

Cambios en la productividad y en la respuesta a enfermedades foliares de cultivares de trigo liberados entre 1918 y 2011 en Argentina

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

Patricio Javier Lo Valvo
Ingeniero Agrónomo
Universidad de Buenos Aires 2011

Cátedra de Cerealicultura/IFEVA
Departamento de Producción Vegetal
Facultad de Agronomía
Universidad de Buenos Aires



FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Daniel J. Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Román A. Serrago

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Daniel J. Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Ariel J. Castro

Ingeniero Agrónomo (Universidad de la Republica)
Doctor of Philosophy (Oregon State University)

JURADO

Cordo A. Cristina

Licenciada en Botánica (Universidad Nacional de La Plata)
Doctor en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata)

JURADO

C. Mariano Cossani

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
PhD in Agrarian and Food Science and Technology (University of Lleida)

Fecha de defensa de la tesis: 7 de Julio de 2017

DEDICATORIA

A Romi y a mis hijos Lauti y Beni

A mis padres, hermanos y amigos

AGRADECIMIENTOS

La preocupación de muchos que pasaron por esta instancia de agradecimientos, es no olvidarse de ninguna de las personas que fueron importantes en esta etapa finalizada. Hoy me toca pasar a mí por esta etapa y no olvidarme de nadie, y en caso de que así ocurra, les pido disculpas de antemano.

Daniel, gracias por integrarme al grupo de trabajo, el apoyo durante estos años y por permitirme discutir de manera horizontal todo tipo de asuntos académicos (y personales también). Mi intención de sumarme al equipo de becarios empezó cuando era técnico y siempre me tuviste consideración, apoyándome en esa decisión.

Román, gracias por permitirme sumarme a tus líneas de trabajo, desde tesista de grado hasta esta etapa ya finalizada. Estos años fueron de enriquecedores ya que tu visión, tus criterios y personalidad forjaron parte de mi carácter.

A Ginna, quién fue mi compañera de doctorado y a Carla Sproviero, Manuel Bavio, María Morrogh, Lucia Demichelis y Enrique Del Corchio por los gratos momentos que pasamos en los experimentos.

A todos los técnicos que me ayudaron en la parte experimental, especialmente a mi amigo Juan Manuel Fuente.

A todos los compañeros del anexo que en discusiones informales aportaron con sus conocimientos y visiones a mi trabajo además de transformar el lugar de trabajo en un ambiente ameno: Juani, Luisito, Magui; Rena; Euge, Carli, Belén, Ale S, Ale D, Robin, Nico, Víctor, Ginna y Beche.

A todos los integrantes del “grupo trigo” con los que hemos discutidos los objetivos, ensayos y resultados de mis trabajos.

A los integrantes de las cátedras de Cerealicultura, Cultivos Industriales y Producción Vegetal por haber compartido el día a día dándole al lugar de trabajo un poco de calor de hogar.

A la FAUBA, por otorgarme el lugar de trabajo a FONCyT y CONICET, por otorgarme las becas para la realización del doctorado.

A mis padres y hermanos por la fe y apoyo ante esta y otras etapas de la vida.

A Romina que además de haber participado en la discusión de resultados, objetivos, etcétera (como compañera de trabajo) compartimos la vida juntos. Y en este libro que es “la vida” ya escribimos juntos un capítulo llamado “Lauti” y estamos escribiendo otro capítulo llamado “Beni” ¡Gracias!

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Ing. Agr. Patricio Javier Lo Valvo

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS.....	ix
ÍNDICE DE CUADROS.....	xiii
RESUMEN.....	xiv
ABSTRACT.....	xv
CAPÍTULO 1	16
1.1. Introducción.....	17
1.2. Progreso genético.....	17
1.2.1. Antecedente mundial	17
1.2.2. Diferentes abordajes al entendimiento del progreso genético.....	18
1.2.3. Antecedentes en Argentina de progresos en el rendimiento y cambios en la relación fuente-destino.....	22
1.3. Enfermedades foliares.	25
1.3.1. Importancia de las enfermedades foliares.....	25
1.3.2. Impacto de las enfermedades sobre el rendimiento y componentes.....	25
1.3.3. Limitaciones del rendimiento y aporte de las reservas	26
1.4. Objetivos e hipótesis.....	28
CAPÍTULO 2	29
2.1. Descripción general de los experimentos	30
2.2. Progreso genético (Exp. 1)	30
2.2.1. Condiciones generales.....	30
2.2.2. Diseño experimental y descripción de los tratamientos.....	31
2.3. Enfermedades foliares (Exp. 2)	32
2.3.1.1. Condiciones generales	32
2.3.2. Diseño experimental y descripción de los tratamientos.....	32
2.4. Condiciones meteorológicas.....	33
2.5. Mediciones realizadas.....	34
CAPÍTULO 3	35
3.1. Introducción.....	36
3.1.1. Producción y progreso genético de trigo en Argentina y el mundo.....	36
3.2. Materiales y Métodos	38

3.2.1. <i>Mediciones realizadas</i>	38
3.2.2. <i>Análisis de los resultados</i>	39
3.3. Resultados.....	40
3.3.1. <i>Rendimiento y partición de la biomasa</i>	40
3.3.2. <i>Componentes numéricos del rendimiento</i>	43
3.3.3. <i>Relaciones funcionales</i>	45
3.4. Discusión	48
CAPÍTULO 4	52
4.1. Introducción.....	53
4.1.1. <i>Relación fuente-destino y sus limitaciones en el rendimiento</i>	53
4.1.2. <i>Cambios en la relación fuente-destino producto del progreso genético</i>	54
4.2. Materiales y Métodos	55
4.2.1. <i>Tratamientos y mediciones</i>	55
4.3. Resultados.....	57
4.3.1. <i>Relación fuente-destino</i>	57
4.3.2. <i>Cambios en el peso de los granos</i>	58
4.3.3. <i>Reservas en el tallo</i>	59
4.3.4. <i>Fotosíntesis</i>	61
4.4. Discusión	63
CAPÍTULO 5	66
5.1. Introducción.....	67
5.2. Materiales y métodos.....	69
5.2.1. <i>Tratamiento</i>	69
5.2.2. <i>Mediciones realizadas</i>	69
5.3. Resultados.....	71
5.3.1. <i>Desarrollo de la enfermedad</i>	71
5.3.2. <i>Rendimiento y sus componentes</i>	73
5.3.3. <i>Tolerancia a las enfermedades</i>	77
5.4. Discusión	79
CAPÍTULO 6	83
6.1. Contexto de la problemática abordada.....	84
6.2. Aportes al conocimiento aportados por esta tesis	84

6.3. Efecto de las enfermedades en cultivares de diferentes eras: un modelo conceptual	86
6.4. Nuevos interrogantes y futuras líneas de investigación.....	89
ANEXO.....	90
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	92

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1. Esquema teórico mostrando la evolución del peso de grano en mg (línea llena) y los carbohidratos solubles en los tallos en mg g^{-1} (CSA, línea discontinua) en función del tiempo expresado en días desde la antesis del cultivo. FL: fase *lag*, ACG: período de activo crecimiento de los granos, SC: período de secado de los granos y TLLG: tasa de llenado de granos. 22
- Figura 1.2. Desviación de los rendimientos nacionales (calculados como la diferencia del rendimiento promedio anual y el promedio del set de datos considerado) para todos los años considerados en el análisis (1960-2012). Fuente: FAO 2014 (disponible en http://faostat3.fao.org/browse/Q/*/S). 23
- Figura 1.3. Relación entre el rendimiento de cultivos de trigo liberados en diferentes décadas en Argentina y la relación fuente-destino establecida en antesis. Datos tomados de trabajos de (Slafer y Andrade, 1989; Slafer y Andrade, 1993; Calderini *et al.*, 1995; Miralles y Slafer, 1995; Lo Valvo, 2011). 24
- Figura 2.1. Condiciones meteorológicas durante el ciclo del cultivo en (a) Buenos Aires 2013, (b) Buenos Aires 2014 y (c) Balcarce 2014. Los valores corresponden a los promedios cada 10 días de la radiación fotosintéticamente activa incidente (Rad), temperatura media (T_{prom}), máxima (T_{max}) y mínima (T_{min}). Las barras representan las precipitaciones (PP) acumuladas cada 10 días. 34
- Figura 3.1. Representación esquemática de los componentes numéricos y fisiológicos que definen al rendimiento de granos (g m^{-2}). Las abreviaturas corresponde al peso de los granos (mg) (PG); número de granos (m^{-2}) (NG); número de espigas por superficie (m^{-2}) (NE); número de grano por espiga (NG esp^{-1}); biomasa total aérea a cosecha (g m^{-2}) (BT); índice de cosecha (%) (IC); eficiencia en el uso de la radiación (g MJ^{-1}) (EUR); eficiencia de intercepción (%) (e_i); y radiación fotosintéticamente activa que incide sobre el canopeo (MJ m^{-2}) (Rad_{inc}). 40
- Figura 3.2. (a) Desviación del rendimiento calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en cada ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media; (b) Box-plot del rendimiento para los experimentos realizados en Buenos Aires durante 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y el promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a). 41
- Figura 3.3. (a) Desviación del índice de cosecha y (c) la biomasa aérea a cosecha calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del índice de cosecha y (d) la biomasa aérea a cosecha para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) y (d) corresponden al código de color de los ambientes en (a) y (c). 42

Figura 3.4. (a) Desviación de la altura calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot de la altura para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a).

43

Figura 3.5. (a) Desviación del número de granos (NG) y (c) del peso de granos (PG) calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del NG y (d) PG para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) y (d) corresponden al código de color de los ambientes en (a) y (c).

44

Figura 3.6. (a) Desviación del número de espigas (NE) por m^{-2} y (c) del número de granos por espiga ($NG\ esp^{-1}$) (calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en cada uno de los ambientes) para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del NG por m^{-2} y (d) del $NG\ esp^{-1}$ para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) y (d) corresponden al código de color de los ambientes en (a) y (c).

45

Figura 3.7. Diagrama de relación entre los componentes numéricos del rendimiento (número [a] y peso de granos [b]), los subcomponentes del número de granos (espigas por m^{-2} [c] y granos por espiga [d]) y su relación (e); para los experimentos conducidos en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (símbolos blancos y negros, respectivamente) y Balcarce 2014 (símbolos grises). Las líneas verticales y horizontales para cada punto representan el error estándar de la media.

46

Figura 3.8. Relación entre la eficiencia de fructificación y el peso seco de las espigas diez días después de ocurrida la floración del cultivo para los experimentos conducidos en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (símbolos blancos y negros, respectivamente) y Balcarce 2014 (símbolos grises). Las líneas verticales y horizontales representan el error estándar de la media para cada punto.

47

Figura 3.9. Relación entre el número de granos y la eficiencia de fructificación (a) y el peso seco de las espigas diez días después de ocurrida la floración del cultivo (b), para los experimentos conducidos en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (símbolos blancos y negros, respectivamente) y Balcarce 2014 (símbolos grises). Las líneas verticales y horizontales para cada punto representan el error estándar de la media.

47

Figura 4.1. Representación de los tratamientos de modificación de la relación fuente-destino. De izquierda a derecha se indican los tratamientos que no sufrieron ningún cambio en la relación fuente-destino (control), los que sufrieron disminución en la relación fuente-destino (defoliación parcial y total; DP y DT, respectivamente) y los que resultaron en aumentos en la relación fuente-destino (desespiguillado - D10-). 56

Figura 4.2. (a) Desviación de la relación fuente-destino (RF/D) para cultivares de trigo liberados entre 1918 y 2011 y (b) Box-plot de la RF/D para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (a) corresponden al código de color de los ambientes en (b). 57

Figura 4.3. Respuesta del peso de los granos (%) a los tratamientos de desespiguillado (D10) y defoliado total (DT) en los tres ambientes (BA13, BA14 y BC14). Las barras indican el error estándar. 59

Figura 4.4. Respuesta del peso de granos (%) a los tratamientos de modificación en la relación fuente-destino -(a) desespiguillado y (b) defoliado- en función de la desviación de la relación fuente-destino calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares de cada uno de los ambientes. Los círculos, triángulos y cuadrados corresponden a los cultivares liberados antes de 1940 (antiguos), entre 1941 y 1998 (intermedios) y después de 1999 (modernos), respectivamente. Los colores blanco, gris y negro indican los tres ambientes (BA13, BA14 y BC14, respectivamente). 59

Figura 4.5. (a) Desviación del máximo nivel de carbohidratos calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del valor máximo de carbohidratos para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 (BA13) y Balcarce durante el 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a). 60

Figura 4.6. (a) Desviación de los carbohidratos solubles a madurez fisiológica calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot de los carbohidratos solubles a madurez fisiológica para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 (BA13) y Balcarce durante el 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a). 61

Figura 4.7. Fotosíntesis máxima ($\text{mmol cm}^{-2} \text{seg}^{-1}$) de la hoja bandera en plantas control (a), en plantas que recibieron el tratamiento de defoliación parcial (b), y (c) fotosíntesis relativa de las plantas defoliadas respecto a sus controles sin defoliar en función de los años de liberación. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. El valor entre paréntesis de las Figuras (a) y (b) no fue incluido en la regresión lineal simple. 62

Figura 5.1. Rendimiento en función de valores crecientes de severidad. Las líneas llenas representan a tres cultivares con diferente tolerancia a las enfermedades. Las líneas punteadas representan el rendimiento de los tres cultivares a un mismo nivel de severidad (e.g. 50%).

67

Figura 5.2 Área bajo la curva del progreso de la enfermedad para los tratamientos sanos (barras blancas) y enfermos (barras negras). Los distintos paneles representan a los cultivares K. Favorito (a y b), K. Rendidor (c y d), K. Pegaso (e y f) y Baguette 10 (g y h). Los paneles de la izquierda (a,c,e,g) corresponden al año 2013 y los paneles de la derecha (b,d,f,h) corresponden al año 2014.

72

Figura 5.3 Evolución de la severidad en función de los días desde antesis. Los símbolos blancos y negros corresponden a los tratamientos sanos y enfermos, respectivamente. Los distintos paneles representan a los cultivares K. Favorito (a y b), K. Rendidor (c y d), K. Pegaso (e y f) y Baguette 10 (g y h). Los paneles de la izquierda (a,c,e,g) corresponden al año 2013 y los paneles de la derecha (b,d,f,h) corresponden al año 2014. Cada punto representa el promedio de las tres repeticiones y las barras, el error estándar. El cero en el eje x corresponde al día de floración del cultivo.

72

Figura 5.4 Consumo de carbohidratos durante el llenado en función del área bajo la curva del progreso de la enfermedad. El consumo fue calculado como la diferencia entre los valores máximos y a madurez fisiológica de carbohidratos y relativizado al valor máximo. Para los cultivares K. Favorito (Fv, círculo), K. Rendidor (Rd, triángulo), K. Pegaso (Pg, cuadrado) y Baguette 10 (B10, rombo) y los tratamientos sanos (símbolos blancos) y enfermos (símbolos negros). Cada punto representa el promedio de tres repeticiones y las barras verticales y horizontales el error estándar de los datos. Para el set de datos se ajustó una función asintótica a excepción del valor entre paréntesis.

77

Figura 5.5 Rendimiento relativo al rendimiento máximo de cada año en función de área bajo la curva del progreso de la enfermedad para los tratamientos sanos (símbolos blancos) y enfermos (símbolos negro). Los años experimentales se encuentran representados por los cuadrados y círculos (2013 y 2014, respectivamente). Cada uno de los paneles corresponde a los cultivares K. Favorito (a), K. Rendidor (b), K. Pegaso (c) y Baguette 10 (d). En las Figuras a-c se ajustó una función lineal simple.

78

Figura 5.6 Rendimiento relativo al rendimiento máximo de cada año en función de área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE) para los tratamientos sanos (símbolos blancos) y enfermos (símbolos negro). Cada punto representa el promedio de tres repeticiones y las barras verticales y horizontales el error estándar de los datos.

79

Figura 6.1 Esquema simplificado del rendimiento y los principales componentes numéricos y fisiológicos. En cada uno de los paneles se relacionan los diferentes rasgos del cultivo en función de los años de liberación para las situaciones sin enfermedad (sano: línea llena) y con enfermedad (enfermo: línea punteada). Los símbolos indican en que rasgo se observaron diferencias estadísticamente significativas para los cultivares (círculo) y para el tratamiento de enfermedad (cuadrado).

88

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 2.1. Cultivares utilizados en los experimentos de progreso genético. Las cruces indican en qué localidad (BA y BC corresponden a Buenos Aires y Balcarce, respectivamente) y en qué año experimental (13 y 14 corresponden al 2013 y 2014, respectivamente) fueron utilizadas cada variedad de trigo. 31
- Cuadro 4.1. Peso de grano (mg) de las espigas control y tratadas de los cultivares liberados durante los períodos previo a 1940 (antiguos), entre 1941-1998 (intermedios) y después del 1999 (modernos); en las localidades de Buenos Aires durante el 2013 y 2014 y Balcarce durante 2014. Los tratamientos de modificación de la relación fuente-destino corresponden al control sin intervención (control), desespiguillado del 50% de las espiguillas (D10) y defoliación total (DT). Las letras indican diferencias significativas entre el peso de los granos control y tratado dentro de cada localidad, tratamiento de modificación fuente-destino y período de liberación. Tukey $\alpha=0,05$. 58
- Cuadro 5.1 Rendimiento en grano (RG), número de granos (NG), peso de granos (PG) e índice de cosecha (IC) para los diferentes experimentos durante el 2013 y 2014. Fv: K. Favorito (1920), Rd: K. Rendidor (1954), Pg: K. Pegaso (1997), B10: Baguette 10 (1999), S: parcelas sanas, E: parcelas con enfermedad. Los valores entre paréntesis indican la diferencia porcentual entre las parcelas enfermas y sanas. 74
- Cuadro 5.2 Biomasa aérea en inicio (DC3.7) y fin de período crítico (DC7.1), tasa de crecimiento (TCC_{PC}), radiación absorbida acumulada (RAA) y eficiencia de uso de la radiación interceptada ($EUR_{int\ PC}$) durante el período crítico para los diferentes experimentos durante el 2013 y 2014. Fv: K. Favorito (1920), Rd: K. Rendidor (1954), Pg: K. Pegaso (1997), B10: Baguette 10 (1999), S: parcelas sanas, E: parcelas con enfermedad. 75

Cambios en la productividad y en la respuesta a enfermedades foliares de cultivares de trigo liberados entre 1918 y 2011 en Argentina

RESUMEN

El incremento en los rendimientos de los cultivares modernos de trigo, asociados al mejoramiento genético en Argentina y en el mundo, fueron el resultado del incremento en el número de destinos (número de granos) sin cambios relevantes en la fuente de fotoasimilados (biomasa aérea). Esta estrategia provocó disminuciones en la relación fuente-destino que potencialmente podría impactar negativamente en los componentes numéricos del rendimiento (*e.g.* peso y número de granos) ante situaciones de estrés que afecten la tasa de crecimiento, como la presencia de enfermedades foliares. En este sentido, y a partir del uso masivo de fungicidas, el rendimiento potencial y la calidad pasaron a ser atributos prioritarios en los programas globales de mejoramiento de trigo en y como consecuencia en Argentina. En este escenario, y teniendo en cuenta la reducción en la relación fuente-destino un inadecuado control de enfermedades foliares (debido a una falta de oportunidad y/o ineficiencia de los controles) plantean una restricción adicional al sostenimiento de elevados rendimientos potenciales, ya que las mismas disminuyen la captura y absorción de la radiación por parte de los cultivos, reduciendo tanto el número como el peso de los granos (dependiendo del momento de ataque de la enfermedad). Por este motivo el objetivo de esta tesis doctoral fue analizar el balance entre fuente y destinos de cultivares antiguos y modernos de trigo pan y cuantificar como las enfermedades biotróficas (*e.g.* roya de la hoja) podrían diferencialmente afectar el rendimiento de los mismos. A partir de resultados obtenidos en experimentos realizados en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires y Balcarce se observó que la tasa de progreso genético en los últimos 15 años sufrió una desaceleración pasando de $51 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el período 1940-1999 a $14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en el período 1999-2011. Estos incrementos en los rendimientos fueron explicados por cambios en el número de granos y en el índice de cosecha, mientras que el peso de los granos y la biomasa aérea no sufrieron cambios en función de los años de liberación. Dichos cambios provocaron una disminución en la relación fuente-destino en función de los años de liberación causando un mayor grado de limitación por fuente durante la etapa de llenado de los granos en los cultivares modernos respecto a los antiguos. A pesar de las reducciones observadas en la relación fuente-destino con los años de liberación, la presencia de enfermedades durante el período crítico para la generación del rendimiento redujeron los rendimientos en todos los casos pero no produjeron diferencias en la tolerancia a las enfermedades foliares entre cultivares liberados en distintas épocas, al menos para los cultivares utilizados y los niveles de roya de la hoja observados.

Palabras clave: Mejoramiento genético, relación fuente-destino, enfermedades foliares, *Puccinia tritici*.

Changes in the productivity and in the response to leaf rust of wheat cultivars released between 1918 and 2011 in Argentina

ABSTRACT

Yield increase of wheat cultivars released in different eras of plant breeding in Argentina, and in different countries of the world, was the result of a higher increase in the number of grains (sink) without relevant changes in above-ground biomass (source). This strategy caused a reduction in the source-sink ratio that could have negative effects on yield and its components (i.e. grain number and grain weight) under stress conditions that affect the growth rate, as the presence of leaf diseases (*e.g.* leaf rust). In this sense, and from the widespread use of fungicides, the potential yield and quality attributes became priority in wheat breeding programs in Argentina and in other parts of the world. Within this scenario, and considering the lower source:sink ratio of modern wheat cultivars, an inadequate control of foliar diseases (due to a lack of opportunity and/or inefficiency of controls) could determine a barrier to sustaining high yield potential. Since they reduce the capture and absorption of radiation by crop, affecting both the grain number and grain weight (depending on the time of the onset of diseases in the crop). Therefore, the aim of this Doctoral thesis was to analyze the balance between sources and sink in old and modern cultivars of wheat and quantified as foliar diseases could differentially affect the grain yield. Experiments carried out in Buenos Aires City and Balcarce including a wide range of Argentine bread wheat cultivars released in different eras in which source:sink ratio was modified by (i) artificial manipulation of leaves and grains per spike and (ii) by diseases infection. Results showed that the rate of genetic progress in the last 15 years was reduced. The reduction in ... from $51 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in the period 1940-1999 to $14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in the period 1999-2011. Genetic yield gains were explained by increases in grain number per unit area and harvest index, without changes in grain weight and above-ground biomass that remained unchanged with the year of release. There results determined decreases in the source-sink ratio in modern cultivars compared to the older ones, causing a greater degree of limitation by source during the stage of grain filling in modern cultivars compared to the old cultivars. Despite the reduction in source:sink ratio with the year of release of the cultivars, diseases appearance during the critical period reduced yield but did not show differences in the tolerance diseases between old and modern cultivars, at least for the cultivars and diseases included in the present study.

Keywords: Genetic improvement, source:sink ratio, foliar diseases, *Puccinia tritici*

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1. Introducción

1.2. Progreso genético

1.2.1. Antecedente mundial

El cultivo de trigo, junto al maíz y al arroz, proveen *ca.* 50% de las calorías de la dieta humana en forma directa, siendo mayor este valor si se evalúa la forma indirecta de consumo (*e.g.* utilizado en las raciones animales) (Tweeten y Thompson, 2008). Por otro lado, si bien la superficie total cultivada en Argentina y en el mundo con cultivos agrícolas se mantuvo relativamente estable a partir de 1960, la producción de los cultivos se incrementó marcadamente durante las últimas décadas debido, principalmente, a un aumento en los rendimientos por unidad de superficie como consecuencia del proceso denominado “revolución verde” (Borlaug, 2007; Andrade, 2011). Junto a este aumento en la producción a nivel mundial, Lutz y Kc (2010) estimaron que la población mundial llegará a valores cercanos a los 9000 millones de persona para el año 2050 y con el consecuente incremento en la demanda de alimentos por parte de la población. Sumada a esta demanda, el uso de cereales para la fabricación de biocombustibles empeora el panorama (Fischer *et al.*, 2009). En este escenario, Bruinsma (2009) sugiere un aumento de *ca.* 50% en la producción de los cereales con el objetivo de satisfacer la demanda proyectada de alimentos, lo que sumado a la utilización de cereales como materia prima para la producción de biocombustible, se estima un aumento en la producción de 160 a 363 Mt año⁻¹ adicionales al consumo humano (Fischer *et al.*, 2009). Para poder cumplir con estas demandas de los cereales, la tasa de aumento global de producción de cereales debería ser de 1,24% año⁻¹ desde la actualidad hasta el 2050 (Hall y Richards, 2013).

Debido a la imposibilidad de incrementar el área sembrada en gran escala, la mayoría de los países productores de trigo enfocan sus esfuerzos en aumentar los rendimientos por unidad de área como estrategia para incrementar la producción a nivel global y/o regional. Uno de los elementos más importantes para lograr aumentos en los rendimientos es el progreso genético asociado a la incorporación de nuevos materiales de trigo con mayor rendimiento potencial (Reynolds *et al.*, 1996; Sinclair *et al.*, 2004; Reynolds *et al.*, 2009). Por este motivo e independientemente de los caminos que abordan cada uno de los planes de mejoramiento de trigo, el objetivo en común para todos es el mismo, aumentar los rendimientos por unidad de superficie. Sin embargo, las estrategias adoptadas por cada plan de mejoramiento en particular para alcanzar estos aumentos en el rendimiento son diferentes. Así, en países como España, Italia o Australia donde predomina un clima Mediterráneo, el principal camino para aumentar los rendimientos es a través modificaciones en la fenología de los cultivos mediante el acortamiento de los ciclos, evitando así las sequías terminales que coincidían con el llenado de los granos y penalizan el rendimiento (Rharrabti *et al.*, 2010; Sadras y Lawson, 2011). Por otro lado, en países como India y China, la principal estrategia para lograr aumentos en los rendimientos se apoyó en la tolerancia del cultivo a las enfermedades, más que en promover incrementos en los rendimientos potenciales (Slafer y Andrade, 1991; Wu *et al.*, 2014).

La ganancia en rendimiento por unidad de superficie depende fuertemente del ambiente (Sanchez-Garcia *et al.*, 2013) y del rango de años bajo estudio, por lo que es imposible hablar de un único valor de ganancia genética. Diferentes autores encontraron distintos rangos de valores de ganancia genética en términos absolutos. En India (Sinha

et al., 1981) se reportaron valores cercanos a 6 kg ha⁻¹ año⁻¹, 6 a 25 kg ha⁻¹ año⁻¹ en Australia (Siddique *et al.*, 1989a; Siddique *et al.*, 1989b; Sadras y Lawson, 2011), 22 a 25 kg ha⁻¹ año⁻¹ en Reino Unido (Austin, 1980; 1989), 25 kg ha⁻¹ año⁻¹ en Chile (del Pozo *et al.*, 2014), 35 kg ha⁻¹ año⁻¹ en España (Sanchez-García *et al.*, 2013), 50 kg ha⁻¹ año⁻¹ en Argentina (Calderini *et al.*, 1995), 58 a 89 kg ha⁻¹ año⁻¹ en México (Waddington *et al.*, 1986; Ortiz-Monasterio *et al.*, 1997), 63 kg ha⁻¹ año⁻¹ en Francia (Brancourt-Hulmel *et al.*, 2003), y de 20 a 103 kg ha⁻¹ año⁻¹ en China (Zheng *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2014).

1.2.2. Diferentes abordajes al entendimiento del progreso genético

El entendimiento de los procesos fisiológicos asociados al aumento en los rendimientos puede abordarse desde los componentes numéricos del rendimiento (número y peso de granos), o desde el análisis de los componentes fisiológicos del rendimiento (Ecuaciones 1.1 y 1.2).

$$\text{Rendimientos (g m}^{-2}\text{)} = \text{Biomasa total (g m}^{-2}\text{)} * \text{Índice de cosecha} \quad \text{Ec. 1.1}$$

$$\text{Radiación Interceptada (MJ m}^{-2}\text{)} * \text{Eficiencia de uso de Radiación (g MJ}^{-1}\text{)} * \text{día} \quad \text{Ec. 1.2}$$

Desde la perspectiva del análisis a través de los componentes numéricos del rendimiento, el progreso genético en términos de rendimiento fue consecuencia, principalmente, de un incremento en el número de granos por unidad de superficie (Miri, 2009; Sadras y Lawson, 2011; Sanchez-García *et al.*, 2013; del Pozo *et al.*, 2014; Wu *et al.*, 2014). Dicho incremento fue asociado a aumentos en el número de granos por espiga, el cual podría deberse a una mayor partición de asimilados a la espiga durante el período crítico previo a la floración (Miralles *et al.*, 2000; González *et al.*, 2005). Respecto al peso de grano, la literatura no muestra una tendencia única ni consistente relacionada al mejoramiento. Algunas evidencias describen que los cambios en el peso de los granos de cultivares argentinos liberados entre 1946 y 1992 presentaron una relación negativa con los años de liberación, posiblemente por la fijación de granos de posiciones distales, cuyo peso potencial resulta menor (Miralles y Slafer, 2007). Contrariamente, Wu *et al.* (2014) estudiando cultivares chinos liberados entre 1945 y 2010 encontraron una asociación positiva entre el peso de los granos y el año de liberación. Mientras que Calderini *et al.* (1995), observaron distintas tendencias en el peso de los granos al analizar cultivares argentinos liberados entre 1920 y 1990. Si bien en dicho estudio se observó un consistente aumento en el rendimiento en toda la serie analizada, el atributo responsable de dicho incremento hasta los años '80 fue el número de granos, mientras que desde fines de los '80 hasta los '90 (último período analizado en dicho trabajo), el peso de los granos fue el atributo que determinó los aumentos del rendimiento. Similares resultados fueron observados por Sadras y Lawson (2011) al analizar cultivares australianos liberados entre 1958 y 2007. Si bien los incrementos en el rendimiento hasta los años '80 se debieron a aumentos en el número de granos acompañado con reducciones en el peso de los granos, luego de los años '80 los aumentos en los rendimientos fueron asociados a incrementos en el peso de los granos.

Cuando el rendimiento es abordado desde sus componentes fisiológicos, los cambios asociados son diferentes dependiendo del programa de mejoramiento. Diversos autores

demonstraron un aumento significativo en el índice de cosecha en los cultivares modernos, respecto de los antiguos, debido principalmente a la disminuciones en la altura de las plantas, lo que permitió una mayor partición de biomasa hacia los órganos reproductivos (*i.e.* las espigas) (Austin, 1980; Siddique *et al.*, 1989a; Calderini *et al.*, 1995; Sadras y Lawson, 2011; del Pozo *et al.*, 2014). Esta relación es consistente en diferentes análisis de progreso genético llevado a cabo en diferentes países. Sin embargo, dicha relación puede variar en función del rango de años bajo análisis. Shearman *et al.* (2005), utilizando materiales liberados desde los años '70 y hasta mediados de los '90 en el Reino Unido mostraron que la altura de planta no se modificó sustancialmente en cultivares liberados luego de los años '80 en forma similar a lo observado con el índice de cosecha. A pesar de ello, el rendimiento continuó incrementándose a través de aumentos en la biomasa aérea. Sadras y Lawson (2011) mostraron que en el caso de las variedades australianas, el índice de cosecha aumento linealmente entre 1958 y 2007, sin embargo, luego de los años '80 dichos autores observaron aumentos en la biomasa aérea que fueron asociados con los aumentos en el rendimiento, aun cuando la altura de las plantas se estabilizó en las variedades liberadas después de 1973.

Previo a la introgresión de los genes de enanismo en trigo Rht-B1 (Gale y Youssefian, 1985; Worland y Snape, 2001) (evento ampliamente conocido como la “revolución verde”), la disminución de la altura de las plantas fue consecuencia de una selección asociada a evitar el vuelco del cultivo y evitar pérdidas en el rendimiento. A partir de la introgresión de los genes de enanismo (alrededor de los años '60) la reducción en la altura de las plantas estuvo asociada al efecto de insensibilidad a la giberelina que gran parte de estos genes confieren debido a una inhibición en los receptores de dicha hormona de crecimiento (Peng *et al.*, 1999). En este sentido y vinculado al efecto de la altura de planta sobre la partición de biomasa entre órganos vegetativos y reproductivos, Austin (1980) determinó los límites biológicos teóricos para el índice de cosecha, a partir de la extrapolación de los valores medios del índice de cosecha, considerando que era posible alcanzar valores cercanos al 60%. Sin embargo, el cálculo realizado por Austin (1980) no tuvo en cuenta cambios en la biomasa aérea producida, ni cambios fisiológicos y estructurales en el cultivo. Debido a ello, Foulkes *et al.* (2011) recalcularon los límites teóricos asumiendo una reducción del 10% de la relación granza:grano y llegaron a la conclusión que el límite teórico del índice de cosecha podría aumentar a un 64%. A pesar de estos valores teóricos propuestos en la literatura, los trigos elite en el mundo no superan valores cercanos al 50%, sugiriendo que estos son los valores factibles de ser alcanzados (Reynolds *et al.*, 2005; Shearman *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2010; Xiao *et al.*, 2012; Wu *et al.*, 2014).

El aumento en la partición de carbono hacia los órganos reproductivos, como consecuencia de la introgresión de genes de enanismo, es un efecto pleiotrópico de dichos genes generado por una menor inversión de carbono en tallos que permitió derivarlos hacia otros órganos como las espigas. En este sentido, Richard (1992) y Miralles y Slafer (1995b) demostraron (en Australia y Argentina, respectivamente) que el cultivo de trigo optimiza los rendimientos con alturas promedio de planta que van desde los 70 a los 100 cm. Por debajo de los valores mínimos se compromete la biomasa aérea generada, la cual no puede ser compensada por aumentos en los índices de cosecha, mientras que en alturas supra-optimas los índices de cosecha se deprimen reduciendo el rendimiento.

Algunas evidencias de la literatura concluyeron que la biomasa aérea no ha sufrido cambios significativos entre cultivares antiguos y modernos (Slafer y Andrade, 1989; Calderini *et al.*, 1995). Sin embargo, otras evidencias de la literatura han mostrado que en países como el Reino Unido (Reynolds *et al.*, 2005; Shearman *et al.*, 2005), España (Sanchez-García *et al.*, 2013), y México (Aisawi *et al.*, 2015) el mejoramiento en las últimas décadas han incrementado en rendimiento de los cultivos a expensas de la biomasa aérea manteniendo constante la partición a los órganos reproductivos. Es por ello que algunos autores proponen a este componente fisiológico del rendimiento como uno de los posibles caminos a explorar para seguir aumentando los rendimientos, más aun teniendo en cuenta que los valores de índice de cosecha potencialmente alcanzable por los cultivos de trigo en el futuro cercano no superaran el 60% tal como se indicó anteriormente.

