de las espigas provenientes de macollos al rendimiento fue superior a la contribución del número de granos del tallo principal independientemente de la condición ambiental, mientras que en los cultivares de trigo se observó una mayor contribución del número de granos por espiga y principalmente del tallo principal al rendimiento en ambientes pobres y de los granos de espigas de los macollos en los mejores ambientes (Figura 2.9; Cuadro 3.5).

Entonces, sobre la base de los resultados obtenidos **no se rechaza** la primera hipótesis planteada en esta tesis y sus predicciones: *“En genotipos con una similar duración del ciclo hasta floración, trigo y cebada presentan diferente coordinación*

entre la aparición de hojas y macollos, provocando diferencias en la radiación interceptada por ambos cultivos en etapas tempranas y en la contribución de los diferentes componentes numéricos del rendimiento”.

Predicción 1. Trigo muestra una menor RFAi que cebada al momento en el cual se alcanza el máximo número de macollos aparecidos.

Predicción 2. En trigo, la contribución relativa al rendimiento final de los macollos, respecto de la del tallo principal, es menor que la observada en cebada.

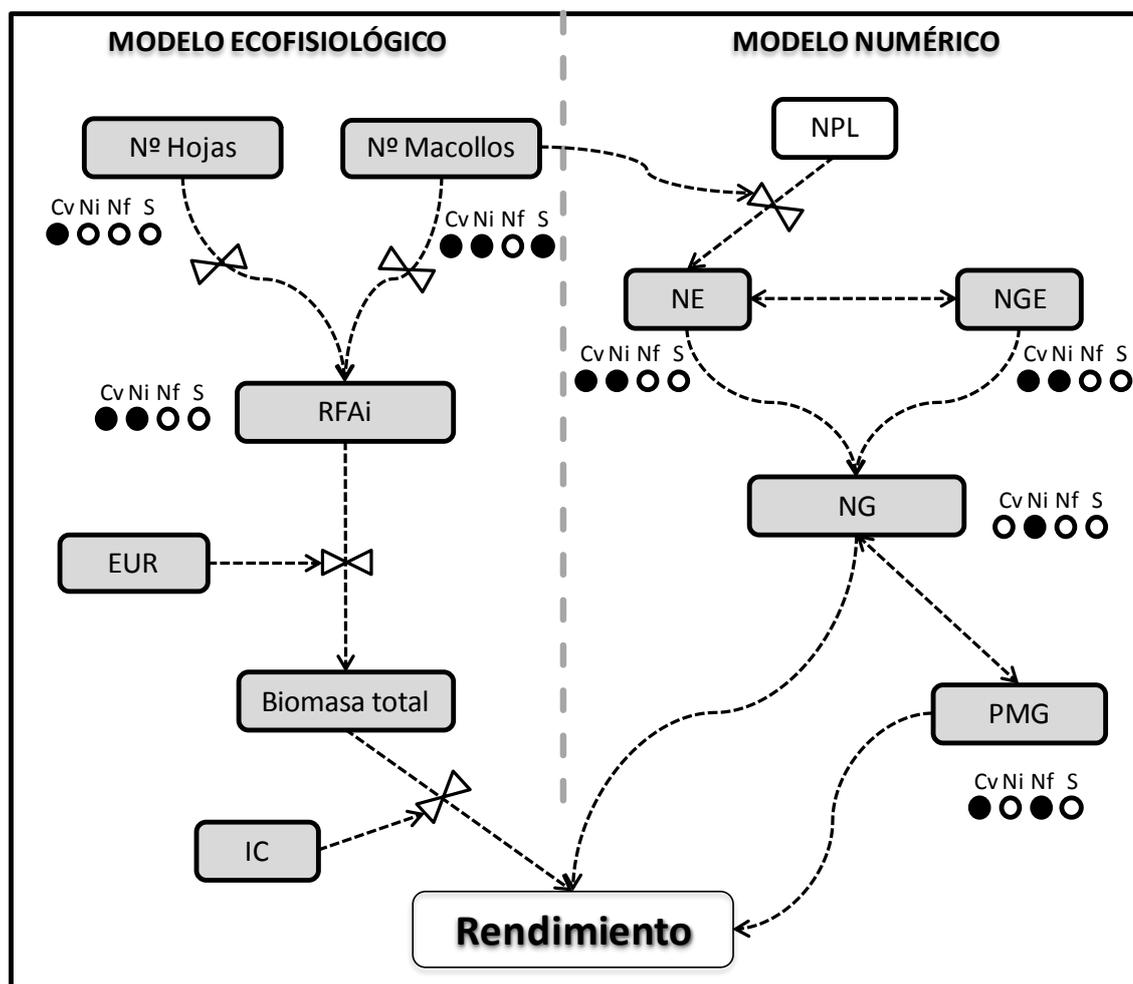


Figura 6.1. Esquema ecofisiológico y numérico de la generación del rendimiento en trigo pan y cebada cervecera, detallándose las variables y las relaciones funcionales discutidas en esta sección vinculadas a la hipótesis 1 y sus predicciones. Nº de hojas aparecidas; Nº de macollos aparecidos; IAF: índice de área foliar, RFAi: radiación fotosintéticamente activa interceptada; EUR: eficiencia en el uso de la radiación; Biomasa total: biomasa total acumulada a madurez; IC: índice de cosecha. NPL: número de pl por unidad de superficie; NE: número de espigas por unidad de superficie;

NGE: número de granos por espiga; NG número de granos por unidad de superficie; PMG: peso de mil granos y Rendimiento. La significancia del efecto de los tratamientos se representa como: Cv: efecto cultivar, Ni: efecto del N inicial; Nf: efecto del N en floración y S: efecto del azufre, círculos vacíos representan diferencias estadísticas no significativas ($p > 0,05$) y círculos llenos diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$). Esquema elaborado en función de los resultados obtenidos en los Capítulos 2 y 3.

Otros componentes de la generación de la biomasa son la EUR y la TCC. La Figura 6.2 esquematiza el establecimiento de rendimiento de trigo y cebada considerando los principales resultados obtenidos sobre variables de crecimiento en pre y post floración. Los resultados del Capítulo 3 de esta tesis mostraron que ambas especies tuvieron un comportamiento similar tanto en su EUR como en su TCC en pre floración (Figura 6.2). Sin embargo, durante post floración el cultivo de trigo mostró una tendencia hacia mayores valores de ambos parámetros, respecto de cebada, sin grandes diferencias entre los cultivares de trigo, generando una mayor producción de biomasa a madurez en relación a cebada (Figura 6.2). Estos resultados coinciden con los observados en los pocos trabajos donde se analizaron ambos cultivos al mismo tiempo (Albrizio et al., 2010; Muurinen et al., 2007; Cossanni et al., 2009) y discrepa del trabajo de Delogu et al. (1998), quienes indican que esta diferencia entre especies parece variar en función del ambiente y genotipo utilizado. Por otro lado, la cebada mostró una mayor partición de la biomasa generada a granos o índice de cosecha (IC) respecto de los cultivares de trigo estudiados en la gran mayoría de las situaciones analizadas (Figura 6.2), una característica que parece ser constante en los pocos trabajos sobre el tema encontrados en la literatura (Delogu et al., 1998; Muurinen et al., 2007). Es decir que, los resultados obtenidos en la presente tesis indicaron que trigo y cebada alcanzaron similar rendimiento a madurez; sin embargo, difirió entre especies la forma en la cual conformaron, en términos de crecimiento, ese rendimiento: trigo se caracterizó por presentar una mayor generación de biomasa a madurez que cebada

(estando la diferencia dada por la mayor acumulación de biomasa en post floración que presentó trigo), mientras que cebada se caracterizó por presentar un alto índice de partición de la biomasa hacia los órganos reproductivos.

Aumentos en la disponibilidad de N al inicio del ciclo del cultivo incrementaron la biomasa, a través de aumentos en la TCC de las diferentes etapas analizadas (Fischer; 1993; Delogu et al., 1998; Caviglia y Sadras, 2001, Salvagiotti y Miralles, 2007, Cossani et al., 2007; Cossani et al., 2009), y en la EUR (Fischer; 1993; Caviglia y Sadras, 2001), lo mismo se observó para las fertilizaciones post floración pero en menor escala (Figura 6.2). Algo importante a destacar fue que aumentos en la disponibilidad de S y su interacción con el N no provocaron cambios significativos en la mayoría de los parámetros vinculados a la biomasa generada, en concordancia con lo observado por Salvagiotti y Miralles (2007) en trigo, quienes registraron respuestas contradictorias dependiendo del genotipo y de las condiciones ambientales en las que se llevaron a cabo los experimentos. Por lo tanto, las diferencias en la estrategia en cómo trigo y cebada generan rendimiento, mayor biomasa en trigo y mayores IC en cebada, permiten sugerir que no existen diferencias en el nivel de rendimiento alcanzable por ambos cultivos ante el amplio rango de condiciones ambientales exploradas, destacando que las principales diferencias entre trigo y cebada en generación de biomasa se evidenciaron principalmente durante la etapa de post floración (Figura 6.2).

Sobre la base de los resultados obtenidos se **rechaza** la segunda hipótesis planteada en esta tesis y su predicción: *“Las principales diferencias en la generación de biomasa entre cultivares están dadas por la acumulación de la misma tanto durante pre floración como post floración”*.

Predicción 1. Los cultivares de trigo se diferencian entre sí principalmente por su acumulación de biomasa en post floración, mientras que estos en promedio presentan menor acumulación de biomasa a floración que la cebada.

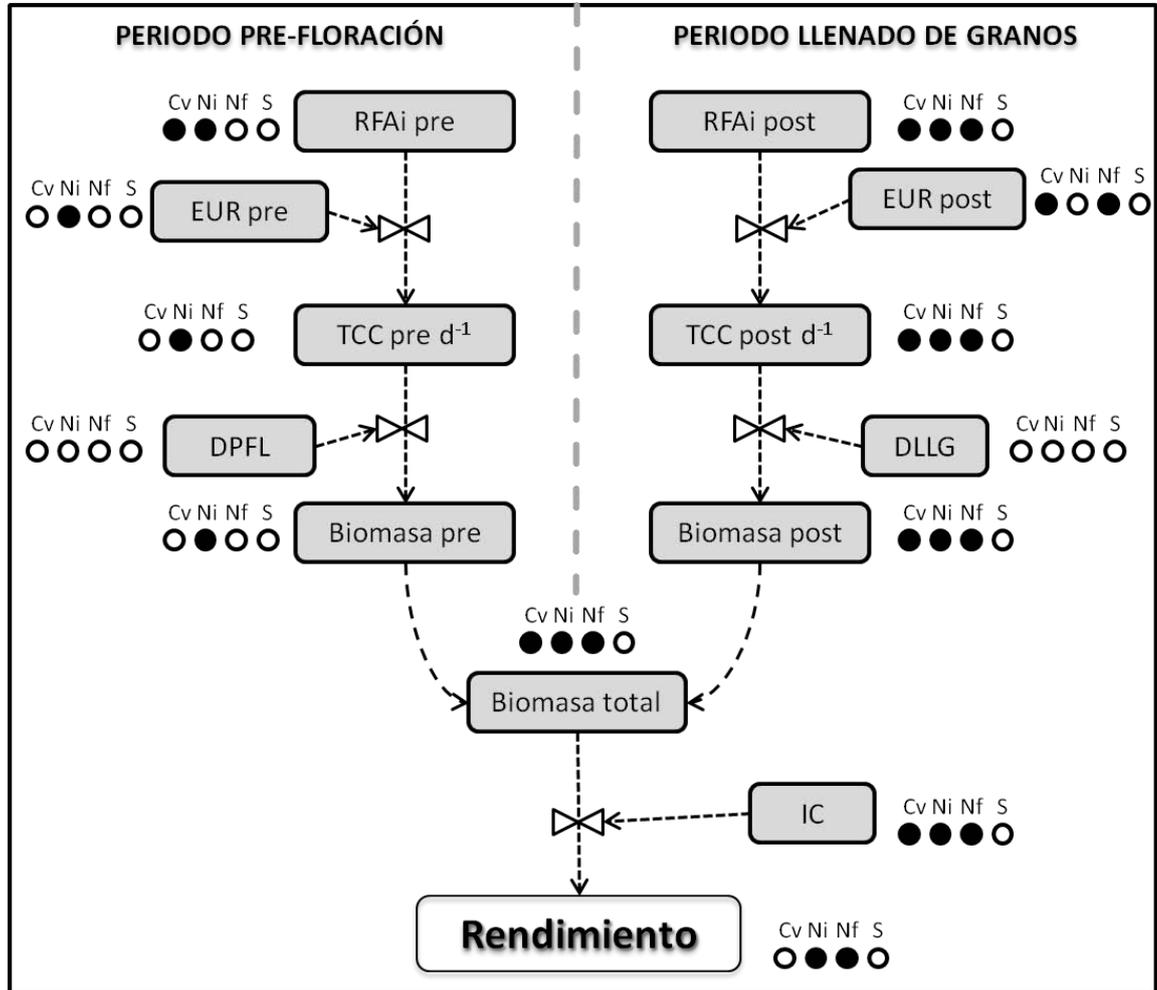


Figura 6.2. Esquema ecofisiológico de generación del rendimiento en función de la biomasa establecida en pre (izq.) y post (der.) floración en trigo pan y cebada cervecera, detallándose las variables y las relaciones funcionales discutidas en esta sección vinculadas a la hipótesis 2 y sus predicciones. RFAi: radiación fotosintéticamente activa interceptada; EUR: eficiencia en el uso de la radiación; TCC: tasa de crecimiento del cultivo; DPPFL: duración periodo pre floración; DLLG: duración llenado de granos; Biomasa: biomasa total acumulada en pre o post floración; Biomasa total: biomasa total acumulada a madurez; IC: índice de cosecha y rendimiento. La significancia del efecto de los tratamientos se representa como: Cv: efecto cultivar, Ni: efecto del N inicial; Nf: efecto del N en floración y S: efecto del azufre, círculos vacíos representan diferencias estadísticas no significativas ($p > 0,05$) y círculos llenos diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$). Esquema elaborado en función de los resultados obtenidos en el Capítulo 3.

Desde el punto de vista de la dinámica del N durante el ciclo de cultivo, los resultados del Capítulo 3 de esta tesis indicaron que la cantidad total de N absorbido hasta madurez fue uno de los principales determinantes de la biomasa total alcanzada, presentando trigo una tendencia a absorber igual o mayor cantidad de N a madurez que cebada. A su vez, es importante tener en cuenta que la mayor parte del N fue absorbido hasta floración (ca. 70-80%). Por otro lado, trigo se caracterizó por presentar mayor EUN (g de biomasa por unidad de N absorbido) durante post floración que cebada (Figura 6.3). Esto difiere de lo observado por Feingold et al. (1990) quienes registraron, en condiciones de crecimiento potenciales, que las mayores diferencias en la economía del N entre cultivares se evidenciaron durante el periodo de pre floración. Respecto a lo ocurrido durante post floración, los resultados obtenidos mostraron que trigo tuvo una absorción de N notoriamente mayor y una EUN levemente superior que cebada durante esta etapa. Como era esperable, aumentos en las dosis de N incrementaron el N absorbido tanto en pre como post floración de ambos cultivos, mientras que dosis altas de S, si bien no mostraron diferencias significativas en la cantidad de N absorbido en ambas etapas, la aplicación de dicho nutriente incrementó el N absorbido cuando se analizó el ciclo completo hasta madurez fisiológica (Figura 6.3). A su vez, la aplicación de altas dosis de fertilizante nitrogenado y azufrado disminuyó sensiblemente la EUN a floración, madurez fisiológica y del rendimiento. Sin embargo, cuando se analizaron las situaciones con alto Ni (N1) contrastadas con las de baja disponibilidad de N (N0) se observó un incremento en la EUN LIG, posiblemente por efecto de una mejor funcionalidad de las hojas durante esta etapa. Por su parte, los resultados de la presente tesis indican que la partición de nitrógeno hacia los granos (ICN) de ambas especies no difirió notablemente, pero sí se observó que el ICN se incrementó producto de las

fertilizaciones nitrogenadas en floración y de aumentos en la disponibilidad de S durante todo el ciclo.

Cuando se analizó la EUN del rendimiento en grano alcanzado y la relación IC:ICN, se observó que el cultivo de cebada fue el que mostró los mayores valores de ambas variables en casi todas las situaciones ambientales exploradas por esta tesis (Figura 6.3). Estas diferencias entre especies estuvieron dadas principalmente porque cebada cosechó proporcionalmente más carbono (IC) que N (ICN) con respecto al trigo, por lo que también podría sugerirse que este último fue más eficiente que cebada en derivar N a los granos. De ambas variables, fue la EUN rto la principal condicionante del porcentaje de nitrógeno finalmente alcanzado en los granos, siendo claramente diferentes los niveles alcanzados en trigo y cebada, ya que cebada registró los menores valores de PNG y las mayores EUN rto en todas las situaciones analizadas (Figura 6.3). Como era esperado, el PNG fue modificado por cambios en las disponibilidades de nutrientes (Ni y Nf), pero merece también destacarse la interacción de ambos nutrientes debido al incremento de la concentración de N producto de aumentos en las dosis de S (pese a no haber repercutido el S en cambios significativos en la biomasa final a madurez; Figura 6.3). Estos cambios en el PNG coinciden con varios trabajos realizados en trigo o cebada donde principalmente se analizó el efecto de aumentos de las disponibilidades de N, sobre todo debido a aplicaciones próximas a la floración del cultivo (Langer y Liew, 1973; Christensen y Killorn, 1981; Rawluk et al., 2000; Garrido-Lestache et al., 2004; Varga y Svecnjak, 2006). Los resultados obtenidos en la presente tesis mostraron que hubo interacciones entre el momento en el cual se aplicó el fertilizante y las dosis de N utilizadas, donde aplicando N a floración se alcanzaron aumentos en el PNG de mayor magnitud cuando la disponibilidad inicial de este

nutriente fue baja comparada con los valores de aumento en el PNG debido a la aplicación de N cuando la dosis Ni fue alta (Capítulo 3).

Sobre la base de los resultados aquí discutidos, **no se rechaza** la tercera hipótesis planteada en esta tesis y su predicción: *“Las diferencias en el porcentaje de nitrógeno en grano (PNG) entre cultivares están principalmente asociadas con la EUN más que con la partición de Carbono y N a los granos”*.

Predicción 1. Cebada presenta mayor EUN y relación IC:ICN respecto de trigo, presentando consecuentemente menores niveles de N en grano que trigo.

De la lectura de diferentes trabajos previos donde se analizó el efecto de S, se desprende que, pese a partirse siempre, como en este trabajo, de valores iniciales de sulfato en suelo limitantes (< 9 ppm), la respuesta del rendimiento a la fertilización con azufre puede ser positiva y significativa (Mahler y Maples, 1986; Inal et al., 2003; Salvagiotti y Miralles, 2008; Salvagiotti et al., 2009) o nula (Reisenauer y Dickson, 1961; Ramig et al., 1975; Prystupa et al., 2011), coincidiendo estos últimos trabajos con lo observado en esta tesis, donde el efecto del azufre si bien incrementó la cantidad de N absorbido a madurez, esto no repercutió sobre el rendimiento, pero sí sobre el porcentaje de N en granos; por lo cual para la cuarta hipótesis: *“La disponibilidad de S y su interacción con la disponibilidad de N condicionan (a) el rendimiento y (b) el porcentaje de nitrógeno en grano de trigo pan”*, se **rechaza** la sección (a) y **no se rechaza** la sección (b). Mientras que la predicción 1 no fue corroborada, sí lo fue la predicción 2:

Predicción 1. Ante una misma cantidad de N disponible en el suelo, una mayor disponibilidad de S produce incrementos en la absorción de N tanto en pre como post floración y por ende en el rendimiento.

Predicción 2. Eventualmente esos incrementos en la absorción de N post floración, repercuten positivamente en el porcentaje de nitrógeno en grano.