Distintas estrategias pueden ser analizadas con el objetivo de aumentar la biomasa aérea del cultivo. El aumento en la capacidad fotosintética junto con la capacidad de mantener los destinos resulta ser el camino más prominente para lograr dichos objetivos (Austin, 1980; Fischer, 2011; Sadras *et al.*, 2012). Parry *et al.* (2011) propuso, una vez optimizada la arquitectura del canopeo y la intercepción de radiación, que la fotosíntesis del cultivo sólo puede aumentarse mediante el incremento de la tasa fotosintética por unidad de área foliar. La manipulación de las enzimas fotosintéticas, la incorporación de rasgos C4 en cultivos C3 y la mejora de la capacidad fotosintética en los tejidos que no son hojas, son algunas de las estrategias que han sido planteadas para aumentar la capacidad fotosintética de los tejidos (Reynolds *et al.*, 2011). Por otro lado, Zhu *et al.* (2008) calcularon la producción de biomasa total de las plantas C3 en valores energético (kJ) y estimaron los máximos valores teóricos de la EUR (4,6 g MJ⁻¹); sin embargo, los valores registrados a campo de la EUR por lo general son de menos de un tercio de ese valor. Esto sugiere que hay margen considerable para aumentar la eficiencia de conversión de energía fotosintética (Parry *et al.*, 2011).

Estas mejoras en la fotosíntesis se traducirían, en condiciones potenciales, en mayores rendimientos a través de la mejora de la eficiencia de uso de radiación (EUR) (Hall y Richards, 2013) y/o por una mayor conductancia estomatica (Roche, 2015). La EUR desde el período previo a la antesis (*i.e.* desde aparición de la hoja bandera –DC 3.9-) (Zadoks *et al.*, 1974) y hasta el momento de antesis (DC 6.5) es particularmente importante (Sadras *et al.*, 2012), ya que tanto el número de granos como el tamaño potencial de los granos se están definiendo en esta ventana de tiempo (*i.e.* período crítico) (Fischer, 1985). Reynolds *et al.*, (2005) evaluaron en líneas iso-génicas (7DL.7Ag.) la EUR ante cambios en la relación fuente-destino, sugiriendo que (i) es posible lograr aumentos en la tasa fotosintética por unidad de área foliar y (ii) que aumentos en el número de granos establecidos (destinos) determinará incrementos en la EUR durante el período de llenado de los granos permitiendo aumentos simultáneos en biomasa final y el rendimiento. Evaluando los cambios ocurridos en dichas variables en función de los años de liberación, algunos autores demostraron que no hubo diferencias entre las tasas de fotosíntesis del cultivo entre cultivares antiguos y modernos (Morgan *et al.*, 1993; Sadras *et al.*, 2012), mientras que otros autores sostienen que la fotosíntesis se incrementó como resultado de una mayor EUR (*ca.* 0,012 g MJ⁻¹ año⁻¹) (Shearman *et al.*, 2005). Independientemente de los resultados contradictorios en la literatura, y teniendo en cuenta el límite superior que ha alcanzado el índice de cosecha en los materiales actuales, el aumento de biomasa aérea a partir de un aumento en la EUR (mediada por una mayor capacidad fotosintética del cultivo) resultaría en una

herramienta para contribuir a sostener altas tasas de progreso genético (Sadras *et al.*, 2012).

Otro aspecto que ha sido evaluado en la literatura es el rol de las reservas almacenadas en los tallos y su eficiencia de utilización para sostener el rendimiento en granos y sus componentes numéricos (número y el peso de los granos). En el caso del peso de granos, los carbohidratos almacenados en los tallos es rasgo importante para sostener el llenado de granos en situaciones de estreses terminales que alteran la fotosíntesis actual, como la sequía (van Herwaarden *et al.*, 1998; Ehdai *et al.*, 2008; Dreccer *et al.*, 2009; Sadras y Lawson, 2011), altas temperaturas (Blum, 1998) o enfermedades (Blum, 1998; Serrago *et al.*, 2011). Debido a ello, este aspecto ha tomando cada vez más relevancia dentro de los programas de mejoramiento en trigo. Las reservas son almacenadas en los tallos alcanzando sus valores máximos alrededor de los 10 días post floración (coincidente con la finalización de la fase *lag* del llenado de los granos). Una vez iniciada la etapa de llenado efectivo de los granos, comienza la re-traslocación de las reservas hasta la madurez fisiológica (Figura 1). En situaciones donde la etapa de llenado de los granos coincide con ambientes limitantes para la expresión del peso de los granos, por ejemplo la presencia de enfermedades foliares (Serrago *et al.*, 2011) o sequias terminales (Dreccer *et al.*, 2009; Sadras y Lawson, 2011), el aporte de las reservas actuaría como un buffer para sostener el peso de los granos. Dreccer *et al.* (2014) mostraron que los carbohidratos solubles no solo están involucrados en la contribución del peso final de los granos en situaciones de crecimiento desfavorables (sosteniendo el área foliar verde durante el llenado), sino que también en el establecimiento de las flores fértiles dentro de las espigas, especialmente en ambientes de mayores temperaturas.

A pesar de ello, la selección de variedades en función de la capacidad de reserva y/o utilización de los carbohidratos no es habitual dentro de los programas de mejoramiento (Sadras y Lawson, 2011). Este rasgo, además de depender del genotipo, varía en función del ambiente explorado y de la interacción genotipo/ambiente, existiendo compensación entre los carbohidratos almacenados y (i) el número de macollos por planta, (ii) la profundidad radical, (iii) estatus nutricional, (iv) número o peso de granos, entre otros. A pesar de ello, algunos autores trabajando con cultivares antiguos y modernos han demostrado un incremento del contenido de reservas almacenadas en los tallos al momento de la floración del cultivo de *ca.* $4,6 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ o $0,12\% \text{ año}^{-1}$ (Shearman *et al.*, 2005; Sadras y Lawson, 2011).

El incremento en los carbohidratos en función de los cultivares antiguos y modernos podría haber ocurrido en forma indirecta a partir de la selección de rasgo de interés agronómico (*e.g.* capacidad de macollaje, profundización radical), ya que existen compensaciones entre los carbohidratos y diferentes rasgos de interés en el cultivo. Diversos autores evaluaron la dinámica de almacenaje y utilización de los carbohidratos y las compensaciones existentes entre éste y otros atributos del cultivo (Dreccer *et al.*, 2009; Lopes y Reynolds, 2010; Dreccer *et al.*, 2013; 2014). En este sentido, Lopes y Reynolds (2010) observaron que cultivares con mayor capacidad de profundización del sistema radical contenían una menor concentración de carbohidratos; mientras que Dreccer *et al.* (2009; 2013) observaron que cultivares con mayor número de macollos por planta presentaban una menor concentración de carbohidratos en los tallos. Sin embargo, al exponer líneas recombinantes de trigo con diferencias en la capacidad de macollaje ante fechas de siembras y densidades contrastantes, se observaron que las principales variaciones en la concentración de carbohidratos se dieron entre las

diferentes fechas de siembra (diferencias ambientales), mientras que en menor medida entre las RILs (diferencias genotípicas). Además, se observó que la jerarquización de los cultivares en función de su concentración de carbohidratos almacenados se mantuvo independientemente de la fecha de siembra (Dreccer *et al.*, 2014).

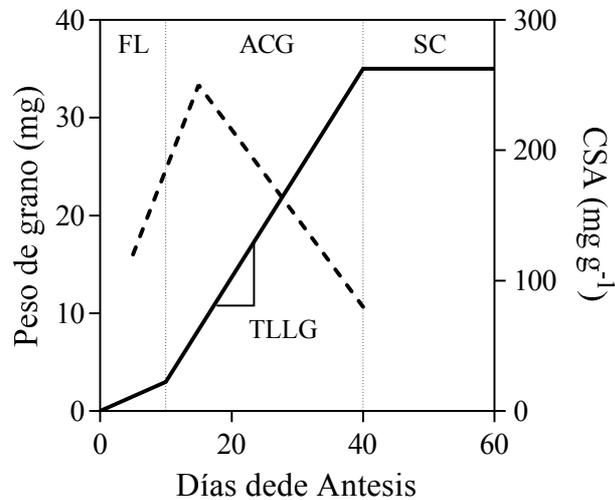


Figura 1.1. Esquema teórico mostrando la evolución del peso de grano en mg (línea llena) y los carbohidratos solubles en los tallos en mg g⁻¹ (CSA, línea discontinua) en función del tiempo expresado en días desde la antesis del cultivo. FL: fase lag, ACG: período de activo crecimiento de los granos, SC: período de secado de los granos y TLLG: tasa de llenado de granos.

1.2.3. Antecedentes en Argentina de progresos en el rendimiento y cambios en la relación fuente-destino

Los datos disponibles para Argentina muestran que en el período comprendido entre 1960 a 2012, el incremento en los rendimientos reales de trigo a nivel nacional fue de 32 kg ha⁻¹ año⁻¹ en términos absolutos o de 1,63% año⁻¹ en términos relativos (FAO, 2014). Los valores relativos de ganancia genética fueron calculados como el cociente entre la pendiente de la regresión lineal entre el rendimiento y el año de liberación, y el promedio de los rendimientos en el rango de años bajo análisis (Figura 1.2) (Fischer y Edmeades, 2010; Sanchez-Garcia *et al.*, 2013; FAO, 2014; Fischer *et al.*, 2014). Estos valores varían a su vez para las diferentes aéreas trigueras de Argentina en un rango de 19 a 100 kg ha⁻¹ año⁻¹ siendo mayor en regiones del sudeste de la provincia de Buenos Aires y menores en el oeste de la provincia (Abeledo y Miralles, 2013). Otras evidencias reportadas en la literatura, donde se analizaron los rendimientos de cultivos de trigo liberados al mercado entre 1920 al 1980 (creciendo bajo condiciones potenciales), mostraron tasas de progreso genético de 50 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Calderini *et al.*, 1995). Al igual que lo comentado anteriormente, estos autores encuentran que el incremento en el rendimiento potencial, producto del progreso genético, se debió principalmente a cambios en el número de granos por unidad de superficie. El peso de los granos mostró un comportamiento opuesto al número de granos, siendo menor en los cultivares liberados hasta 1980. Sin embargo, los cultivares liberados después de la década del 80 mostraron un incremento significativo en el peso de grano. Al igual que lo reportado para otras partes del mundo, en Argentina existió un comportamiento diferencial entre la evolución de la altura de los cultivares y la generación de biomasa total ya que el mejoramiento ha generado una reducción sistemática y significativa en la

altura de los cultivares (reducción de 60 centímetros entre los cultivares antiguos y modernos) manteniendo similares valores de biomasa total. La reducción de altura en los cultivares de trigo liberados en Argentina significó un cambio en la partición de la biomasa entre tallos y espigas en cultivares antiguos y modernos, produciendo aumentos significativos del índice de cosecha, pasando de *ca.* 20% en cultivares antiguos a *ca.* 42% en cultivares modernos (Slafer y Andrade, 1989; Calderini *et al.*, 1995). Es importante remarcar que los cultivares más modernos reportados por Calderini *et al.*, (1995) fueron (i) liberados a fines de la década del '80 en Argentina y (ii) solo se han medido los componentes del rendimiento más simples (número y peso de granos así como su biomasa y partición de asimilados) no abordando aspectos como la relación fuente-destino y los atributos que determinan dicha relación. Es por ello que resulta importante realizar una actualización de este tipo de estudios retrospectivos, con el objetivo de evaluar cuál fue el progreso genético de los materiales actuales de trigo en Argentina y como se modificó la relación fuente-destino. Este hecho es particularmente importante si se considera la incorporación a partir de fines de la década del 90 de cultivares con genética francesa, la cual provocó un incremento importante (entre otras cosas) del peso potencial de los granos frente a las variedades locales (Brieva, 2007).

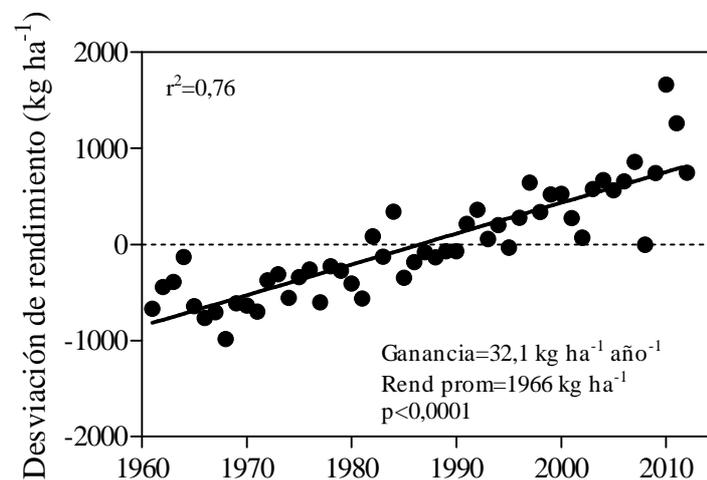


Figura 1.2. Desviación de los rendimientos nacionales (calculados como la diferencia del rendimiento promedio anual y el promedio del set de datos considerado) para todos los años considerados en el análisis (1960-2012). Fuente: FAO 2014 (disponible en http://faostat3.fao.org/browse/Q/*S).

Existen distintas evidencias que describen los cambios en la relación fuente-destino en los cultivos de trigo asociados al progreso genético (Slafer y Andrade, 1993; Calderini *et al.*, 1995; Royo *et al.*, 2007; Rharrabti *et al.*, 2010; Maydup *et al.*, 2012). En este sentido, los continuos aumentos en los rendimientos producto del incremento en el índice de cosecha podrían haber reducido la relación fuente-destino de los cultivares modernos de trigo (Figura 1.3). Este cambio en el balance de fuente y destinos (provocado indirectamente por el progreso genético) podría implicar cambios en las limitaciones para la determinación del rendimiento potencial conocido hasta el momento para el cultivo de trigo. En este sentido, diversos autores han trabajado evaluando las respuestas en el peso de los granos ante cambios en la relación fuente-destino durante el llenado de los granos. Para evaluar estas respuestas se utilizaron reducciones en el número de granos a través de tratamientos de desespiguillado (Slafer y Savin, 1994; Calderini y Reynolds, 2000; Rharrabti *et al.*, 2010; Serrago *et al.*, 2013), o tratamientos de reducción en la fuente a través de defoliación (Kruk *et al.*, 1997) y/o

sombros (Beed *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2010; Serrago *et al.*, 2013). Si bien las respuestas encontradas en el peso de los granos a estas modificaciones de la relación fuente-destino reportadas en la literatura son diversas (Ma *et al.*, 1990; Slafer y Savin, 1994; Miralles y Slafer, 1995b; Ma *et al.*, 1996), existe un consenso que establece que los cultivos de trigo en condiciones potenciales están principalmente limitados por destinos o levemente co-limitados por fuente y por destinos (Borrás *et al.*, 2004; Alvarez Prado *et al.*, 2013).

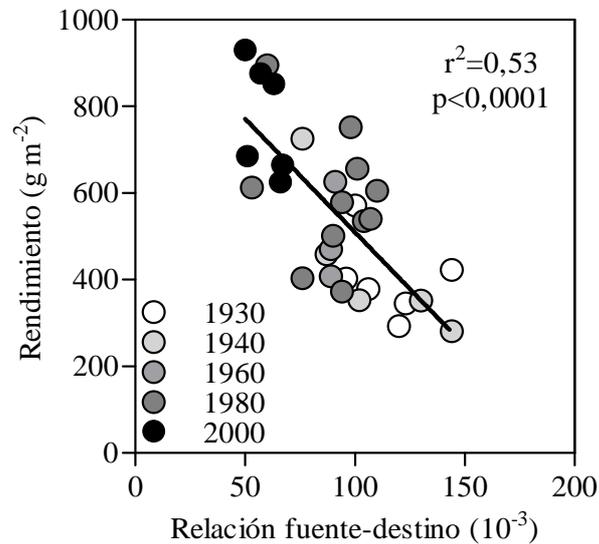


Figura 1.3. Relación entre el rendimiento de cultivos de trigo liberados en diferentes décadas en Argentina y la relación fuente-destino establecida en anéxos. Datos tomados de trabajos de (Slafer y Andrade, 1989; Slafer y Andrade, 1993; Calderini *et al.*, 1995; Miralles y Slafer, 1995b; Lo Valvo, 2011).

Sin embargo, estas consideraciones acerca de las limitaciones para la determinación del rendimiento potencial y obtenible de los cultivos de trigo podrían estar cambiando en base a las consideraciones realizadas anteriormente. En este sentido, el incremento del número de granos en los cultivares modernos podría haber reducido la cantidad de asimilados disponible para completar el llenado de los granos y podría llegar a resultar limitante en este período, al menos en situaciones de estrés que afecten la tasa de crecimiento, como podría ser un ataque severo de “roya de la hoja” (Serrago y Miralles, 2014). En este sentido, y a partir del uso masivo de fungicidas, el rendimiento potencial y la calidad pasaron a ser atributos prioritarios en los programas de mejoramiento de trigo en Argentina y en otras partes del mundo (Miralles y Slafer, 2007). En este escenario, un inadecuado control de enfermedades foliares (debido a una falta de oportunidad y/o ineficiencia de los controles) plantean una restricción adicional al sostenimiento de elevados rendimientos potenciales, ya que las mismas disminuyen la captura y absorción de la radiación por parte de los cultivos, reduciendo tanto el número como el peso de los granos. Por este motivo, resulta importante analizar cómo se modificó el balance entre la fuente y los destinos en cultivares modernos de trigo.

1.3. Enfermedades foliares.

1.3.1. Importancia de las enfermedades foliares

En la región Pampeana, las enfermedades foliares predominantes en el cultivo de trigo en cuanto a incidencia (porcentaje de individuos u órganos infectados) y severidad (proporción del tejido afectado) son: (i) “roya de la hoja” (*Puccinia tritici* Eriksson), (ii) “septoriosis de la hoja” (*Septoria tritici*) y (iii) “mancha amarilla” (*Drechslera tritici-repentis*). Este hecho se debe principalmente a la amplia difusión de genotipos susceptibles (principalmente en enfermedades biotróficas), el crecimiento del área bajo siembra directa y al uso de semillas infectadas (principalmente en enfermedades necrotróficas), que han contribuido al aumento de la presión de inoculo de los patógenos causantes de estas enfermedades foliares. Estas tres enfermedades pueden generar pérdidas de rendimiento de hasta el 60% en cultivares susceptibles en todo el mundo (Cornish *et al.*, 1990). En nuestro país, se registraron pérdidas en los rendimientos que varían entre un 8 y un 44% en cultivos enfermos con “roya de la hoja” (Annone *et al.*, 2001), o entre un 20 y un 50% en cultivos enfermos con “septoriosis de la hoja” (Annone *et al.*, 1991). Sin embargo, la magnitud de dichas pérdidas depende fuertemente de: (i) las condiciones ambientales (*i.e.* la disponibilidad de los recursos hídricos o nutricionales) (Kelly, 2001; Robert *et al.*, 2002; Bancal *et al.*, 2007), (ii) del cultivar de trigo utilizado (McIntosh *et al.*, 1995; Serrago *et al.*, 2011), (iii) el estado fenológico del cultivo al momento que se produce el ataque de la enfermedad (Madden y Nutter, 1995), (iv) de la intensidad y la duración de la enfermedad (Madeira y Clark, 1994) y (v) de las interacciones entre el patógeno, hospedante, y el ambiente (Simón *et al.*, 2002).

Las enfermedades pueden ser clasificadas según su forma de supervivencia y alimentación en necrotróficos y biotróficos. Los patógenos necrotróficos atraviesan dos etapas durante su ciclo de vida. La primera es una etapa parasita en la cual obtienen su alimento de tejidos vivos hasta causarles la muerte. Una vez muerto el tejido comienza la segunda etapa, la saprofítica, en la cual obtienen los nutrientes de tejidos muertos. Los patógenos biotróficos son altamente específicos y obtienen su alimento de tejidos vivos. En este último grupo de organismos se encuentra la “roya de la hoja” de trigo (*Puccinia tritici* Eriksson). Las royas son hongos verdaderos y se reconocen por su signo característico de color marrón-rojizo dado por las uredinias maduras. Estas se desprenden fácilmente y son dispersadas por el viento hasta depositarse en otras plantas. Permanecen sobre la lámina foliar hasta que se humedecen las hojas por el rocío o por lluvia, especialmente seguidas por noches cálidas. Estas son las condiciones ambientales ideales para que las uredinias germinen rápidamente (15-25°C y 10 horas de mojado para la germinación). En condiciones óptimas de crecimiento, la infección tarda alrededor de una semana en generar nuevas uredinias que infectaran otras plantas (Glazebrook, 2005).

1.3.2. Impacto de las enfermedades sobre el rendimiento y componentes

En cultivos de trigo creciendo en situaciones potenciales (*e.g.* sin presencia de enfermedades) es común evaluar el rendimiento en función de la producción de biomasa aérea y el porcentaje que ésta es particionada a los órganos reproductivos (índice de cosecha -Ecuación 1.1-). A su vez, la producción de biomasa aérea puede ser subdividida en la radiación interceptada por el cultivo y la eficiencia con la que el cultivo la

transforma en materia seca (EUR -Ecuación 1.2-). Ante la presencia de enfermedades foliares, una proporción del área fotosintéticamente activa se encontrará ocupada por las lesiones provocando que no toda la radiación interceptada por el cultivo sea efectivamente absorbida por el mismo. Algunos trabajos encontraron caídas en la radiación absorbida por el cultivo (aPAR) (Waggoner y Berger, 1987) y la EUR (Johnson, 1987) debido a la presencia de enfermedades foliares. Las reducciones en la aPAR podrían estar dada por una aceleración de la senescencia foliar y pérdida del área foliar verde (Bancal *et al.*, 2007), mientras que en el caso de la EUR no es del todo claro el efecto negativo de las enfermedades sobre este atributo (Bancal *et al.*, 2007; Carretero *et al.*, 2010). Sin embargo, algunos trabajos observaron una disminución en la tasa fotosintética en saturación lumínica y aumentos en la respiración en presencia de “roya de la hoja” (Carretero *et al.*, 2011).

Al igual de lo que ocurre en la mayoría de los cultivos de granos, en el cultivo de trigo existe una asociación lineal y positiva entre el número de granos y el rendimiento (Fischer, 1975; 1985). De esta manera, infecciones importantes en el período de determinación del número de granos (20 días previos a la floración) producirán caídas significativas en el rendimiento. Simón *et al.* (2002) demostraron que infecciones tempranas en el ciclo de trigo pan con “septoriosis de la hoja” reducían el número de espigas, mientras que infecciones tardías disminuían el número de granos por espiga y/o el peso de granos. Leitch y Jenkins (1995) también encontraron un menor número de espigas por metro cuadrado en cultivos de trigo con infecciones naturales de “septoriosis de la hoja” y “roya de la hoja”, cuyos controles sanos fueron impuestos a través de la aplicación de fungicidas a partir de macollaje.

En los sistemas productivos de la región pampeana el esquema de monitoreo para la toma de decisiones de estas enfermedades foliares es una práctica habitual, la cual está extendida ampliamente en los lotes de producción. Existen numerosos trabajos en donde se han determinado umbrales de acción para el control y manejo de estas enfermedades para la toma de decisiones en función de los resultados obtenidos en el monitoreo; sin embargo, los umbrales pueden verse modificados en función de los diferentes grados de tolerancias a las enfermedades impuestas por diferencias entre los cultivares. En general, el monitoreo y el desarrollo de los umbrales de acción ha estado centrado en el momento en el cual ocurre el período crítico del cultivo (*i.e.* 20 días antes y 10 días después de la floración). Sin embargo, el impacto de re-infecciones de “roya de la hoja” que ocurren frecuentemente durante el período de llenado de granos ha sido menos estudiado. Es por ello que es necesario concentrar mayores esfuerzos en entender las respuestas del control de la “roya de la hoja” durante la etapa de llenado de granos.

1.3.3. Limitaciones del rendimiento y aporte de las reservas

Si las enfermedades foliares comienzan a ser importantes a partir de la fase de activo crecimiento de los granos (ACG, Figura 1.1), el impacto en el rendimiento estará dado por caídas principalmente en el peso de grano. Numerosos autores trabajando con estas enfermedades durante el llenado de granos han mostrado una amplia variabilidad en la respuesta en el peso de los granos (*ca.* 5 a 25%) al control de enfermedades foliares tanto en la Argentina (Annone *et al.*, 2001; Simón *et al.*, 2002; Serrago *et al.*, 2011; Serrago y Miralles, 2014) como en el mundo (Cornish *et al.*, 1990; Dimmock y Gooding, 2002; Robert *et al.*, 2004; Pepler *et al.*, 2005). Serrago *et al.* (2011) demostraron que la magnitud de la pérdida en el peso de los granos ante la presencia de

enfermedades durante el llenado de los granos dependía, en parte, de la relación fuente-destino establecida por los cultivos. Por lo tanto, aquellos cultivos que tengan mayor disponibilidad de fotoasimilados para sostener el llenado de los destinos fijados (situaciones de mayor relación fuente-destino), podrían ser más tolerantes a las pérdidas del área foliar verde post-flotación floración debido a enfermedades foliares u otro estreses bióticos o abióticos (Bingham *et al.*, 2009).

Por otro lado, el efecto de las enfermedades foliares en el peso potencial de los granos en trigo (un atributo vinculado con los destinos, además del número de granos) es menor respecto al efecto sobre el suministro de fotoasimilados para los granos (capacidad de la fuente) cuando estas ocurren en el período de llenado de granos. Sin embargo, en términos de limitaciones por fuente o destino, las infecciones tempranas (fase *lag*, Figura 1.1) afectarán el peso de potencial de los granos, y en este caso se considerará como una limitación por destinos (Serrago y Miralles, 2014). En este escenario, la aplicación de fungicidas para controlar las enfermedades foliares durante el llenado de los granos será menos eficiente debido a una nula o muy baja respuesta del peso de granos al momento de controlar la enfermedad foliar (Serrago *et al.*, 2011; Serrago y Miralles, 2014). Sin embargo, cuando las enfermedades foliares comienzan a ser importantes durante la fase de activo crecimiento del grano, el cultivo podría comenzar a sufrir limitaciones por fuente. Para poner a prueba esta hipótesis, Serrago y Miralles (2014) modificaron la relación fuente-destino (desespiguillaron) durante el llenado de los granos en cultivos enfermos y sanos. Estos autores observaron incrementos en el peso de granos (*ca.* 20%) en cultivos enfermos cuando liberaron recursos una vez finalizada la fase *lag*. Esta respuesta fue mayor cuando analizaron lo ocurrido en las posiciones más distales dentro de la espiga. En estos casos, los incrementos alcanzados fueron de *ca.* 30% y 40% en función de la condición ambiental en los granos de la tercera posición en las espiguillas centrales.

Diversos trabajos coinciden en la importancia del rol que ocupan las reservas almacenadas en los tallos (carbohidratos solubles en agua, CSA) como fuente de asimilados durante el llenado de los granos tanto en condiciones potenciales (Shearman *et al.*, 2005) como en condiciones bajo estreses bióticos o abióticos (*e.g.* plagas, enfermedades, déficit hídrico, térmicos, etc.) (van Herwaarden *et al.*, 1998; Ehdaie *et al.*, 2008; Ahmadi *et al.*, 2009; Bingham *et al.*, 2009; Dreccer *et al.*, 2009; Sadras y Lawson, 2011; Serrago *et al.*, 2011; Cossani y Reynolds, 2012; Rattalino Edreira y Otegui, 2012). Sin embargo, el impacto de las enfermedades foliares en el almacenamiento y utilización de los CSA depende del momento y duración de la enfermedad y del rendimiento potencial (Gaunt y Wright, 1992). En el cultivo de trigo, el incremento de la capacidad relativa de la fuente respecto a los destinos, podría mejorar la tolerancia a las enfermedades que aparecen post antesis (Bingham *et al.*, 2009). Por esta razón, Gaunt y Wright (1992) sugieren que cultivares con mayores reservas de CSA y menor rendimiento potencial, es decir, cultivos con mayor relación fuente-destino, serían más tolerantes a las enfermedades foliares en post floración. Por el contrario, Foulkes *et al.*, (2006) trabajando con “septoriosis de la hoja” encontraron un correlación negativa entre la tolerancia a dicha enfermedad y la cantidad de CSA almacenados en los tallos. A pesar de esto, la escasa evidencia disponible sugiere que la selección de variedades de trigo con mayores reservas de CSA puede no ser una estrategia adecuada para conferir tolerancia de la enfermedad después de la antesis (Bingham *et al.*, 2009).

1.4. Objetivos e hipótesis

El objetivo general de este trabajo fue analizar el balance entre fuente y destinos en cultivares antiguos y modernos de trigo pan y cuantificar como las enfermedades foliares podrían diferencialmente afectar el rendimiento de los mismos.

Los objetivos específicos que se plantearon fueron:

- (i) Actualizar los datos de progreso genético en cultivares de trigo pan liberados en Argentina en distintos períodos del mejoramiento caracterizando diferentes rasgos agronómicos de interés.
- (ii) Determinar cómo se modificó el balance entre la fuente y los destinos en cultivares de trigo liberados en diferentes años en Argentina.
- (iii) Analizar y cuantificar como las enfermedades foliares podrían diferencialmente afectar el rendimiento en cultivos de trigo pan liberados en diferentes años (1918 a 2011).

Las hipótesis y predicciones planteadas en el proyecto fueron:

- (i) El mayor rinde potencial de los cultivares de trigo modernos se debe a la fijación de un mayor número de granos (NG) determinando una reducción en la relación fuente-destino (la capacidad fotosintética por grano) y la cantidad de reservas en los tallos al comienzo del período efectivo de llenado de granos.

“Los cultivares modernos de trigo muestran un desbalance mayor entre la fuente y los destinos reduciéndose dicha relación con los años de liberación”.

- (ii) El balance entre la fuente y los destinos determina la magnitud de reducción en el rendimiento producto de las enfermedades foliares.

“Cultivares modernos de trigo son más intolerantes, que los cultivares antiguos, ante el ataque de similar magnitud de enfermedades foliares”

- (iii) La magnitud del efecto de las enfermedades foliares en término de reducción en el NG dependerá de la relación fuente-destino establecida por los cultivos.

“La reducción de la tasa de crecimiento debido a la presencia de enfermedades foliares durante el período crítico afecta el NG fijado de manera más marcada en genotipos de mayor rendimiento potencial”.

- (iv) La tolerancia a las enfermedades foliares durante el llenado de granos depende de la disponibilidad de asimilados para llenar los granos.

“Cultivos de trigo con mayor rendimiento potencial tienen una menor relación fuente-destino y con ello una menor disponibilidad de asimilados para llenar los granos. Por ello, los cultivares modernos de trigo (o que fijan mayor cantidad de granos) son menos tolerantes (en término de reducciones del PG) a la presencia de enfermedades foliares durante el período de llenado de los granos”.

CAPÍTULO 2

Estructura experimental

2.1. Descripción general de los experimentos

Para cumplir con los objetivos propuestos y poner a prueba las hipótesis planteadas se llevaron a cabo dos tipos de experimentos. En el primero de ellos (Exp. 1) se analizaron los cambios ocurridos en diferentes rasgos agronómicos, en un set de cultivares liberados en distintos años en Argentina entre 1918 y 2011 (Tabla 2.1). Además, se analizaron las respuestas en el peso de los granos ante cambios en la relación fuente-destino entre los cultivares antiguos y modernos. En el segundo experimento (Exp. 2), se analizó la respuesta a las enfermedades foliares de cuatro o cinco cultivares (dependiendo del año experimental) liberados al mercado argentino en diferentes años los cuales fueron seleccionados a partir de los resultados del Exp. 1 (ver detalle en el punto 2.3.2). Con el Exp. 1 (progreso genético), se dio respuesta a los objetivos específicos (i) y (ii); y con el Exp. 2 (enfermedades foliares) se dio respuesta al objetivo específico (iii).

2.2. Progreso genético (Exp. 1)

2.2.1. Condiciones generales

Los ensayos fueron llevados a cabo en el campo experimental de la cátedra de Cerealicultura de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34°35'S, 58°29'O) ubicado en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (a partir de aquí será nombrado como Buenos Aires) durante los años 2013 y 2014 (BA13 y BA14, respectivamente). Simultáneamente con el experimento BA14, se llevó a cabo un ensayo en el campo experimental de la empresa Agrar del Sur S.A. (37°58'S, 58°23'O) ubicado en la ciudad de Balcarce provincia de Buenos Aires (BC14). El campo experimental ubicada en Buenos Aires tiene un suelo franco arcillo limoso, clasificado como Argiudol vértico, mientras que el campo experimental de Balcarce tiene un suelo limoso clasificado como Argiudol típico.

Las siembras fueron realizadas mecánicamente con sembradoras de 7 cuerpos distanciados a 17,5 cm cada uno. Cada una de las parcela ocupaba una superficie de 2,45; 3,06; y 6,12 m² (para BA13, BA14 y BC14, respectivamente). Las fechas de siembra se encontraron dentro de las ventanas de siembras normales para cada una de las zonas, 7 de Junio y 29 de Mayo para BA13 y BA14, respectivamente y 23 de Julio para BC14. En los tres experimentos se controló químicamente las adversidades como son las malezas, plagas y enfermedades. Los experimentos llevados a cabo en Buenos Aires (BA13 y BA14) fueron suplementados con riegos para evitar deficiencias hídricas, en cambio, en el BC14, debido a la imposibilidad de suplementar riego adicional, el cultivo fue conducido en secano. A pesar de ello, el cultivo en esta localidad no experimentó deficiencias hídricas severas durante su estación de crecimiento ya que entre los meses de Julio a Diciembre, las precipitaciones acumuladas en el sitio experimental BC14 fueron de *ca.* 535 mm.

La fertilización de los experimentos fue realizada con 80 kg de fosfato diamónico al momento de la siembra, adicionándose en macollaje (DC 2.5) (Zadoks 1974) 150 kgN ha⁻¹ para los experimentos realizados en Buenos Aires. Para el experimento conducido en Balcarce la fertilización se realizó con 80 kg de fosfato diamónico y 130 kgN ha⁻¹ en los momentos indicados anteriormente.

2.2.2. Diseño experimental y descripción de los tratamientos

El diseño de los tres experimentos fue en parcelas divididas con tres repeticiones. La parcela principal fue el cultivar y dentro de cada una de las parcelas se realizaron cada uno de los tratamientos de modificación de la relación fuente-destino (sub-parcelas): (i) control; (ii) defoliado parcialmente (DP), donde fueron removidas todas las hojas dejando únicamente la última hoja (hoja bandera); (iii) defoliado total (DT), donde fueron removidas la totalidad de las hojas; y, (iv) desespiguillado (D10), donde se removieron *ca.* 50% de las espiguillas de cada espiga de forma trasversal a la espiga. Cada uno de estos tratamientos fue realizado a los 10 días de la antesis del cultivo en una porción de la parcela donde la totalidad de las plantas recibieron el tratamiento tanto los vástagos principales como los macollos. Los efectos del tratamiento se analizaron mediante ANVA para cada variable en particular y para analizar las diferencias significativas entre medias se utilizó la prueba de Tukey con un α de 0,05. Los análisis estadísticos se realizaron particionando el año experimental. Sin embargo, en todos los resultados se hace referencia en la comparación entre los diferentes años de experimentos.

Un alto porcentaje de los cultivares fueron utilizados en los tres ambientes; sin embargo, en cada uno de ellos hubo cultivares que no fueron incluidos (ver Cuadro 2.1). A partir de la década del '90 se seleccionaron más de un cultivar debido a la incorporación de germoplasma francés en los planes de mejoramientos locales cuya diferencia respecto a las variedades bajo el programa de mejoramiento local radica en un mayor peso potencial (Brieva, 2007).