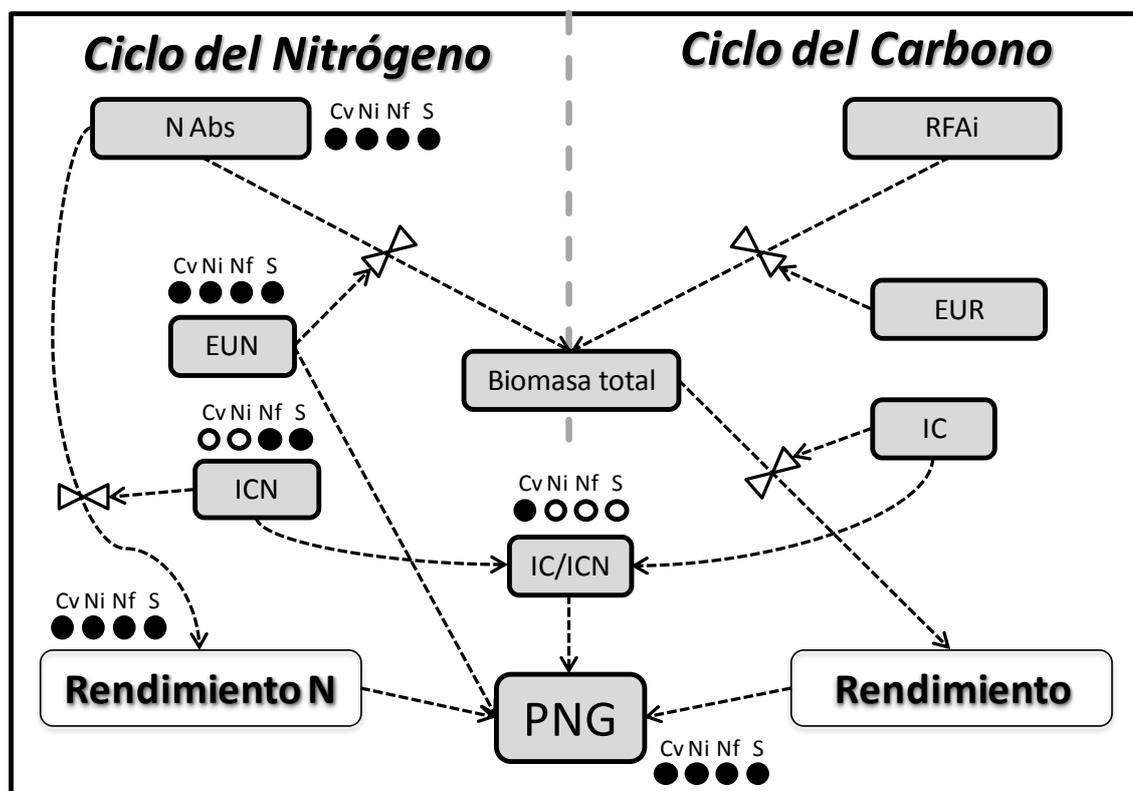


Figura 6.3. Esquema ecofisiológico de generación del rendimiento teniendo en cuenta el ciclo del nitrógeno y el ciclo del carbono, en trigo pan y cebada cervecera, detallándose las variables y las relaciones funcionales discutidas en esta sección vinculadas a las hipótesis 3 y 4 y sus predicciones. Nabs: N total absorbido por el cultivo a madurez; EUN: eficiencia en el uso del N; Biomasa total establecida en el cultivo a madurez; ICN: índice de cosecha de N; N: cantidad de N total en los granos; PNG: porcentaje de N en los granos e IC/ICN: relación entre el índice de cosecha de C e índice de cosecha de N; RFAi: radiación fotosintéticamente activa interceptada; EUR: eficiencia en el uso de la radiación; biomasa total acumulada; IC: índice de cosecha, y Rendimiento N: rendimiento en N del cultivo. La significancia del efecto de los tratamientos se representa como: Cv: efecto cultivar, Ni: efecto del N inicial; Nf: efecto del N en floración y S: efecto del azufre, círculos vacíos representan diferencias estadísticas no significativas ($p > 0,05$) y círculos llenos diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$). Esquema elaborado en función de los resultados obtenidos en el Capítulo 3 y 4.

Los resultados mostrados y discutidos hasta este momento en la tesis acerca del PNG sugerían que existiría una mayor limitación por nitrógeno en el cultivo de cebada que de trigo durante el llenado de los granos. Por esto, en el Capítulo 4 de esta tesis se

evaluó cómo fue la dinámica de acumulación de carbono y N durante el llenado de los granos y se discutió las limitaciones por fuente para carbono y N en ambas especies. Los resultados del Capítulo 4 mostraron que las principales diferencias en el peso y el contenido de N en los granos, en respuesta a los tratamientos de fertilización, fueron producto en mayor medida de cambios en la tasa de acumulación de cada uno de esos compuestos que en la duración del llenado de los granos, coincidiendo con trabajos previos que observaron tendencias similares en ambientes donde no se produjo ningún estrés terminal (Alvarez Prado et al., 2013; Serrago et al., 2013). A su vez, la acumulación de Carbono y N en los granos a lo largo del periodo de llenado mostraron una fuerte relación entre sí, desde estadios tempranos en el llenado de los granos, mostrando un muy alto ajuste ($r^2 > 0,90$) para todos los cultivares bajo las diferentes disponibilidades de N. Esta situación indicaría que la relación carbono:N existente en los primeros momentos del LLG impondría un nivel de PNG mínimo para cada situación ambiental explorada y que este nivel podría incrementarse dependiendo de la fuente nitrogenada disponible durante el llenado activo de los granos. En esta tesis la fuente de N y carbono durante el llenado de los granos logró ser incrementada tanto por aumentos en la disponibilidad de Nf como por tratamientos manipulativos (desespiguillados), donde se pudo observar que el PNG se incrementó siempre que aumentó la disponibilidad de N durante post floración, lográndose incrementos en el PNG entre ca. 9 y 25%, similares a los observados en trabajos previos donde se fertilizó trigo próximo a la floración (Bly y Woodard 2003; Varga y Svecnjak; 2006) o donde se removieron la mitad de los granos sea en trigo (Bancal, 2009; Dordas, 2009) o en cebada (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997; Savin et al., 2006). Por lo que similar a lo observado en trabajos previos con diferentes condiciones potenciales de rendimiento y estreses durante el llenado de granos (Dreccer et al., 1997; Voltas et al., 1997; Martre

et al., 2003; Dordas, 2012), los resultados de la presente tesis muestran una fuerte limitación por N durante el llenado de granos tanto en cebada como en trigo. El cultivo de trigo fue el que mostró las mayores respuestas a los incrementos de la disponibilidad de N durante post floración respecto a cebada, a pesar de ser cebada la que *a priori* parecía ser el cultivo más limitado, por lo que las diferencias entre ambas especies parecen ser constitutivas (Martre et al., 2003). A su vez, la marcada limitación en la fuente nitrogenada, a diferencia de lo observado con el carbono, avala que la dinámica de carbono y N son independientes entre sí (Jenner, 1991), dado que las mismas se desacoplan ante aumentos de la fuente nitrogenada, coincidiendo con los pocos trabajos previos que han analizado ambas dinámicas (carbono y N), en cebadas de dos y seis hileras (Dreccer et al., 1997, Voltas et al., 1997) y en trigo (Martre et al., 2003).

6.1.2. Calidad comercial e industrial. Variabilidad genotípica en el cultivo de trigo y respuesta a cambios en la disponibilidad de nutrientes durante el ciclo del cultivo en trigo y cebada cervecera.

Los resultados presentados en el Capítulo 5 de esta tesis, junto a los vinculados con la dinámica del N en el cultivo, previamente detallados en los Capítulos 3 y 4, solventan la idea acerca de la importancia del uso de fertilizantes sobre los parámetros relacionados a la calidad comercial e industrial de trigo y cebada ya que éstos fueron modificados producto de variaciones en la dosis de N o el momento en el cual se aplicó el fertilizante. Los resultados obtenidos mostraron diferencias en la respuesta de cada uno de los cultivos a la fertilización nitrogenada, encontrándose en el caso de la cebada leves mejoras en los parámetros comerciales (*i.e.*, porcentaje de nitrógeno en grano, calibre) y efectos neutros o negativos en la mayoría de los parámetros de la calidad industrial (*i.e.*, extracto de malta, etc.) ante aumentos en el nivel de N. En trigo, las

consecuencias de la fertilización sobre la calidad fueron notoriamente mayores, respecto de cebada, y de efectos positivos, sumado a que se encontró gran variabilidad en la respuesta entre los cultivares analizados. Como se indicó en el cultivo de trigo se observó una gran variabilidad genotípica en la respuesta a la fertilización sobre su calidad, quedando de manifiesto la importancia de intentar comprender los mecanismos que están detrás del efecto de la interacción genotipo - ambiente sobre la calidad potencial de un lote de granos.

En cebada, es muy importante el manejo de la fertilización nitrogenada para conciliar la obtención de altos rendimientos y buena calidad comercial, dado que las normas de comercialización poseen tanto un límite mínimo como máximo de porcentaje de proteína en grano (PPG) para no ser penalizados en la liquidación del precio del lote de granos (PPG >10% y <12%; SAGyP, 1994). Los resultados obtenidos mostraron que en las situaciones donde se observaron los mayores rendimientos fue necesario incrementar tanto la dosis de N_i como N_f para alcanzar los valores de PPG que requieren los estándares de comercialización, mientras que en situaciones donde el rendimiento esperado no fue tan elevado, realizando un manejo del fertilizante similar (N_iN_f1) el valor de PPG alcanzado superó el máximo tolerado, perjudicando principalmente la calidad industrial. Si bien se observó que el PPG se incrementó por efecto de las fertilizaciones, esto no fue observado en el otro indicador de la calidad comercial analizado (calibre), ya que el porcentaje de granos con calibre de primera (SAGyP 1994) mostró reducciones por debajo del 85%, los cuales repercutirían en rechazos de la mercadería o penalizaciones en la liquidación del lote de granos; esto ya fue observado en ambientes con diferente potencial de rendimiento en trabajos previos donde se evaluó el efecto de la fertilización nitrogenada (Clancy et al., 1991; Weston et al., 1993). En cuanto a la calidad industrial de cebada cervecera, los indicadores

resultantes de los micro-maltesos mostraron que no existieron cambios sobre muchos de ellos y en los que sí se observó efecto, la calidad pareció verse desmejorada por aumentos en la disponibilidad de N a través de incrementos en el PPG, ya que, por ejemplo, se observó una clara disminución en el extracto de malta que se puede obtener a partir de un lote de granos. Dichos resultados son coincidentes con los observados por Aguinaga (2003) en Argentina y Weston et al. (1993) en el medio oeste de Estados Unidos, para un amplio rango de disponibilidad nitrogenadas iniciales.

En el caso del cultivo de trigo, el porcentaje de proteínas de los granos (PPG) de trigo pan, así como los indicadores de la calidad industrial analizados, variaron sensiblemente por el cultivar utilizado y los cambios en la disponibilidad nitrogenada, coincidiendo con los registrado en trabajos previos donde se evaluó el efecto genotípico (Johnson et al., 1973; Bly y Woodard, 2003; Martre et al., 2003; Souza et al., 2004; Varga y Svečnjak, 2006; Carcea et al., 2006) y/o el efecto de incrementos en el nitrógeno inicial o alrededor de la floración (Finney et al., 1957; Johnson et al., 1973; Bly y Woodard, 2003; Martre et al., 2003; Souza et al., 2004; Varga y Svečnjak, 2006) sobre el PPG y/o diversos indicadores de la calidad.