Cuadro 2.1. Cultivares utilizados en los experimentos de progreso genético. Las cruces indican en qué localidad (BA y BC corresponden a Buenos Aires y Balcarce, respectivamente) y en qué año experimental (13 y 14 corresponden al 2013 y 2014, respectivamente) fueron utilizadas cada variedad de trigo.

Nombre comercial	Plan de mejora genética	Año de liberación al mercado argentino	Cultivares utilizados		
			BA 13	BA 14	BC 14
38 MA	Argentina	1900	X	X	X
Americano 26n	Argentina	1918	X	X	X
K. Favorito	Argentina	1920	X	X	X
Eureka FCS	Argentina	1940	X	X	X
K. Rendidor	Argentina	1954	X	X	X
B. Manantial	Argentina	1965	X	X	X
B. Pucará	Argentina	1980	X	X	X
B. Ombu	Argentina	1984			X
B. Poncho	Argentina	1986		X	X
K. Cacique	Argentina	1991		X	X
K. Pegaso	Argentina	1997	X	X	X
Baguette 10	Francia	1999	X	X	X
BioINTA 3005	Argentina	2009	X		
ACA 906	Argentina	2010	X		
K. Gladiador	Argentina	2010	X	X	X
Baguette 601	Francia	2011	X	X	X
B. Sy 110	Francia	2011	X	X	X

2.3. Enfermedades foliares (Exp. 2)

2.3.1.1. Condiciones generales

Los ensayos correspondientes a enfermedades fueron llevados a cabo en el campo experimental de la cátedra de Cerealicultura de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34°35'S, 58°29'O) ubicado en la ciudad de Buenos Aires durante el 2013 y 2014.

La siembra fue realizada mecánicamente con una sembradora de 7 cuerpos distanciados a 17,5 cm cada uno. Cada una de las parcelas ocupaba una superficie de 6,12 m² (5 metros de largo y ca. 1,22 metros de ancho). Las fechas de siembra fueron el 6 de Junio y el 29 de Mayo para 2013 y 2014, respectivamente. Ambas fechas de siembra se encuentran dentro del rango agronómico de fecha óptima de siembra para esa latitud. Los dos ensayos fueron conducidos sin limitaciones hídricas y nutricionales. Se aplicó riego suplementario a través de cintas de riego por goteo instaladas en el ensayo y se fertilizó con 80 kg de fosfato diamónico (los dos años) y con 150 kgN ha⁻¹ y 130 kgN ha⁻¹ en el primer y segundo año, respectivamente. El fertilizante fosforado se aplicó a la siembra mientras que el fertilizante nitrogenado (urea) se aplicó particionado en dos momentos, siembra y macollaje (DC 2.5) (Zadoks 1974).

2.3.2. Diseño experimental y descripción de los tratamientos

El diseño experimental fue en parcelas subdivididas en bloques completos con tres repeticiones. El factor principal fue los distintos cultivares, mientras que las subparcelas correspondieron a los diferentes tratamientos de enfermedad. Los cultivares utilizados fueron seleccionados del listado de cultivares del cuadro cuatro 2.1 escogiendo un cultivar antiguo, dos intermedios y uno moderno para abarcar un amplio rango de años. A su vez, dichos cultivares debían ser susceptibles al ataque de enfermedades foliares. Los cultivares seleccionados fueron K. Favorito (1920), K. Rendidor (1954), K. Pegaso (1997) y Baguette 10 (1999). Los efectos de los tratamientos se analizaron mediante ANVA para cada variable en particular y para analizar las diferencias significativas entre medias se utilizó la prueba de Tukey con un α de 0,05. Los análisis estadísticos se realizaron particionando el año experimental. Sin embargo, en todos los resultados se hace referencia en la comparación entre los diferentes años de experimentos.

Los tratamientos de enfermedad constaron de dos niveles: (i) un control sano, libre de enfermedad durante todo el ciclo (S) y (ii) un tratamiento enfermo desde el inicio del período crítico hasta la madurez fisiológica (E). La enfermedad fue provocada a través de la inoculación artificial de esporas de roya de la hoja (*Puccinia tritici Eriksson*). Una vez inoculado el cultivo, las parcelas fueron cubiertas durante toda la noche con una estructura de hierro recubierta con polietileno para provocar aumentos de la temperatura y humedad relativa dentro del canopeo con el objetivo de promover la infección del patógeno en el cultivo. En las parcelas enfermas, además de prosperar roya de la hoja, prosperaron enfermedades necrotróficas a partir de infecciones naturales (mancha amarilla y septoria) Las parcelas sanas fueron tratadas periódicamente con fungicidas del grupo de los triazoles a partir de la aparición de las primeras reacciones de hipersensibilidad (Folicur[®] 25 EW, 500 cm² ha⁻¹).

2.4. Condiciones meteorológicas

Los datos meteorológicos (temperatura media, mínima y máxima del aire, radiación global y precipitación) se registraron cada hora durante todo el ciclo de cultivo en todos los experimentos utilizando una estación meteorológica automática (Davis Vantage Pro2, EE.UU.) colocada en el mismo sitio donde se realizó cada experimento. Los datos de temperatura media, mínima, máxima, y radiación se encuentran graficados en la Figura 2.1 como el promedio decenal, mientras que en el caso de las precipitaciones se consideró la suma acumulada durante el mismo período (10 días). Los ensayos correspondientes al Exp. 1 (progreso genético) fueron llevados a cabo en ambas localidades (Buenos Aires y Balcarce) y años experimentales (2013 y 2014) y cuyas condiciones meteorológicas se grafican en la Figura 2.1a-c. En los ensayos correspondientes al Exp. 2 (Enfermedades foliares), que fueron llevados a cabo en Buenos Aires en ambos años experimentales, las condiciones meteorológicas se grafican en la Figura 2.1a y b).

En los tres ambientes las temperaturas medias para el ciclo del cultivo fueron similares, llegando a valores de *ca.* 15,3 °C (promedio de los tres ambientes). Sin embargo, en la localidad de Balcarce (Figura 2.1c), las temperaturas extremas (temperatura mínima y máxima) fueron diferentes respecto a BA13 y BA14 (Figura 2.1 a y b, respectivamente), ocurriendo como resultado de ello una mayor amplitud térmica. La radiación fotosintéticamente activa incidente (iPAR) acumulada durante el ciclo del cultivo, para la localidad de Buenos Aires fue similar en ambos años (*ca.* 1508,7 MJ m⁻²), mientras que en la localidad de Balcarce, la iPAR fue menor (*ca.* 1410,4 MJ m⁻²).

Como fue mencionado con anterioridad, únicamente fueron regados, manteniendo la capacidad de campo, los experimentos de BA13 y BA14 dada la factibilidad de suplementar riego adicional en dicha localidad. A pesar de contar con riego adicional, las precipitaciones acumuladas durante el ciclo del cultivo cubrieron las necesidades hídricas de los cultivos. En BA13 las precipitaciones acumuladas durante el ciclo del cultivo fueron de *ca.* 469,1 mm; las cuales se encontraron distribuidas, principalmente, en la segunda mitad del ciclo del cultivo, coincidiendo con la mayor demanda del mismo. En el caso de BA14, las precipitaciones acumuladas durante el ciclo del cultivo fueron de *ca.* 797,3 mm; las cuales se encontraron distribuidas homogéneamente durante todo el ciclo del cultivo, al igual que lo que ocurrió en el caso de BC14 a diferencia que las precipitaciones acumuladas durante el ciclo del cultivo fueron de *ca.* 534,5 mm.

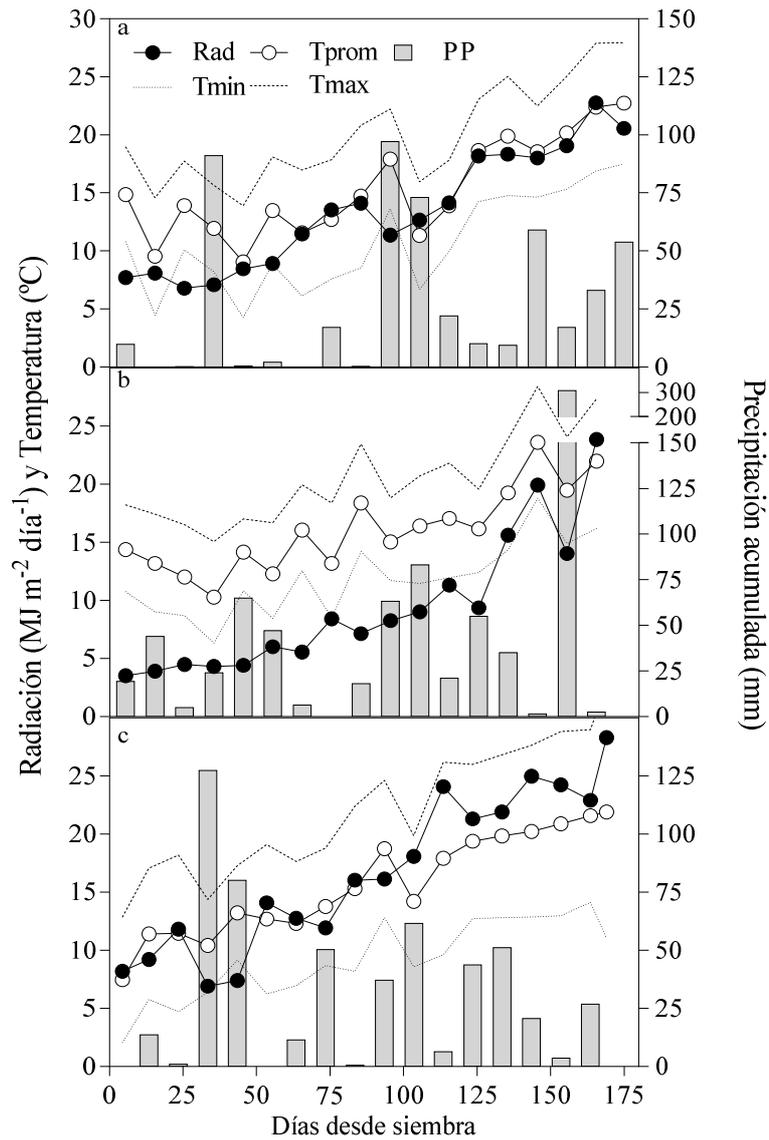


Figura 2.1. Condiciones meteorológicas durante el ciclo del cultivo en (a) Buenos Aires 2013, (b) Buenos Aires 2014 y (c) Balcarce 2014. Los valores corresponden a los promedios cada 10 días de la radiación fotosintéticamente activa incidente (Rad), temperatura media (Tprom), máxima (Tmax) y mínima (Tmin). Las barras representan las precipitaciones (PP) acumuladas cada 10 días.

2.5. Mediciones realizadas

Las mediciones realizadas en los experimentos de progreso genético serán detalladas en los capítulos 3 y 4 mientras que el de enfermedades foliares serán detalladas en el capítulo 5.

**Progreso genético: Cambios en los componentes fisiológicos del
rendimiento en cultivares de trigo liberados en Argentina
entre 1918 y 2011**

3.1.Introducción

3.1.1. Producción y progreso genético de trigo en Argentina y el mundo

En el mundo, solo 20 cultivos bajo producción representan el 80% del total producido. En este ranking, el cultivo de trigo ocupa la 5^{ta} posición aportando un *ca.* 8,2% del total de la producción. Mientras que China, India, Estados Unidos y Rusia son los mayores productores de este cereal (FAO, 2014). Si tomamos en cuenta la producción mundial de trigo en un período de diez años (2005 al 2014), Argentina aporta el 1,2% de la producción ubicándose en el puesto 15 de un total 126 países productores de este cereal (FAO, 2014STAT). En el ámbito local, el cultivo de trigo es el principal cultivo de invierno en cuanto a superficie sembrada, cosechada y producción, independientemente del ambiente socio-económico que esté vigente. La Bolsa de Cereales de Buenos Aires reportó en su Panorama Agrícola Semanal los valores nacionales de la campaña 2016/17, donde las hectáreas sembradas rondaron las 4,7 millones de hectáreas, 4,4 para las hectáreas cosechadas y 15 millones de toneladas de producción.

Hasta la primera mitad del siglo XX, los incrementos en el rendimiento que se habían alcanzado respecto del pasado eran limitados. Parte de las limitaciones en lograr aumentos en el rendimiento estaban asociadas con el vuelco de las plantas (debido al alto porte de las mismas), especialmente ante aumentos en la oferta de recursos (*e.g.* nutrientes y agua). Junto a las mejoras en el rendimiento, sanidad y calidad del cultivo, el desafío de los mejoradores era disminuir la altura de las plantas para evitar el vuelco, y así evitar pérdidas en los rendimientos. A comienzos de los años '50, el Dr. Norman Borlaug logró identificar variedades de trigo japonés con baja estatura derivados del cultivar Norin 10. Estas variedades fueron cruzadas con variedades mexicanas para obtener, a principio de los '60, las primeras variedades semi-enanas. Esta reducción de la altura permitió aumentar la oferta de recursos a los órganos reproductivos, reduciendo el vuelco, viéndose reflejado esto en un aumento significativo de los rendimientos potenciales y rendimientos alcanzables. Estas variedades fueron ampliamente adoptadas por los diferentes países productores de trigo e incorporadas en sus programas de mejoramiento.

La introgresión de los genes *Rht* (de la abreviatura del inglés “reduced height”) provenientes del cultivar Norin 10 fue uno de los principales hitos a nivel mundial en el mejoramiento de este cereal, iniciando la llamada “Revolución Verde” lo que le valió al Dr. Borlaug el premio Nobel de la Paz. El mecanismo de acción de estos genes está dado a través de la insensibilidad a las giberelinas como consecuencia de una mutación en la proteína DELLA que es la responsable de inhibir al factor de transcripción (PIF4) promotor de crecimiento celular (Peng *et al.*, 1999). Los efectos genéticos, fisiológicos y pleiotrópicos de estos genes fueron ampliamente demostrados por diversos autores (Borrell *et al.*, 1991; Youssefian *et al.*, 1992; Miralles y Slafer, 1995b). En Argentina como en gran parte del mundo, la introgresión de los genes *Rht* que derivaron en variedades semi-enanas han disminuido la altura de la planta, sin modificar significativamente la biomasa total producida, pero incrementando la partición de materia seca a los órganos reproductivos resultando en aumentos importantes del índice de cosecha (Gale y Youssefian, 1985; Miralles y Slafer, 1995a; Miralles y Slafer, 1995b; Miralles y Slafer, 1997). El aumento en la partición de carbono hacia las espigas, debido a la reducción de altura de las plantas mejoró la fertilidad de espigas. Como consecuencia de ello aumentó la supervivencia floral lo que redundó en un mayor

número de granos por espiguilla y por espiga (Miralles y Slafer, 1997; Rebetzke *et al.*, 2012).

En Argentina el primero material semi-enano originado a partir del cruzamiento de los genes derivados del cultivar Norin 10 fue originado a fines de los años '70 (Marcos Juárez-INTA). Los genes de enanismo luego de la introducción en los planes de mejoramiento de Argentina se extendieron rápidamente y en los años '90 más del 95% de las variedades comerciales argentinas poseían los alelos Rht1 y/o Rht2 (Appendino *et al.*, 1993). Los cambios en diferentes rasgos agronómicos producto del mejoramiento son analizados en estudios de progreso genético. Sin embargo, en Argentina pocos son los trabajos publicados donde se evalúan diferentes rasgos de interés agronómicos en función de los años de liberación. Slafer y Andrade (1989, 1991) y Calderini *et. al.* (1995; 1997) llevaron a cabo estudios de progreso genético en variedades argentinas liberadas entre 1920 y 1990. Estos autores no encontraron diferencias significativas en la biomasa aérea a cosecha entre los cultivares antiguos y modernos, independientemente del ambiente explorado por los cultivos. Sin embargo, observaron una disminución del *ca.* 34 % en la altura de los cultivos (Slafer y Andrade 1989; Calderini *et. al.*, 1995). Estas diferencias en la altura de las plantas sin haberse modificado la biomasa aérea, provocaron cambios en la partición de la biomasa, viéndose reflejado en un aumento significativo del índice de cosecha llegando a valores de *ca.* 39%. Al evaluar los componentes fisiológicos que concluyen el rendimiento, estos autores no encontraron diferencias significativas ni en la tasa de crecimiento del cultivo, ni en la fracción de la radiación interceptada, ni en la eficiencia en el uso de la radiación (Slafer *et al.*, 1990; Calderini *et al.*, 1997). Sin embargo, al evaluar los componentes numéricos que explican el rendimiento, observaron incrementos significativos en el número de granos por espiga entre los cultivares antiguos y modernos. En cuanto al peso de los granos, Calderini *et al.* (1995) no encontraron diferencias estadísticamente significativas a pesar de las variaciones de los peso de granos entre los cultivares; mientras que Slafer y Andrade (1989) observaron una disminución en el peso de los granos para los cultivares modernos explicado, posiblemente, por una mayor fijación de granos ubicados en posiciones distales dentro de las espiguillas (cuyo peso potencial *per se* es menor). Esta situación determina una contribución al rendimiento por parte de granos de menor tamaño que reducen el peso promedio sin que necesariamente se vea reflejado en una reducción de la fuente para completar el crecimiento de los mismos (Miralles y Slafer, 2007).

Si bien los trabajos descriptos (Slafer y Andrade 1989; Slafer *et. al.*, 1990; Calderini *et. al.*, 1995; 1997) son de gran importancia para evaluar los cambios en el progreso genético en variedades argentinas, es importante remarcar que estos trabajos abarcan un período cuyo cultivares denominados “modernos” fueron liberados al mercado en Argentina ya hace más de 25 años. Sumado a esto, dichos trabajos abordaron los cambios (en función de los años de liberación) únicamente del rendimiento y sus principales componentes. Es por ello que resulta importante realizar una actualización de este tipo de estudios retrospectivos, con el objetivo de evaluar cuál fue el progreso genético de los materiales actuales de trigo en Argentina, y analizar qué ocurrió con los rasgos que hacen al número y peso de granos producto del progreso genético y lograr entender qué mecanismos podrían estar explicando dichos cambios. Este hecho es particularmente importante si se considera la incorporación a partir de fines de la década del 90 de cultivares de origen francés, la cual provocó un incremento importante en el rendimiento y en particular en el peso potencial de los granos frente a las variedades locales (Brieva, 2007).

El objetivo este capítulo de la tesis (objetivo específico i) fue actualizar los datos de progreso genético en cultivares de trigo liberados en Argentina en distintos períodos del mejoramiento caracterizando los diferentes rasgos agronómicos de interés.

3.2. Materiales y Métodos

Los ensayos referidos en este capítulo abarcan tres experimentos: dos de ellos conducidos en Buenos Aires durante las estaciones de crecimiento 2013 y 2014, y un tercer experimento realizado en Balcarce durante el año 2014. Los dos experimentos llevados a cabo en Buenos Aires se llevaron a cabo en condiciones potenciales, mientras que el experimento de Balcarce se encontró en condiciones de crecimiento potencial limitado por agua (secano). En estos experimentos se utilizaron un total de 17 variedades locales de trigo liberados al mercado en diferentes décadas: 38 MA (1918), Americano 26n (1918), K. Favorito (1920), Eureka Ferrocarril Sur (1940), K. Rendidor (1954), B. Manantial (1965), B. Pucará (1980), B. Ombú (1984), B. Poncho (1986), K. Cacique (1991), K. Pegaso (1997), Baguette 10 (1999), BioINTA 3005 (2009), ACA 906 (2010), K. Gladiador (2010), Baguette 601 (2011), y B. Sy 110 (2011) (ver tabla 2.1). El diseño experimental en los tres ambientes fue completamente aleatorizado con tres repeticiones. Los detalles de las condiciones experimentales fueron descriptos en el Capítulo 2 (estructura experimental).

3.2.1. Mediciones realizadas

Para poder evaluar el progreso genético a través de diferentes rasgos agronómicos de interés se realizaron diferentes mediciones y estimaciones:

Muestreos de biomasa aérea: Durante el ciclo del cultivo se realizaron tres muestreos de biomasa aérea en: (i) inicio de período crítico (Z39), (ii) fin de período crítico (10 días post anthesis) y (iii) madurez fisiológica. En cada muestreo se extrajeron las plantas de dos surcos de 0,50 metros cada uno, las cuales fueron separadas en los estratos de vástago principal y macollos. A su vez, cada uno de estos estratos fueron separados en los diferentes órganos: tallos, hojas y espigas (en caso que hubiese), y luego secadas en estufa a 60 °C por 72 horas para luego ser pesadas en balanzas de precisión. Las tasas de crecimiento del cultivo durante el período crítico se calcularon utilizando la evolución de biomasa aérea entre los dos primeros cortes (Ecuación 3.1).

$$TTC (g m^{-2} día^{-1}) = \frac{BT_{FPC} (g m^{-2}) - BT_{IPC} (g m^{-2})}{D_{FPC-IPC} (días)} \quad \text{Ec. 3.1}$$

donde TCC corresponde a la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico, BT_{FPC} y BT_{IPC} corresponden a la biomasa aérea a fin y principio del período crítico, respectivamente, y $D_{FPC-IPC}$ corresponde a los días entre estos dos momentos.

En el muestreo correspondiente a la finalización del período crítico (10 días post anthesis) se tomaron 5 vástagos del estrato superior midiéndose la altura de dichos vástagos desde la base de la planta hasta la base de la inserción de la espiga.

Radiación: A partir del inicio del período crítico se tomaron mediciones periódicas (2 a 3 veces por semana) de radiación interceptada por el cultivo. Para ello, se realizaron dos mediciones por parcela con un ceptómetro lineal de barra (CAVARAD, Cavadevises, Argentina). Las mediciones se realizaron sobre el canopeo (radiación incidente) y dentro del canopeo, posicionando el ceptómetro en nivel del suelo (radiación interceptada). Estos datos fueron utilizados para calcular la dinámica de la radiación interceptada diariamente y la radiación interceptada acumulada durante el período crítico (Ecuación 3.2). La eficiencia en el uso de la radiación del cultivo para el período crítico se calculó como el cociente entre la biomasa acumulada y la radiación interceptada acumulada en dicho período. Tanto la radiación interceptada como la eficiencia en el uso de la radiación fueron analizadas únicamente en Buenos Aires debido a la factibilidad de realizar las mediciones de radiación en los experimentos.

$$RIA (MJ m^{-2} día^{-1}) = \frac{(R_{inc} - R_{int}) \times Rg \times d (día)}{R_{inc}} \quad (Ec. 3.2)$$

Rendimiento y componentes: En madurez fisiológica se realizó un corte de biomasa utilizando la metodología descrita anteriormente (ver 3.2.1). Las espigas fueron separadas del resto de la biomasa y se utilizaron para determinar el rendimiento y sus componentes numéricos (espigas por unidad de área, granos por espiga, granos por espiguilla y peso de 1000 granos). El peso de granos fue calculado a partir de tres submuestras de 100 granos cada una y una vez obtenido el peso de granos se estimó el número de granos.

3.2.2. Análisis de los resultados

Con el objetivo de establecer las ganancias del progreso genético de los cultivares liberados en distintas eras, las variables de respuesta medidas fueron analizadas en función del año de liberación de los materiales. Para poder comparar los distintos ambientes en un único modelo, se utilizó el desvío de cada variable respecto de la media de cada ambiente para cada uno de cultivares al cual se le ajustó un modelo de tipo bi-lineal o tri-lineal (en función del mejor ajuste) (Ecuación 3.3 y 3.4).

$$\begin{aligned} y &= a + bx && \text{si } x \leq c; y \\ y &= a + bc + d(x-c) && \text{si } x > c \end{aligned} \quad Ec. 3.3$$

donde **b** es la pendiente que representan el progreso genético, y **c** indica el año donde se produce el quiebre de ambas pendientes, y:

$$\begin{aligned} y &= a + bx && \text{si } x \leq c; \\ y &= a + bc + d(x-c) && \text{si } e \leq x < c; y \\ y &= a + bc + d(e-c) + f(x-e) && \text{si } x > e \end{aligned} \quad Ec. 3.4$$

donde **b** y **d** son las pendientes que representan el progreso genético y **c** y **e** son los años donde se produce los quiebres de ambas pendientes.

Las Figuras principales incluyendo las distintas variables analizadas con el ajuste bi-lineal fueron acompañadas de insets del tipo “box plot”, donde se indica el rango de variación, la media y la mediana de cada variable considerada para cada uno de los 3 ambientes donde se llevaron a cabo los experimentos. Las diferentes variables analizadas y su vínculo con la generación del rendimiento son mostrados en el Figura 3.1.

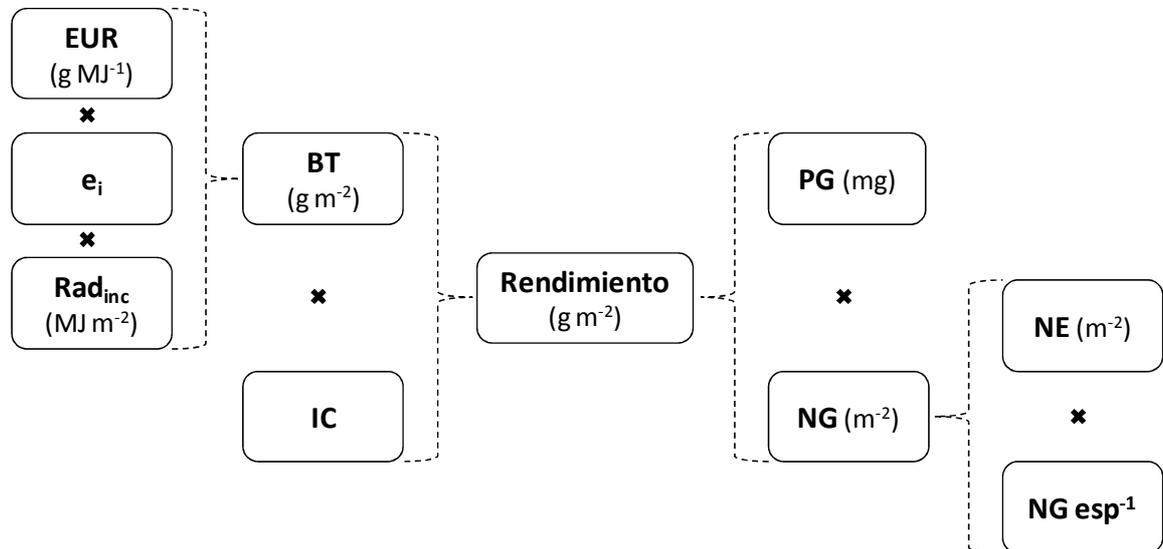


Figura 3.1. Representación esquemática de los componentes numéricos y fisiológicos que definen al rendimiento de granos (g m^{-2}). Las abreviaturas corresponden al peso de los granos (mg) (PG); número de granos (m^{-2}) (NG); número de espigas por superficie (m^{-2}) (NE); número de grano por espiga (NG esp^{-1}); biomasa total aérea a cosecha (g m^{-2}) (BT); índice de cosecha (%) (IC); eficiencia en el uso de la radiación (g MJ^{-1}) (EUR); eficiencia de interceptación (%) (e_i); y radiación fotosintéticamente activa que incide sobre el canopeo (MJ m^{-2}) (Rad_{inc}).

En este mismo sentido, el número de granos puede ser analizado por dos caminos. El primero de ellos corresponde a los subcomponentes número de espigas por m^{-2} (NE) y número de granos por espigas (NG esp^{-1}) (Figura 3.1); y el segundo, corresponde a la ecuación que plantea Fischer (2008; 2011) (Ecuación 3.5):

$$NG (\text{m}^{-2}) = PSE_a \times (NG/PSE_a) \quad \text{Ec. 3.5}$$

donde PSE_a es el peso seco de las espigas en antesis, mientras que el término NG/PSE_a es el número de granos fijados por unidad de peso seco de espiga, en otras palabras, representa la eficiencia de fructificación.

3.3.Resultados

3.3.1. Rendimiento y partición de la biomasa

El rendimiento del cultivo de trigo aumentó con el año de liberación de los diferentes materiales ($R^2=0,68$). La tendencia encontrada a través de los años fue tri-lineal, con una primera pendiente de aumento en los rendimientos de *ca.* $0,8 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ hasta la década del '40, una segunda pendiente de *ca.* $51 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ desde 1940 hasta la incorporación de los cultivares franceses a los programas de mejoramiento locales (1999 - Baguette 10), y una tercer pendiente desde 1999 hasta la actualidad de 14 kg ha^{-1}

$^1 \text{ año}^{-1}$ (Figura 3.2a). En los experimentos conducidos en BA13 y BA14 el rendimiento promedio para ambos años experimentales fue similar, siendo de *ca.* 5800 kg ha^{-1} (el rango explorado fue entre 2560 y 8670 kg ha^{-1}). Por su parte, el rendimiento promedio para BC14 fue algo superior al encontrado en Buenos Aires, siendo de *ca.* 6630 kg ha^{-1} con un rango de variación de entre 3850 y 9630 kg ha^{-1} (Figura 3.2b).

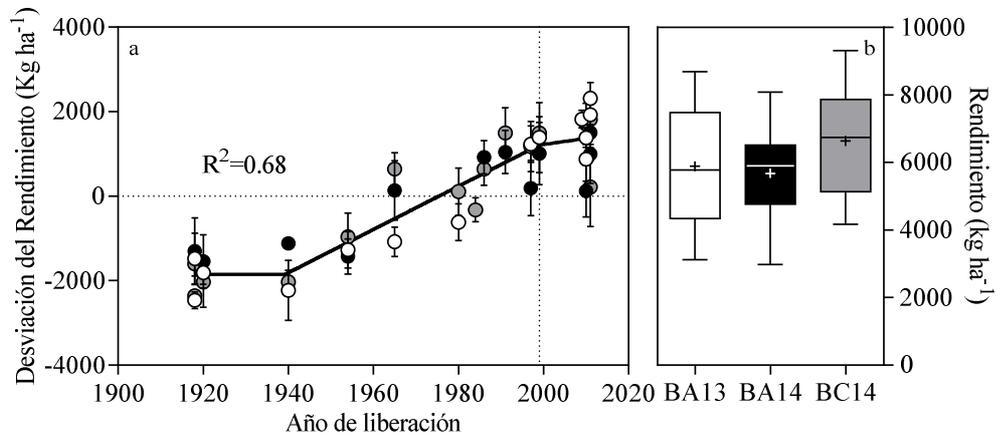


Figura 3.2. (a) Desviación del rendimiento calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en cada ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media; (b) Box-plot del rendimiento para los experimentos realizados en Buenos Aires durante 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y el promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a).

Los cambios en el rendimiento fueron exclusivamente explicados por aumentos en el índice de cosecha (proporción de la biomasa aérea destinada a órganos reproductivos), ya que este se incrementó con los años de liberación de los cultivares a partir de 1940 ($R^2=0,56$; $p<0,0001$) (Figura 3.3a). En promedio, los cultivares liberados antes de 1940 tuvieron un índice de cosecha de *ca.* 26%, mientras que los cultivares modernos (cultivares liberados después de 1999) registraron un índice de cosecha promedio de *ca.* 44%, no observándose diferencias significativas entre los tres ambientes en este atributo (Figura 3.3b). La biomasa aérea a cosecha no mostró ninguna tendencia con los años de liberación en ninguno de los ambientes explorados (Figura 3.3c). Sin embargo, una inspección detallada del período 1999-2011 (en el que los aumentos del rendimiento fueron menores respecto al período anterior) mostró una reducción de la biomasa aérea a una tasa de 15 $\text{kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, en oposición a lo observado en el índice de cosecha que mostró un incremento para ese período de 0,25% año^{-1} . En términos absolutos, se observaron mayores valores promedio de la biomasa aérea cosechada en BC14 seguida de BA14 y BA13 (1777, 1749 y 1682 g m^{-2} , respectivamente) (Figura 3.2d).

La altura de planta mostró una tendencia bi-lineal con el año de liberación, ya que hasta 1940 no se registraron modificaciones de relevancia en dicho atributo. A partir de los años '40 se observó una caída a una tasa de 6,2 cm año^{-1} . En promedio, la altura de las plantas se redujo marcadamente entre cultivares antiguos y modernos (Figura 3.4a) ($R^2=0,80$), pasando de valores de *ca.* 93 a 65 cm en BC14 (*ca.* 30%); y de *ca.* 130 a 79 cm en BA13 y BA14 (*ca.* 40%; promedio de los dos años experimentales).

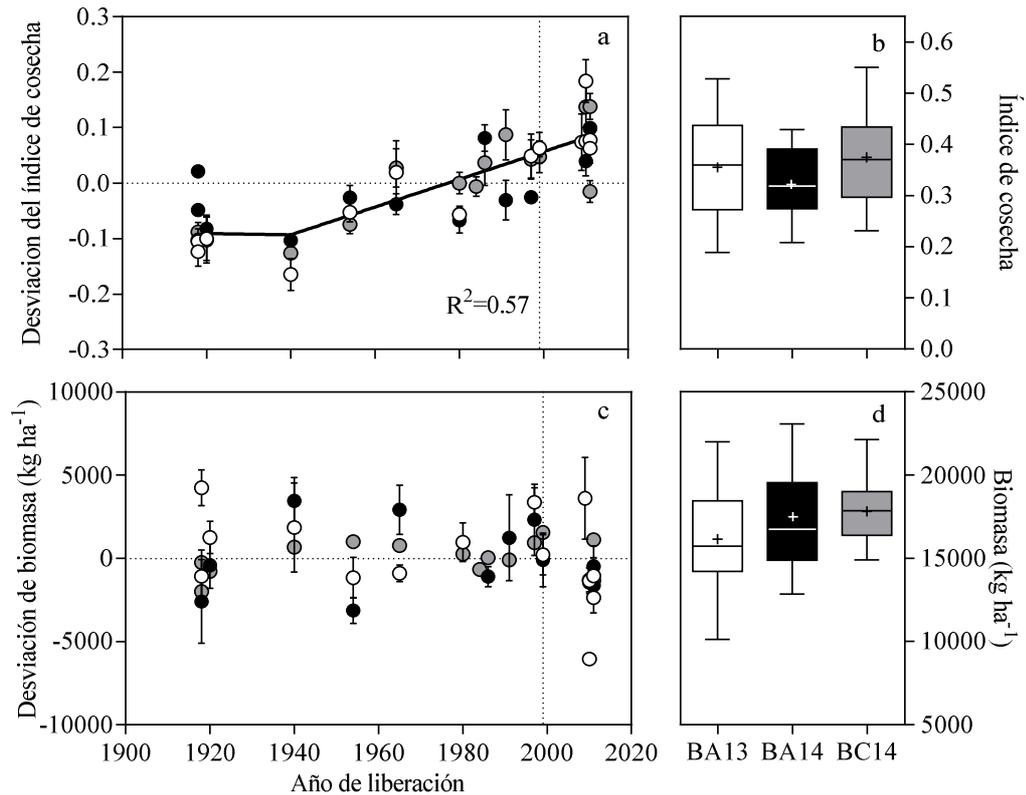


Figura 3.3. (a) Desviación del índice de cosecha y (c) la biomasa aérea a cosecha calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1911 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del índice de cosecha y (d) la biomasa aérea a cosecha para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; los límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) y (d) corresponden al código de color de los ambientes en (a) y (c).