La fuerza de la masa (W; de la Horra et al., 2012), uno de los principales indicadores del rendimiento de una harina para ser utilizado en la industria panadera, se incrementó notablemente por efecto tanto del Ni como el Nf, asociado principalmente a incrementos en la extensibilidad de la masa (L) más que a cambios en la tenacidad de la masa (P), alcanzando valores de la relación entre P y L adecuado a los requerimientos de la industria panadera. Estas respuestas parecerían haber sido explicadas por cambios en el tipo de proteína que se depositó más que por cambios en el contenido total de proteínas. Así, los cambios en el ABC GLI, estuvieron fuertemente relacionadas a

incrementos en la extensibilidad de la masa (L), lo cual consecuentemente incrementó los valores de W alcanzados (Figura 5.1.5).

El análisis de las respuesta de los grupo de calidad en trigo mostró que el cultivar del GC1, en todos los tratamientos de fertilización, obtuvo valores de W y equilibrio entre P y L que alcanzaron niveles de calidad aceptable o en su mayoría superior de acuerdo a los estándares que requiere la industria (Cuadro 5.1.3); por el contrario, el cultivar del GC3, en casi todos los casos, mostró valores de W de calidad inferior. El cultivar del GC2 mostró tener una gran plasticidad para alterar los parámetros de calidad por cambios en las dosis y momentos de fertilización, ya que pasó de obtener masas con valores de W y P/L muy desfavorables (y hasta más bajos que el cultivar del GC3) en las situaciones de menor disponibilidad de N (NONf0), a valores de W y P/L que dan una masa de calidad superior, según la industria, en algunas situaciones de alta disponibilidad de N (N1Nf1).

Si bien la tendencia en el promedio de los parámetros de calidad y en particular en el W siguió el ranking asociado a la calidad de los genotipos en función de la preclasificación asignada, la respuesta entre materiales fue diferente. Por lo tanto, si bien la actual clasificación de los trigos por GC nos daría una idea de la calidad que podría mostrar un determinado genotipo, los resultados obtenidos para esta tesis sugieren la existencia de cultivares con gran plasticidad para alterar su calidad y modificar el comportamiento de la pre-clasificación del grupo de calidad al que fue asignado. Por ejemplo, el cultivar Bg 13, del GC2, puede provocar errores a la hora de segregar la producción en cuanto a su calidad si la clasificación solo se basa en el genotipo, ya que de acuerdo al ambiente al cual estos cultivares son expuestos (*i.e.*, diferentes fechas de siembra, fertilizaciones, niveles de riego, etc.) se podrían obtener lotes de granos desde muy mala a buena calidad panadera. Estos resultados sugieren que

es necesario establecer el grado de plasticidad que presentan los diferentes genotipos de modo que en los materiales que son plásticos sería posible mejorarle su calidad industrial a través de una estrategia de manejo sencilla y de amplia difusión en el medio productivo como es la fertilización nitrogenada. Abatte et al. (2010), trabajando con cultivares de trigo argentinos en región pampeana, concluyeron que las variaciones en variables asociadas a la calidad ambiental sufren fuertes modificaciones por efecto localidad o año tanto o más importantes que las debidas al efecto cultivar. De forma tal que la segregación por calidad, en Argentina, dada la diversas de ambientes de manejo explorados por el cultivo, no debiera basarse en el factor genotipo como criterio único de clasificación.

A partir de los resultados obtenidos, **no se rechaza** la quinta hipótesis planteada en esta tesis y sus predicciones:

“Genotipos de trigo pan previamente calificados como de distinta calidad industrial, y de cebada cervecera difieren en la estabilidad de variables asociadas a la calidad ante cambios en el momento y dosis de fertilización nitrogenada”.

Predicción 1. Materiales caracterizados como de alta calidad muestran mayor estabilidad en las variables de calidad que cultivares caracterizados como de calidad intermedia a baja ante cambios en la disponibilidad de nutrientes.

Predicción 2: Ante cambios en la oferta nitrogenada, cebada presenta menores modificaciones en variables de calidad que trigo (independientemente del grupo de calidad de trigo considerado).

6.1.3. Consideraciones finales

Durante el transcurso de esta tesis fueron analizados diferentes aspectos que tienen que ver con las diferencias y/o similitudes que existen entre trigo y cebada para generar tanto rendimiento como calidad comercial e industrial. Para ello, se realizaron una serie de experimentos donde a diferentes cultivares de trigo caracterizados *a priori* como de diferente potencial de calidad y el cultivar de cebada cervecera más difundido y exitoso de los últimos años en la Argentina, se les alteró la dosis y momento de aplicación de fertilizantes nitrogenados y se los combinó con diferentes niveles de azufre a la siembra.

Se destaca que no se encontraron diferencias entre trigo y cebada en cuanto al nivel de rendimiento que pueden alcanzar en un amplio rango de ambientes, pero sí se vieron diferencias en las estrategias utilizadas para conformar este rendimiento. Si bien cebada mostró una mayor capacidad de macollaje e intercepción de radiación en etapas tempranas del ciclo del cultivo, éstas se diluyeron hacia la floración, por lo que se observó que el comportamiento en pre floración de los cultivares de ambas especies fue similar en cuanto a la cantidad de biomasa producida. Las principales diferencias en generación de biomasa entre ambos cultivos se observaron durante post floración, dado que trigo alcanzó niveles de biomasa superiores a los de cebada, pero, por el contrario, cebada mostró particiones de biomasa hacia los granos mayores que trigo (IC). En general similar tendencia mostraron los parámetros relacionados a la dinámica de absorción del N, pero fueron las diferentes eficiencias en el uso de N para generar rendimiento y partición de carbono y N a los granos los que explicaron las diferencias finales entre ambos cultivos en cuanto al porcentaje de N en los granos, destacándose que se observaron diferentes grados de limitación en los granos por carbono (menor) o

N (mayor) durante post floración. Finalmente, se observó que trigo y cebada respondieron en su calidad diferencialmente a las fertilizaciones, ya que sobre el primero existieron efectos en general positivos para su industrialización y en cebada estos efectos fueron leves y en muchos casos negativos para su calidad industrial. Además en el cultivo de trigo, se observó gran variabilidad entre los cultivares en respuestas a los cambios ambientales (*i.e.*, fertilización).

6.2. Implicancias para futuras investigaciones

Del análisis de los resultados obtenidos en la presente tesis surgieron nuevos interrogantes que merecen ser estudiados en futuras investigaciones. El estudio de tales interrogantes permitirá seguir aportando información respecto a las diferencias que existen entre especies y/o cultivares de la misma especie en cuanto a su respuesta ante cambios en la disponibilidad de nutrientes y el momento del ciclo del cultivo en el cual estos son aplicados. Algunos de los interrogantes surgidos se detallan a continuación:

6.2.1. Analizar las posibles diferencias entre especies en el uso del nitrógeno, agua y su interacción.

A nivel productivo se consideraba tradicionalmente que el cultivo de cebada presentaba una mejor adaptación que trigo a condiciones de menor oferta de recursos (*i.e.*, disponibilidad de agua, nutrientes). Sin embargo, los resultados obtenidos en la presente tesis indican que, en la actualidad, ambos cultivos poseen rendimientos alcanzables semejantes. La variabilidad genotípica en la eficiencia diferencial entre especies en la captación y eficiencia en el uso de los recursos es un aspecto que ha sido escasamente estudiado en términos comparativos cuando ambas especies son expuestas simultáneamente a condiciones ambientales contrastantes. Los resultados mostrados en

esta tesis indican que el rendimiento alcanzado por trigo y cebada a cosecha depende de las diferencias de biomasa generada durante post floración y de la proporción de la misma que es derivada hacia los granos (*i.e.*, índice de cosecha). Desde el punto de vista de la economía del nitrógeno (N), se observó que existen diferencias entre ambas especies, sobre todo durante la etapa de post floración en la cual se definen tanto el rendimiento como la calidad de los granos. Tradicionalmente cebada fue destinada a sitios de baja productividad y se especulaba que posee mayor eficiencia en el uso de agua y nitrógeno que trigo. Si bien existen numerosos trabajos en la literatura donde se ha analizado la generación del rendimiento en los cultivos de trigo y cebada en forma individual, sigue habiendo una gran incertidumbre en cuanto a las potenciales diferencias en la economía del agua y su interacción con el N, cuando ambos cultivos se exponen simultáneamente a ambientes contrastantes. De los escasos trabajos realizados sobre ecofisiología comparada y eficiencia en el uso de nitrógeno y agua al mismo tiempo y entre ambas especies, los resultados son escasos y con resultados contradictorios (Wahbi y Sinclair, 2005; Zhang et al., 2005; Cossani et al., 2012). Así, Cossani et al. (2012), trabajando en ambientes mediterráneos, determinaron que las diferencias en rendimiento entre trigo y cebada fueron explicadas por sus diferencias en eficiencias en el uso del agua y del nitrógeno aunque no siempre a favor de cebada. Y, Kemanian et al. (2005), trabajando con una amplia base de datos recopilada de la literatura, concluyeron que los rangos de eficiencias en el uso del agua de cebada y trigo se superponen no habiendo claras diferencias entre ambas especies para dicho atributo. Pero debe considerarse que la mayoría de estos trabajos fueron realizados en ambientes con estreses marcados (hídricos o térmicos) en diferentes etapas del cultivo (ambientes mediterráneos) lo que puede determinar diferencias a favor o en contra de cada una de las especies. Parte de la variabilidad y contradicciones observadas en las eficiencias en

el uso de los recursos entre trigo y cebada puede estar asociado a las diferencias fenológicas entre los cultivares utilizados, dado que el periodo crítico para la definición del rendimiento en cebada es anterior al de trigo (Arisnabarreta y Miralles, 2008), ambos cultivos exploran condiciones ambientales diferentes en dicho periodo. Por otro lado, es acotada la información disponible sobre acumulación de biomasa y generación de rendimiento en cultivares de trigo y cebada en ambientes templados con estreses ocurridos en los mismos momentos ontogénicos en ambas especies. De forma tal que, como corolario de los resultados obtenidos en la presente tesis, es un tema de investigación a futuro el análisis de las diferencias en generación del rendimiento ante la presencia de estreses combinados (agua, nitrógeno) considerando la variabilidad genotípica dentro de cada especie.

6.2.2. Ampliar el análisis de la estabilidad genotípica de la calidad en genotipos de trigo y cebada cervecera.

Complementando lo propuesto en el punto anterior respecto a las diferentes respuestas del rendimiento a diferentes ambientes, y sumado a los resultados de esta tesis y otras evidencias previas que han demostrado que existe una fuerte interacción de la calidad de los genotipos con el ambiente al cual se expone (Loewy et al., 2005; Mortarini et al., 2004; Abatte et al., 2010), es necesario ampliar la información disponible en cuanto a la estabilidad o no de los cultivares utilizados sobre los parámetros de la calidad, ya que actualmente el recambio de cultivares en cada región productora ocurre cada vez más rápidamente y tener información actualizada y confiable sobre esto es de gran ayuda en la toma de decisiones de manejo agronómico. Un ejemplo de esto es lo referido a la producción de cebada cervecera, donde los últimos años ha existido una gran predominio del cultivar Scarlett en la superficie

sembrada (*ca.* 85%), pero en la actualidad se han liberado al mercado nuevos cultivares que igualan e incluso superan al anterior en cuanto a su rendimiento y calidad, pero éstos aún no han sido debidamente testeados en cuanto a su estabilidad o no en la misma ante cambios ambientales.

6.3. Aplicaciones de los resultados del presente estudio

Los resultados encontrados en esta tesis permitirían generar diferentes especulaciones en cuanto a sus aplicaciones, tanto en el campo del manejo de la fertilización de cultivos de trigo y cebada como en el campo de la modelización y mejora genética de ambos cultivos.

Un escenario común, al cual se enfrentan los técnicos y productores de las principales zonas de producción de nuestro país, es que existen diversas herramientas, desde muy sencillas hasta más complejas, para la toma de decisiones acerca del manejo de nutrientes destinados a producir mejoras en el rendimiento de los cultivos, pero casi no existen modelos de fertilización que estén asociados a producir mejoras en la calidad de esos cultivos. A partir de esto, y en base a los resultados de esta tesis junto a lo desarrollado en trabajos previos en ambos cultivos, es posible intentar establecer las bases para desarrollar un modelo teórico sencillo acerca del efecto de la fertilización de N basal que nos permita maximizar los rendimientos, combinado con un modelo de corrección de N avanzado el ciclo del cultivo (ejemplo cercano a la floración), basándose en el estado nutricional del cultivo, lo cual nos permita corregir el contenido de N en los granos en caso que los rendimientos esperados sean muy altos y se corra el riesgo que ocurra una dilución de N en los granos. Esto sería muy útil en ambos cultivos, aunque debe existir especial atención en el cultivo de cebada debido a que se

deberían evitar aumentos en el porcentaje de proteína por encima de los límites que solicita la industria maltera y que desmejoren el proceso industrial.

Otro aspecto referido a la modelización de cultivos es que existen numerosos modelos de simulación de desarrollo y crecimiento de cultivos que han sido probados y testeados en una amplia diversidad de situaciones (*e.g.*, DSSAT, APSIM, Sirius, etc.). La gran mayoría de estos modelos no cuentan con sub-rutinas de simulación de la dinámica del N particularmente referidas al contenido de N en granos, que sean confiables en un amplio rango de situaciones, para poder luego utilizarlos como herramienta para toma de decisiones respecto al manejo nitrogenado vinculado a la calidad. Si bien no fue un objetivo directo de esta tesis, algunos de los resultados que fueron mostrados, como que existe una amplia respuesta a la fertilización entre cultivares a la calidad o que en ambientes con bajas limitaciones de recurso durante el llenado de granos, la relación carbono:N en estadios iniciales de llenado pueden ser un buen estimador del PNG final (Figura 4.6), aportan conocimiento de base para que luego pueda ser utilizado en el desarrollo de este tipo de sub-rutinas que alimentan a los modelos de simulación de cultivos.

Finalmente, esta tesis mostró resultados acerca de las respuesta diferenciales entre cultivares de trigo caracterizados *a priori* como de diferente calidad potencial, que podrían ser utilizados en planes de mejora de cultivos como base para seleccionar cultivares que tenga una bajo o alta plasticidad en sus indicadores de la calidad dependiendo de cuál sea el objetivo final buscado. Adicionalmente, un aspecto a destacar es que profundizar en los aspectos que explican los cambios en la generación de rendimiento entre especies (mayor acumulación de biomasa en post floración en trigo y mayor índice de partición en cebada) constituye una estrategia para identificar caracteres de mejora en los diferentes cultivos.

BIBLIOGRAFÍA

1. AAPROTRIGO, 1996. Asociación Argentina de Productores de Trigo, <http://www.aaprotrigo.org/>.
2. Abbate, P.E., Gutheim, F., Polidoro, O., Milisich, J.J., Cuniberti M., 2010. Fundamentos para a clasificación del trigo argentino por calidad: efectos el cultivar, la localidad, el año y sus interacciones. *Agriscientia XVII*: 1-9.
3. Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica* 130, 325-334.
4. Abeledo, L.G., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 2004. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Res.* 86, 23-32.
5. Acreche, M.M., Slafer, G.A., 2006. Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Res.* 98, 52-59.
6. Acreche, M.M., Slafer, G.A., 2009. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005. *Field Crops Res.* 110, 98-105.
7. Aguinaga, A., 2003. Analisis de las relaciones entre proteínas de reserva, calidad maltera y ambiente de cultivo en cebada cervecera. Tesis de Magister en cs. Agrarias. UNS, Bahía Blanca, Argentina.
8. Ahmadi, A., Joudi, M., Janmohammadi, M., 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crop Res.* 113, 90-93.
9. Albrizio, R., Todorovic, M., Matic, T., Stellacci, A.M., 2010. Comparing the interactive effects of water and nitrogen on durum wheat and barley grown in a Mediterranean environment. *Field Crop Res.* 115, 179-190.
10. Alvarez Prado, S., Gallardo, J.M., Serrago, R.A., Kruk, B.C., Miralles, D.J., 2013. Comparative behavior of wheat and barley associated with field release and grain weight determination. *Field Crops Res.* 144, 28-33.
11. Alzueta, I., Abeledo, L.G., Mignone, C.M., Miralles, D.J., 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *Eur. J. Agron.*, 41, 92-102.
12. Ao, H., Peng, S., Zou, Y., Tang, Q., Visperas, R.M., 2010. Reduction of unproductive tillers did not increase the grain yield of irrigated rice. *Field Crops Res.* 116, 108-115.
13. Araus, J.L., Brown, H.R., Febrero, A., Bort, J., & Serret, M.D., 1993. Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO₂ to differences in grain mass in durum wheat. *Plant Cell Environ.* 16, 383-392.
14. Arens, O., Ron, M.M., Loewy, T., 2008. Fertilización foliar: efecto de la época y producto en trigo candeal con dos niveles de nutrición azufrada., VII Congreso Nacional de Trigo, Santa Rosa, La Pampa, Argentina.
15. ARGENTRIGO, 2013. Asociación Argentina de Trigo. <http://www.argentrigo.org.ar/>.
16. Arisnabarreta, S., Miralles, D.J., 2004. The influence of fertiliser nitrogen application on development and number of reproductive primordia in field-grown two- and six-rowed barleys. *Aust. J. Agric. Res.* 55, 357-366.
17. AWB, 2009. Australian Wheat Board Limited. <http://www.awb.com.au/>

18. Baethgen, W.E., Christianson, C.B., Lamothe, A.G., 1995. Nitrogen fertilizer effects on growth, grain yield, and yield components of malting barley. *Field Crops Res.* 43, 87-99.
19. Bancal, P., 2009. Decorrelating source and sink determinism of nitrogen remobilization during grain filling in wheat. *Ann Bot London.* 103, 1315-1324.
20. Beales, J., Turner, A., Griffiths, S., Snape, J., Laurie, D., 2007. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 115, 721-733.
21. Baethgen, W.E., Christianson, C.B., Lamothe, A.G., 1995. Nitrogen fertilizer effects on growth, grain yield, and yield components of malting barley. *Field Crops Res.* 43, 87-99.
22. Bingham, I.J., Blake, J., Foulkes, M.J., Spink, J., 2007. Is barley yield in the UK sink limited?: II. Factors affecting potential grain size. *Field Crop Res.* 101, 212-220.
23. Bingham, I.J., Walters, D.R., Foulkes, M.J., Paveley, N.D., 2009. Crop traits and the tolerance of wheat and barley to foliar disease. *Ann Appl Biol.* 154, 159-173.
24. Bly, A.G., Woodard, H.J., 2003. Foliar nitrogen application timing influence on grain yield and protein concentration of hard red winter and spring wheat. *Agron J.* 95, 335-338.
25. Bogard, M., Allard, V., Brancourt-Hulmel, M., Heumez, E., MacHet, J.M., Jeuffroy, M.H., Gate, P., Martre, P., Le Gouis, J., 2010. Deviation from the grain protein concentration-grain yield negative relationship is highly correlated to post-anthesis N uptake in winter wheat. *J. Exp. Bot.* 61, 4303-4312.
26. Bonhomme, R., 2000. Beware of comparing RUE values calculated from PAR vs solar radiation or absorbed vs intercepted radiation. *Field Crops Res.* 68, 247-252.
27. Bordes, J., Branlard, G., Oury, F.X., Charmet, G., Balfourier, F., 2008. Agronomic characteristics, grain quality and flour rheology of 372 bread wheats in a worldwide core collection. *J. Cereal Sci.* 48, 569-579.
28. Boone, M.Y.L., Rickman, R.W., Whisler, F.D., 1990. Leaf appearance rates of two winter wheat cultivars under high carbon dioxide conditions. *Agron. J.* 82, 718-724.
29. Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *Field Crops Res.* 86, 131-146.
30. Borrás, G., Romagosa, I., van Eeuwijk, F., Slafer, G.A., 2009. Genetic variability in duration of pre-heading phases and relationships with leaf appearance and tillering dynamics in a barley population. *Field Crops Res.* 113, 95-104.
31. Borràs-Gelonch, G., Rebetzke, G.J., Richards, R.A., Romagosa, I., 2012. Genetic control of duration of pre-anthesis phases in wheat (*Triticum aestivum* L.) and relationships to leaf appearance, tillering, and dry matter accumulation. *J. Exp. Bot.* 63, 69-89.
32. Bos, H.J., Neuteboom, J.H., 1998. Morphological Analysis of Leaf and Tiller Number Dynamics of Wheat (*Triticum aestivum*L.): Responses to Temperature and Light Intensity. *Ann. Bot.* 81, 131-139.
33. Branlard, G., Darvet, M., 1985. Diversity of grain proteins and bread wheat quality: I. Correlation between gliadin bands and flour quality characteristics. *J Cereal Sci.* 3, 329-343.