El análisis de los componentes fisiológicos asociados a la producción de biomasa (*i.e.* eficiencia de intercepción o eficiencia en el uso de la radiación -EUR-) no mostró ninguna tendencia con los años de liberación ($p > 0,05$). Respecto a la captura del recurso radiación, en los experimentos en donde se evaluó este atributo (BA13 y BA14), los cultivos (independientemente del año de liberación) lograron valores cercanos a la plena intercepción de la radiación durante el período crítico siendo no significativa la diferencia entre los cultivares. Los valores de eficiencia de intercepción fueron en promedio para todos los cultivares de *ca.* 0,93 y 0,95, para BA13 y BA 14, respectivamente. Para el caso de la EUR, en promedio, los valores encontrados fueron de *ca.* 1,65 y 1,36 g MJ^{-1} , para BA13 y BA14, respectivamente; sin que se observen diferencias significativas entre cultivares liberados en distintos años. Al igual que lo ocurrido con la eficiencia de intercepción y la EUR, la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico no mostró ninguna tendencia significativa entre cultivares antiguos y modernos (datos no mostrados).

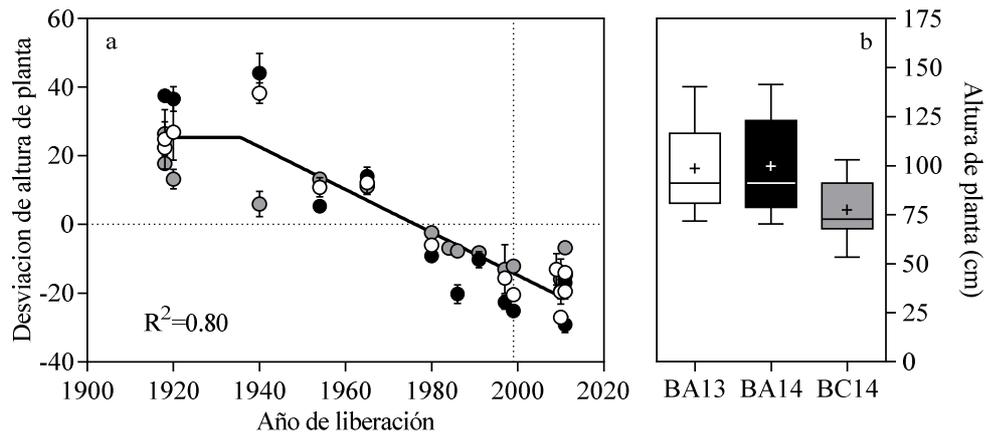


Figura 3.4. (a) Desviación de la altura calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot de la altura para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a).

3.3.2. Componentes numéricos del rendimiento

El análisis de los componentes numéricos del rendimiento mostró cambios importantes con el año de liberación de los diferentes materiales (Figura 3.5). Siguiendo la tendencia observada en el rendimiento, el número de granos por m^{-2} se incrementó *ca.* 63% entre cultivares antiguos y modernos, siendo este componente el que mejor explicó los cambios en el rendimiento tanto en términos absolutos ($R^2=0,58$; $p<0,0001$) (Figura 3.7a) como en términos relativos respecto de su ambiente (datos no mostrados). En los cultivares liberados antes de 1940, el número de granos aumentó a una tasa muy baja (*ca.* 2,5 granos m^{-2} año $^{-1}$); sin embargo, a partir de 1940, la tasa de ganancia de número de grano fue de *ca.* 141 granos m^{-2} año $^{-1}$ (Figura 3.5a). En línea con lo observado para rendimiento, en términos absolutos, los experimentos llevados a cabo en Buenos Aires tuvieron menor número de granos (*ca.* 17100 y 18900 granos m^{-2} para BA13 y BA14, respectivamente) respecto al experimento realizado en Balcarce (*ca.* 22250 granos m^{-2}) (Figura 3.5b). A diferencia de lo observado en el número de granos, el peso de grano no sufrió cambios significativos entre cultivares antiguos y modernos, observándose valores promedio de *ca.* 30 mg grano $^{-1}$ para todos los ambientes explorados (Figura 3.4c).

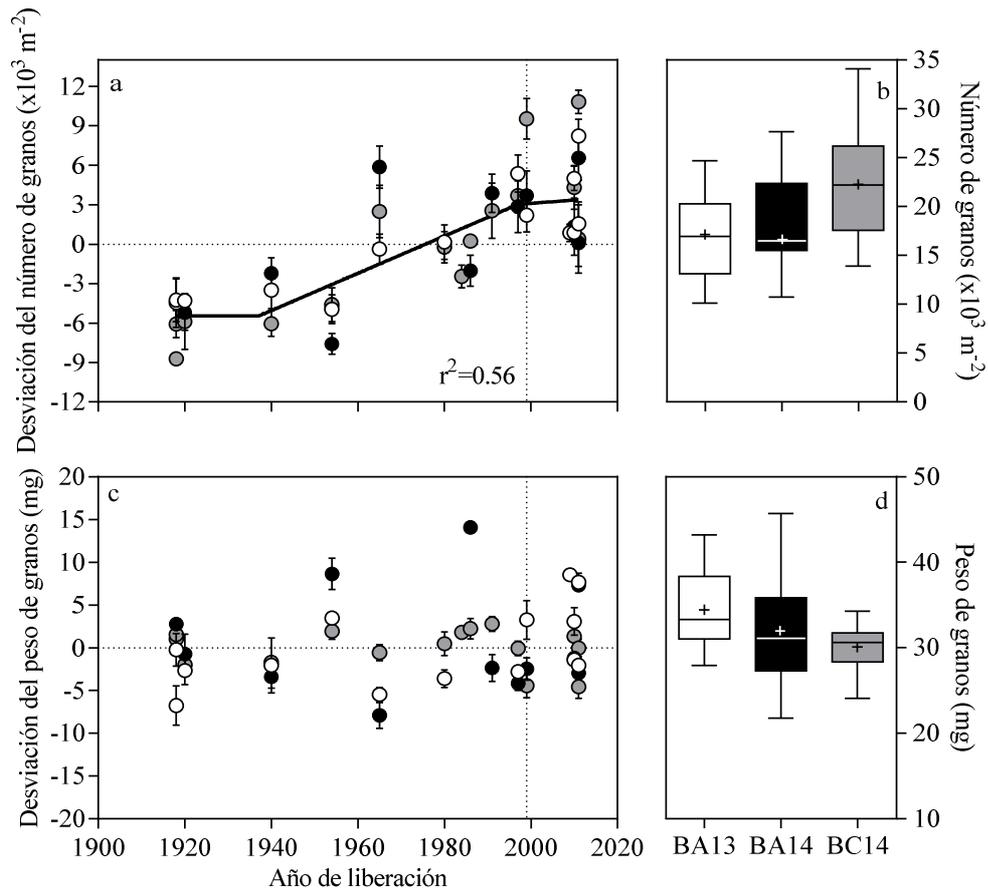


Figura 3.5. (a) Desviación del número de granos (NG) y (c) del peso de granos (PG) calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 191 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del NG y (d) PG para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; los límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) y (d) corresponden al código de color de los ambientes en (a) y (c).

Para aumentar en grado de detalle en cuanto a la construcción del principal determinante del rendimiento, el número de granos se analizó a través de sus sub-componentes numéricos (*i.e.* número de espigas por m^{-2} y el número de granos por espigas), ambos de gran interés agronómico en los programas de mejoramiento de trigo. En este sentido, el número de espigas por unidad de área no mostró ningún patrón consistente en relación con el año de liberación de los cultivares (Figura 3.6a). Por el contrario, el número de granos por espiga, no mostró cambios significativos hasta el año 1940; sin embargo, a partir de los años '40 se registró un aumento consistente en el número de granos por espiga asociado al año de liberación (Figura 3.6c). Este aumento permitió que los cultivares más modernos de trigo presenten valores cercanos a los 33 granos por espigas (promedio de los tres ambientes).

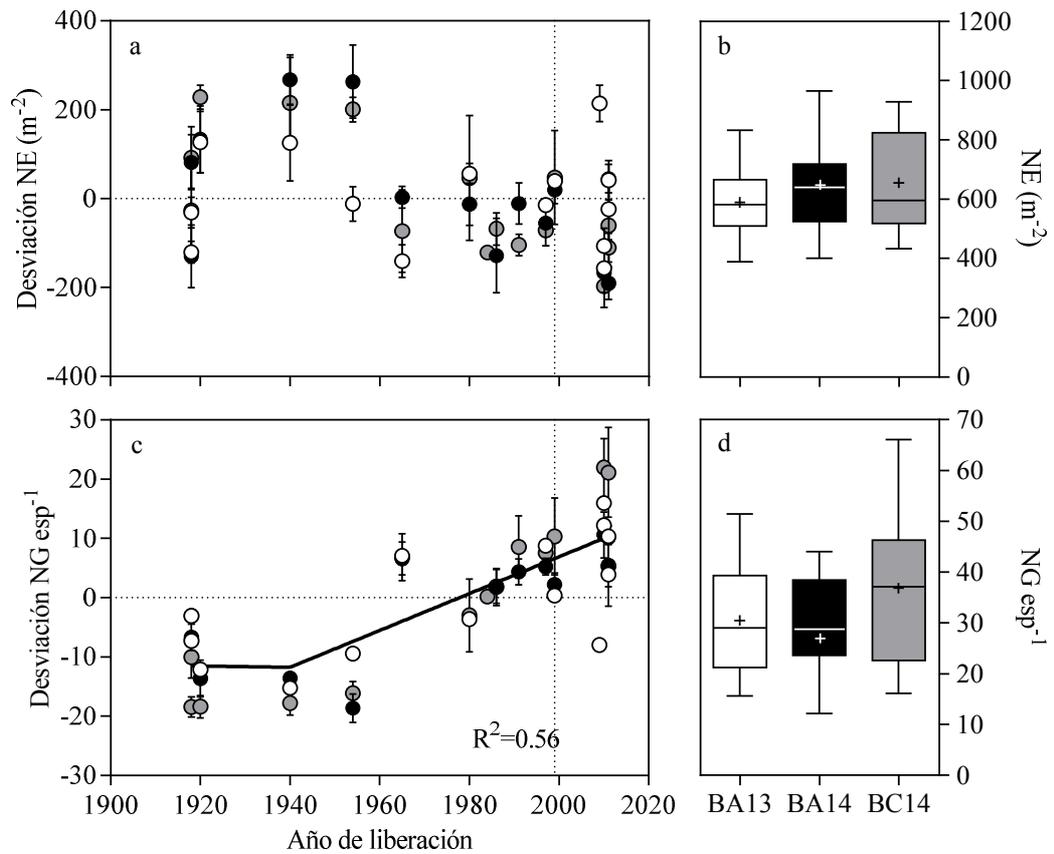


Figura 3.6. (a) Desviación del número de espigas (NE) por m² y (c) del número de granos por espiga (NG esp⁻¹) (calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en cada uno de los ambientes) para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del NG por m² y (d) del NG esp⁻¹ para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) y (d) corresponden al código de color de los ambientes en (a) y (c).

3.3.3. Relaciones funcionales

En los tres ambientes explorados los cambios en el rendimiento fueron explicados principalmente por cambios en el número de granos ($r^2=0,58$; $p<0,0001$) (Figura 3.7a). El rango de variación (calculado como el cociente entre la diferencia en los percentiles 5 y 95% y la media general) en el número de granos para los tres ambientes evaluado fue muy alto, siendo el número de granos observado en el percentil 5% de 12246 granos m⁻² y en el percentil 95% de 26505 granos m⁻² (73%). Por otro lado, el rango de variación en el peso de los granos fue de 25,3 mg a 41,8 mg (51%) (Figura 3.7b), no encontrándose ninguna relación significativa entre el rendimiento y el peso de grano. Al analizar los subcomponentes del NG (*i.e.* espigas m⁻² y granos por espiga), se observó que el rango de variación en el número de espigas fue algo menor (68%) (Figura 3.7c) que el rango de variación en el número de granos por espiga (88%). En este sentido, los

cambios en el número de granos por espiga estuvieron significativamente asociados a los cambios en el número de granos y por lo tanto en el rendimiento ($R^2=0,63$; $p<0,0001$) (Figura 3.7d).

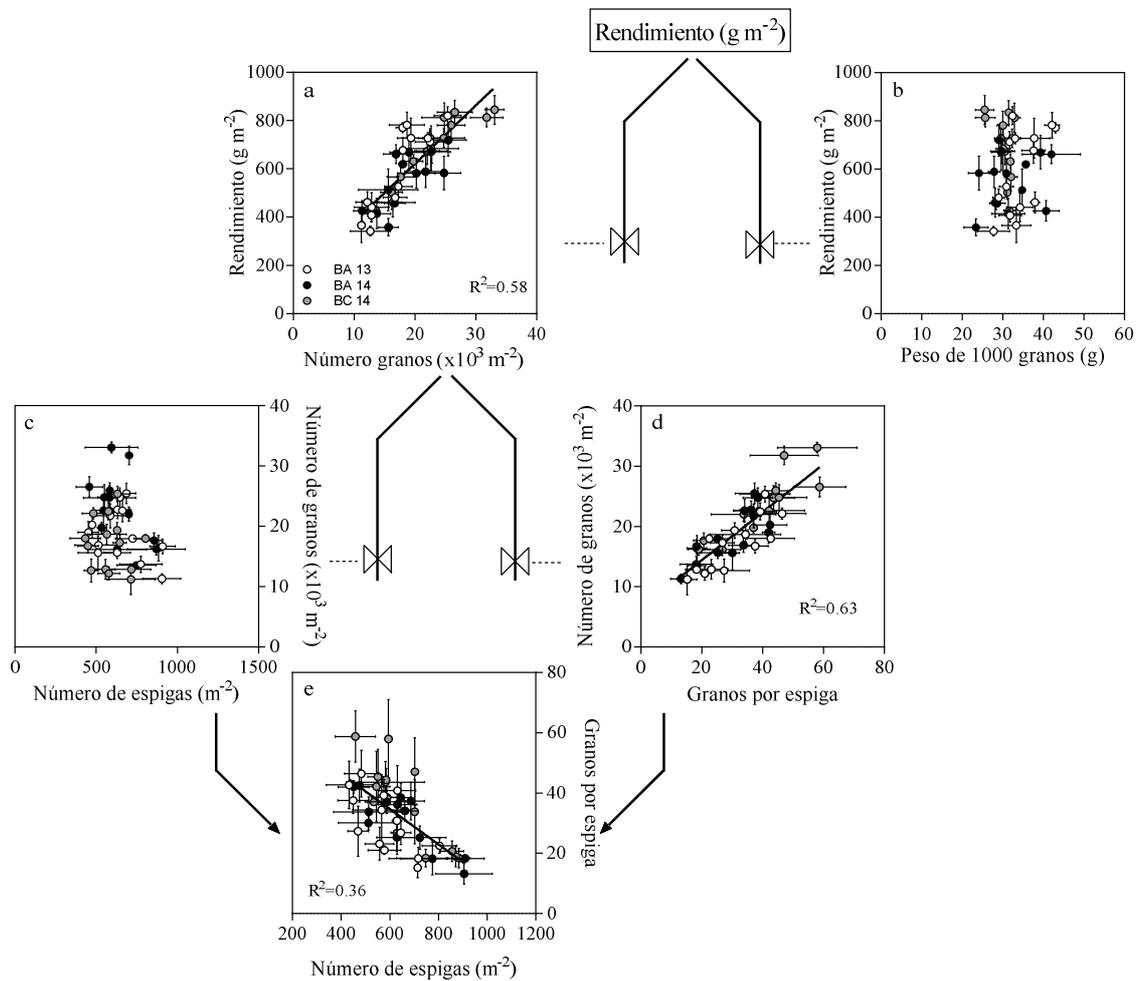


Figura 3.7. Diagrama de relación entre los componentes numéricos del rendimiento (número [a] y peso de granos [b]), los subcomponentes del número de granos (espigas por m^{-2} [c] y granos por espiga [d]) y su relación (e); para los experimentos conducidos en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (símbolos blancos y negros, respectivamente) y Balcarce 2014 (símbolos grises). Las líneas verticales y horizontales para cada punto representan el error estándar de la media.

Otro aspecto importante evaluado en este set de datos fue la eficiencia de fructificación, calculada como el cociente entre el número de granos fijados y el peso seco de la espiga medida a los diez días después de la antesis (*i.e.* la cantidad de granos por unidad de peso seco de la espiga). En nuestro trabajo, la eficiencia de fructificación aumentó con el año de liberación de los materiales ($r^2=0,37$; $p<0,0001$) siguiendo la misma tendencia que la encontrada en el rendimiento (datos no mostrados). Sin embargo, el peso seco de las espigas diez días post-antesis no tuvo ninguna relación significativa con el año de liberación de los materiales, sugiriendo que la cantidad de granos fijada por unidad de peso seco de las espigas aumentó en los materiales más modernos respecto de los materiales antiguos. Por otro lado, dicha relación dependió del ambiente explorado, observando ambientes con mayor variabilidad en la eficiencia de fructificación (*e.g.* BC14, símbolos negros) y otros con mayor dispersión en el peso seco de las espigas (*e.g.* BA13, símbolos grises).

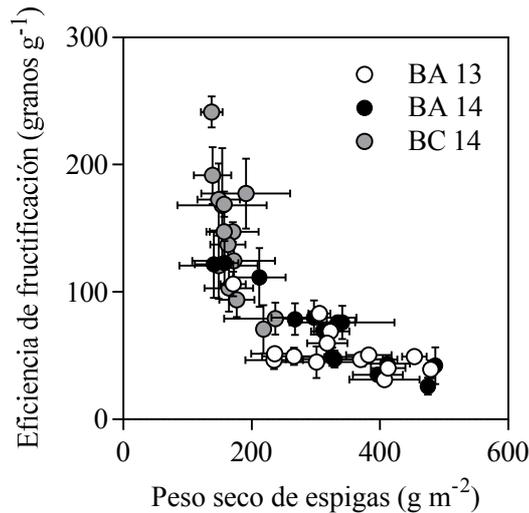


Figura 3.8. Relación entre la eficiencia de fructificación y el peso seco de las espigas diez días después de ocurrida la floración del cultivo para los experimentos conducidos en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (símbolos blancos y negros, respectivamente) y Balcarce 2014 (símbolos grises). Las líneas verticales y horizontales para cada punto representan el error estándar de la media.

Otro camino posible para explicar los cambios ocurridos en el número de granos es a través de los componentes de la ecuación 3.5. El atributo que mejor explicó los cambios en el número de granos fue la eficiencia de fructificación independientemente del ambiente explorado (Figura 3.9a, $R^2=0,46$; $p<0,0001$). Al realizar la desviación de los resultados se logró aislar el efecto directo del genotipo logrando ajustar una única función lineal para el set de datos con una pendiente de *ca.* 10 granos g^{-1} . En cuanto al peso seco de las espigas (Figura 3.9b) no se observaron cambios en función del número de granos. En los dos experimentos de Buenos Aires (BA13 Y BA14) el rango de variación fue mayor respecto al de Balcarce. En BC14, los pesos secos de las espigas se encontraron cercanos al promedio ambiental y sin grandes desviaciones.

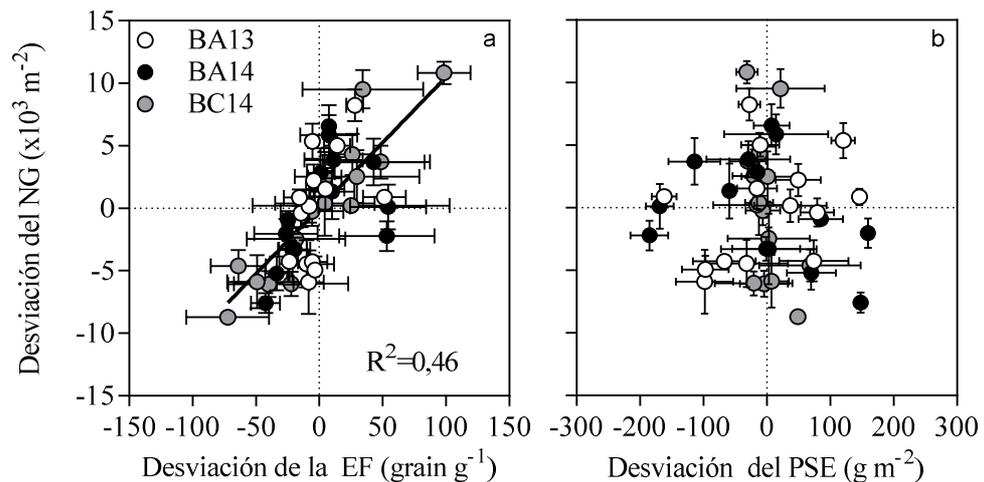


Figura 3.9. Relación entre el número de granos y la eficiencia de fructificación (a) y el peso seco de las espigas diez días después de ocurrida la floración del cultivo (b), para los experimentos conducidos en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (símbolos blancos y negros, respectivamente) y Balcarce 2014 (símbolos grises). Las líneas verticales y horizontales para cada punto representan el error estándar de la media.

3.4. Discusión

Este capítulo aborda el análisis de progreso genético de los cultivares argentinos, reforzando y actualizando el trabajo de Calderini *et al.* (1995). Dicho trabajo resulta una fuente muy valiosa para explicar lo ocurrido con el cultivo de trigo en el siglo pasado ya que estos autores analizaron cultivares liberados en el mercado local entre los años 1920 hasta 1990; sin embargo, en Argentina desde 1990 hasta la actualidad fueron incorporadas (a través de mejoramiento local y/o debido a introducciones) más de 200 nuevas variedades (INASE, 2015) con un mayor potencial de rendimiento que los cultivares estudiados por Calderini *et al.* (1995).

Los cambios ocurridos en el rendimiento en granos del cultivo de trigo conforme al año de liberación, fueron analizados a partir de sus componentes, tanto fisiológicos como numéricos. En este set de datos se observó un aumento en los rendimientos conforme al año de liberación con una mayor pendiente desde los años 40 hasta finales de la década del '90 de $51 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ coincidente con lo reportado por Calderini *et al.* (1995), mientras la segunda pendiente fue sustancialmente menor que lo reportado en la literatura para los cultivares locales ($14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$). Esta similitud en las tasas de progreso genético hasta finales de la década del 90 nos permite concluir que la incorporación de las nuevas variedades de trigo liberadas en la Argentina hasta 1999, producto del cruzamiento de variedades anteriores o introducciones de nuevas variedades producto de otros planes de mejora han incrementado los rendimientos por hectárea sin alterar las tasas de ganancia históricas; sin embargo, la ganancia genética desde finales de los 90 hasta 2011 cayó drásticamente tendiendo a una estabilización o “plateau” de los rendimientos. Es importante resaltar que los cultivares más actuales incluidos en el presente estudio (*i.e.* desde 2000 al 2011) presentan una mayor variación en los rendimientos. Sin embargo, si consideramos el rendimiento de los cultivares liberados alrededor del año 2000 (*i.e.* Baguette 10) respecto del cultivar de mejor comportamiento liberado en el 2011 (*i.e.* Baguette 601) la ganancia en términos absolutos ($48 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) como relativos ($0,6 \% \text{ año}^{-1}$) en los rendimientos fue similares que la observada en los años anteriores. Sin embargo, en promedio fue observado un estancamiento en la ganancia genética al igual que lo observado en México (Fischer y Edmeades, 2010) y España (Acreche *et al.*, 2008). Por el contrario, en Australia (Sadras y Lawson, 2011) y Chile (del Pozo *et al.*, 2014) no fueron observadas disminuciones en las tasas de ganancia genética, manteniendo un incremento lineal en las ganancias genéticas para los nuevos cultivares.

Al igual que lo ocurrido en diferentes partes del mundo, los programas de mejoramiento en Argentina han reducido la altura de las plantas en un 30-40%, disminuyendo el largo de los entrenudos. Estos valores resultaron un poco menores que los encontrados por Calderini *et al.* (1995) al evaluar cultivares argentinos entre 1920 y 1990 (*ca.* 46%); sin embargo, el porcentaje de reducción de la altura fue similar al encontrado por Royo *et al.* (2007) para variedades italianas y españolas (37% y 40%, respectivamente). En el set de cultivares usados en esta tesis, la reducción en altura mostró una relación bi-lineal con el año de liberación de los materiales, donde la primera pendiente de dicha relación fue casi nula, mientras que la segunda tasa de reducción en la altura fue mucho más acentuada a partir de la década del '40. Estos resultados confirman que la estrategia de reducción de altura de planta por parte de los mejoradores en Argentina fue anterior a la introducción de los genes de enanismo ya que el primer material liberado con introgresión de genes de enanismo en el país fue hacia fines de los '70 (Calderini *et al.* 1995). Posiblemente, la reducción en la altura de

las plantas entre los años '40 y '70 podría deberse a la selección por parte de los mejoradores con el fin de evitar el vuelco de los cultivos y así disminuir las pérdidas en el rendimiento; mientras, que a partir de los años '70, la disminución en la altura de las plantas se debe a la incorporación de los genes de enanismo.

A diferencia de lo ocurrido en China (Wu *et al.*, 2014) o México (Aisawi *et al.*, 2015), donde la biomasa aérea a cosecha aumentó con el año de liberación de los materiales, en Argentina no se observaron cambios en este rasgo. La disminución en la altura de las plantas y una biomasa aérea constante resultó en un aumento en el índice de cosecha debido a una mayor partición de fotoasimilados a los órganos reproductivos. Esto concuerda con las conclusiones reportadas por Borrell *et al.* (1991) que indicaron que la introducción de genes de enanismo ha provocado incrementos en el potencial de rendimiento, principalmente como resultado de su efecto sobre la altura de las plantas. Sin embargo, la altura de las plantas es un atributo cuya disminución ya no resulta beneficiosa dentro de los planes de mejoramiento de trigo. Richard (1992) y Miralles y Slafer (1995) demostraron que los rendimientos se optimizan con plantas cuya altura se encuentre en un rango de 70 a los 100 cm. Austin *et al.* (1980) y Foulkes *et al.* (2011) demostraron experimentalmente los límites máximos del índice de cosecha posible a alcanzar con el mejoramiento genético. En el último período evaluado en esta tesis (1999-2011) el rendimiento no aumentó (9%) en la misma proporción que el índice de cosecha (11%), debido a los incrementos en el índice de cosecha fueron parcialmente compensadas por disminuciones en la biomasa durante dicho período. La leve reducción en la biomasa aérea observada en el período 1999-2011 fue explicada por valores ligeramente inferiores de (i) la radiación interceptada acumulada y (ii) de la eficiencia en el uso de la radiación de los cultivares liberados en los últimos años respecto a los liberados a finales de la década del '90. En el pasado resultó sencillo aumentar los rendimientos de granos a través de aumentos en el índice de cosecha asociado a un incremento en la partición de biomasa hacia las espigas, sin embargo, en la actualidad, la reducción de altura (tal como fue descrito anteriormente) no es un camino posible como consecuencia de haberse alcanzado la altura óptima.

El rendimiento en granos aumentó conforme al año de liberación debido a una mayor partición a los órganos reproductivos por lo que se observó una asociación positiva entre el rendimiento y el número de granos (Foulkes *et al.*, 2009) (Figura 3.7). Los cambios en el número de granos en función del año de liberación pueden darse en forma de: (i) incrementos lineales (Royo *et al.*, 2007); (ii) aumentos menos que proporcionales llegando en algunos casos una "cuasi" estabilización del número de granos (Sadras y Lawson 2011; del Pozo *et al.*, 2014); o (iii) en forma negativa respecto al año de liberación (Aisawi *et al.*, 2015). En Argentina, antes de los años '80, el incremento en el número de granos fue acompañado de una compensación menos que proporcional en el peso de los granos debido, posiblemente, a la fijación de granos de posiciones distales cuyo peso potencial es menor (Miralles y Slafer 2007). En Australia, los estudios de ganancias genéticas retrospectivas mostraron que a partir de los años '80, el número de granos se estabilizó mientras que el peso de los granos comenzó a incrementarse, resultando en una ganancia genética con una tendencia lineal (Sadras y Lawson, 2011). En línea con los resultados de Australia, Calderini *et al.* (1995) mostraron que el peso de los granos para cultivares argentinos liberados a partir de la década del '80 fue en aumento hasta inicio de los '90 (cuando finaliza el estudio de Calderini en términos de año de liberación) En la presente tesis, el peso de los granos no mostró ningún patrón consistente con los años de liberación de los materiales. Por lo tanto, es aceptable pensar que uno de los posibles caminos a abordar dentro de los planes de mejoramiento locales

se base en continuar con el incremento en el número de granos debido a que no se observaron compensaciones en el peso individual de los granos.

Slafer *et al.* (2014) evaluaron los mecanismos de regulación (gruesa o fina) de los componentes numéricos del rendimiento de trigo en respuesta a diferencias genotípicas y ambientales. Luego de una extensa revisión bibliográfica, estos autores concluyeron que las relaciones entre el rendimiento (o el número de granos) y sus componentes se modifican dependiendo de la magnitud y la fuente de variación. Estos autores demostraron que el número de espigas por m^{-2} era el principal responsable de las regulaciones gruesas impulsadas por factores ambientales, mientras que el número de granos por espiga fue el principal responsable de las regulaciones gruesas impulsados por diferencias genotípicas.

Los resultados de la presente tesis mostraron que el número de granos fue explicado principalmente por cambios en el número de granos por espigas más que por cambios en el número de espigas por m^{-2} en línea con la asociación de este atributo y la variabilidad genotípica demostrada por Slafer et al (2014). Es importante remarcar que el manejo impuesto en nuestros experimentos fue el mismo para todos los genotipos liberados en las diferentes décadas y que tuvo como objetivo optimizar el número de espigas por unidad de superficie para maximizar los rendimientos a pesar de que probablemente las estrategias de manejo para optimizar los rendimientos hayan ido cambiando a medida que avanzó la mejora genética en el cultivo. En este sentido, la oferta nutricional (fertilizaciones) y la aplicación de fitoterápicos para controlar restricciones bióticas (enfermedades, plagas y malezas) sin duda ha sido distinta a lo largo de las distintas épocas. El manejo impuesto en nuestros experimentos podría estar contribuyendo a explicar porque el número de espigas por m^{-2} no sufrió grandes cambios.

Otra forma de explicar los cambios en el número de granos es a partir de los rasgos de la Figura 3.9. Los resultados de la presente tesis demostraron que las variaciones en el número de granos por unidad de área fueron explicadas por cambios en la eficiencia de fructificación más que por variaciones en el peso seco de las espigas. Existe un gran cuerpo de evidencias que han mostrado que en cultivares de distintas altura (producto del análisis de una serie histórica de materiales liberados en distintas épocas), la partición hacia las espigas se incrementa asociados a un efecto pleiotrópico debido a que los tallos no pueden continuar acumulando reservas y estas se destinan a las espigas. En esta tesis, el peso seco de espigas se consideró por unidad de área tomando no solo los vástagos principales (como en gran parte de las evidencias publicadas) sino contemplando además los macollos. En esta aproximación, donde se incluyen vástagos principales y macollos, el peso seco de las espigas no fue un atributo relevante para explicar las variaciones en el número de granos. A diferencia del peso seco de las espigas, la eficiencia de fructificación fue el atributo que se asoció en mayor medida con el número de granos. Así, los materiales más modernos establecieron un mayor número de granos por unidad de peso seco de espiga respecto de los cultivares antiguos. Es importante remarcar que ambos atributos, *i.e.* la eficiencia de fructificación y el peso seco de las espigas mostraron una relación negativa entre ellos. La relación negativa entre estos rasgos que definen el número de granos podría limitar las ganancias en el rendimiento limitando las vías posibles de selección por uno u otro carácter dentro de los programas de mejoramiento (Dreccer *et al.*, 2009; Ferrante *et al.*, 2012; Lázaro y Abbate, 2012). Sin embargo, en la literatura también existen evidencias que estas dos variables son independientes (González *et al.*, 2011; García *et al.*, 2014) pudiendo

existir dos vías posibles e independientes para aumentar los rendimientos: mejoras por eficiencia de fructificación y mejoras por el peso seco de espigas en antesis.

Resumiendo, el incremento en el rendimiento a causa del progreso genético fue explicado tanto por cambios en el número de granos como en el índice de cosecha. Sin embargo, dicho aumento fue menos que proporcional si se hace foco en los cultivares liberados durante los años, ya que ciertos atributos del cultivos tendieron a estabilizarse. Estos resultados nos permiten determinar posibles vías para lograr incrementos en los rendimientos. Sin embargo, una vez elegida la vía a seguir dentro de los diferentes planes de mejoramiento, surgen nuevas incógnitas en cuanto a las limitaciones impuestas en el rendimiento que sufren los cultivares modernos de alto potencial. Es de común acuerdo que el cultivo de trigo se encuentra limitado por fuente o levemente colimitado por fuente y destino (Borras *et al.*, 2004); sin embargo, otros trabajos ponen en duda esta afirmación cuando los cultivares que se encuentran en análisis son de alto potencial de rendimiento. Estos resultados podrían ser relevantes cuando ocurren ineficiencias en planteos productivos basados en paquetes tecnológicos de alta demanda de insumos que determinan una reducción del área foliar verde del cultivo lo que podría traer como consecuencia una reducción de la fuente y comprometer parcialmente el rendimiento del cultivo. Es por ello que surgen nuevas preguntas a partir de los resultados hasta aquí descritos en esta tesis: ¿Las nuevas variedades de trigo comienzan a estar limitadas por fuente? ¿Qué ocurre cuando los paquetes tecnológicos utilizados en nuestros planteos productivos fallan? ¿El aumentar los destinos sin modificar la fuente, se puede tornar contraproducente? La aproximación experimental a estas preguntas se abordará en el capítulo siguiente (ver Capítulo 4).

**Progreso genético: cambios en el peso de los granos ante
manipulaciones en la relación fuente-destino durante
el llenado de los granos**

4.1. Introducción

4.1.1. Relación fuente-destino y sus limitaciones en el rendimiento

Desde la imbibición de la semilla hasta la madurez fisiológica del cultivo de trigo transcurren eventos de crecimiento y desarrollo que determinan el rol que cumplen los diferentes órganos de la planta. El cultivo de trigo, al igual que otros cultivos de grano están conformados por órganos encargados de abastecer de azúcares (fuente) a diferentes órganos que son demandantes (destinos) en cada uno de los momentos del ciclo de los cultivos. En este sentido, durante la etapa germinación-emergencia las fuentes de asimilados para el crecimiento son las reservas que fueron almacenadas en el endosperma durante su desarrollo en la planta madre, y los destinos los constituyen el embrión y la radícula. Durante las etapas vegetativas las hojas y las raíces son los órganos prioritarios que actúan como destino (en el caso de las hojas también como fuente) en la planta, mientras que en la etapa reproductiva comienzan a ser destinos prioritarios los tallos y las espigas que se encuentran en pleno crecimiento. Luego de la floración del cultivo, los granos son los destinos dominantes hasta la madurez fisiológica. En las diferentes etapas del cultivo, los órganos que actúan como destinos demandan asimilados con distinta “fuerza” y cada órgano ocupa una posición distinta en este ranking de prioridad de asimilados que determinarán las limitaciones por parte del cultivo en cada momento de su ciclo.