34. Branlard, G., Dardevet, M., Saccomano, R., Lagoutte, F., Gourdon, J., 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica*. 119, 59-67.
35. Brocklehurst, P.A., 1977. Factors controlling grain weight in wheat. *Nature*. 266, 348-349.
36. Bulman, P., Smith, D.L., 1994. Post-heading nitrogen uptake, retranslocation, and partitioning in spring barley. *Crop Sci*. 34, 977-984.
37. Burke, J.J., Holloway, P., Dalling, M.J., 1986. The effect of sulfur deficiency on the organisation and photosynthetic capability of wheat leaves. *J. Plant Physiol*. 125, 371-375.
38. Calderini, D.F., Reynolds, M.P., 2000. Changes in grain weight as a consequence of de-graining treatments at pre- and post-anthesis in synthetic hexaploid lines of wheat (*Triticum durum* x *T. tauschii*). *Aust. J. Plant Physiol*. 27, 183-191.
39. Cantero-Martinez, C., Villar, J.M., Romagosa, I., Fereres, E., 1995. Nitrogen fertilization of barley under semi-arid rainfed conditions. *Eur. J. Agron*. 4, 309-316.
40. Carcea, M., Salvatorelli, S., Turfani, V., & Mellara, F. 2006. Influence of growing conditions on the technological performance of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Int J Food Sci Tech*. 41, 102-107.
41. Cartelle, J., Pedró, A., Savin, R., Slafer, G.A., 2006. Grain weight responses to post-anthesis spikelet-trimming in old and modern wheat under Mediterranean conditions. *Eur. J. Agron*. 25, 365-371.
42. Cattaneo, M., 2011. Cebada Cervecera. *Panorama Varietal. A Todo Trigo 2011*. Mar del plata, Buenos Aires.
43. Caviglia, O.P., Sadras, V.O., 2001. Effect of nitrogen supply on crop conductance, water- and radiation-use efficiency of wheat. *Field Crops Res*. 69, 259-266.
44. CGC, 2009. Canadian Grain Commission. <http://www.grainscanada.gc.ca>
45. Charles-Edwards, D.A., Lawn, R.J., 1984. Light interception by grain legume row crops. *Plant Cell Environ*. 7, 247-251.
46. Christensen, N.W., Killorn, R.J., 1981. Wheat and barley growth and n fertilizer utilization under sprinkler irrigation. *Agron J*. 73, 307-312.
47. Clancy, J.A., Tillman, B.A., Pan, W.L., Ulrich, S.E. (1991). Nitrogen effects on yield and malting quality of barley genotypes under no-till. *Agron J*. 83, 341-346.
48. Cossani, C.M., Savin, R., Slafer, G. A., 2007. Contrasting performance of barley and wheat in a wide range of conditions in Mediterranean Catalonia (Spain). *Ann Appl Bio*. 151, 167-173.
49. Cossani, C.M., Slafer, G.A., Savin, R., 2009. Yield and biomass in wheat and barley under a range of conditions in a Mediterranean site. *Field Crops Res*. 112, 205-213.
50. Cossani, M., Slafer, G.A., Savin, R., 2010. Co-limitation of nitrogen and water, and yield and resource-use efficiencies of wheat and barley. *Crop Past Sci*. 61, 844-851.
51. Cossani, C.M., Slafer, G.A., Savin, R., 2012. Nitrogen and water use efficiencies of wheat and barley under a Mediterranean environment in Catalonia. *Field Crop Res*. 128, 109-118.

52. Cox, M.C., Qualset, C.O., Rains, D.W., 1985. Genetic Variation for Nitrogen Assimilation and Translocation in Wheat. I. Dry Matter and Nitrogen Accumulation. *Crop Sci.* 25, 430-435.
53. Cuniberti, M., 2001. Sistemas Australiano y Canadiense de Comercialización de Trigo. *Aposgran* N° 76.
54. Cuniberti, M., 2004. Propuesta de Clasificación del Trigo Argentina. *IDIA XXI*, pp 21–25. ISBN 987-521-0044-7.
55. Christensen, N.W., Killorn, R.J., 1981. Wheat and barley growth and N fertilizer utilization under sprinkler irrigation. *Agron J.* 73, 307-312.
56. Dalal, R.C., Strong, W.M., Cooper, J.E., Weston, E.J., Thomas, G.A., 1997. Prediction of grain protein in wheat and barley in a subtropical environment from available water and nitrogen in Vertisols at sowing. *Aust. J. Exp. Agric.* 37, 351-357.
57. Davidson, D.J., Chevalier, P.M., 1989. Preanthesis Tiller Mortality in Spring Wheat. *Crop Sci.* 30, 832-836.
58. Davidson, J., Christian, K., Jones, D., Bremner, P., 1985. Responses of wheat to vernalization and photoperiod. *Aust. J. Agric. Res.* 36, 347-359.
59. de la Horra A.E., Seghezzo, M.L., Molfese, E., Ribotta, P.D., León, A.E., 2012. Indicadores de calidad de las harinas de trigo: índice de calidad industrial y su relación con ensayos predictivos. *Agriscientia*, 29(2), 81-89.
60. Delogu, G., Cattivelli, L., Pecchioni, N., De Falcis, D., Maggiore, T., Stanca, A.M., 1998. Uptake and agronomic efficiency of nitrogen in winter barley and winter wheat. *Eur. J. Agron.* 9, 11-20.
61. Dreccer, M.F., Grashoff, C., Rabbinge, R., 1997. Source-sink ratio in barley (*Hordeum vulgare L.*) during grain filling: effects on senescence and grain protein concentration. *Field Crops Res.* 49, 269-277.
62. Dordas, C., 2009. Dry matter, nitrogen and phosphorus accumulation, partitioning and remobilization as affected by N and P fertilization and source - sink relations. *Eur. J. Agron.* 30, 129-139.
63. Dordas, C., 2012. Variation in dry matter and nitrogen accumulation and remobilization in barley as affected by fertilization, cultivar and source - sink relations. *Eur. J. Agron.* 37, 31-42.
64. EBC, 1998. European Brewery Convention. *Analytica – EBC*. Published by VERLAG HANS CARL Getränke – Fachverlag, 5th edition.
65. Echeverria, H.E., San Martin, N.F., Bergonzi, R., 1996. Sulphur mineralization and its relationship with nitrogen in agricultural soils. *Ciencia del Suelo* 14, 107-109.
66. Ehdaie, B., Alloush, G.A., Waines, J.G., 2008. Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat. *Field Crops Res.* 106, 34-43.
67. Ellen, J., 1993. Growth, yield and composition of four winter cereals. II. Nitrogen and carbohydrate economy. *NJAS-Wagen J Life SC.* 41, 235-246.
68. Estrada-Campuzano, G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2012. Differences in yield, biomass and their components between triticale and wheat grown under contrasting water and nitrogen environments. *Field Crop Res.* 128, 167-179.
69. Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., Struik, P.C., 2006. Cessation of Tillering in Spring Wheat in Relation to Light Interception and Red : Far-red Ratio. *Ann. Bot.* 97, 649-658
70. FAO, 2011. FAOSTAT Crops Production Database. www.faostat.fao.org.

71. Feingold, S.E., Calderini, D.F., Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1990. Grain yield, grain nitrogen concentration and some associated physiological attributes of a semidwarf and tall Argentinian wheat cultivars. *Cereal Res. Commun.* 18, 291-297.
72. Finney, K.F., Meyer, J.W., Smith, F.W., Fryer, H.C., 1957. Effect of foliar spraying of Pawnee wheat with urea solutions on yield, protein content, and protein quality. *Agron. J.* 49, 341-347.
73. Fischer, R.A., HilleRisLambers, D., 1978. Effect of environment and cultivar on source limitation to grain weight in wheat. *Crop Pasture Sci.* 29, 443-458.
74. Fischer, R.A., 1983. Wheat. In: Smith, W.H., J., B.S. (Eds.), *Symposium on potential productivity of field crops under different environments* IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 129-154.
75. Fischer, R.A., Howe, G.N., Ibrahim, Z., 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. I. Grain yield and protein content. *Field Crops Res.* 33, 37-56.
76. Fischer, R.A., 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. II. Physiology of grain yield response. *Field Crops Res.* 33, 57-80.
77. Fischer, R., Byerlee, D., Edmeades, G., 2009. Can technology deliver on the yield challenge to 2050? , *FAO Expert Meeting on How to Feed the World in 2050*, Rome.
78. Foulkes, M.J., Hawkesford, M.J., Barraclough, P.B., Holdsworth, M.J., Kerr, S., Kightley, S., Shewry, P.R., 2009. Identifying traits to improve the nitrogen economy of wheat: Recent advances and future prospects. *Field Crops Res.* 114, 329-342.
79. Fowler, D.B., 1986. Influence of delayed seeding on yield, hectolitre weight and seed size of stubble-seeded winter wheat and rye grown in Saskatchewan. *Can. J. Plant Sci.* 66, 553-557.
80. Freney, J.R., Spencer, K. Jones, M.B., 1978. The diagnosis of sulphur deficiency in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 29, 727-738.
81. Fuertes-Mendizábal, T., Aizpurua, A., González-Moro, M.B., Estavillo, J.M., 2010. Improving wheat breadmaking quality by splitting the N fertilizer rate. *Eur. J. Agron.* 33, 52-61.
82. Gaju, O., Allard, V., Martre, P., Snape, J.W., Heumez, E., LeGouis, J., Moreau, D., Bogard, M., Griffiths, S., Orford, S., Hubbart, S., Foulkes, M.J., 2011. Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency of wheat genotypes. *Field Crops Res.* 123, 139-152.
83. García del Moral, M.B., García del Moral, L.F., 1995. Tiller production and survival in relation to grain yield in winter and spring barley. *Field Crops Res.* 44, 85-93.
84. Garrido-Lestache, E., López-Bellido, R.J., López-Bellido, L., 2004. Effect of N rate, timing and splitting and N type on bread-making quality in hard red spring wheat under rainfed Mediterranean conditions. *Field Crop Res.* 85, 213-236.
85. Geleta B., Atak M., Baenziger P.S., Nelson L.A., Baltenesperger D.D., Eskridge K.M., Shipman M.J., Shelton D.R., 2002. Seeding Rate and Genotype Effect on Agronomic Performance and End-Use Quality of Winter Wheat. *Crop Sci.* 42, 827-832.
86. Guarda, G., Padovan, S., Delogu, G., 2004. Grain yield, nitrogen-use efficiency and baking quality of old and modern Italian bread-wheat cultivars grown at different nitrogen levels. *Eur. J. Agron.* 21, 181-192.

87. Hanft, J.M., Wych, R.D., 1982. Visual indicators of physiological maturity of hard red spring wheat. *Crop Sci.* 22, 584-588.
88. Haun, J.R., 1973. Visual Quantification of Wheat Development. *Agron. J.* 65, 116-119.
89. Hay, R.K.M., Kirby, E.J.M., 1991. Convergence and synchrony-a review of the coordination of development in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 42, 661-700.
90. Heitholt, J.J., Croy, L.I., Maness, N.O., Nguyen, H.T., 1990. Nitrogen partitioning in genotypes of winter wheat differing in grain N concentration. *Field Crops Res.* 23, 133-144.
91. Hirel, B., Le Gouis, J., Ney, B., Gallais, A., 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *J. Exp. Bot.* 58, 2369-2387.
92. Horwitz, W., Senzel, A., Reynolds, H., 1975. *Official Methods of Analysis*, 12th edn. Association of Official Analytical Chemists, Washington DC, USA.
93. Hossain, I., Epplin, F.M., Krenzer, E.G., 2003. Planting Date Influence on Dual-Purpose Winter Wheat Forage Yield, Grain Yield, and Test Weight. *Agron. J.* 95, 1179-1188.
94. Inal, A., Günes, A., Alpaslan, M. Adak, M.S., Taban, S., Eraslan, F., 2003. Diagnosis of Sulfur Deficiency and Effects of Sulfur on Yield and Yield Components of Wheat Grown in Central Anatolia, Turkey. *J. Plant Nut.* 26, 1483-1498.
95. InfoStat, 2009. Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2012. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
96. IPNI, 2002. Requerimientos nutricionales de los cultivos. Archivo Agronomico N°3. International Plant Nutrition Intitute. <http://lacs.ipni.net/article/LACS-1091>
97. Jenner C.F., Ugalde T.D., Aspinall, D., 1991. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 18, 211-226.
98. Jia, Y.Q., Fabre, J.L., Aussenac, T., 1996. Effects of growing location on response of protein polymerization to increased nitrogen fertilization for the common wheat cultivar Soissons: relationship with some aspects of the breadmaking quality. *Cereal Chem.* 73, 526-532.
99. Jobet Fornazzari, C., 2005. TRIGO - PAN: Calidad fundamental en la cadena. Revista Tattersall, Santiago, Chile.
100. Johansson, E., Prieto-Linde, M.L., Jönsson, J.Ö., 2001. Effects of wheat cultivar and nitrogen application on storage protein composition and breadmaking quality. *Cereal Chem.* 78, 19-25.
101. Johnson, V.A., Dreier, A.F., Grabouski, P.H., 1973. Yield and Protein Responses to nitrogen fertilizer of two winter wheat varieties differing in inherent protein content of their grain. *Agron. J.* 65, 259-263.
102. Kichey, T., Hirel, B., Heumez, E., Dubois, F., Le Gouis, J., 2007. In winter wheat (*Triticum aestivum* L.), post-anthesis nitrogen uptake and remobilisation to the grain correlates with agronomic traits and nitrogen physiological markers. *Field Crops Res.* 102, 22-32.
103. Kemanian, A.R., Stöckle, C.O., Huggins, D.R., 2004. Variability of barley radiation-use efficiency. *Crop Sci.* 44, 1662-1672.

104. Kirby, E.J.M., Appleyard, M., Fellowes, G., 1985. Variation in development of wheat and barley in response to sowing date and variety. *J. Agric. Sci.* 104, 383-396.
105. Kirby, E.J.M., Riggs, T.J., 1978. Developmental consequences of two-row and six-row ear type in spring barley: II. Shoot apex, leaf and tiller development. *J. Agri. Sci.* 91, 207-216.
106. Lafarge, T.A., Hammer, G.L., 2002. Tillering in Grain Sorghum over a Wide Range of Population Densities: Modelling Dynamics of Tiller Fertility. *Ann. Bot.* 90, 99-110.
107. Langer, R.H.M., Liew, F.K.Y., 1973. Effects of varying nitrogen supply at different stages of the reproductive phase on spikelet and grain production and on grain nitrogen in wheat. *Crop Past Sci.* 24, 647-656.
108. Lazzari, M.A., Landriscini, M.R., Cantamutto, M.A., Miglierina, A.M., Rosell, R., Möckel, F.E., Echagüe, M. E., 2001. Absorción de nitrógeno por cebada cervecera en dos suelos del sur bonaerense, Argentina. *Ciencia del Suelo*, 19, 101-108.
109. Lazzari, M.A., Landriscini, M.R., Echagüe, M.E., 2005. Patrones de absorción de nitrógeno nativo y del fertilizante en cebada cervecera con fertilizaciones cercanas a la siembra. *Ciencia del suelo*, 23, 69-77.
110. Lazzari, M.A., Landriscini, M.R., Echagüe, M., 2007. Nitrogen uptake by malting barley grown under conditions found in Buenos Aires province, Argentina. *Commun. Soil Sci. Plan.*, 38, 371-388.
111. Lazzeri, P.A., Shewry, P.R., 1993. Biotechnology of cereals. *Biotechnol. Genet. Eng.*, 11, 79-146.
112. Liu, C.Y., Shepherd, K.W. Rathjen, A.J., 1996. Improvement of durum wheat pastamaking and breadmaking qualities. *Cereal Chem.* 73, 155-166.
113. Loewy, T., 2004. Fertilización complementaria en trigo. I. Efecto del nitrógeno foliar en rendimiento y calidad. . XIX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo. , Parana, entre Rios, Argentina.
114. Loewy, T., Bergh, R., Echeverria, H.E., 2005. Nitrogen fertilization and wheat quality in the south of Buenos Aires Province (Argentina). In: Buck, H.T., Nisi, J.E., Salomón, N. (Eds.), 7th International Wheat Conference. Springer, Mar del Plata. Argentina, pp 198.
115. Loewy, T., Bergh, R., Ron, M.M., 2008. Contenido de azufre y relación N:S en grano de trigo en el Centro Sur y Sudoeste Bonaerense. XXI Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo - Semiárido: un desafío para la Ciencia del Suelo., Potrero de los Funes, San Luis, Argentina.
116. Longnecker, N., Kirby, E.J.M., Robson, A., 1993. Leaf emergence, tiller growth, and apical development of nitrogen-deficient spring wheat. *Crop Sci.* 33, 154-160.
117. Longnecker, N., Robson, A., 1994. Leaf emergence of spring wheat receiving varying nitrogen supply at different stages of development. *Ann. Bot.* 74, 1-7.
118. López-Bellido, L., López-Bellido, R.J., López-Bellido, F.J., 2006. Fertilizer nitrogen efficiency in durum wheat under rainfed Mediterranean conditions: Effect of split application. *Agron. J.* 98, 55-62.
119. Lopez-Castaneda, C., Richards, R.A., Farquhar, G.D., 1995. Variation in early vigor between wheat and barley. *Crop Sci.* 35, 472-479.
120. MacLeod, L.C., 2000. Breeding Barley for malt and Beer. In Proceedings of 8th International Barley Genetics Symposium, Adelaide.

121. MAGyP, 2011. Series y Estadísticas, Estimaciones agrícolas.
<http://www.minagri.gob.ar/>.
122. Mahler, R.J., Maples, R.L., 1986. Response of wheat to sulfur fertilization. *Comm. Soil Sci. Plant Anal.* 17: 9.
123. Marshall, D.R., Mares, D.J., Moss, H.J., Ellison, F.W., 1986. Effects of grain shape and size on milling yields in wheat. II. Experimental studies *Aust. J. Agric. Res.* 37: 331-342.
124. Martre, P., Porter, J.R., Jamieson, P.D., Triboni, E., 2003. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat. *Plant Physiol.* 133, 1959-1967.
125. Mi, G., Tang, L., Zhang, F., Zhang, J., 2000. Is nitrogen uptake after anthesis in wheat regulated by sink size? *Field Crops Res.* 68, 183-190.
126. Miralles, D.J., Richards, R.A., 2000. Responses of leaf and tiller emergence and primordium initiation in wheat and barley to interchanged photoperiod. *Ann. Bot.* 85, 655-663.
127. Miralles, D., Arisnabarreta, S., Alzueta, I., 2011. Desarrollo ontogénico y generación del rendimiento 3-34. Capítulo 2 en *Cebada Cervecera* Miralles D, Benech-Arnold R y Abeledo G (Ed). Editorial Facultad de Agronomía UBA, Buenos Aires
128. Mitchell, R.A.C., Mitchell, V.J., Driscoll, S.P., Franklin, J., Lawlor, D.W., 1993. Effects of increased CO₂ concentration and temperature on growth and yield of winter wheat at two levels of nitrogen application. *Plant Cell Environ.* 16, 521-529.
129. Mitscherlich, E.O., 1909. Das Gesetz des minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages. *Landwirtschaftliche Jahrbücher* 3, 537-552.
130. Mortarini, M., Perelman, S., Miralles, D.J., 2004. Calidad Industrial del Trigo: Interacción GxA., VI Congreso Nacional de Trigo, Bahía Blanca, pp. 304-305.
131. Muurinen, S., Slafer, G.A., Peltonen-Sainio, P., 2006. Breeding effects on nitrogen use efficiency of spring cereals under northern conditions. *Crop Sci.* 46, 561-568.
132. Muurinen, S., Kleemola, J., Peltonen-Sainio, P., 2007. Accumulation and translocation of nitrogen in spring cereal cultivars differing in nitrogen use efficiency. *Agron. J.* 99, 441-449.
133. Neuteboom, J.H., Latinga, E.A., 1989. Tillering potential and relationship between leaf and tiller production in perennial ryegrass. *Ann. Bot.* 63, 265-270.
134. Oscarson, P., Lundborg, T., Larsson, M., Larsson, C.M., 1995. Genotypic differences in nitrate uptake and nitrogen utilization for spring wheat grown hydroponically. *Crop Sci.* 35, 1056-1062.
135. Otamendi, M.A., 2004. Demandas de calidad de trigo a nivel mundial. *IDIA XXI.* 6:11-15.
136. Otteson B.N., Mergoum M., Ransom J.K., 2008. Seeding rate and nitrogen management on milling and baking quality of hard red spring wheat genotypes. *Crop Sci.* 48, 749-755.
137. Ottman, M.J., Doerge, T.A., Martin, E.C., 2000. Durum grain quality as affected by nitrogen fertilization near anthesis and irrigation during grain fills. *Agron. J.* 92, 1035-1041.
138. Palta, J.A., Fillery, I.R.P., Rebetzke, G.J., 2007. Restricted-tillering wheat does not lead to greater investment in roots and early nitrogen uptake. *Field Crops Res.* 104, 52-59.