Diversos autores han evaluado (Ma *et al.*, 1990; Slafer y Savin, 1994; Kruk *et al.*, 1997) el grado de limitación por fuente y/o por destinos en el cultivo de trigo a través de manipulaciones en la relación fuente-destino durante el llenado de los granos y su efecto sobre el peso de grano. Este tipo de tratamientos de cambio en la relación fuente-destino a través de desespiguillados, defoliados o sombreos, resultan los más utilizados ya que son el método más sencillo para determinar qué está limitando al rendimiento y en qué sentido. A pesar de ello, los resultados encontrados en la literatura para el cultivo de trigo son diversos y en algunos casos contradictorios. Algunos autores sostienen que el rendimiento de trigo se encuentra fuertemente limitado por destinos cuando el cultivo crece en ambientes sin limitaciones hídricas ni nutricionales (Slafer y Savin, 1994; Miralles y Slafer, 1995). Sin embargo, otros autores concluyeron que el cultivo de trigo está limitado por fuente ya que encontraron un incremento en el peso de los granos cuando removieron espiguillas post-floración. (Ma *et al.*, 1990; Blade y Baker, 1991). A pesar de estas respuestas diversas encontradas en la literatura, la mayor proporción de las evidencias publicadas acerca de este aspecto (Jenner y Rathjen, 1978; Slafer y Andrade, 1991; Slafer y Savin, 1994; Kruk *et al.*, 1997; Borrás *et al.*, 2004; Beed *et al.*, 2007) permiten concluir que el trigo es un cultivo principalmente limitado por destinos o levemente co-limitado por fuente y por destinos.

Debido a esto, el objetivo del mejoramiento en trigo ha sido incrementar el rendimiento principalmente a través de aumentos en el número de granos. Durante el siglo pasado, los programas de mejoramiento a lo largo del mundo han incrementado exitosamente el rendimiento a través de un mayor índice de cosecha y para el caso particular de Argentina (ver Capítulo 3), sin una modificación sustancial de la biomasa total producida (Slafer y Andrade, 1991; Calderini y Slafer, 1999). Las variedades semi-enanas desarrolladas para reducir el vuelco, resultado de la introgresión de genes mayores de altura (genes Rht), presentan una mayor partición de biomasa a las espigas debido a una reducción en la competencia por asimilados entre los tallos y las espigas,

resultando en una mayor fijación de granos (Siddique *et al.*, 1989a; Slafer *et al.*, 1990; Calderini y Slafer, 1999).

Debido a que los incrementos en el número de granos (*i.e.* destinos) a lo largo del mejoramiento han ocurrido sin el consecuente aumento en la biomasa producida (*i.e.* fuente) (Slafer y Andrade, 1991; Calderini y Slafer, 1999), es posible especular que los cultivares modernos de trigo presentan mayores limitaciones en la fuente disponible por grano fijados durante el llenado de grano respecto de los cultivares antiguos (Kruk *et al.*, 1997; Álvaro *et al.*, 2008; Maydup *et al.*, 2012). Si esta tendencia continúa, sería esperable entonces que los cultivares modernos de trigo sean más sensibles a todo tipo de estreses durante el llenado de granos (Bingham *et al.*, 2009). Estas consideraciones son muy importantes en términos del manejo de los cultivos de trigo, ya que la etapa de llenado de granos debería cobrar una mayor importancia en sostener los niveles de rendimiento potencial generado durante etapas previas.

4.1.2. Cambios en la relación fuente-destino producto del progreso genético

Como se ha descripto anteriormente, numerosos trabajos evaluaron las respuestas en el peso de los granos ante cambios en la relación fuente-destino debido a manipulaciones como defoliaciones, desespiguillados y sombreos. Sin embargo, cuando la revisión bibliográfica se focaliza en trabajos que analizan los cambios en el balance de fuente y destino entre cultivares antiguos y modernos, el número de trabajos disminuye radicalmente. Algunos autores trabajando con cultivares de trigo duro (*Triticum turgidum* L. var. *durum*) liberados en diferentes décadas y creciendo bajo condiciones mediterráneas, observaron incrementos de 5% (cultivares antiguos) a 15% (cultivares modernos) en el peso de grano cuando la cantidad de fotoasimilados por cada grano fue duplicada producto de tratamientos manipulativos de la relación fuente-destino (Cartelle *et al.*, 2006; Álvaro *et al.*, 2008). Por otro lado, Rharrabti *et al.* (2010) han observado que las respuestas en el peso de grano dependen del origen de los cultivares. Estos autores evaluaron cultivares de trigos duro antiguos y modernos (liberados antes de 1930 hasta 1995) provenientes de dos programas de mejoramiento diferente (España e Italia) reportaron que los mayores incrementos en el peso de grano, ante manipulaciones en la relación fuente-destino fueron observados en los cultivares intermedios y modernos de origen español (7 y 10%, respectivamente), no registrando diferencias significativas en los cultivares de origen italiano.

Por otro lado, Kruk *et al.* (1997) evaluaron la respuesta en el peso de grano ante aumentos en la relación fuente-destino (a través de tratamientos de defoliación), en cultivares argentinos liberados entre 1920 y 1990. Estos autores observaron una leve disminución en el peso de los granos en los cultivares modernos (para el rango de años que evaluaron), la cual fue independiente del tamaño de los granos de las plantas control sin defoliar. Trabajos similares fueron realizados en trigo duro bajo condiciones mediterráneas de crecimiento (Álvaro *et al.*, 2008) demostrando que la duración del llenado efectivo no fue afectada con el tratamiento de defoliación. Sin embargo, los mismos autores han encontrado una relación estadísticamente significativa entre el porcentaje de disminución en el peso de grano, a causa de defoliaciones, y el año de liberación de los cultivares (en cultivares italianos y en cultivares españoles).

Este último trabajo resulta de gran importancia para evaluar las limitaciones en el rendimiento que imponen los nuevos cultivares; sin embargo, los objetivos en los

programas de mejoramiento bajo condiciones de clima Mediterráneo (Rharrabti *et al.*, 2010; Sadras y Lawson, 2011) son diferentes a los objetivos de los programas de mejoramiento locales (número de granos y resistencia a enfermedades). Sumado a esto, para los cultivares de origen argentino este tipo de análisis se encuentra desactualizado debido a que el trabajo de Kruk *et al.* (1997) es el último trabajo publicado donde se evalúa las limitaciones al rendimiento potencial en cultivares argentinos antiguos y modernos. Por este motivo, el objetivo de este capítulo es entender cómo se modificó la relación fuente-destino en cultivares antiguos y modernos, analizando las limitaciones al rendimiento potencial que estos cambios podrían ocasionar.

4.2. Materiales y Métodos

Los ensayos referidos a este capítulo abarcan dos experimentos conducidos en Buenos Aires durante las estaciones de crecimiento 2013 y 2014, y un tercer experimento realizado en Balcarce durante el año 2014. En estos experimentos se utilizaron un total de 17 variedades locales de trigo liberados al mercado en diferentes décadas (ver cuadro 2.1). El ajuste tri-lineal entre el rendimiento y el año de liberación descriptos en los resultados del capítulo anterior fue utilizado para agrupar a los cultivares utilizados en tres categorías: (i) antiguos (1918 a 1940), (ii) intermedios (1941 a 1998) y (iii) modernos (1999 a 2011). El diseño experimental en los tres ambientes fue en parcelas divididas donde el factor principal es el cultivar, y la sub-parcela los diferentes tratamientos de modificación de la relación fuente-destino. Los detalles de las condiciones experimentales fueron descriptos en el Capítulo 2 (Estructura experimental).

4.2.1. Tratamientos y mediciones

En cada una de las parcelas se realizaron los diferentes tratamientos de modificación de la relación fuente-destino (Figura 4.1): (i) control; (ii) defoliado parcialmente (DP), donde fueron removidas todas las hojas dejando únicamente la última hoja (hoja bandera); (iii) defoliado total (DT), donde fueron removidas la totalidad de las hojas; y, (iv) desespiguillado (D10), donde se removieron *ca.* 50% de las espiguillas de cada espiga de forma transversal a la espiga. Los tratamientos de desespiguillado fueron realizados a los 10 días post-antesis de cada uno de los cultivares en una porción de la parcela donde la totalidad de las plantas recibieron el tratamiento tanto en los vástagos principales como en los macollos. Los efectos de tratamiento sobre el peso de los granos se analizaron mediante ANVA y para analizar las diferencias significativas entre medias se utilizó la prueba de Tukey con un α de 0,05.

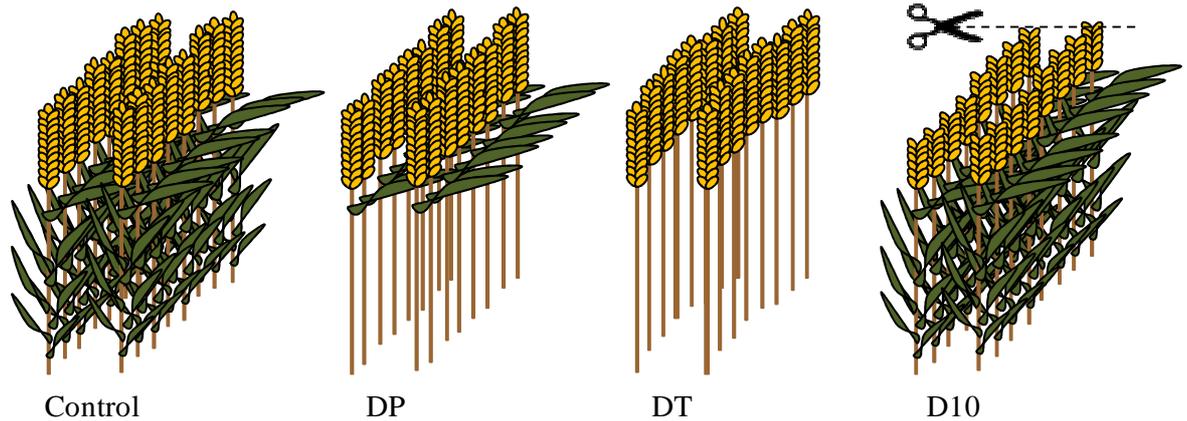


Figura 4.1. Representación de los tratamientos de modificación de la relación fuente-destino. De izquierda a derecha se indican los tratamientos que no sufrieron ningún cambio en la relación fuente-destino (control), los que sufrieron disminución en la relación fuente-destino (defoliación parcial y total; DP y DT, respectivamente) y los que resultaron en aumentos en la relación fuente-destino (desespiguillado - D10-).

La relación fuente-destino fue calculada como el cociente entre la biomasa aérea cosechada al finalizar el período crítico y el número de granos fijados a madurez fisiológica. Para poder comparar los distintos ambientes (Buenos Aires en ambos años y Balcarce), se utilizó el desvío de la variable respecto de la media de cada ambiente para cada uno de cultivares, al cual se le ajustó un modelo de tipo lineal. Los datos a lo largo del capítulo son presentados con una Figura principal que muestra la variable en cuestión representada como el desvío en función de los años de liberación de cada uno de los materiales y una sub-figura del tipo “box plot” donde se indica el rango de variación de la variable producto de utilizar cultivares antiguos y modernos, la media y la mediana para cada uno de los tres ambientes donde se llevaron a cabo los experimentos.

La respuesta en el peso de grano de las espigas tratadas (DP, DT y D10) respecto a las espigas control fue utilizada para analizar el efecto directo de los tratamientos de modificación de la relación fuente-destino. Esta respuesta fue calculada como indica la ecuación 4.1.

$$RPG (\%) = (PG_{Tn} - PG_C) / PG_C \times 100 \quad \text{Ec. 4.1}$$

donde RPG es la respuestas en el peso de grano en términos porcentuales, PG_{Tn} es el peso de grano de las espigas que recibieron los diferentes tratamientos manipulativos y PG_C es el peso de grano de las espigas control.

En dos momentos del ciclo del cultivo (fin de período crítico y madurez fisiológica) fueron realizados cortes de biomasa aérea. Los tallos más las vainas, pero sin las hojas, fueron utilizados para determinar el contenido de reservas. Estos fueron secados en estufa a 60°C por 72 horas y luego molidos (>0,2mm). La metodología utilizada para determinar los carbohidratos solubles en agua (CSA) fue el método de Antrona (Yemm y Willis, 1954). La diferencia de CSA entre ambos momentos se utilizó para analizar el consumo de CSA durante la etapa de llenado efectivo de los granos.

En el experimento llevado a cabo en Buenos Aires durante el año 2013 se realizaron mediciones de intercambio gaseoso de las hojas con un sistema portátil (LI-6400; Licor, Lincoln, USA) provisto de una fuente de luz roja y azul (6400-02B, Licor). Las

mediciones se realizaron en la sección central de láminas de hojas bandera tanto en plantas control como las que recibieron el tratamiento de defoliación parcial (DP) diez días post floración. Las mediciones de intercambio gaseoso se realizaron a saturación lumínica, es decir, con una intensidad de radiación fotosintéticamente activa de $1500 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (400-700 nm). La concentración de CO_2 en el interior de la cámara de muestreo fue fijada en $400 \pm 2 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ de aire utilizando un sistema inyector de CO_2 (6400-01, LI-COR). La medición de intercambio gaseoso fue tomada una vez que las lecturas de concentración de CO_2 y de conductancia estomática alcanzaban la estabilidad en la cámara de muestreo.

4.3. Resultados

4.3.1. Relación fuente-destino

La relación fuente-destino (RF/D) se modificó entre cultivares antiguos y modernos en los tres ambientes explorados, ajustándose a una única función lineal negativa para todo el set de datos ($R^2=0,46$; $p>0,0001$) de manera que la relación RF/D se redujo consistentemente con el año de liberación de los cultivares (Figura 4.1a). Al analizar los desvíos de la media, se observa que los cultivares liberados antes de los años 60 tuvieron una RF/D mayor que el promedio (35%); mientras que en los cultivares liberados luego de esa década, la cantidad de fuente por cada grano fijado fue menor que la media. Las máximas diferencias entre cultivares antiguos (cultivares liberados antes de 1940) y modernos (cultivares liberados a partir de 1999) fueron de *ca.* 60% y exclusivamente explicadas por cambios en el número de granos (ver Capítulo 3). El análisis de lo ocurrido en cada uno de los ambientes, mostró que los dos años experimentales llevados a cabo en Buenos Aires (BA13 y BA14) fueron similares entre sí, pero diferentes a Balcarce. El promedio de la relación fuente-destino en estos ambientes fue mayor que la observada en Balcarce durante el año 2014 ($97,3$ y $90,4 \text{ g grano}^{-1}$ en BA13 y BA14, respectivamente y $52,2 \text{ g grano}^{-1}$ en Balcarce durante el año 2014).

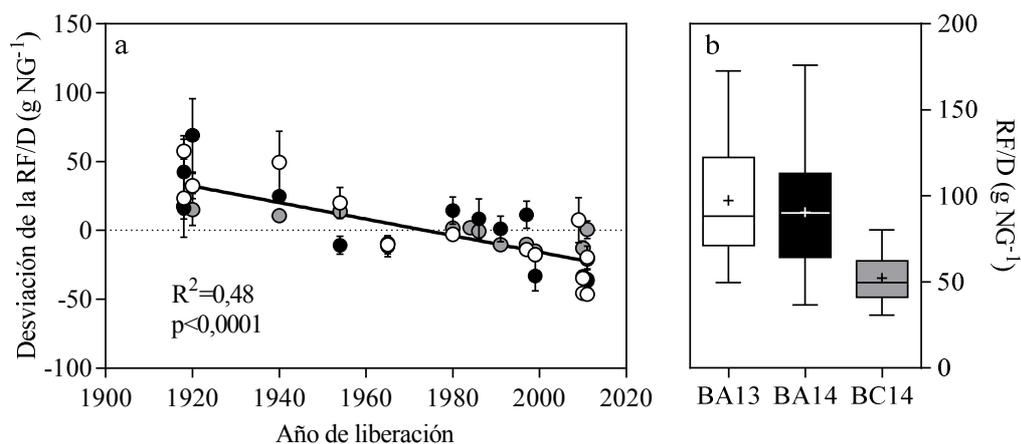


Figura 4.2. (a) Desviación de la relación fuente-destino (RF/D) para cultivares de trigo liberados entre 1918 y 2011 y (b) Box-plot de la RF/D para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 y 2014 (BA13 y BA14) y Balcarce 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; los límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (a) corresponden al código de color de los ambientes en (b).

Al igual que lo observado en el promedio de las relaciones fuente-destino, los rangos de variación en los experimentos de Buenos Aires 2013 y 2014 fueron mayores (191 a 47 y 209 a 26 g granos⁻¹ para BA13 y BA14, respectivamente) respecto a Balcarce (80 a 27 g grano⁻¹). Estas diferencias ambientales podrían estar relacionadas a una mayor estación de crecimiento (fechas más tempranas en Buenos Aires) y a una mayor oferta de recursos (principalmente agua) de Buenos Aires respecto a Balcarce (Figura 4.1b).

4.3.2. Cambios en el peso de los granos

Las modificaciones en la RF/D resultaron en cambios en el peso de grano de diferente magnitud según el período de liberación de los cultivares respecto al control (Cuadro 4.1). En los cultivares modernos, aumentos en la RF/D durante el llenado de granos (D10) incrementaron significativamente el peso de los granos respecto del control en los tres ambientes explorados (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Peso de grano (mg) de las espigas control y tratadas de los cultivares liberados durante los períodos previo a 1940 (antiguos), entre 1941-1998 (intermedios) y después del 1999 (modernos); en las localidades de Buenos Aires durante el 2013 y 2014 y Balcarce durante 2014. Los tratamientos de modificación de la relación fuente-destino corresponden al control sin intervención (control), desespiguillado del 50% de las espiguillas (D10) y defoliación total (DT). Las letras indican diferencias significativas entre el peso de los granos control y tratado dentro de cada localidad, tratamiento de modificación fuente-destino y período de liberación. Tukey $\alpha=0,05$.

Trat	Período de liberación	Buenos Aires				Balcarce							
		2013		2014		2014		2014					
		control	tratado	control	tratado	control	tratado	control	tratado				
		Peso de granos (mg)											
D10	Antiguos	33,3	a	35,6	b	32,6	a	33,5	a	29,8	a	31,0	a
	Intermedios	32,9	a	34,2	a	31,3	a	33,6	a	31,3	a	32,0	a
	Modernos	38,0	a	42,8	b	32,2	a	38,1	b	28,2	a	33,6	b
DT	Antiguos	33,3	a	32,1	a	32,6	a	29,6	a	29,8	a	26,6	b
	Intermedios	32,9	a	30,8	a	31,3	a	26,4	b	31,3	a	27,2	b
	Modernos	38,0	a	29,5	b	32,2	a	26,6	b	28,2	a	24,1	b

Sin embargo, cuando consideramos cultivares antiguos e intermedios, 5 de 6 casos no presentaron diferencias significativas en el peso de grano entre espigas control y tratadas. Del mismo modo, cuando se redujo la RF/D (a través de los tratamientos de defoliado) los cultivares modernos disminuyeron significativamente el peso de grano en los tres ambientes explorados. En el caso de los cultivares antiguos e intermedios, el peso de grano se redujo significativamente en las mitad de las situaciones experimentales (Cuadro 4.1). El promedio de respuesta al defoliado en los tres ambientes fue de *ca.* 18%, 12% y 8% en cultivares modernos, intermedios y antiguos (Figura 4.3).

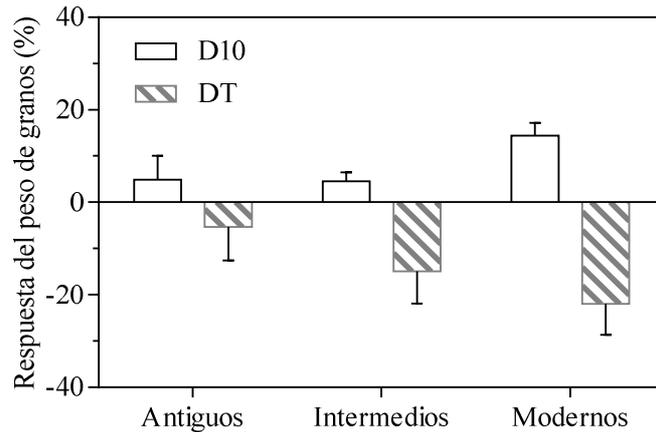


Figura 4.3. Respuesta del peso de los granos (%) a los tratamientos de desespiguillado (D10) y defoliado total (DT) en los tres ambientes (BA13, BA14 y BC14). Las barras indican el error estándar.

Los cambios en el peso de grano, producto de los tratamientos de manipulación de la RF/D, estuvieron explicados por los distintos valores de RF/D que cada uno de los cultivares presentaba al momento de realizar los tratamientos (Figura 4.3). Los cultivares que presentaron menor RF/D (*i.e.* modernos) mostraron las mayores respuestas en el peso de grano producto de los tratamientos de desespiguillado o defoliado. Contrariamente, los cultivares antiguos (*i.e.* mayores relaciones fuente-destino) presentaron las menores respuestas en el peso de grano (Figura 4.4).

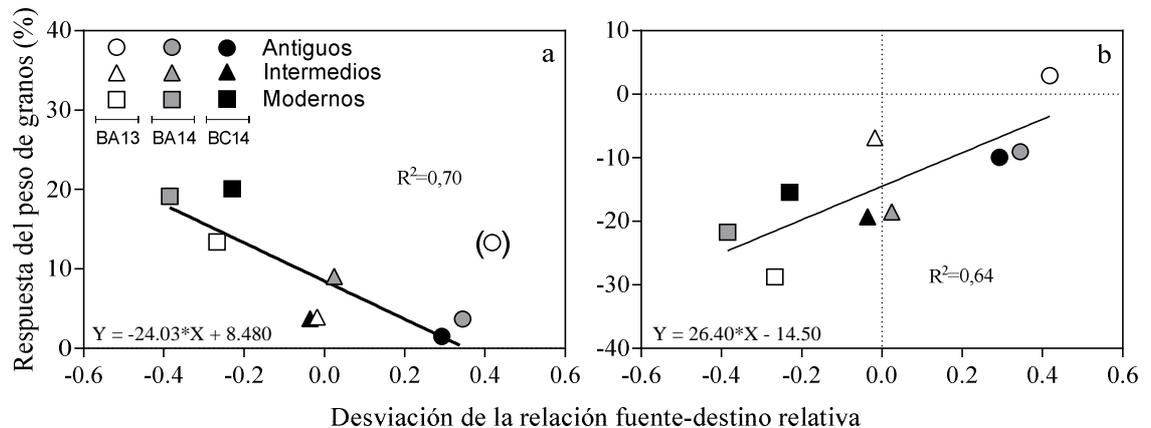


Figura 4.4. Respuesta del peso de granos (%) a los tratamientos de modificación en la relación fuente-destino -(a) desespiguillado y (b) defoliado- en función de la desviación de la relación fuente-destino calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares de cada uno de los ambientes. Los círculos, triángulos y cuadrados corresponden a los cultivares liberados antes de 1940 (antiguos), entre 1941 y 1998 (intermedios) y después de 1999 (modernos), respectivamente. Los colores blanco, gris y negro indican los tres ambientes (BA13, BA14 y BC14, respectivamente).

4.3.3. Reservas en el tallo

En términos generales, la dinámica de acumulación y consumo de reservas almacenadas en tallos como carbohidratos solubles alcanza un máximo a los 10-25 días después de la floración del cultivo (coincidente con el inicio del llenado efectivo de los granos) (Blacklow *et al.*, 1984; Serrago *et al.*, 2011). Generalmente, luego de ese

momento y producto del activo crecimiento de los granos, las reservas son movilizadas desde los tallos a los granos en crecimiento. Este hecho, determina que el nivel de reservas en los tallos al momento de madurez fisiológica sea menor que los niveles alcanzados al comienzo del llenado de grano. El nivel máximo de reservas en tallo no difirió entre cultivares antiguos y modernos, ni entre los ambientes explorados (Figura 4.5a). En promedio, BA13 alcanzó valores de $212,4 \text{ mg g}^{-1}$ y en BC14 de $195,1 \text{ mg g}^{-1}$; mientras que el rango de variación fue $297,5 \text{ mg g}^{-1}$ a $107,6 \text{ mg g}^{-1}$ en BC14 y de $301,1 \text{ mg g}^{-1}$ a $147,8 \text{ mg g}^{-1}$ en BA13.

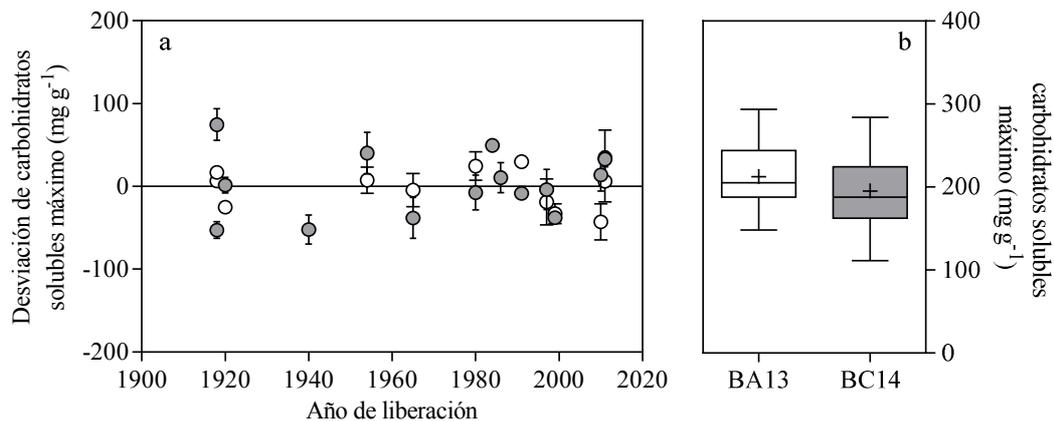


Figura 4.5. (a) Desviación del máximo nivel de carbohidratos calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot del valor máximo de carbohidratos para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 (BA13) y Balcarce durante el 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; las límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a).

Tampoco se observaron diferencias significativas entre cultivares antiguos y modernos al evaluar el nivel de reservas remanentes en tallo al momento de madurez fisiológica ($p > 0,05$) (Figura 4.6a). Sin embargo, existieron diferencias significativas ($p < 0,0001$) entre los ambientes explorados para esta variable (Figura 4.6b). En BA13 se observaron valores menores de reservas en tallo en madurez fisiológica ($23,2 \text{ mg g}^{-1}$) respecto a BC14 ($103,4 \text{ mg g}^{-1}$). Estas diferencias ambientales en los niveles reservas almacenadas en los tallos a madurez fisiología (y considerando iguales valores máximos de reservas en tallos), pueden traducirse a diferentes consumo de reservas durante el llenado de los granos entre los dos ambientes evaluados. A diferencia de lo descrito entre los ambientes evaluados, no se observaron diferencias significativas entre cultivares antiguos y modernos en dicho atributo (datos no mostrados).

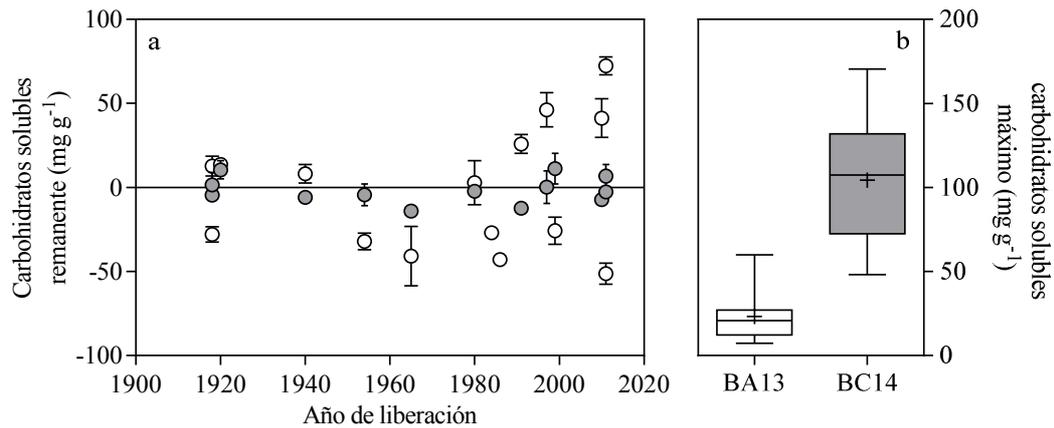


Figura 4.6. (a) Desviación de los carbohidrato solubles a madurez fisiológica calculada como la diferencia de un cultivar en particular y el promedio de todos los cultivares en ese ambiente, para las variedades de trigo liberados en Argentina entre 1918 y 2011. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. (b) Box-plot de los carbohidrato solubles a madurez fisiológica para los experimentos realizados en Buenos Aires durante el 2013 (BA13) y Balcarce durante el 2014 (BC14). La línea y la cruz indican la mediana y promedio de los datos en cada ambiente; los límites de las cajas representan el percentil 25 y 75 (límite inferior y superior, respectivamente); y las barras verticales representan el percentil 5 y 95. Los colores de los símbolos en (b) corresponden al código de color de los ambientes en (a).

4.3.4. Fotosíntesis

En el experimento de BA13, se midió la fotosíntesis máxima en hoja bandera en plantas control (sin tratamiento de defoliación) y en plantas con defoliación parcial. En ambos casos, se observó una relación lineal y positiva entre la fotosíntesis máxima de la hoja bandera y el año de liberación, tanto en las plantas control (sin defoliar) ($R^2=0,25$; $p<0,0001$), como en plantas que recibieron defoliación parcial (extracción de las hojas de tallos principales y macollos excepto la hoja bandera) ($R^2=0,21$; $p<0,0001$) (Figura 4.7b). En promedio, el incremento entre los cultivares modernos y cultivares antiguos fue de *ca.* 50%, tanto para las plantas sin defoliar como para las plantas defoliadas. Sin embargo, en los cultivares modernos se observó un mayor grado de variación en los datos (debido posiblemente a un mayor número de cultivares utilizados) observando genotipos que tuvieron una tasa fotosintética similar a cultivares intermedios.

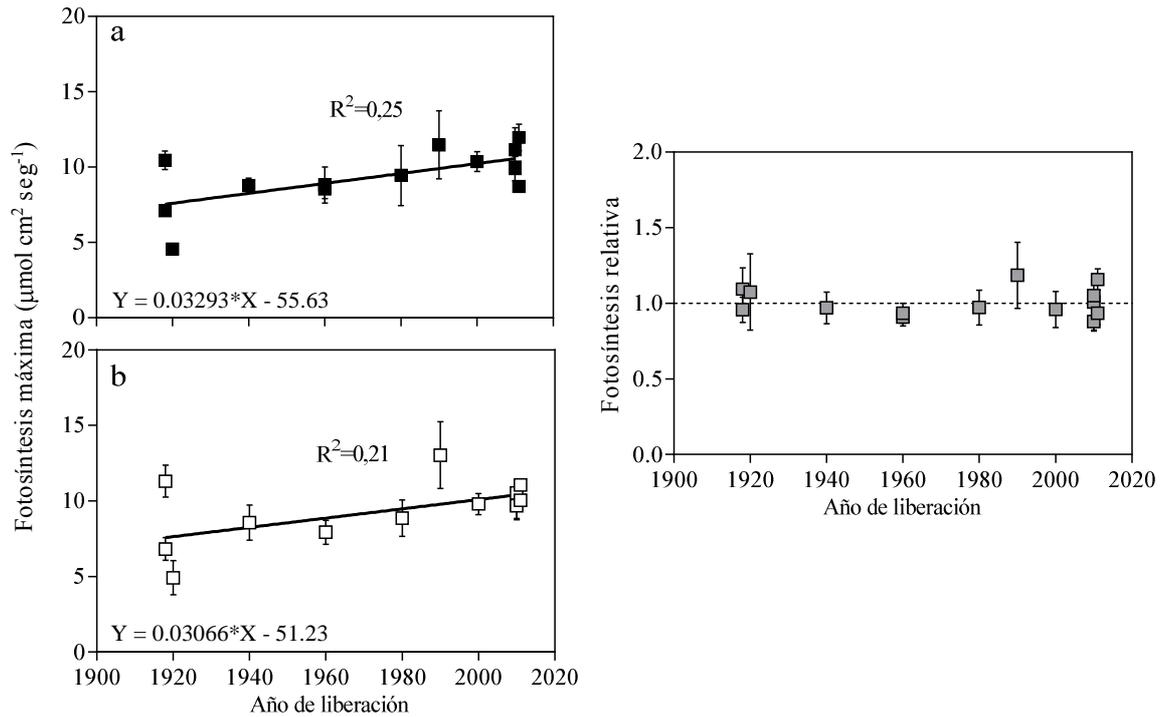


Figura 4.7. Fotosíntesis máxima ($\text{mmol cm}^2 \text{seg}^{-1}$) de la hoja bandera en plantas control (a), en plantas que recibieron el tratamiento de defoliación parcial (b), y (c) fotosíntesis relativa de las plantas defoliadas respecto a sus controles sin defoliar en función de los años de liberación. Las líneas verticales para cada punto representan el error estándar de la media. El valor entre paréntesis de las Figuras (a) y (b) no fue incluido en la regresión lineal simple.

Un aspecto adicional que se intentó evaluar con estas mediciones de fotosíntesis fue el nivel de saturación con el cual el aparato fotosintético de las hojas banderas estaba trabajando. La hipótesis detrás de este tratamiento fue que los cultivares con un mayor grado de limitación en la fuente tendrían menor incremento en la fotosíntesis de las hojas banderas de los tratamientos de defoliado parcial. Este hecho estaría vinculado a que las hojas banderas de las plantas control ya estarían trabajando cerca de sus máximos niveles aún en plantas sin defoliar. De acuerdo a esto, la fotosíntesis relativa de las hojas banderas de los tratamientos de defoliado parcial y de las plantas control debería ser cercana a uno en los cultivares modernos y mayor a uno en los cultivares antiguos. Sin embargo, no existieron diferencias significativas en la fotosíntesis relativa entre cultivares antiguos y modernos (Figura 4.7). De hecho, los valores de fotosíntesis relativa fueron cercanos a 1 para todos los cultivares, no evidenciando compensación en la fotosíntesis máxima de las hojas banderas cuando las plantas son defoliadas parcialmente.

4.4. Discusión

Los resultados de este capítulo permiten analizar cómo se han modificado las relaciones fuente-destino en los trigos argentinos liberados en distintas épocas del mejoramiento. Teniendo en cuenta que el mejoramiento local ha priorizado el incremento en el número de granos por unidad de área, mientras que la capacidad de la fuente (medida como la biomasa aérea) no sufrió grandes cambios. Tal como fue descrito en el Capítulo 3 y en línea con publicaciones anteriores (Calderini *et al.*, 1995). Los resultados de este capítulo muestran que la RF/D disminuyó con el año de liberación de los cultivares debido principalmente a aumentos significativos en el número de granos (mayor número de destinos), lo que resultó en algún grado de limitación por fuente durante el llenado de los granos en los cultivares modernos.