139. Passarella, V.S., Savin, R., Abeledo, L.G., Slafer, G.A., 2003. Malting quality as affected by barley breeding (1944–1998) in Argentina. *Euphytica* 134, 161-167.
140. Peltonen-Sainio, P., Muurinen, S., Rajala, A., Jauhiainen, L., 2008. Variation in harvest index of modern spring barley, oat and wheat cultivars adapted to northern growing conditions. *J. Agri. Sci.* 146, 35-47.
141. Peterson, G.A., Foster, A.E., 1975. Malting Barley in the United States. *Advances in Agronomy* 75, 327-378.
142. Pomeranz, Y., Shellenberger, J.A., 1971. Bread science and technology. AVI publishing company.
143. PRONACATRI, 2003. Programa Nacional de Calidad de Trigo. SAGPyA Resolución N° 334/2003.
144. PRONACATRI, 2006. Calidad industrial del trigo argentino: Análisis de la Red de Ensayos Comparativos de Trigo (RET), comparación de subregiones y variedades comerciales en cultivo. Programa Nacional de Calidad de Trigo, SAGPyA, Bs. As., pp 34.
145. Prystupa, P., Slafer, G.A., Savin, R., 2003. Leaf appearance, tillering and their coordination in response to NxP fertilization in barley. *Plant Soil* 255, 587-594.
146. Prystupa, P., Bergh, R., G, F., Loewy, T., Ventimiglia, L., Gutierrez Boem, F.H., Couretot, L., 2008. Fertilización nitrogenada y azufrada en cebada cervecera cv. Scarlett. *Informaciones Agronómicas Cono Sur* 38, 5-11.
147. Prystupa P., Ferraris G., 2011. Nutrición mineral y fertilización. 35-62. Capítulo 2 en Cebada Cervecera Miralles D, Benech-Arnold R y Abeledo G (Ed). Editorial Facultad de Agronomía UBA, Buenos Aires.
148. Radushev, D., Muzyka, A., Tarkany, O., Novikov, A., Moskalenko, E., Vysotsky, A., Volokh, V., 2007a. Linear regression In: Software, G. (Ed.), San Diego, USA.
149. Radushev, D., Muzyka, A., Tarkany, O., Novikov, A., Moskalenko, E., Vysotsky, A., Volokh, V., 2007b. Nonlinear regression (curve fit). In: Software, G. (Ed.), San Diego, USA.
150. Ramig, R.E., Rasmussen, P.E., Allmaras, R.R., Smith C.M., 1975. Nitrogen-Sulfur Relations in Soft White Winter Wheat. I. Yield Response to Fertilizer and Residual Sulfur. *Agron. J.* 67, 219-224.
151. Rawson, H.M., Evans, L.T., 1970. The pattern of grain growth within the ear of wheat. *Aust. J. Biol. Sci.* 23, 753-764.
152. Rawluk, C.D.L., Racz, G.J., Grant, C.A., 2000. Uptake of foliar or soil application of ¹⁵N-labelled urea solution at anthesis and its affect on wheat grain yield and protein. *Can. J. Plant Sci.* 80, 331-334.
153. Reisenauer, H.M., Dickson A.D., 1961. Effects of nitrogen and sulfur fertilization on yield and malting quality of barley. *Agron. J.* 53, 192-195.
154. Reussi Calvo, N.I., Echeverría, H.E., Rozas, H.S., 2006. Wheat response to sulphur fertilization in the southeast bonaerense. Respuesta del cultivo de trigo al agregado de azufre en el sudeste bonaerense. *Ciencia del suelo*, 24, 77-87.
155. Reussi Calvo, N.I., Echeverría, H.E., Rozas, H.S., 2008. Comparison between two plant nitrogen and sulphur determination methods: Impact on wheat sulphur diagnostics. Comparación de métodos de determinación de nitrógeno y azufre en planta: Implicancia en el diagnóstico de azufre en trigo. *Ciencia del suelo*, 26, 161-167.

156. Rodríguez, D., Keltjens, W.G., Goudriaan, J., 1998. Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant and Soil*, 200, 227-240.
157. Royo, C., 1999. Plant recovery and grain-yield formation in barley and triticale following forage removal at two cutting stages. *J. Agr. Crop Sci.* 182, 175-184.
158. Rozen, S., Skaletsky, H.J., 2000. Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. In: Krawetz, S., Misener, S. (Eds.), *Bioinformatics Methods and Protocols: Methods in Molecular Biology*. Humana Press, Totowa, NJ, USA, pp. 365-386.
159. SAGyP, 1994. Secretaria de Agricultura, Ganadería y Pesca. Resolución SAGyP N° 1075/94.
160. Salvagiotti, F., Castellarín, J.M., Miralles, D.J., Pedrol, H.M., 2009. Sulfur fertilization improves nitrogen use efficiency in wheat by increasing nitrogen uptake. *Field Crops Res.* 113, 170-177.
161. Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2007. Wheat development as affected by nitrogen and sulfur nutrition. *Aust. J. Agric. Res.* 58, 39-45.
162. Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2008. Radiation interception, biomass production and grain yield as affected by the interaction of nitrogen and sulfur fertilization in wheat. *Eur. J. Agron.* 28, 282-290.
163. Savin, R., Sorlino, D.M., 2003. Calidad de los granos y estimadores más comunes. En: Satorre, E.H., Vence, R.L., Slafer, G.A., de la Fuente, E.B., Miralles, D.J., Otegui, M.E., Savin, R. (eds). *Producción de granos: bases funcionales para su manejo*. pp. 26-46.
164. Savin, R., Prystupa, P., Araus, J.L., 2006. Hordein composition as affected by post-anthesis source-sink ratio under different nitrogen availabilities. *J. Cereal Sci.* 44, 113-116.
165. Savin, R., Aguinaga, A., 2011. Los requerimientos de la industria: calidad comercial e industrial y sus determinantes. En: *Cebada cervecera*. Miralles DJ, Benech-Arnold RL, Abeledo LG (eds). Editorial Facultad de Agronomía - Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires, Argentina. pp. 205-241.
166. Schnyder, H., 1993. The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling - a review. *New Phytol.* 123, 233-245.
167. Serrago, R.A., Alzueta, I., Savin, R., Slafer, G.A., 2013. Understanding grain yield responses to source-sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crop Res.* 150, 42-51.
168. Serrano, L., Filella, I., Peñuelas, J., 2000. Remote sensing of biomass and yield of winter wheat under different nitrogen supplies. *Crop Sci.* 40, 723-731.
169. Sharma, R.C., 1995. Tiller mortality and its relationship to grain yield in spring wheat. *Field Crops Res.* 41, 55-60.
170. Shewry, P.R., Tatham, A.S., Halford, N.G., 2001. Nutritional control of storage protein synthesis in developing grain of wheat and barley. *Plant Growth Regul.* 34, 105-111.
171. Shewry, P.R., Underwood, C., Wan, Y., Lovegrove, A., Bhandari, D., Toole, G., Mills, E.N.C., Denyer, K., Mitchell, R.A.C., 2009. Storage product synthesis and accumulation in developing grains of wheat. *J. Cereal Sci.* 50, 106-112.
172. Skinner, R.H., Nelson, C.J., 1992. Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. *Ann. Bot.* 70, 493-499.

173. Slafer, G.A., Araus, J.L., Royo, C., del Moral, L.F.G., 2005. Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments. *Ann Appl Bio*, 146, 61-70.
174. Slafer, G.A., Satorre, E.H., Andrade, F.H., 1994. Increases in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: Slafer, G.A. (Ed.), *Genetic improvement of field crops*. Marcel Dekker, Inc., New York, USA, pp. 1-68.
175. Slafer, G.A., Rawson, H.M., 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Aust. J. Plant Physiol.* 21, 393-426.
176. Slafer, G.A., Savin, R., 1991. Developmental base temperature in different phenological phases of wheat (*Triticum aestivum*). *J. Exp. Bot.* 42, 1077-1082.
177. Sparkes, D.L., Holme, S.J., Gaju, O., 2006. Does light quality initiate tiller death in wheat? *Eur. J. Agron.* 24, 212-217.
178. Spiertz, J., De Vos, N., 1983. Agronomical and physiological aspects of the role of nitrogen in yield formation of cereals. *Plant and Soil*, 75, 379-391.
179. Souza, E.J., Martin, J.M., Guttieri, M.J., O'Brien, K.M., Habernicht, D.K., Lanning, S.P., Talbert, L.E., 2004. Influence of Genotype, Environment, and Nitrogen Management on Spring Wheat Quality. *Crop Sci.* 44, pp 425-432.
180. Tambussi, E.A., Bort, J., Guiamet, J.J., Nogues, S., Araus, J.L., 2007. The photosynthetic role of ears in C3 cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield. *Crc. Cr. Rev. Plant Sci.* 26, 1-16.
181. Thomas, W.T.B., Powell, W., Swanston, J.S., Ellis, R.P., Chalmers, K.J., Barua, U.M., Jack, P., Lea, V., Forster, B.P., Waugh, R., Smith, D.B., 1996. Quantitative trait loci for germination and malting quality characters in spring barley cross. *Crop Sci.* 36, 265-273.
182. Thorne, G.N., 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.
183. Triboi, E., Triboi-Blondel, A.M., 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem-invited paper. *Eur. J. Agron.* 16, 163-186.
184. Varga, B., Svečnjak, Z., 2006. The effect of late-season urea spraying on grain yield and quality of winter wheat cultivars under low and high basal nitrogen fertilization. *Field Crops Res.* 96, 125-132.
185. Voltas, J., Romagosa, I., Araus, J., 1997. Grain size and nitrogen accumulation in sink-reduced barley under Mediterranean conditions. *Field Crops Res.* 52, 117-126.
186. Waddington, S.R., Cartwright, P.M., Wall, P.C., 1983. A Quantitative Scale of Spike Initial and Pistil Development in Barley and Wheat. *Ann. Bot.* 51, 119-130.
187. Wahbi, A., Sinclair, T.R., 2005. Simulation analysis of relative yield advantage of barley and wheat in an eastern Mediterranean climate. *Field Crops Res.* 91, 287-296.
188. Wardlaw, I.F., 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New phytologist.* 116, 341-381.
189. Weston, D.T., Horsley, R.D., Schwarz, P.B., Goos, R.J., 1993. Nitrogen and planting date effects on low-protein spring barley. *Agron. J.* 85, 1170-1174.
190. Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14, 415-421.

191. Zhang, H., Turner, N.C., Poole, M.L., 2005. Water use of wheat, barley, canola, and lucerne in the high rainfall zone of south-western Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 743-752.
192. Zhao E.J., Hawkesford, M.J., Warrilow, A.G.S., McGrath, S.E, Clarkson, D.T., 1996. Responses of two wheat varieties to sulphur addition and diagnosis of sulphur deficiency. *Plant Soil* 181: 317-327.