Las manipulaciones en la RF/D provocaron cambios en el peso de los granos de distinta magnitud dependiendo de los períodos de liberación entre los cultivares evaluados. Aumentos en la RF/D a través del desespiguillado, produjeron los mayores incrementos en el peso de los granos (*ca.* 6 a 15%) en los cultivares modernos o de alto potencial de rendimiento, en línea con lo que observaron otros autores trabajando con trigos destinados a la panificación (*T. aestivum*) y/o a la industria de la pasta (*T. durum*) (Cartelle *et al.*, 2006; Álvaro *et al.*, 2008; Rharrabti *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2010; González *et al.*, 2014). Estas evidencias muestran que dichos incrementos en el peso de los granos estarían indicando una posible limitación por fuente durante el llenado de los granos en los cultivares modernos, independientemente del programa de mejoramiento, ambiente de crecimiento o la especie de trigo (*T. aestivum* o *T. durum*). Otras evidencias de la literatura como las reportadas por Rharrabti *et al.*, (2010) sugieren que las limitaciones impuestas al rendimiento entre cultivares antiguos y modernos son diferentes dependiente del programa de mejoramiento. Estos autores analizando materiales liberados en distintas épocas provenientes de dos programas diferentes de mejoramiento (Italia y España), concluyeron que los cultivares provenientes de programas de mejoramiento italiano se encontraban limitados por destinos ya que no incrementaron el peso de los granos al duplicar la fuente. Contrariamente, los cultivares de trigo provenientes de programas de mejoramiento de origen español se encontraban co-limitados por fuente y por destinos ya que el incremento en el peso de los granos al modificar la relación fuente-destino había resultado significativa.

Otra estrategia para determinar las limitaciones que sufre el rendimiento es a través de defoliaciones parciales o totales, las que resultan en una disminución de la RF/D (contrariamente al efecto producido por el desespiguillado). Diversos trabajos que han utilizado este tipo de aproximación para reducir la RF/D demostraron que el cultivo de trigo se encontraba limitado por destinos al no observar cambios en el peso de los granos de las plantas defoliadas parcial o totalmente respecto a plantas control (Asghar y Ingram, 1993; Zhu *et al.*, 2004; Ahmadi *et al.*, 2009). De esta manera, las evidencias descritas en el párrafo anterior, sugieren que la cantidad de asimilados provenientes de la fotosíntesis actual (defoliaciones parciales) o las reservas almacenadas momentos previos a la floración (defoliaciones parciales o totales) eran suficientes para sostener los pesos de los granos. Otras evidencias de la literatura (Kruk *et al.* 1997; Álvaro *et al.* 2008), analizando genotipos de trigo pan liberados en distintas épocas, mostraron caídas en el peso de los granos debido a defoliaciones totales o parciales. Sin embargo, ninguno de los dos trabajos mencionados encontraron asociación entre las caídas en el peso de los granos (producto de la defoliación) y el año de liberación de los cultivares utilizados. A diferencia de los trabajos de Kruk *et al.* (1997) y Álvaro *et al.* (2008), los

resultados de esta tesis mostraron una relación positiva entre las respuestas en el peso de los granos y el año de liberación. Estas diferencias entre las evidencias mencionadas y los resultados encontrados en la presente tesis podrían estar explicados por dos vías: (i) el trabajo de Kruk *et al.* (1997) utilizó cultivares argentinos con menor rendimiento potencial que los cultivares modernos que se evaluaron en la presente tesis, y (ii) el trabajo de Álvaro *et al.* (2008), a pesar de utilizar cultivares de mayor potencial (*i.e.* más modernos) que los evaluados por Kruk *et al.* (1997), realizaron defoliaciones parciales donde disectaron únicamente las láminas de las hojas banderas. Esta defoliación parcial pudo haber resultado en dos mecanismos de compensación diferente como son el aumento de la fotosíntesis de las hojas remanentes, así como también del aumento de la removilización de asimilados de otras partes de la planta (*e.g.* tallos).

En estas situaciones donde el llenado de los granos se encuentra limitado por fuente, el aporte de las reservas almacenadas en los tallos en etapas previas al activo crecimiento de los granos juega un rol importante llegando a aportar un *ca.* 50% al rendimiento en condiciones bajo estrés y entre *ca.* 10-20% en condiciones sin estrés (Shearman *et al.*, 2005; Dreccer *et al.*, 2009). La dinámica de acumulación de carbohidratos (acumulación y utilización) y los parámetros del ajuste de la evolución de carbohidratos en el tiempo (tasa de almacenaje-utilización y máximo nivel de carbohidratos) dependen del genotipo, del ambiente y de la interacción genotipo-ambiente. Sadras y Lawson (2011) evaluaron la concentración de carbohidratos solubles almacenados en los tallos en antesis para cultivares de trigo de origen australianos liberados entre 1958 y 2007. Estos autores observaron un incremento en la concentración de carbohidratos solubles en los tallos asociada al año de liberación de los cultivares siendo este rasgo de gran importancia en ambientes mediterráneos, ya que los carbohidratos suelen actuar como *buffer* de reserva frente a las sequías terminales de estos ambientes. Debido a la alta heredabilidad de este rasgo (Ruuska *et al.*, 2006) la selección de cultivares con altos valores de carbohidratos sería una estrategia promisoriosa para tolerar reducciones en la fuente durante el llenado de granos. A diferencia de lo observado por Sadras y Lawson (2011) los cultivares de trigo evaluados en la presente tesis no evidenciaron cambios en la concentración máxima ni en la utilización (calculada como la diferencia entre los carbohidratos a madurez fisiológica y los diez días post-antesis) de los carbohidratos solubles. Estos resultados sugerirían que en los programas de mejoramiento locales, el nivel de carbohidratos no estructurales no aparecería como un rasgo principal para ser tenido en cuenta en la selección a pesar que los cultivares más modernos mostraron una respuesta negativa en el peso de los granos ante reducciones en la fuente.

Un aspecto importante en el cultivo de trigo, especialmente durante el período crítico y durante el llenado de los granos, es la tasa fotosintética del cultivo. Los resultados obtenidos en este capítulo mostraron que la tasa de fotosíntesis máxima en promedio aumentó con el año de liberación de los cultivares en línea con otras evidencias previas publicadas en la literatura (De Vita *et al.*, 2007; Tian *et al.*, 2011; Zheng *et al.*, 2011; Beche *et al.*, 2014). Posiblemente, la mayor tasa de fotosíntesis máxima observadas en algunos de los cultivares modernos, se asocia a una mayor partición de biomasa hacia los órganos reproductivos, incrementando los destinos y por ende la demanda de asimilados para los granos promoviendo una mayor actividad del área verde remanente (De Vita *et al.*, 2007). Richard (2000) Ha sido demostrado que una mayor demanda de los destinos durante el llenado de los granos incrementa la tasa de fotosíntesis máxima sugiriendo que esta tasa aumenta o disminuye en función del incremento o disminución del tamaño de los destinos (Richard, 2000; Parry *et al.*, 2011; Reynolds *et al.*, 2011).

A pesar de ello, generalizar la afirmación de que la tasa de fotosíntesis máxima es mayor en los cultivares modernos no es del todo correcta. En el trabajo mencionado anteriormente de De Vita *et al.* (2007), donde se evaluaron cultivares de trigo duro de origen italiano liberados entre 1918 a 1990, demostraron una fuerte asociación entre la tasa de fotosíntesis máxima medida en las hojas y los años de liberación ($R^2=0,56$). Sin embargo, un análisis más detallado de los cultivares más modernos incluidos en el trabajo de De Vita *et al.* (2007) se observa que el incremento en la tasa fotosintética tiende a estabilizarse. Así, es posible especular que este atributo, la tasa de fotosíntesis a nivel de hoja, no parecería incrementarse cuando se comparan genotipos de trigo liberados recientemente. Teniendo en cuenta que es posible que la capacidad fotosintética de las hojas no pueda continuar incrementándose en el futuro, sería interesante evaluar el aporte de otros órganos verdes que juegan un rol importante durante el llenado de los granos, como lo son los tallos y las espigas. En este sentido, Maydup *et al.*, (2012) determinaron indirectamente el aporte de la fotosíntesis proveniente de las espigas en cultivos liberados en diferentes décadas en Argentina. Estos autores demostraron que la contribución de los cultivares modernos fue mayor y que esta contribución se incrementaba cuando se le quitaban las hojas al cultivo. Apoyando los resultados de Maydup *et al.*, (2012), trabajos recientes (Sanchez-Bragado *et al.*, 2016) mostraron un incremento de la fotosíntesis de las espigas cuando las plantas eran expuestas a dos tratamientos diferentes: (i) sombreo de los tallos y, (ii) aplicación DCMU (herbicida que inhibe el transporte del fotosistema II al fotosistema I a nivel de plastoquinona). Estos resultados sugieren que ante una disminución en la RF/D, el aporte a los granos proveniente de las reservas acumuladas en tallos y el aumento en la fotosíntesis de órganos diferentes a las hojas (*e.g.* espigas) tienen un rol más relevante, por lo que se puede afirmar que estos mecanismos son más relevantes en cultivares modernos respecto de los cultivares antiguos.

Resumiendo, en este capítulo se demostró que la relación fuente-destino disminuyó drásticamente con los años de liberación de los cultivares, y que dicha disminución posiciona a los cultivares modernos en situaciones de limitaciones en el rendimiento, diferentes a lo reportado por diversos autores arriba citados. Es importante resaltar que los estudios de manipulación de la relaciones fuente-destino generalmente se conducen bajo escenarios de crecimiento potencial, a los efectos de evitar otros efectos confundidos que pueda generar el ambiente y su interacción con los genotipos. Sin embargo, los sistemas de producción no se enmarcan en situaciones “ideales” o potenciales de crecimiento, existiendo la probabilidad de estreses bióticos (*e.g.* plagas o enfermedades) o abióticos (*e.g.* déficit hídrico-nutricional, granizo) que modifiquen las respuestas encontradas bajo condiciones potenciales. Es por ello que resulta interesante evaluar el impacto de estreses bióticos en cultivares antiguos y modernos y analizar los posibles atributos del cultivo que hayan generado cambios, o no, a las tolerancia a las *e.g.* enfermedades.

CAPÍTULO 5

¿El progreso genético modificó la tolerancia a roya de la hoja en el cultivo de trigo?

5.1. Introducción

En la literatura es frecuente hallar numerosas definiciones del término “tolerancia”. Foulkes *et al.*, (2006) y Ney *et al.* (2013) definen a la tolerancia como la capacidad de la planta o el cultivo de mantener el rendimiento, lograr un éxito reproductivo o mantener un nivel de calidad comercial aceptable en presencia de los síntomas de la enfermedad. Cuando se comparan diferentes cultivares, por ejemplo, la tolerancia a las enfermedades foliares puede también ser definida como la capacidad de un determinado cultivar para mantener bajas pérdidas rendimiento a diferentes niveles de la enfermedad en comparación con otros cultivares (Schafer, 1971) (Figura 5.1).

Del mismo modo que es frecuente encontrar diferentes definiciones del término “tolerancia”, el término “resistencia” se encuentra ampliamente citado en la literatura ya que es una característica de los cultivos bajo estudio y de interés dentro de algunos programas de mejoramiento. Algunos autores definen la resistencia como la capacidad de la planta a eliminar o limitar las infecciones de plagas o enfermedades a través de mecanismos genéticos, moleculares o de escape (Ney *et al.*, 2013). Muchas veces estas dos características (tolerancia y resistencia) son consideradas antagonistas; sin embargo, estos dos términos deben ser tomados como mecanismos complementarios. Por ejemplo, un atributo que limita la propagación de una plaga o un patógeno dentro del canopeo podría ser considerado como un mecanismo de escape, al mismo tiempo podría conferir tolerancia a un dado nivel de severidad, cuando dicha enfermedad se posicione por ejemplo, en órganos menos importantes dentro del canopeo en términos de captura de luz esenciales (*e.g.* hojas de estratos inferiores) (Ney *et al.*, 2013).

Aunque diferentes definiciones de tolerancia se pueden encontrar en la literatura (Foulkes *et al.*, 2006; Bingham *et al.*, 2009), Ney *et al.* (2013) plantearon que para definir la tolerancia a las enfermedades es necesario tener en cuenta (i) un punto de referencia en otras plantas o cultivos y (ii) lograr distinguir entre la capacidad del hospedante para limitar los síntomas y la capacidad del hospedante para limitar las pérdidas sobre el rendimiento con similares niveles de enfermedad (Clarke, 1986; Robb, 2007). En nuestro caso, consideramos a la tolerancia como la capacidad del cultivo de trigo para mantener el rendimiento en grano cuando el cultivo se ve afectado por enfermedades foliares.

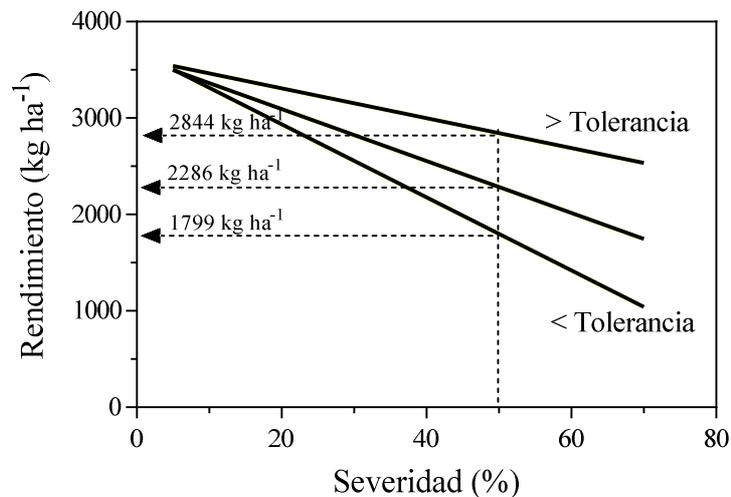


Figura 5.1. Rendimiento en función de valores crecientes de severidad. Las líneas llenas representan a tres cultivares con diferente tolerancia a las enfermedades. Las líneas punteadas representan el rendimiento de los tres cultivares a un mismo nivel de severidad (*e.g.* 50%).

Los mecanismos asociados a la tolerancia a las enfermedades foliares operan en tres niveles de organización (órgano, plantas y canopeo) (Ney *et al.*, 2013). A nivel de órgano, los mecanismos que confieren tolerancia son: aumentos de fotosíntesis en los tejidos sanos de plantas enfermas, reprogramación celular, compartimentación de los tejidos enfermos e inactivación de toxinas. Pasando a nivel de planta, los mecanismos que confieren tolerancia a enfermedades foliares implican: aumentos en la fotosíntesis de órganos sanos de plantas enfermas, generación de órganos nuevos, aumentos en la tasa de removilización de reservas hacia los destinos y alta relación fuente-destino inicial. Por último, a nivel de cultivos se pueden mencionar como rasgos importantes para conferir tolerancia a las enfermedades foliares: arquitectura de canopeo favorable, alta eficiencia de radiación interceptada en etapas tempranas del cultivo, aumentos de la eficiencia en el uso de radiación y una alta relación fuente-destino inicial.

El mejoramiento genético, principalmente, ha provocado cambios a lo largo de los años sobre diferentes rasgos que podrían generar variabilidad en el grado de tolerancia a las enfermedades. En Argentina (ver Capítulo 3) y en el mundo (Calderini y Slafer, 1999) el rendimiento aumentó conforme al año de liberación; estos aumentos son explicados por cambios en la partición hacia los órganos reproductivos (aumentos en el índice de cosecha; ver Capítulo 3) (Sanchez-Garcia *et al.*, 2013; Wu *et al.*, 2014; Del Pozo *et al.*, 2014). A su vez, estos cambios en la partición (que implicaron fuertes aumentos en el número de granos) no fueron acompañados por aumentos en la biomasa aérea (De Vita *et al.*, 2014) (ver Capítulo 3), resultando en una disminución en la relación fuente-destino en los cultivares modernos respecto a los antiguos (ver Capítulo 4).

Dentro de los programas de mejoramiento, uno de los criterios de elección más importante para nuevos cultivares se apoya en la elección de variedades con resistencia a enfermedades. Sin embargo, este hecho podría resultar en la selección indirecta de rasgos que confieren diferentes niveles de tolerancia. Martens *et al.* (2014) y Green *et al.* (2014) han evaluado el impacto de las enfermedades foliares en cultivares de trigo liberados en Canadá y Estados Unidos entre 1870 a 2011 y entre 1919 a 1993, respectivamente. Estos autores concluyen que las mayores pérdidas en el rendimiento fueron encontradas en los cultivares antiguos debido a que fueron más susceptibles a las enfermedades foliares (principalmente roya de la hoja y manchas foliares). Esta mayor resistencia de los cultivares modernos respecto a los antiguos, a enfermedades como roya de la hoja por ejemplo, se debe a un apilamiento de genes de resistencia a lo largo de los años (Lr 34, Lr16, Lr21 y Lr22) (McCallum y DePauw, 2008).

Por otro lado, existen evidencias en la literatura que demuestran que la selección por tolerancia a las enfermedades en los cultivos de granos se asocia con un bajo potencial de rendimiento (Kramer *et al.*, 1980; Lim y Gaunt, 1986; Parker *et al.*, 2004). En el capítulo anterior fue demostrado que los cultivares modernos presentaban una menor RF/D respecto de los cultivares antiguos, por lo que ante una reducción en la fuente fotosintética como consecuencia de la presencia de enfermedades foliares podría estar limitado por la fuente para establecer o llenar los granos formados.

En este capítulo se busca analizar diferentes atributos del cultivo de trigo harinero que se hayan modificado con el progreso genético que puedan conferir diferente grado de tolerancia a roya.

5.2. Materiales y métodos

Los ensayos referidos a este capítulo abarcan los experimentos conducidos en Buenos Aires durante el 2013 y 2014. En cada uno de estos experimentos se utilizaron un total de 4 variedades locales de trigo liberados al mercado en diferentes años: K. Favorito (1920), K. Rendidor (1954), K. Pegaso (1997) y Baguette 10 (1999). El diseño experimental fue en parcelas divididas donde el factor principal es el cultivar, y la sub-parcela los diferentes tratamientos de enfermedad. Los detalles de las condiciones experimentales fueron descriptos en el Capítulo 2 (estructura experimental).

5.2.1. Tratamiento

En cada una de las parcelas principales (cultivares) se aleatorizaron los tratamientos de enfermedad. Este factor contaba con dos niveles: (i) sano, donde se aplicaba periódicamente fungicida de acción sistémica del grupo de los triazoles (Folicur[®] 25 EW, 500 cm² ha⁻¹); y (ii) enfermo, donde se inocularon esporas de 7 razas de roya de la hoja (provistas por el Ing. F. Sacco INTA Castelar) en etapas tempranas del cultivo (DC3.3) con el objetivo de que la enfermedad prospere a partir de inicio de período crítico (DC3.7) en adelante. Una vez realizada la inoculación, las parcelas se cubrieron durante la noche con carpas de polietileno para generar las condiciones favorables de humedad y temperatura para que las esporas de roya de la hoja germinen (15-25°C y 10 horas de mojado).

5.2.2. Mediciones realizadas

Para poder evaluar el impacto de las enfermedades foliares y analizar la tolerancia de los diferentes materiales utilizados en este capítulo, se realizaron diferentes mediciones y estimaciones:

Progreso de la enfermedad: a partir de los primeros síntomas visibles de la enfermedad y hasta la senescencia total de las hojas se realizaron mediciones periódicas (cada 7-10 días) de severidad sobre las hojas del estrato superior (cuatro hojas a partir de la hoja bandera hacia abajo) en cinco plantas marcadas por parcela. Una vez realizada la evolución de severidad en el tiempo, se calculó la integral bajo la curva de dicha evolución a partir de la ecuación 5.1 de Shaner y Finney (1977).

$$ABCPE = \sum_{i=1}^n [(Y_{i+n1} + Y_i)/2] \times [X_{i+1} - X_i] \quad \text{Ec. 5.1}$$

donde Y_i es la severidad (%) en i observaciones, $[X_{i+1} - X_i]$ es el intervalo entre dos observaciones consecutivas.

Muestras de biomasa: se realizaron 3 muestreos de biomasa aérea (al ras del suelo de 50 centímetros y cinco surcos -0,44 m²-) durante el ciclo del cultivo. Los mismos fueron realizados en inicio de período crítico (DC3.7), fin de período crítico (DC7.1) y en madurez fisiológica. Del total de la biomasa cosechada se extrajo una alícuota que

representaba el 15-20% del total de la muestra. Cada uno de los vástagos de la alícuota fueron separados en los diferentes órganos: tallos, hojas y espigas (en caso que hubiese) y luego secadas en estufa a 60 °C por 72 horas para luego ser pesadas en balanzas de precisión. Las tasas de crecimiento del cultivo durante el período crítico se calcularon utilizando la evolución de biomasa aérea entre los dos primeros cortes (Ecuación 5.2).

$$TTC (g m^{-2} día^{-1}) = [BT_{FPC} (g m^{-2}) - BT_{IPC} (g m^{-2})] / D_{FPC-IPC} (días) \quad \text{Ec. 5.2}$$

donde TCC corresponde a la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico, BT_{FPC} y BT_{IPC} corresponden a la biomasa aérea a fin y principio del período crítico, respectivamente, y $D_{FPC-IPC}$ corresponde a los días entre estos dos momentos.

Sobre la alícuota correspondiente al muestreo de madurez fisiológica fueron calculados los componentes numéricos del rendimiento (número y peso de granos) y la partición a los órganos reproductivos (índice de cosecha). El rendimiento fue calculado a partir de la trilla del material cosechado en madurez fisiológica sumando los rendimientos individuales de la alícuota y el resto.

Evolución de la Radiación Interceptada: A partir del inicio del período crítico se tomaron mediciones periódicas de radiación interceptada por el cultivo durante los días sin nubosidad (con una frecuencia de dos a tres veces por semana) de radiación interceptada por el cultivo. Para ello, se realizaron dos mediciones por parcela con un ceptómetro lineal de barra (CAVARAD, Cavadevises, Argentina). Las mediciones se realizaron sobre el canopeo (radiación fotosintéticamente activa incidente) y dentro del canopeo, posicionando el ceptómetro en nivel del suelo (radiación interceptada). Estos datos fueron utilizados para calcular la dinámica de la radiación interceptada diariamente, la radiación interceptada acumulada durante el período crítico (Ecuación 5.3) y la radiación absorbida acumulada (Ecuación 5.4).

$$RIA (MJ m^{-2} día^{-1}) = [(Rinc - Rint)] / Rinc \times Rg \times d (día) \quad \text{(Ec. 5.3)}$$

$$RAA (MJ m^{-2} día^{-1}) = RIA \times Severidad \quad \text{(Ec. 5.4)}$$

donde Rinc, Rint y Rg corresponden a la radiación incidente, interceptada y global diaria, respectivamente.

La eficiencia en el uso de la radiación del cultivo para el período crítico se calculó como el cociente entre la biomasa acumulada y la radiación interceptada acumulada (RIA) o la radiación absorbida acumulada (RAA) durante dicho período (EUR_{int} y EUR_{abs} , respectivamente).

Reservas en los tallos: En los muestreos de biomasa de fin de período crítico (DC7.1) y madurez fisiológica los tallos más las vainas fueron utilizados para determinar el contenido de reservas de carbohidratos solubles. Para la determinación de carbohidratos solubles los tallos (junto con las vainas), fueron secados en estufa a 60°C por 72 horas y luego molidos. La metodología utilizada para determinar los carbohidratos solubles en agua (CSA) fue el método de Antrona (Yemm y Willis, 1954). La diferencia de CSA entre ambos momentos se utilizó para analizar el consumo de CSA relativa al máximo de cada cultivar durante la etapa de llenado efectivo de los granos (Ecuación 5.5).

$$Consumo \text{ CSA relativo} = (CSA_{DC7.1} - CSA_{MF}) / CSA_{DC7.1} \quad \text{(Ec. 5.5)}$$

donde $CSA_{DC7.1}$ es el máximo valor de carbohidratos solubles en agua almacenados en los tallos de cada parcela y CSA_{MF} son las reservas remanentes a madurez fisiológica.

5.3. Resultados

5.3.1. Desarrollo de la enfermedad

Existieron diferencias significativas en los niveles de enfermedad alcanzados entre los tratamientos sanos y enfermos en ambos años experimentales (Figura 5.2). Más allá de estas obvias diferencias entre tratamientos de enfermedad (producto de los controles químicos aplicados en las parcelas sanas y las inoculaciones artificiales realizadas en las parcelas enfermas), no hubo interacciones significativas entre los cultivares y los tratamientos de enfermedad en el año 2013 ($p=0,1036$). Este es un resultado importante en el marco de los objetivos del presente capítulo, ya que la diferencia entre los niveles de enfermedad entre tratamientos fue semejante en todos los cultivares. Lamentablemente, este comportamiento no se encontró en los experimentos realizados en el año 2014 ($p<0,0001$). Las mayores diferencias en el ABCPE entre cultivos enfermos y sanos fueron encontradas en K. Favorito y en K. Pegaso, siendo las menores diferencias encontradas en K. Rendidor (Figura 5.2). Durante 2013, los primeros síntomas de las enfermedades foliares comenzaron a observarse en los cultivos a partir de los 15 días previos a la floración del cultivo (Figura 5.3). Durante 2014, las enfermedades foliares comenzaron a visualizarse un poco antes que durante 2013, *ca.* 20 días previos a la floración (promedio de todos los genotipos). En términos generales, los mayores valores de severidad fueron encontrados durante el año 2013 (a excepción de K. Favorito que tuvo valores levemente mayores durante el 2014).

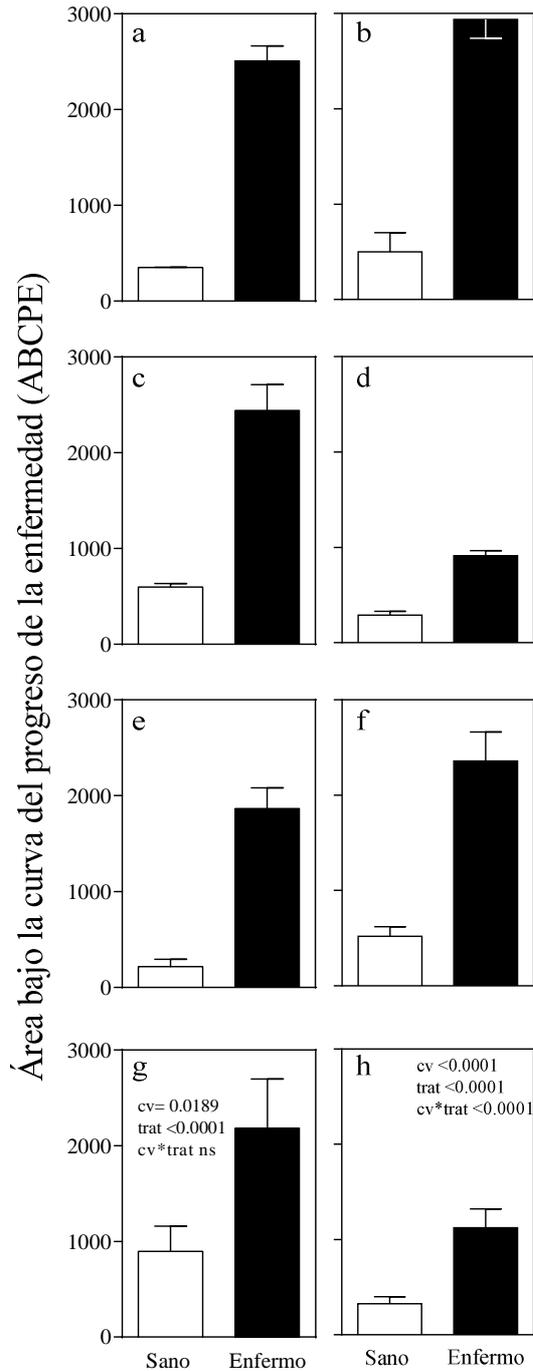


Figura 5.2 Área bajo la curva del progreso de la enfermedad para los tratamientos sanos (barras blancas) y enfermos (barras negras). Los distintos paneles representan a los cultivares K. Favorito (a y b), K. Rendidor (c y d), K. Pegaso (e y f) y Baguette 10 (g y h). Los paneles de la izquierda (a,c,e,g) corresponden al año 2013 y los paneles de la derecha (b,d,f,h) corresponden al año 2014.

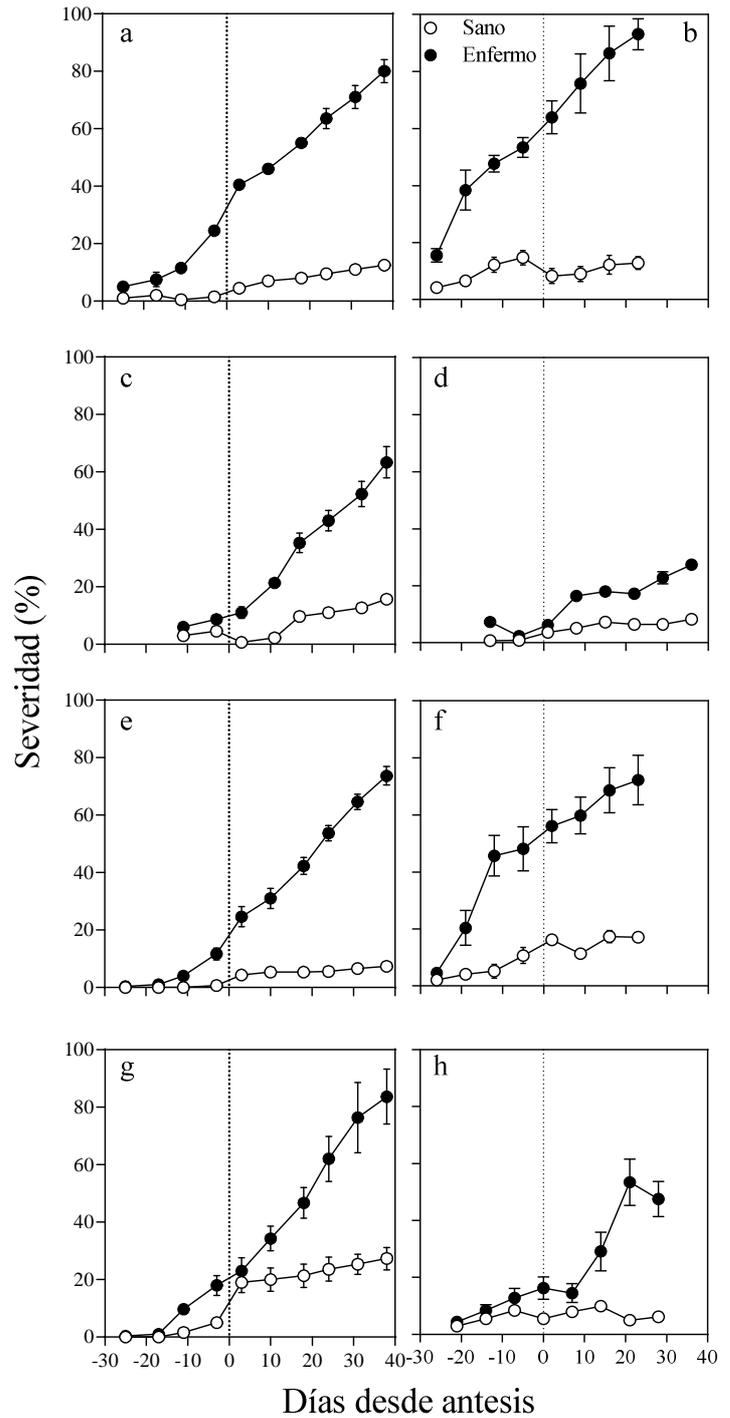


Figura 5.3 Evolución de la severidad en función de los días desde anthesis. Los símbolos blancos y negros corresponden a los tratamientos sanos y enfermos, respectivamente. Los distintos paneles representan a los cultivares K. Favorito (a y b), K. Rendidor (c y d), K. Pegaso (e y f) y Baguette 10 (g y h). Los paneles de la izquierda (a,c,e,g) corresponden al año 2013 y los paneles de la derecha (b,d,f,h) corresponden al año 2014. Cada punto representa el promedio de las tres repeticiones y las barras, el error estándar. El cero en el eje x corresponde al día de floración del cultivo.

5.3.2. Rendimiento y sus componentes

En ambos años y en todos los cultivares utilizados, las enfermedades foliares afectaron significativamente el rendimiento en grano ($p < 0.05$) (Cuadro 5.1). El rendimiento promedio de todos los tratamientos (cultivares*enfermedad) fue mayor en el año 2013 respecto al año 2014 (469,2 y 385,6 g m⁻², respectivamente). La caída porcentual a causa de las enfermedades foliares en el rendimiento en grano fue de un *ca.* 12% en los dos años experimentales. En el primer año experimental, el rango de variación fue sustancialmente menor que en el segundo año, pasando de un 7% de reducción en el rendimiento a causa de las enfermedades foliares en B10 al 15% en Rd y Pg. En 2014, el rango de variación fue mayor siendo las reducciones en rendimiento como consecuencia de las enfermedades foliares de 2% en Rd y de 21% en Fv.

El número de granos disminuyó en ambos años a causa de las enfermedades foliares, sin mostrar ninguna tendencia respecto al año de liberación de los cultivares. Al igual que el rendimiento, las caídas en el número de granos (debido a las enfermedades foliares) fueron similares en ambos años (13,7% y 12,9% para los años 2013 y 2014, respectivamente) (Cuadro 5.1). En cuanto al peso de los granos el análisis de la varianza no arrojó diferencias significativas en el peso de los granos a causa de las enfermedades foliares en ninguno de los dos años experimentales ($p > 0,05$) (Cuadro 5.1). Para este rasgo se encontraron situaciones donde las enfermedades provocaron caídas en el peso de los granos (Pg en el 2013 y Fv y B10 en el 2014), y otras donde las enfermedades foliares provocaron aumentos en el peso de los mismos (Fv, Rd y B10 en el 2013 y Rd y Pg en el 2014).

Cuadro 5.1 Rendimiento en grano (RG), número de granos (NG), peso de granos (PG) e índice de cosecha (IC) para los diferentes experimentos durante el 2013 y 2014. Fv: K. Favorito (1920), Rd: K. Rendidor (1954), Pg: K. Pegaso (1997), B10: Baguette 10 (1999), S: parcelas sanas, E: parcelas con enfermedad. Los valores entre paréntesis indican la diferencia porcentual entre las parcelas enfermas y sanas.

Cultivar	Enfermedad	2013				2014			
		RG (g m ⁻²)	NG (m ⁻²)	PG (mg)	IC	RG (g m ⁻²)	NG (m ⁻²)	PG (mg)	IC
Fv	S	382,7	11413	33,5	0,23	197,1	7264	27,3	0,24
	E	331,1 (-13)	9536 (-16)	34,6 (3)	0,20 (-10)	156,1 (-21)	6119 (-16)	25,4 (-7)	0,22 (-8)
Rd	S	374,5	9644	38,9	0,30	420,1	10816	39,0	0,36
	E	318,3 (-15)	8030 (-17)	39,7 (2)	0,30 (-1)	412,8 (-2)	10085 (-7)	41,4 (6)	0,38 (6)
Pg	S	609,0	19121	31,8	0,32	426,4	16315	26,5	0,41
	E	518,2 (-15)	16536 (-14)	31,5 (-1)	0,38 (21)	369,3 (-13)	12365 (-24)	28,8 (9)	0,48 (17)
B10	S	630,4	19197	32,9	0,39	564,5	15265	37,1	0,55
	E	589,1 (-7)	17132 (-11)	35,3 (7)	0,43 (10)	503,9 (-11)	15649 (3)	32,2 (-13)	0,48 (-12)
Cv		**	**	**	**	**	**	**	**
Trat		*	*	ns	ns	*	*	ns	ns
Cv*Trat		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

* <0,05; **<0,001; ns diferencia no significativa

Cuadro 5.2 Biomasa aérea en inicio (DC3.7) y fin de período crítico (DC7.1), tasa de crecimiento (TCC_{PC}), radiación absorbida acumulada (RAA) y eficiencia de uso de la radiación interceptada ($EUR_{int PC}$) durante el período crítico para los diferentes experimentos durante el 2013 y 2014. Fv: K. Favorito (1920), Rd: K. Rendidor (1954), Pg: K. Pegaso (1997), B10: Baguette 10 (1999), S: parcelas sanas, E: parcelas con enfermedad.

Cultivar	Trat	2013					2014				
		DC3.7	DC7.1	TCC_{PC}	RAA	$EUR_{int PC}$	DC3.7	DC7.1	TCC_{PC}	RAA	$EUR_{int PC}$
Fv	S	634,1	1155,8	17,39	452,1	1,45	767,5	1148,9	12,30	318,8	1,08
	E	562,1	1079,3	17,24	266,4	1,18	773,6	1177,8	12,25	152,8	1,16
Rd	S	479,7	1081,4	20,06	317,8	1,91	529,9	890,9	15,69	401,8	0,86
	E	373,8	921,5	18,26	220,6	1,87	542,9	905,9	15,78	349,9	0,87
Pg	S	651,5	1190,1	17,95	488,9	1,10	748,2	1210,5	16,51	325,3	1,29
	E	566,5	1089,1	17,42	308,3	1,44	702,2	1134,8	14,94	181,7	1,28
B10	S	583,1	1131,2	18,27	392,6	1,28	667,1	1068,6	18,25	375,7	1,00
	E	495,9	1001,9	16,87	281,1	1,26	613,6	1025,5	18,72	308,4	1,03
Cv		*	ns	ns	***	*	**	**	ns	***	ns
Trat		**	**	ns	***	ns	ns	ns	ns	***	ns
Cv*Trat		ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	**	ns

* <0,05; **<0,001; ***<0,0001; ns diferencia no significativa

Cuando se analizó el impacto de las enfermedades foliares sobre la biomasa aérea en inicio y fin del período crítico sobre los cultivares liberados en diferentes décadas se observó que la interacción entre los cultivares y el tratamiento de enfermedad (Cv*Trat) no resultó significativa en ninguno de los dos momentos de muestreo (Tabla 5.2). Sin embargo, los efectos simples del cultivar o de las enfermedades fueron diferentes dependiendo el año. Durante el 2013 la biomasa en DC3.7 fue levemente menor respecto al 2014 (543,3 y 668,1 g m⁻², respectivamente); mientras que para la biomasa en DC7.1 fue similar llegando a valores de 1081,3 y 1070,4 g m⁻² para el 2013 y 2014, respectivamente. En cuanto a la tasa de crecimiento del cultivo durante el período crítico, no se observó un efecto significativo para la interacción entre los tratamientos de enfermedad y los distintos cultivares. En el 2013, la tasa de crecimiento del cultivo fue de 17,9 g m⁻² d⁻¹, mientras que para el segundo año fue de 15,6 g m⁻² d⁻¹ (promedio de todos los cultivares y niveles de enfermedad).

El análisis de los componentes fisiológicos determinantes de la biomasa del cultivo, mostró que la roya redujo significativamente la RAA durante el período crítico en todos los cultivares para los dos años experimentales. En promedio para ambos años experimentales y los cuatro cultivares, el tratamiento “sano” tuvo valores de RAA similares entre sí de *ca.* 384,1 MJ_{abs} m⁻² mientras que en la situación enferma la RAA fue de 258 MJ_{abs} m⁻² (Cuadro 5.2). Cuando se analizó cada cultivar en particular se observó que la reducción de la RAA a causa de la enfermedad fue de 46%, 21%, 40% y 23% para los cultivares K. Favorito (1920), K. Rendidor (1954), K. Pegaso (1997) y Baguette 10 (1999), respectivamente. Por otro lado, la EUR_{int} durante el período crítico no resultó afectada por las enfermedades foliares con valores promedios para ambos tratamientos de enfermedad, para los dos años y los cuatro cultivares utilizados de 1,51 g MJ_{int}⁻¹ (Cuadro 5.2).

Debido a que los valores absolutos de carbohidratos solubles eran diferentes entre los cultivares utilizados, se calculó el consumo de reservas relativo al máximo nivel de reservas de cada cultivar. En términos generales, el consumo de reservas se incrementó a causa de las enfermedades foliares, es decir, las royas promovieron un mayor consumo de carbohidratos almacenados en los tallos llegando a valores promedio de 84%; mientras que en las situaciones sin enfermedad los valores de consumo promedio fue un poco menor, *ca.* 78% (Figura 5.4) (R²=0,40; p<0,0001). Al observar las situaciones particulares de cada cultivar se encontró que el cultivar K. Rendidor fue la excepción, ya que las parcelas enfermas consumieron un 2% menos de reservas que la parcelas sanas, mientras que K. Favorito y K. Pegaso consumieron un 20,4, 16,6% más las parcelas enfermas que las parcelas sanas, respectivamente. En el caso del cultivar Baguette 10 consumió en promedio de los dos años un 3,7% más de reservas en las parcelas enfermas cuando se compararon con las sanas; sin embargo, este material tuvo comportamientos diferentes en los dos años evaluados. Durante el 2013 las parcelas enfermas consumieron un 14,4% más respecto a las parcelas sanas, en cambio, durante el 2014 las parcelas enfermas consumieron un 5,7% menos que las parcelas sanas.

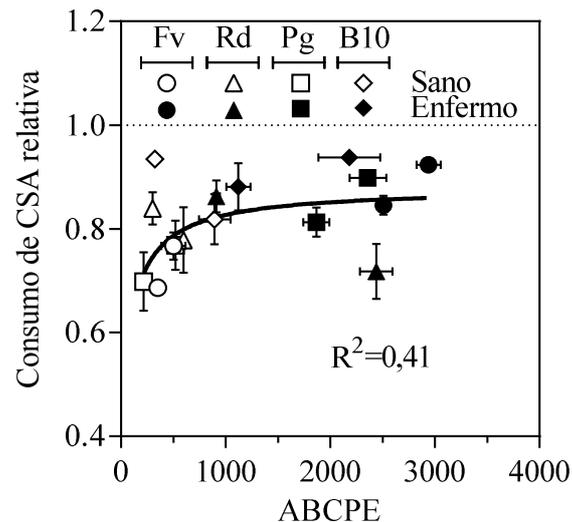


Figura 5.4 Consumo de carbohidratos durante el llenado en función del área bajo la curva del progreso de la enfermedad. El consumo de reservas fue calculado como la diferencia entre los valores máximos y a madurez fisiológica de carbohidratos y relativizado al valor máximo. Para los cultivares K. Favorito (Fv, círculo), K. Rendidor (Rd, triangulo), K. Pegaso (Pg, cuadrado) y Baguette 10 (B10, rombo) y los tratamientos sanos (símbolos blancos) y enfermos (símbolos negros). Cada punto representa el promedio de tres repeticiones y las barras verticales y horizontales el error estándar de los datos. Para el set de datos se ajusto una función asintótica a excepción del valor entre paréntesis.

5.3.3. Tolerancia a las enfermedades

Como fue mencionado en la introducción de este capítulo, una de las formas de cuantificar la tolerancia a las enfermedades foliares es a través de la relación entre el rendimiento (o las pérdidas del mismo) en función de diferentes niveles de la enfermedad (medidas a través de la incidencia, la severidad o un integrador temporal de estos indicadores como el ABCPE). En esta tesis, la cuantificación de la enfermedad elegida para evaluar los niveles de tolerancia de los cultivares fue el área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE). En términos generales, existió una relación significativa, lineal y negativa entre el rendimiento relativo y el ABCPE (Figura 5.5). En este sentido, el rendimiento relativo de cada uno de los cultivares evaluados en este estudio disminuyó a medida que se incrementó el ABCPE a excepción del B10, donde no se observó ninguna relación entre estas dos variables (Figura 5.5). La pendiente de la relación lineal negativa entre el rendimiento relativo y el ABCPE es una medida de la tolerancia/susceptibilidad de cada uno de los cultivares al ataque de las enfermedades foliares, siendo ésta pendiente negativa mayor en los cultivares menos tolerantes a las enfermedades foliares.

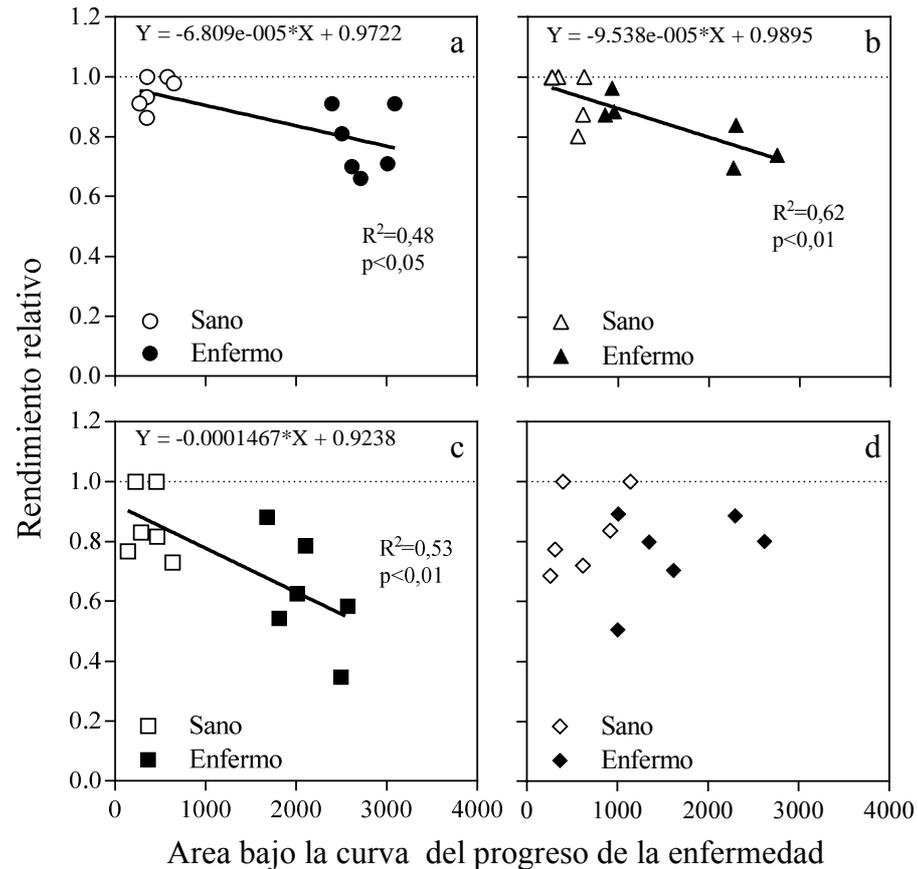


Figura 5.5 Rendimiento relativo al rendimiento máximo de cada año en función de área bajo la curva del progreso de la enfermedad para los tratamientos sanos (símbolos blancos) y enfermos (símbolos negro). Los años experimentales se encuentran representados por los cuadrados o círculos (2013 y 2014, respectivamente). Cada uno de los paneles corresponde a los cultivares K. Favorito (a), K. Rendidor (b), K. Pegaso (c) y Baguette 10 (d). En las Figuras a-c se ajustó una función lineal simple.

No existieron diferencias significativas en los niveles de tolerancia a las enfermedades foliares entre los distintos cultivares evaluados en éste estudio. El test de pendientes de los ajustes lineales no fue significativamente distinto para las diferentes pendientes ajustada para cada uno de los cultivares ($p > 0,05$), permitiendo ajustar una única función línea a los cultivares K. Favorito, K. Rendidor y K. Pegaso (Figura 5.6). Esta nueva pendiente fue altamente significativa ($p < 0,0001$) y explicó el 37% de las variaciones en el rendimiento a través de cambios en el ABCPE. En este sentido, podemos inferir que la tolerancia a las enfermedades foliares calculada a través de esta aproximación analítica fue similar entre cultivares antiguos y modernos.

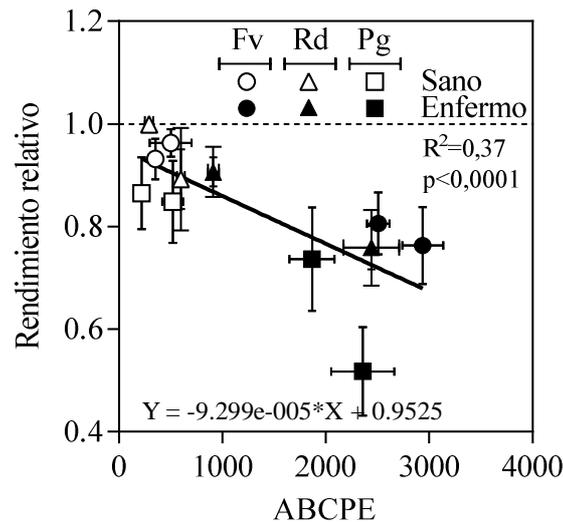


Figura 5.6 Rendimiento relativo al rendimiento máximo de cada año en función de área bajo la curva del progreso de la enfermedad (ABCPE) para los tratamientos sanos (símbolos blancos) y enfermos (símbolos negro). Cada punto representa el promedio de tres repeticiones y las barras verticales y horizontales el error estándar de los datos.

5.4. Discusión

Este capítulo tuvo como objetivo analizar y cuantificar como las royas pueden afectar diferencialmente el rendimiento en cultivos de trigo liberados en diferentes años. Los principales resultados de este capítulo permiten concluir que, para el set de materiales utilizados, el tipo de enfermedad y el momento del ciclo del cultivo en donde ocurre la epidemia, los cultivares (independientemente del año de liberación) son igualmente tolerantes a las enfermedades foliares. Como se ha mencionado en el trabajo de Ney *et al.* (2013), la cuantificación de la tolerancia a las enfermedades es difícil de definir debido a que involucran diferentes factores, como por ejemplo: diferentes tasas de desarrollo de las plantas, plagas y patógenos, diversos mecanismos de compensación, etc. entre otros factores. Estos autores también mencionaron que los mecanismos asociados a la tolerancia a enfermedades foliares se aplican en tres niveles de organización (a nivel de órgano, de plantas y del cultivo). En esta tesis el marco de análisis se centró a nivel de cultivos.

Como se describió en la sección de resultados, la tolerancia a las enfermedades fue cuantificada a partir de las pendientes de la relación entre el rendimiento y el ABCPE. También es posible cuantificar a la tolerancia como el porcentaje de caída en el rendimiento (o en sus componentes) producto de la presencia de las enfermedades. En este sentido, las pérdidas en el rendimiento observadas (de las parcelas enfermas respecto a las sanas) no tuvieron relación con el año de liberación a pesar que, tal como fue descrito en el capítulo anterior, los cultivares modernos presentaron una mayor respuesta a los cambios en la relación fuente-destino respecto de los antiguos. Martens *et al.* (2014) evaluaron el comportamiento de cultivares de trigos canadienses liberados entre 1885 a 2005 y al igual que en este trabajo, no encontraron diferencias en función del año de liberación. Esto es debido a que uno de los mayores objetivos dentro de los programas de mejoramientos canadienses fue el desarrollo de resistencia a roya de la hoja que se llevo a cabo en gran medida con la incorporación de genes de resistencia como Lr34, Lr16, Lr21, Lr22 (McCallum y DePauw, 2008). Este apilamiento de genes

de resistencia resulta en una menor incidencia y severidad de roya de la hoja en cultivares de trigo modernos, respecto de los cultivares antiguos. A diferencia de lo reportado por McCallum y DePauw (2008), la falta de respuesta en la tolerancia a las enfermedades de los cultivares modernos, respecto de los antiguos, no se debe a diferencias en el porcentaje de severidad ya que los cultivares antiguos y modernos utilizados tuvieron similares valores de severidad o ABCPE. Debido a que la aparición de las enfermedades foliares comenzó durante el período crítico era esperable encontrar mayores caídas en el número de granos, respecto del peso de los granos (Simón *et al.*, 2002). Esta disminución en el número de granos fue parcialmente compensada con el aumento en el peso de los granos provocando que no se observen reducciones de similar magnitud que el número de granos, en el rendimiento a causa de las enfermedades foliares.

Serrago *et al.* (2011) demostraron que los cambios relativos en el peso de los granos estuvieron relacionados lineal y negativamente con la (RF/D) establecida por el cultivo. Como fue demostrado en el Capítulo 4, la relación fuente-destino (RF/D) se redujo en los cultivares de trigo modernos. Por lo tanto, era posible especular que los cambios relativos en el peso de los granos (tratamientos enfermos respecto a los sano) serían mayores en los cultivares modernos que en los cultivares antiguos. Esta especulación sería cierta en situaciones donde la presencia de las enfermedades coincida exclusivamente con la etapa de llenado de los granos (es decir una vez determinado el número de granos) (Serrago *et al.*, 2011); sin embargo, en este trabajo las enfermedades foliares afectaron al cultivo en momentos previos a la floración impactando sobre el número de granos fijado. Esta caída provocó incrementos en la relación fuente-destino producto de las enfermedades, debido a que se redujeron principalmente los destinos (número de granos) y en menor medida la fuente (biomasa aérea). Ésta disminución en el número de granos podría estar generando una mayor concentración de carbohidratos almacenados en los tallos disponibles para grano fijado. Por lo tanto es posible pensar que los carbohidratos actuaron como buffer para sostener el peso de los granos aun ante la presencia de la enfermedad, evitando que dicho componente disminuyera ante la presencia de enfermedades foliares.

En cuanto al efecto de las enfermedades foliares sobre los componentes fisiológicos del rendimiento se observó que éste (el rendimiento) disminuyó, como consecuencia de las reducciones en la biomasa aérea, más que debido a cambios en el índice de cosecha. En DC3.7 solo se observaron diferencias a causa de las enfermedades durante el primer año experimental debido, posiblemente, a un efecto sub-clínico de la enfermedad; sin embargo, en DC7.1 en los dos años y en los cuatro cultivares se observó un efecto de las enfermedades. Los principales cambios en la biomasa fueron explicados por disminuciones en la radiación absorbida acumulada (RAA) durante el período crítico. Al igual que los resultados de Serrago *et al.* (2009) la biomasa acumulada se encontró fuertemente asociada a la RAA; sin embargo, estas diferencias no tuvieron asociación entre los cultivares liberados en diferentes décadas, es decir, la reducción de la RAA fue similar entre cultivares de trigo antiguos y modernos.

Al tratarse de una enfermedad foliar que producen lesiones en las laminas foliares pero que no produce la desaparición de estratos foliares (Bancal *et al.*, 2007) no se vio afectada la radiación interceptada por el cultivo. Al mismo tiempo, como no fue afectada la biomasa generada durante el período crítico fue esperable no encontrar cambios en la EUR interceptada, y esto resulta bastante consistente en lo encontrado en la literatura (Bancal *et al.*, 2007; Serrago *et al.*, 2009; Carretero *et al.*, 2011). Por el

contrario, si se analiza el impacto de las enfermedades foliares sobre la EUR absorbida no es clara la relación con las enfermedades foliares. Bancal *et al.* (2007) analizaron el impacto de las enfermedades foliares sobre la EUR absorbida en una serie de interacciones que involucraban varios años experimentales, cultivares, densidad y fertilización, y encontraron que la EUR absorbida no había sido afectada por las enfermedades foliares. En este trabajo, al no verse afectada la biomasa del cultivo, pero si la radiación absorbida acumulada nos permite pensar que la EUR absorbida incrementó y que dicho aumento podría ser en la misma magnitud que la disminución de la radiación absorbida acumulada producto de la severidad de la enfermedad.

La tolerancia a las enfermedades proporciona un enfoque útil y complementario a la resistencia, especialmente para hacer frente a la variabilidad inherente a las epidemias de enfermedades (Ney *et al.*, 2013). Muchos son los rasgos que podrían conferir diferente grado de tolerancia a las enfermedades foliares, donde algunos de ellos han sido modificados como resultado del progreso genético. En los cultivares puestos a prueba en este trabajo no se observaron diferencias en la tolerancia a pesar de haberse modificado algunos rasgos del cultivo entre los cultivares antiguos y modernos. Un ejemplo puntual de ello es la RF/D del cultivo ya que como fue demostrado en Capítulos anteriores, la RF/D disminuyó con los años de liberación. En términos de tolerancia, Ney *et al.* (2013) sostienen que una mayor RF/D producirá una mayor tolerancia ante el ataque de plagas y enfermedades porque el cultivo o planta contará con mayor cantidad de fotoasimilados por cada grano fijado. Por lo tanto, los cultivares antiguos tendrían mayor tolerancia que los cultivares modernos. Sin embargo, los resultados de este capítulo no apoyan esta hipótesis.

A partir de las variables respuestas tomadas en este trabajo resultó difícil encontrar mecanismos que expliquen la igualdad en la tolerancia a las enfermedades foliares entre cultivares antiguos y modernos, a pesar de los innumerables cambios ocurridos en diferentes rasgos del cultivo resultado del progreso genético. A pesar de ello, surgen algunas posibles especulaciones que podría explicar esto:

(i) Compensación fotosintética. Algunos autores observaron que en diferentes patosistemas, las tasas de fotosíntesis en las hojas sanas de plantas infectadas aumentaron (Ayres, 1981; Roberts y Walters, 1986; Murray y Walters, 1992). Sumado a ello, en el Capítulo 4 quedó demostrado que la fotosíntesis de las hojas bandera fue mayor en cultivares modernos respecto de cultivares antiguos. Por lo tanto, podría existir un incremento en la tasa fotosintética de las hojas sanas en plantas enfermas diferencial entre cultivares antiguos y modernos. A pesar de estas evidencias, en las que la presencia de las enfermedades promueven una mayor actividad fotosintética, otras por el contrario demuestran que la actividad fotosintética del área sana de las hojas infectadas por enfermedades foliares fue menor respecto de la misma área en hojas sanas (Carretero *et al.*, 2011).

(ii) Arquitectura del cultivo. La arquitectura del cultivo podría ser un rasgo del cultivo que se haya modificado con el progreso genético. Este cambio en la arquitectura (mayor o menor coeficiente de extinción lumínica) en función del año de liberación podría resultar en una mayor o menor tolerancia a las enfermedades dependiendo de qué tipo de patógeno se encuentren presente y de su distribución vertical dentro del canopeo (Bancal *et al.*, 2007). En situaciones donde la mayor probabilidad de ocurrencia de las enfermedades se encuentre en estratos inferiores (*e.g.* mancha amarilla), una estructura planófito podrían resultar ventajosa, mientras que en situaciones donde la mayor

probabilidad de ocurrencia de las enfermedades se en estratos superiores (*e.g.* roya de la hoja), las estructuras erectófilas podrían ser las que tengan ventajas (Carretero *et al.*, 2010).

(iii) Duración del área foliar verde. La integral en el tiempo del índice de área foliar verde del cultivo nos da una idea del tiempo que en el cultivo se mantienen viva las áreas fotosintéticamente activas. Muchos trabajos mostraron una consistente relación entre las pérdidas en el rendimiento y la pérdida del índice de área foliar verde (Foulkes *et al.*, 2006; Bancal *et al.*, 2007; Bingham *et al.*, 2009), por lo tanto, si los cultivares antiguos y modernos tuvieran duraciones de área foliar verde diferentes podrían estar explicando parcialmente la igualdad en la tolerancia a las enfermedades.

Discusión general

En este capítulo se retomarán los principales resultados de la tesis para construir un esquema general y se discutirá en qué medida los resultados obtenidos permiten rechazar o no las hipótesis planteadas en el Capítulo 1. Luego se destacará el aporte de dichos resultados al avance del conocimiento y sus posibles aplicaciones. Por último se plantearán nuevos interrogantes surgidos de la tesis y se sugerirán futuras líneas de investigación.

6.1. Contexto de la problemática abordada

El incremento en el rendimiento en los cultivares modernos a partir de aumentos en el número de granos modificó la relación fuente-destino del cultivo de trigo y ello podría haber generado cambios en las limitaciones que se le imponen al rendimiento de este cultivo, al menos en situaciones de estrés que afecten la tasa de crecimiento, como podría ser un ataque severo de “roya de la hoja”. En este sentido, y a partir del uso masivo de fungicidas, el rendimiento potencial y la calidad pasaron a ser atributos prioritarios en los programas de mejoramiento de trigo en Argentina y en otras partes del mundo (Miralles y Slafer, 2007). En este escenario, un inadecuado control de enfermedades foliares (debido a una falta de oportunidad y/o ineficiencia de los controles) plantean una restricción adicional al sostenimiento de elevados rendimientos potenciales, ya que las mismas disminuyen la captura y absorción de la radiación por parte de los cultivos, reduciendo tanto el número como el peso de los granos (dependiendo del momento de ataque de la enfermedad). Por este motivo se planteó el objetivo general de esta tesis que fue: *“analizar el balance entre fuente y destinos en cultivares antiguos y modernos de trigo y cuantificar como las enfermedades foliares podrían diferencialmente afectar el rendimiento de los mismos”*.

6.2. Aportes al conocimiento aportados por esta tesis

A lo largo de la tesis se abordaron tres objetivos específicos que fueron puestos a prueba en cada uno de los capítulos de resultados. El primer objetivo específico fue “actualizar los datos de progreso genético en cultivares de trigo liberados en Argentina en distintos períodos del mejoramiento caracterizando diferentes rasgos agronómicos de interés”. Los resultados del Capítulo 3 mostraron que el rendimiento en el cultivo de trigo aumentó conforme al año de liberación de los cultivares, al mercado local. Dicho aumento en el rendimiento fue explicado principalmente por incrementos en el número de granos e índice de cosecha, mientras que el peso de granos y la biomasa aérea fueron dos atributos que no sufrieron cambios con los años de liberación. Estos resultados nos permiten no rechazar la hipótesis asociada a este objetivo específico: “el mayor rinde potencial de los cultivares de trigo modernos se debe a la fijación de un mayor número de granos determinando una reducción en la relación fuente-destino y la cantidad de reservas en los tallos al comienzo del período efectivo de llenado de granos”, cuya predicción asociada es: *“los cultivares modernos de trigo muestran un desbalance mayor entre la fuente y los destinos reduciéndose dicha relación con los años de liberación”*. Sin embargo, el aumento en el rendimiento (y en el número de granos) sufrió una importante disminución de la tasa de progreso genético en los últimos 15 años pasando de $51 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ desde 1940 hasta la incorporación de los cultivares franceses a los programas de mejoramiento locales, a $14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ desde 1999 hasta la actualidad. Esta desaceleración de la tasa de rendimiento debería ser tomada como

una señal de alarma de modo de identificar aquellos atributos fisiológicos que determinen un mayor impacto en el número de granos por unidad de área y por ende en el rendimiento, de modo de generar herramientas (tradicionales y/o biotecnológicas) que permitan detectar rápida y fácilmente dichos atributos. García et al., (2014) identificaron rasgos fisiológicos favorables para incrementar el número de granos en una población doble haploide de elite. Estos autores concluyeron que la eficiencia de fructificación resulta ser un rasgo clave para incrementar el número de granos por espiga. Es por ello, que dicho atributo sería de gran interés identificar en las poblaciones que se encuentran en evaluación dentro de los planes de mejoramiento locales.

El segundo objetivo específico fue “determinar cómo se modificó el balance entre la fuente y los destinos en cultivares de trigo liberados en diferentes años en Argentina”. En el Capítulo 4 se demostró que los cultivares modernos de trigo tuvieron una menor relación fuente-destino que los cultivares antiguos. Esta disminución es producto de que el progreso genético no modificó la fuente de fotoasimilados (biomasa aérea) mientras que si modificó los destinos (número de granos). Estos resultados nos permiten aceptar la segunda parte de la hipótesis 1 arriba planteada. Estos cambios en la relación fuente-destino (RF/D) provocaron que las respuestas en el peso de los granos ante manipulaciones en la RF/D fuera mayor en los cultivares modernos que en los cultivares antiguos. Es por ello que ante defoliaciones o desespiguillados el peso de los granos, en los cultivares actuales, disminuyó o incrementó un *ca.* 20% respecto a las plantas sin manipulación, respectivamente. Estos cambios en el peso de los granos nos permiten concluir que los cultivares modernos de trigo presentan un mayor grado de limitación por fuente que los cultivares antiguos. A pesar de la contundencia de estos datos, el abordaje de este tema sigue resultando interesante ya que continúan existiendo controversias en los trabajos publicados. Un ejemplo de ello, y en contraposición de los resultados de esta tesis es el trabajo de González *et al.*, (2014) quienes evaluaron las limitaciones que sufre el rendimiento del cultivo de trigo durante el llenado de los granos concluyeron que las variedades modernas o de alto potencial de rendimiento se encuentran principalmente limitadas por destinos o algunos pocos cultivares co-limitados por fuente y por destinos.

El tercer y último objetivo específico fue “analizar y cuantificar como las enfermedades foliares podrían diferencialmente afectar el rendimiento en cultivos de trigo liberados en diferentes años”. El efecto de las enfermedades foliares fue abordado en el Capítulo 5, donde quedó demostrado que la tolerancia a roya, medida como la relación entre el rendimiento y el área bajo la curva del progreso de la enfermedad, fue la misma en los cultivares antiguos y modernos utilizados en el trabajo. A partir de estos resultados fue posible rechazar la hipótesis: “el balance entre la fuente y los destinos determina la magnitud de reducción en el rendimiento producto de las enfermedades foliares” cuya predicción asociada es: *“cultivares modernos de trigo son más intolerantes ante el ataque de similar magnitud de enfermedades foliares”*. Como fue demostrado en capítulos previos al capítulo de enfermedades, la RF/D disminuyó en los cultivares modernos; sin embargo, las caídas en el rendimiento y en el número de granos no estuvieron relacionadas con el año de liberación de los cultivares. Por lo tanto, también se rechazó la hipótesis “la magnitud del efecto de las enfermedades foliares en término de reducción en el número de granos dependerá de la RF/D establecida por los cultivos” cuya predicción asociada es: *“la reducción de la tasa de crecimiento debido a la presencia de enfermedades foliares durante el período crítico afecta el número de granos fijado de manera más marcada en genotipos de mayor rendimiento potencial”*.

La roya en ambos años experimentales comenzó a ser importantes a partir del período crítico para la generación del rendimiento, llegando a la floración del cultivo con un *ca.* 25% de severidad promedio para los cuatro cultivares y los dos años. Por lo tanto era esperable observar caídas en el número de granos (arriba mencionadas) a causa de las enfermedades. Dicha caídas en el número de granos a causa de las enfermedades foliares provocaron una compensación en el peso de los granos resultando en diferencias no significativas en este atributo en los tratamientos con y sin enfermedad. Estos resultados permiten rechazar la hipótesis: *“la tolerancia a las enfermedades foliares durante el llenado de granos depende de la disponibilidad de asimilados para llenar los granos”*, cuya predicción asociada es: *“los cultivares modernos de trigo son menos tolerantes (en término de reducciones del PG) a la presencia de enfermedades foliares durante el período de llenado de los granos”*.

6.3. Efecto de las enfermedades en cultivares de diferentes eras: un modelo conceptual

En la Figura 6.1 se presenta un modelo conceptual donde se resumen los cambios en el rendimiento en grano y sus principales componentes fisiológicos y numéricos entre los cultivares liberados en diferentes décadas en Argentina, y el impacto que tuvieron las enfermedades foliares en estos rasgos. Además se indica los rasgos que fueron modificados producto del mejoramiento genético así como consecuencia de las enfermedades.

En condiciones potenciales de crecimiento el rendimiento aumentó entre los cultivares antiguos y modernos; siendo este aumento resultado del incremento en el número de granos y en el índice de cosecha ya que el peso de los granos y la biomasa total aérea no fueron modificados por el mejoramiento. Por lo tanto, fue esperable encontrar disminuciones en la relación RF/D con los años de liberación de los cultivares. Cuando los cultivos de trigo liberados en diferentes décadas son afectados por enfermedades foliares, las caídas en el rendimiento no dependieron del año de liberación de dichos materiales a pesar que la RF/D fue reducida con el año de liberación de los materiales. Estas enfermedades tienen efecto directo sobre las estructuras vegetativas (hojas) provocando disminuciones en la cantidad de radiación que el cultivo puede absorber. Este tipo de enfermedades no causan caídas de las hojas; sin embargo, producen lesiones en las láminas foliares provocando que estas estructuras que están expuestas directamente a la radiación incidente (*e.g.* la hoja bandera) no logren absorber la totalidad de la radiación que intercepta a la parte superior del canopeo. Cuando estas enfermedades foliares coinciden con el período crítico para la generación del rendimiento (momento en el cual se está definiendo el número de granos) provocan pérdidas en el número de flores fértiles y por consiguiente de número de granos similares en todos los genotipos a causa de una limitación de fotoasimilados.

Dado que la RF/D de los cultivares modernos fue menor que la de los cultivares antiguos y teniendo en cuenta que las enfermedades foliares no impactaron sobre la biomasa aérea pero sí en el número de granos, fue esperable observar incrementos en la RF/D a causa de las enfermedades foliares, tanto en los cultivares antiguos como en los modernos. De esta manera, la tolerancia ante la presencia de enfermedades foliares, como consecuencia de aumentos en la RF/D asociados a la presencia de enfermedades en el período crítico, fue similar en cultivares antiguos y modernos. En situaciones

donde las enfermedades foliares no afecten el número de granos debido a infecciones posteriores a la floración y por ende al establecimiento en el número de destino, la reducción del área fotosintéticamente activa podría derivar en reducciones en el peso de los granos, especialmente en los cultivares modernos donde la RF/D se redujo en relación a los cultivares antiguos. En esta tesis no se observaron reducciones en el peso de los granos como consecuencia de la aparición de las enfermedades foliares debido a que estas incrementaron la RF/D como consecuencia de reducciones en los destinos (número de granos, debido a su aparición en el período crítico) mientras que la fuente (calculada como la biomasa aérea generada en DC7.1) no se vio afectada. A pesar de que las enfermedades foliares comenzaron en el momento previo a la floración del cultivo, el progreso de la enfermedad abarcó la etapa de llenado de los granos. Sin embargo, la biomasa aérea generada durante esta etapa no se vio afectada debido a las enfermedades foliares presentes, es por ello que el incremento en la RF/D esta dado exclusivamente por las caídas generadas en el número de granos en los momentos previos a la antesis.

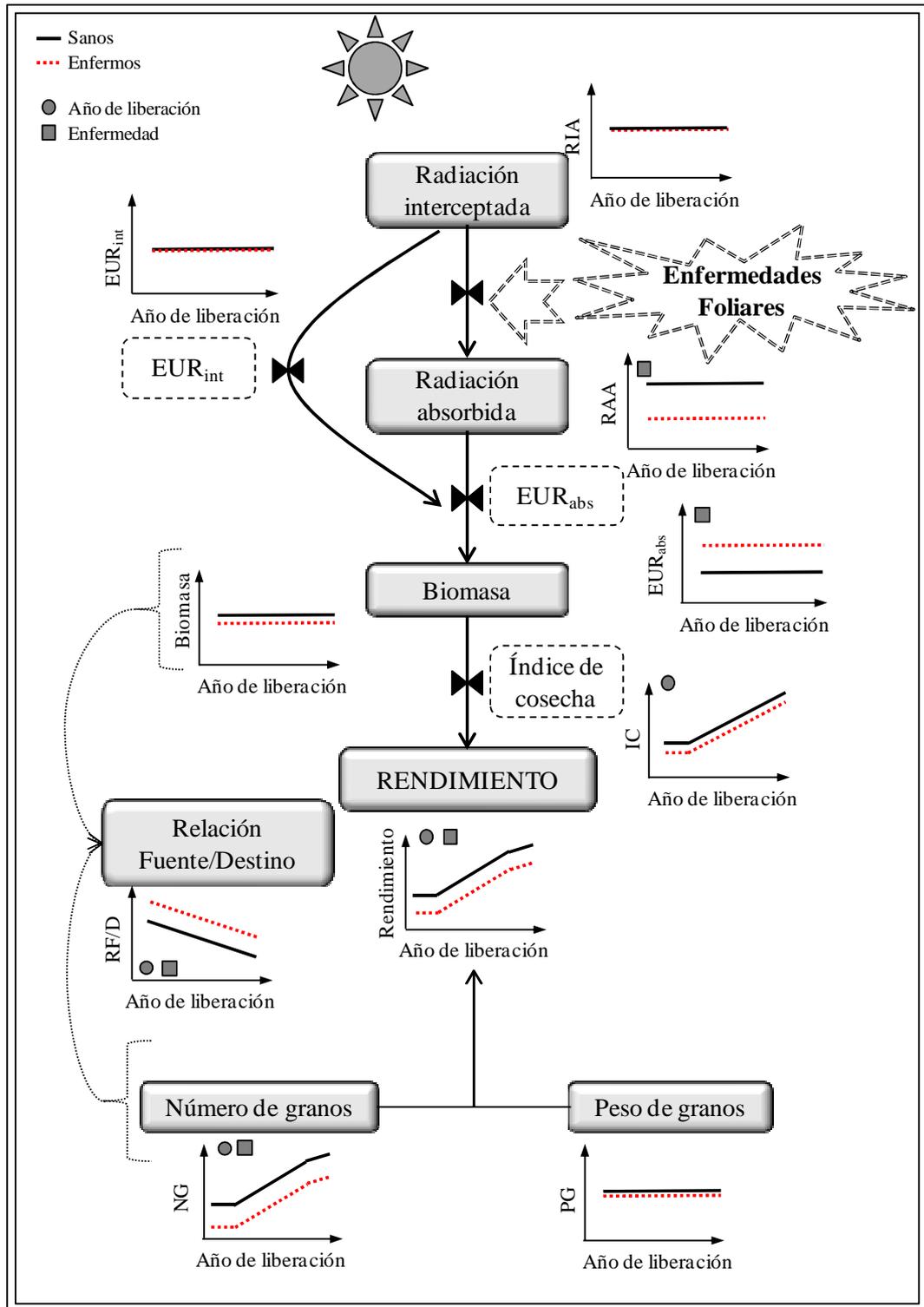


Figura 6.1 Esquema simplificado donde se muestra el rendimiento sus principales componentes numéricos y fisiológicos. En cada una de los paneles se relacionan los diferentes rasgos del cultivo en función de los años de liberación para las situaciones sin enfermedad (sano: línea llena) y con enfermedad (enfermo: línea punteada). Los símbolos indican en qué rasgo se observaron diferencias estadísticamente significativas para los cultivares (círculo) y para el tratamiento de enfermedad (cuadrado).

6.4. Nuevos interrogantes y futuras líneas de investigación

A partir de los resultados obtenidos en esta tesis es posible diferenciar algunas líneas de trabajo futuras:

La primera de ella hace referencia al progreso genético de las variedades locales. Esta tesis abordó el análisis del progreso genético con variedades liberadas entre 1918 y 2011. El análisis hasta fines de los '90 muestra una tendencia similar a lo reportado en la literatura por otros autores. Sin embargo, los resultados de la ganancia genética desde fines de los '90 hasta la actualidad (que son inéditos ya que no han sido evaluados con anterioridad) muestran una gran variabilidad genotípica. Por ello, la incorporación para su evaluación de un mayor número de cultivares liberados desde fines de los '90 hasta nuestro días, identificando los rasgos fisiológicos asociados al progreso genético (como los descritos en la presente tesis e incorporando otros más finos que contribuyan en el establecimiento del número y peso de los granos), podría contribuir a comprender dicha variabilidad y guiar sobre la selección de aquellos atributos más favorables para continuar con el incremento en el rendimiento a las tasas previas hasta fines de los '90. En este tipo de análisis también sería de interés evaluar cómo se modificaron diferentes atributos que hacen a la calidad panadera en función de los años de liberación.

En cuanto a la línea de trabajo que hace referencia a las enfermedades, es de interés evaluar cómo se comportan los diferentes cultivares liberados en las distintas décadas en enfermedades que impacten únicamente durante la etapa de llenado de los granos, analizando los diferentes atributo que podrían ocasionar distintos grados de tolerancia a las enfermedades en dicha etapa del ciclo del cultivo. Por otro lado, también sería importante jerarquizar los diferentes atributos a nivel de plantas o cultivos que le confieran diferentes tolerancias en función de qué tipo de enfermedad esté presente en el cultivo, y en qué momento del ciclo del cultivo estarían impactando. Para lograr estos objetivos, es necesario lograr inducir infecciones de la enfermedad más ajustadas al momento deseado (*e.g.* llenado de granos) y/o comparar la presencia de enfermedades en ambos períodos *i.e.* período crítico y llenado de granos utilizando la combinación de inoculación con fechas de siembra para poder contar con una ventana amplia de condiciones predisponentes para la infección en cada una de las etapas. Esta aproximación, permitirá comprender mejor las compensaciones entre la reducción en el número de granos y los aumentos en el peso (asociados a cambios en el fuente-destino) que determinaron la falta de respuesta en la tolerancia a la presencia de enfermedades en cultivares de distinto rendimiento potencial.

ANEXO

Experimento	Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
BA13	PG	78	0,5	0,4	12,2

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo	1132,0	11	102,9	5,3	<0,0001	
PL	831,6	2	415,8	95,1	<0,0001	(PL>rep)
PL>rep	26,2	6	4,4	0,2	0,9679	
D10	210,9	1	210,9	10,8	0,0017	
PL × D10	45,2	2	22,6	1,2	0,3218	
Error	1293,1	66	19,6			
Total	2425,1	77				

Experimento	Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
BA14	PG	74	0,2	0,0	18,8

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo	506,1	11	46,0	1,2	0,3242	
PL	132,1	2	66,0	3,0	0,1229	(PL>rep)
PL>rep	130,6	6	21,8	0,6	0,7642	
D10	160,1	1	160,1	4,1	0,0477	
PL × D10	71,0	2	35,5	0,9	0,4097	
Error	2431,9	62	39,2			
Total	2937,9	73				

Experimento	Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
BC14	PG	84	0,5	0,4	7,7

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo	346,2	11	31,5	5,6	<0,0001	
PL	69,6	2	34,8	2,5	0,1636	(PL>rep)
PL>rep	84,0	6	14,0	2,5	0,0314	
D10	97,5	1	97,5	17,2	0,0001	
PL × D10	93,4	2	46,7	8,2	0,0006	
Error	408,0	72	5,7			
Total	754,2	83				

Experimento	Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
BA13	PG	78	0,3	0,2	14,0

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo	644,7	11	58,6	2,8	0,0052	
PL	50,1	2	25,1	7,0	0,0274	(PL>rep)
PL>rep	21,6	6	3,6	0,2	0,9839	
DT	198,7	1	198,7	9,4	0,0032	
PL × DT	318,0	2	159,0	7,5	0,0012	
Error	1397,9	66	21,2			
Total	2042,6	77				

Experimento	Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
BA14	PG	74	0,2	0,1	19,6

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(PL>rep)
Modelo	584,9	11	53,2	1,6	0,1218	
PL	52,7	2	26,4	1,5	0,3052	(year old>rep)
PL>rep	108,6	6	18,1	0,5	0,7729	
DT	328,0	1	328,0	9,9	0,0026	
PL × DT	23,1	2	11,5	0,4	0,7086	
Error	2063,7	62	33,3			
Total	2648,6	73				

Experimento	Variable	N	R ²	R ² Aj	CV
BC14	PG	84	0,4	0,3	11,1

Cuadro de Análisis de la Varianza (SC tipo III)

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor	(Error)
Modelo	511,2	11	46,5	4,9	<0,0001	
PL	95,7	2	47,9	9,7	0,0131	(PL>rep)
PL>rep	29,5	6	4,9	0,5	0,7938	
DT	272,5	1	272,5	28,6	<0,0001	
PL × DT	19,6	2	9,8	1,0	0,3617	
Error	685,1	72	9,5			
Total	1196,3	83				

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abeledo, G., Miralles, D., 2013. ¿Qué cambios presentaron en los últimos años los sistemas de producción de trigo y cebada en Argentina? en *Sistemas de Producción de Trigo y Cebada: Decisiones de manejo en base a conceptos ecofisiológicos para optimizar el rendimiento, la calidad y el uso de los recursos. Ciencia y Tecnología para el Desarrollo*, 39-54.
- Ahmadi, A., Joudi, M., Janmohammadi, M., 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Res.* 113, 90-93.
- Aisawi, K., Reynolds, M., Singh, R., Foulkes, M., 2015. The Physiological Basis of the Genetic Progress in Yield Potential of CIMMYT Spring Wheat Cultivars from 1966 to 2009. *Crop Sci.*
- 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.
- Álvaro, F., Royo, C., García Del Moral, L.F., Villegas, D., 2008. Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat. *Crop Sci.* 48, 1523-1531.
- Andrade, F.H., 2011. La tecnología y la producción agrícola: El pasado y los actuales desafíos. Ediciones INTA, Balcarce, Argentina.
- Annone, J., Calzolari, A., Polidoro, O., Conta, H., 1991. Efecto de la mancha de la hoja causada por *Septoria tritici* sobre el rendimiento. *Inta EEA Pergamino*.
- Annone, J.G., García, R., Botta, G., Ivancovich, A., 2001. Pérdidas de rendimiento ocasionadas por la "Roya de la Hoja" y la "Mancha Amarilla" del trigo: estimaciones en el norte de la Provincia de Buenos Aires. *Revista de Tecnología Agropecuaria VI*, 21-23.
- Appendino, M.L., Tranquilli, G., Suarez, E.Y., 1993. Grado de introgresión de alelos Norin en trigos de distinto origen. Resúmenes XXIV Congreso Argentino de Genética. II Jornadas Argentino-Uruguayas p. 72.
- Asghar, M., Ingram, B., 1993. Effects of defoliation on dryland wheat production in central Queensland. *Animal Production Science* 33, 349-351.
- Austin, R.B., 1980. Physiological limitations to cereals yields and ways of reducing them by breeding. In: Hurd, R.G., Biscoe, P.V., Dennis, C. (Eds.), *Opportunities for increasing crop yields*. Association of Applied Biology, Pitman, Boston, USA, pp. 3-19.
- Austin, R.B., 1989. Genetic variation in photosynthesis. *The Journal of Agricultural Science* 112, 287-294.
- Ayres, P., 1981. Powdery mildew stimulates photosynthesis in uninfected leaves of pea plants. *J. Phytopathol.* 100, 312-318.

- Bancal, M.-O., Robert, C., Ney, B., 2007. Modelling wheat growth and yield losses from late epidemics of foliar diseases using loss of green leaf area per layer and pre-anthesis reserves. *Ann. Bot.* 100, 777-789.
- Beche, E., Benin, G., da Silva, C.L., Munaro, L.B., Marchese, J.A., 2014. Genetic gain in yield and changes associated with physiological traits in Brazilian wheat during the 20th century. *Eur. J. Agron.* 61, 49-59.
- Beed, F.D., Paveley, N.D., Sylvester-Bradley, R., 2007. Predictability of wheat growth and yield in light-limited conditions. *The Journal of Agricultural Science* 145, 63-79.
- 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.
- Blade, S., Baker, R., 1991. Kernel weight response to source-sink changes in spring wheat. *Crop Sci.* 31, 1117-1120.
- Blum, A., 1998. Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100, 77-83.
- Borlaug, N., 2007. Sixty-two years of fighting hunger: personal recollections. *Euphytica* 157, 287-297.
- 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.
- Borrell, A.K., Incoll, L., Dalling, M.J., 1991. The influence of the Rht1 and Rht2 alleles on the growth of wheat stems and ears. *Ann. Bot.* 67, 103-110.
- Brancourt-Hulmel, M., Doussinault, G., Lecomte, C., Bérard, P., Le Buanec, B., Trottet, M., 2003. Genetic improvement of agronomic traits of winter wheat cultivars released in France from 1946 to 1992. *Crop Sci.* 43, 37-45.
- Brieva, S.S., 2007. Dinámica sociotécnica de la producción agrícola en países periféricos: configuración y reconfiguración tecnológica en la producción de semillas de trigo y soja en Argentina, desde 1970 a la actualidad.
- Bruinsma, J. (2009, June). The resource outlook to 2050. In Expert meeting on how to feed the world in (Vol. 2050, pp. 1-33).
- Calderini, D., Slafer, G., 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica* 107, 51-59.
- Calderini, D.F., Dreccer, M.F., Slafer, G.A., 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breed.* 114, 108-112.
- Calderini, D.F., Dreccer, M.F., Slafer, G.A., 1997. Consequences of breeding on biomass, radiation interception and radiation-use efficiency in wheat. *Field Crops Res.* 52, 271-281.

- 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.
- Carretero, R., Bancal, M. O., Miralles, D. J. (2011). Effect of leaf rust (*Puccinia triticina*) on photosynthesis and related processes of leaves in wheat crops grown at two contrasting sites and with different nitrogen levels. *European Journal of Agronomy*, 35(4), 237-246.
- Carretero, R., Serrago, R.A., Bancal, M.O., Perelló, A.E., Miralles, D.J., 2010. Absorbed radiation and radiation use efficiency as affected by foliar diseases in relation to their vertical position into the canopy in wheat. *Field Crops Res.* 116, 184-195.
- Cartelle, J., Pedró, A., Savin, R., Slafer, G.A., 2006. Grain weight responses to post-anthesis spikelet-trimming in an old and a modern wheat under Mediterranean conditions. *Eur. J. Agron.* 25, 365-371.
- Clarke, D., 1986. Tolerance of parasites and disease in plants and its significance in host-parasite interactions. *Advances in plant pathology*.
- Cornish, P.S., Baker, G.R., Murray, G.M., 1990. Physiological responses of wheat (*Triticum aestivum*) to infection with *Mycosphaerella graminicola* causing *Septoria tritici* blotch. *Aust. J. Agric. Res.* 41, 317-327.
- Cossani, C. M., Reynolds, M. P. (2012). Physiological traits for improving heat tolerance in wheat. *Plant physiology*, 160(4), 1710-1718.
- De Vita, P., Nicosia, O.L.D., Nigro, F., Platani, C., Riefolo, C., Di Fonzo, N., Cattivelli, L., 2007. Breeding progress in morpho-physiological, agronomical and qualitative traits of durum wheat cultivars released in Italy during the 20th century. *Eur. J. Agron.* 26, 39-53.
- del Pozo, A., Matus, I., Serret, M.D., Araus, J.L., 2014. Agronomic and physiological traits associated with breeding advances of wheat under high-productive Mediterranean conditions. The case of Chile. *Environ. Exp. Bot.* 103, 180-189.
- Dimmock, J.P.R.E., Gooding, M.J., 2002. The effects of fungicides on rate and duration of grain filling in winter wheat in relation to maintenance of flag leaf green area. *J. Agric. Sci.* 138, 1-16.
- Dreccer, M.F., Barnes, L.R., Meder, R., 2014. Quantitative dynamics of stem water soluble carbohydrates in wheat can be monitored in the field using hyperspectral reflectance. *Field Crops Res.* 159, 70-80.
- Dreccer, M.F., Chapman, S.C., Rattey, A.R., Neal, J., Song, Y., Christopher, J.J.T., Reynolds, M., 2013. Developmental and growth controls of tillering and water-soluble carbohydrate accumulation in contrasting wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes: can we dissect them? *J. Exp. Bot.* 64, 143-160.
- Dreccer, M.F., van Herwaarden, A.F., Chapman, S.C., 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Res.* 112, 43-54.

- 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.
- FAO, 2014. FAOSTAT crops production data base. www.faostat.fao.org.
- Ferrante, A., Savin, R., Slafer, G.A., 2012. Floret development and grain setting differences between modern durum wheats under contrasting nitrogen availability. *J. Exp. Bot.*, ers320.
- 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 (Italy).
- Fischer, R., Byerlee, D., Edmeades, G., 2014. Crop yields and global food security. Canberra: Australian Center for International Agricultural Research.
- Fischer, R.A., 1975. Yield potential of dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Sci.* 15, 607-613.
- Fischer, R.A., 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105, 447-461.
- Fischer, R.A., 2008. The importance of grain or kernel number in wheat: a reply to Sinclair and Jamieson. *Field Crops Res.* 105, 15-21.
- Fischer, R.A., 2011. Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop and Pasture Science* 62, 95-114.
- Fischer, R.A., Edmeades, G.O., 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Sci.* 50, S-85-98.
- Foulkes, J., Reynolds, M., Sylvester-Bradley, R., 2009. Genetic improvement of grain crops: yield potential. In: Sadras, V., Calderini, D. (Eds.), *Crop physiology, applications for genetic improvement and agronomy*. Elsevier Inc., Amsterdam
- Foulkes, M.J., Paveley, N.D., Worland, A., Welham, S.J., Thomas, J., Snape, J.W., 2006. Major Genetic Changes in Wheat with Potential to Affect Disease Tolerance. *Phytopathology* 96, 680-688.
- Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Davies, W.J., Berry, P.M., Sylvester-Bradley, R., Martre, P., Calderini, D.F., Griffiths, S., Reynolds, M.P., 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *J. Exp. Bot.* 62, 469-486.
- Gale, M.D., Youssefian, S., 1985. Dwarfing genes in wheat. *Progress in plant breeding* 1, 1-35.
- García, G.A., Serrago, R.A., González, F.G., Slafer, G.A., Reynolds, M.P., Miralles, D.J., 2014. Wheat grain number: Identification of favourable physiological traits in an elite doubled-haploid population. *Field Crops Res.* 168, 126-134.
- Gaunt, R.E., Wright, A.C., 1992. Disease-yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. *Plant Pathol.* 41, 688-701.

- Glazebrook, J., 2005. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 43, 205-227.
- González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2005. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? *Funct. Plant Biol.* 32, 181-188.
- González, F. G., Terrile, I. I., Falcón, M. O. (2011). Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): variation in modern Argentinean wheats. *Crop Science*, 51(4), 1693-1702.
- González, F. G., Aldabe, M. L., Terrile, I. I., Rondanini, D. P. (2014). Grain weight response to different postflowering source: sink ratios in modern high-yielding Argentinean wheats differing in spike fruiting efficiency. *Crop Science*, 54(1), 297-309.
- Green, A.J., Berger, G., Griffey, C., Pitman, R., Thomason, W., Balota, M., 2014. Genetic resistance to and effect of leaf rust and powdery mildew on yield and its components in 50 soft red winter wheat cultivars. *Crop Prot.* 64, 177-186.
- Hall, A.J., Richards, R.A., 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crops Res.* 143, 18-33.
- Jenner, C., Rathjen, A., 1978. Physiological basis of genetic differences in the growth of grains of six varieties of wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 5, 249 - 262
- Johnson, K.B., 1987. Defoliation, Disease, and Growth: A reply. *Phytopathology* 77, 1495-1497.
- Kelly, W.K., 2001. Planting date and foliar fungicide effects on yield components and grain traits of winter wheat. *Agron. J.* 93, 380-389.
- Kramer, T., Gildemacher, B.H., Ster, M., Parlevliet, J.E., 1980. Tolerance of spring barley cultivars to leaf rust, *Puccinia hordei*. *Euphytica* 29, 209-216.
- Kruk, B.C., Calderini, D.F., Slafer, G.A., 1997. Grain weight in wheat cultivars released from 1920 to 1990 as affected by post-anthesis defoliation. *The Journal of Agricultural Science* 128, 273-281.
- Lázaro, L., Abbate, P.E., 2012. Cultivar effects on relationship between grain number and photothermal quotient or spike dry weight in wheat. *J. Agric. Sci* 150, 442-459.
- Leitch, M.H., Jenkins, P.D., 1995. Influence of nitrogen on the development of Septoria epidemics in winter wheat. *The Journal of Agricultural Science* 124, 361-368.
- Lim, L.G., Gaunt, R.E., 1986. The effect of powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*) and leaf rust (*Puccinia hordei*) on spring barley in New Zealand. I. Epidemic development, green leaf area and yield. *Plant Pathol.* 35, 44-53.
- Lo Valvo, P.J., 2011. Respuesta en el peso de los granos al control de enfermedades foliares en cultivos de trigo con diferente relación fuente:destino. Tesis de Grado. Universidad de Buenos Aires.

- Lopes, M.S., Reynolds, M.P., 2010. Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Funct. Plant Biol.* 37, 147-156.
- Lutz, W., Kc, S., 2010. Dimensions of global population projections: What do we know about future population trends and structures? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 2779-2791.
- Ma, Y.-Z., MacKown, C., Van Sanford, D., 1990. Sink manipulation in wheat: Compensatory changes in kernel size. *Crop Sci.* 30, 1099-1105.
- Ma, Y.-Z., MacKown, C.T., Van Sanford, D.A., 1996. Differential effects of partial spikelet removal and defoliation on kernel growth and assimilate partitioning among wheat cultivars. *Field Crops Res.* 47, 201-209.
- Madden, L.V., Nutter, F.W.J., 1995. Modeling crop losses at field scale. *Can. J. Plant Pathol.* 17, 124-137.
- Madeira, A.C., Clark, J.A., 1994. Disease and resource capture. In: Monteith, J.L., Scott, R.K., Unsworth, M.H. (Eds.), *Resource Capture by Crops*. Nottingham University Press, Loughborough, Leicestershire, England., pp. 167-188.
- Martens, G., Lamari, L., Grieger, A., Gulden, R.H., McCallum, B., 2014. Comparative yield, disease resistance and response to fungicide for forty-five historic Canadian wheat cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 94, 371-381.
- Maydup, M.L., Antonietta, M., Guiamet, J.J., Tambussi, E.A., 2012. The contribution of green parts of the ear to grain filling in old and modern cultivars of bread wheat (*Triticum aestivum* L.): Evidence for genetic gains over the past century. *Field Crops Res.* 134, 208-215.
- McCallum, B.D., DePauw, R.M., 2008. A review of wheat cultivars grown in the Canadian prairies. *Canadian Journal of Plant Science* 88, 649-677.
- McIntosh, R.A., Wellings, C.R., Park, R.F., 1995. *Wheat rusts: an atlas of resistance genes*. Csiro Publishing.
- Miralles, D., Slafer, G., 1997. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. *Euphytica* 97, 201-208.
- Miralles, D.J., Richards, R.A., Slafer, G.A., 2000. Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 931-940.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 1995a. Individual grain weight responses to genetic reduction in culm length in wheat as affected by source-sink manipulations. *Field Crops Res.* 43, 55-66.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 1995b. Yield, biomass and yield components in dwarf, semi-dwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breed.* 114, 392-396.
- Miralles, D.J., Slafer, G.A., 2007. Sink limitations to yield in wheat: how could it be reduced? *J. Agric. Sci.* 145, 139-149.

- Miri, H.R., 2009. Grain yield and morpho-physiological changes from 60 years of genetic improvement of wheat in Iran. *Exp. Agric.* 45, 149-163.
- Morgan, J.A., LeCain, D.R., McCaig, T.N., Quick, J.S., 1993. Gas exchange, carbon isotope discrimination, and productivity in winter wheat. *Crop Sci.* 33, 178-186.
- Murray, D.C., Walters, D.R., 1992. Increased photosynthesis and resistance to rust infection in upper, uninfected leaves of rusted broad bean (*Vicia faba* L.). *New Phytol.* 120, 235-242.
- Ney, B., Bancal, M.-O., Bancal, P., Bingham, I., Foulkes, J., Gouache, D., Paveley, N., Smith, J., 2013. Crop architecture and crop tolerance to fungal diseases and insect herbivory. Mechanisms to limit crop losses. *Eur. J. Plant Pathol.* 135, 561-580.
- Ortiz-Monasterio, R., Sayre, K.D., Rajaram, S., McMahon, M., 1997. Genetic progress in wheat yield and nitrogen use efficiency under four nitrogen rates. *Crop Sci.* 37, 898-904.
- Parker, S.R., Welham, S.J., Paveley, N.D., Foulkes, M.J., Scott, R.K., 2004. Tolerance of septoria leaf blotch in winter wheat. *Plant Pathol.* 53, 1-10.
- Parry, M.A.J., Reynolds, M., Salvucci, M.E., Raines, C., Andralojc, P.J., Zhu, X.-G., Price, G.D., Condon, A.G., Furbank, R.T., 2011. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency. *J. Exp. Bot.* 62, 453-467.
- Peng, J., Richards, D.E., Hartley, N.M., Murphy, G.P., Devos, K.M., Flintham, J.E., Beales, J., Fish, L.J., Worland, A.J., Pelica, F., Sudhakar, D., Christou, P., Snape, J.W., Gale, M.D., Harberd, N.P., 1999. 'Green revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature*, 400(6741), 256-261.
- Pepler, S., Gooding, M.J., Ford, K.E., Ellis, R.H., 2005. A temporal limit to the association between flag leaf life extension by fungicides and wheat yields. *Eur. J. Agron.* 22, 363-373.
- Rattalino Edreira, J. I., Otegui, M. E. (2012). Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research*, 130, 87-98.
- Rebetzke, G.J., Ellis, M.H., Bonnett, D.G., Mickelson, B., Condon, A.G., Richards, R.A., 2012. Height reduction and agronomic performance for selected gibberellin-responsive dwarfing genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 126, 87-96.
- Reynolds, M., Bonnett, D., Chapman, S.C., Furbank, R.T., Manès, Y., Mather, D.E., Parry, M.A.J., 2011. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *J. Exp. Bot.* 62, 439-452.
- Reynolds, M.P., Foulkes, M.J., Slafer, G.A., Berry, P., Parry, M.A.J., Snape, J.W., Angus, W.J., 2009. Raising yield potential in wheat. *J. Exp. Bot.* 60, 1899-1918.
- Reynolds, M.P., Pellegrineschi, A., Skovmand, B., 2005. Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat. *Ann. Appl. Biol.* 146, 39-49.

- Reynolds, M.P., van Beem, J., van Ginkel, M., Hoisington, D., 1996. Breaking the yield barriers in wheat: a brief summary of the outcomes of an international consultation. In: Reynolds, M.P., Rajaram, S., McNab, A. (Eds.), *Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers*. CIMMYT, Mexico, D.F., pp. 1-10.
- Rharrabti, Y., Miralles, D., Martos, V., García Del Moral, L. (2010). Grain weight of durum wheat cultivars released in Italy and Spain during the 20 th century as affected by source-sink manipulations. *Cereal Research Communications*, 38(1), 134-145.
- Richards, R.A., 1992. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. *Aust. J. Agric. Res.* 43, 517-527.
- Richards, R.A., 2000. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J. Exp. Bot.* 51, 447-458.
- Robb, J., 2007. Verticillium tolerance: resistance, susceptibility, or mutualism? *Botany* 85, 903-910.
- Robert, C., Bancal, M.-O., Lannou, C., 2002. Wheat leaf rust uredospore production and carbon an nitrogen export in relation to lesion size and density. *Phytopathology* 92, 762-768.
- Robert, C., Bancal, M.-O., Nicolas, P., Lannou, C., Ney, B., 2004. Analysis and modelling of effects of leaf rust and *Septoria tritici* blotch on wheat growth. *J. Exp. Bot.* 55, 1079-1094.
- Roberts, A.M., Walters, D.R., 1986. Stimulation of Photosynthesis in Uninfected Leaves of Rust-infected Leeks. *Ann Bot* 57, 893-896.
- Roche, D., 2015. Stomatal conductance is essential for higher yield potential of C3 crops. *Crit. Rev. Plant Sci.* 34, 429-453.
- Royo, C., Alvaro, F., Martos, V., Ramdani, A., Isidro, J., Villegas, D., del Moral, L.F.G., 2007. Genetic changes in durum wheat yield components and associated traits in Italian and Spanish varieties during the 20th century. *Euphytica* 155, 259-270.
- Ruuska, S.A., Rebetzke, G.J., van Herwaarden, A.F., Richards, R.A., Fittell, N.A., Tabe, L., Jenkins, C.L.D., 2006. Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat. *Funct. Plant Biol.* 33, 799-809
- Sadras, V.O., Lawson, C., 2011. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Crop and Pasture Science* 62, 533-549.
- Sadras, V.O., Lawson, C., Montoro, A., 2012. Photosynthetic traits in Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Field Crops Res.* 134, 19-29.
- Sanchez-Bragado, R., Molero, G., Reynolds, M.P., Araus, J.L., 2016. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: a comparison of different methodologies for evaluation. *J. Exp. Bot.* 67, 2787-2798.

- Sanchez-Garcia, M., Royo, C., Aparicio, N., Martín-Sánchez, J., Alvaro, F., 2013. Genetic improvement of bread wheat yield and associated traits in Spain during the 20th century. *The Journal of Agricultural Science* 151, 105-118.
- Schafer, J.F., 1971. Tolerance to Plant Disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 9, 235-252.
- 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 Crops Res.* 150, 42-51.
- Serrago, R.A., Carretero, R., Bancal, M.O., Miralles, D.J., 2009. Foliar diseases affect the eco-physiological attributes linked with yield and biomass in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Eur. J. Agron.* 31, 195-203.
- Serrago, R.A., Carretero, R., Bancal, M.O., Miralles, D.J., 2011. Grain weight response to foliar diseases control in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 120, 352-359.
- Serrago, R.A., Miralles, D.J., 2014. Source limitations due to leaf rust (caused by *Puccinia triticina*) during grain filling in wheat. *Crop and Pasture Science* 65, 185-193.
- Shaner, G., Finney, R., 1977. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. *Phytopathology* 67, 1051-1056.
- Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., Foulkes, M.J., 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Sci.* 45, 175-185.
- Siddique, K., Belford, R., Perry, M., 1989a. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 40, 473-487.
- Siddique, K.H.M., Kirby, E.J.M., Perry, M.W., 1989b. Ear:stem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *Field Crops Res.* 21, 59-78.
- Simón, M.R., Perelló, A.E., Cordo, C.A., Struik, P.C., 2002. Influence of *Septoria tritici* on yield, yield components, and test weight of wheat under two nitrogen fertilization conditions. *Crop Sci.* 42, 1974-1981.
- Sinclair, T.R., Purcell, L.C., Sneller, C.H., 2004. Crop transformation and the challenge to increase yield potential. *Trends Plant Sci.* 9, 70-75.
- Sinha, S., Aggarwal, P., Chaturvedi, G., Koundal, K., Khanna-Chopra, R., 1981. A comparison of physiological and yield characters in old and new wheat varieties. *The Journal of Agricultural Science* 97, 233-236.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *Field Crops Res.* 21, 289-296.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica* 58, 37-49.

- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Res.* 31, 351-367.
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., Satorre, E.H., 1990. Genetic-improvement effects on pre-anthesis physiological attributes related to wheat grain-yield. *Field Crops Res.* 23, 255-263.
- Slafer, G.A., Savin, R., 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Res.* 37, 39-49.
- Slafer, G.A., Savin, R., Sadras, V.O., 2014. Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Res.* 157, 71-83.
- Tian, Z., Jing, Q., Dai, T., Jiang, D., Cao, W., 2011. Effects of genetic improvements on grain yield and agronomic traits of winter wheat in the Yangtze River Basin of China. *Field Crops Res.* 124, 417-425.
- Tweeten, L., Thompson, S., 2008. Long-term agricultural output-supply-demand balance and real farm and food prices. Working paper AEDE-WP 0044-08. Columbus, OH: Ohio State University.
- van Herwaarden, A., Angus, J., Richards, R., Farquhar, G., 1998. 'Haying-off', the negative grain yield response of dryland wheat to nitrogen fertiliser. II. Carbohydrate and protein dynamics. *Aust. J. Agric. Res.* 49, 1083-1093.
- Waddington, S.R., Ransom, J., Osmanzai, M., Saunders, D.A., 1986. Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to northwest Mexico. *Crop Sci.* 26, 698-703.
- Waggoner, P.E., Berger, R.D., 1987. Defoliation, Disease, and Growth. *Phytopathology* 77, 393-398.
- Worland, T., Snape, J., 2001. Genetic basis of worldwide wheat varietal improvement. *The World Wheat Book: A history of wheat breeding.* Paris, Lavoisier Publishing, 61-67.
- Wu, W., Li, C., Ma, B., Shah, F., Liu, Y., Liao, Y., 2014. Genetic progress in wheat yield and associated traits in China since 1945 and future prospects. *Euphytica* 196, 155-168.
- Xiao, Y.G., Qian, Z.G., Wu, K., Liu, J.J., Xia, X.C., Ji, W.Q., He, Z.H., 2012. Genetic Gains in Grain Yield and Physiological Traits of Winter Wheat in Shandong Province, China, from 1969 to 2006. *Crop Sci.* 52, 44-56.
- Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochem. J.* 57, 508-514.
- Youssefian, S., Kirby, E., Gale, M., 1992. Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. 2. Effects on leaf, stem, ear and floret growth. *Field Crops Res.* 28, 191-210.

- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res. (Oxf.)* 14, 415-421.
- Zhang, H., Turner, N.C., Poole, M.L., 2010. Source–sink balance and manipulating sink–source relations of wheat indicate that the yield potential of wheat is sink-limited in high-rainfall zones. *Crop and Pasture Science* 61, 852-861.
- Zheng, T., Zhang, X., Yin, G., Wang, L., Han, Y., Chen, L., Huang, F., Tang, J., Xia, X., He, Z., 2011. Genetic gains in grain yield, net photosynthesis and stomatal conductance achieved in Henan Province of China between 1981 and 2008. *Field Crops Res.* 122, 225-233.
- Zhu, G.X., Midmore, D.J., Radford, B., Yule, D., 2004. Effect of timing of defoliation on wheat (*Triticum aestivum*) in central Queensland: 1. Crop response and yield. *Field Crops Res.* 88, 211-226.
- Zhu, X.-G., Long, S.P., Ort, D.R., 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Curr. Opin. Biotechnol.* 19, 153-159.