

**Impacto de condiciones ambientales y manipulaciones en la relación
fuente-destino sobre el llenado de granos en genotipos de quínoa
(*Chenopodium quinoa* Wild.) adaptados a climas templados**

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

María Belén Gómez

Ingeniera Agrónoma - Universidad de Buenos Aires - 2011

Lugar de trabajo: Cátedra de producción vegetal
Departamento de producción vegetal
Universidad de Buenos Aires



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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Héctor Daniel Bertero

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-director

Román Serrago

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Héctor Daniel Bertero

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Natalia Gabriela Izquierdo

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Mar del Plata)

Magister en Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Mar del Plata)

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

Carolina Lizana Campos

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Chile)

Magister en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Chile)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad Austral de Chile)

Brenda Laura Gambin

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 10 de MAYO de 2019

DEDICATORIA

A Mia

A Marco

Mi familia y amigos

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a todas las personas que contribuyeron de alguna forma a la concreción de este proyecto:

A Daniel B. por haberme aceptado como becario y darme la oportunidad de una formación profesional avanzada, por su constante exigencia, sus consejos y por todas las horas dedicadas a enseñarme cómo realizar un mejor trabajo.

A Roman S. y Ramiro C. por sus valiosos aportes a esta tesis y por el apoyo brindado cuando más lo necesite.

A María O. por permitirme ser parte de la Cátedra de Producción Vegetal, por ser la persona que generó motivaciones para que me perfeccionara y me ayudó a cursar la Especialización en Mejoramiento Genético vegetal.

A Silvina E. por toda su colaboración en las determinaciones de laboratorio.

A Carlina P., Jaquelina, C., Romina dSC., Luis M., Ignacio H. y Karina D. por sus aportes y por discutir mis dudas siempre que lo necesité.

A todos mis compañeros de oficinas por su amistad, comprensión y aliento.

A Flor R., Lili F., Ale H., Ali M. y Paula M. por su alegría y ayuda de todos los días. Fueron indispensables para mí.

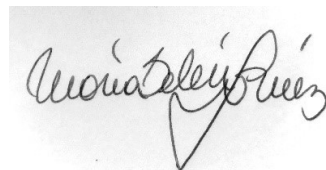
A Luis H., Juan F., Julian B. y Gisele A. por su valiosísima asistencia en las labores técnicas.

A todos los integrantes de las Cátedras de Producción Vegetal y Cerealicultura y Cultivos Industriales por fomentar en mí y en los demás tesisistas la búsqueda genuina del conocimiento en un ambiente de trabajo agradable.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por la financiación de los proyectos en los que participé.

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. María Belén Gómez

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Presentaciones en congresos internacionales

Gómez, M.B.; Curti, R.; Bertero, D. (2016). Determinants of grain weight and water relations in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd). 7th International Crop Science Congress. 14 al 19 de agosto de 2016. Beijing, China. Póster.

Gómez, M.B.; Cresta, A.; Bertero, D. (2013). Efecto de fechas de siembra y genotipos sobre el peso de grano final en quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). II Workshop internacional de ecofisiología de cultivos aplicada al mejoramiento vegetal. 26 y 27 de agosto de 2013. Mar del Plata, Argentina. Póster.

Gómez, M.B.; Cresta, A.; Serrago, R.; Bertero, D. (2013). Efecto de la relación fuente-destino a comienzos del llenado de grano en 2 genotipos de quínoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). II Workshop internacional de ecofisiología de cultivos aplicada al mejoramiento vegetal. 26 y 27 de agosto de 2013. Mar del Plata, Argentina. Póster.

Gómez, M.B.; Cresta, A.; Bertero, D. (2013). Efecto de fechas de siembra y genotipos sobre el peso final de semillas en cultivares de quinua adaptados a ambientes templados. IV Congreso Mundial de la Quinoa y I Simposio Internacional de Granos Andinos. 8 al 12 de julio de 2013, Ibarra, Ecuador. Conferencia.

ÍNDICE GENERAL

Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Declaración	v
Publicaciones derivadas de la tesis	vi
Índice general	vii
Índice de cuadros	xii
Índice de figuras	xiv
Abreviaturas	xx
Resumen	xxii
Abstract	xxiii
Capítulo 1	1
Introducción general	1
1.1. INTRODUCCION	2
1.1.1. Presentación del cultivo de quínoa	2
1.1.2. Distribución geográfica y contexto mundial	3
1.1.3. Rendimiento del cultivo	4
1.1.4. Desarrollo y acumulación de biomasa en grano	5
1.1.5. Asociaciones entre el peso del grano y la relación fuente-destino	7
1.1.6. Dinámica y relaciones hídricas durante el llenado de los granos	9

1.2. OBJETIVOS	10
1.2.1. Objetivo general	10
1.2.2. Objetivos específicos	10
1.3. HIPOTESIS	11
Capítulo 2	12
Experimentos y tratamientos	12
2.1. INTRODUCCION	13
2.2. DESCRIPCION DE LOS TRATAMIENTOS	13
2.2.1. Genotipos	13
2.2.2. Ambientes explorados	14
2.2.3. Descripción de los tratamientos de manipulación en la relación fuente-destino	14
2.3. MEDICIONES Y CÁLCULOS	14
Capítulo 3	19
Generación de biomasa y rendimiento en grano en genotipos de quínoa expuestos a diferentes condiciones ambientales	19
3.1. INTRODUCCIÓN	20
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS	22
3.2.1. Introducción	22
3.2.2. Diseño experimental y análisis estadístico	22

3.3. RESULTADOS	23
3.3.1. Condiciones de crecimiento y fenología	23
3.3.2. Biomasa aérea final, rendimiento en grano, sus componentes numéricos e índice de cosecha.	26
3.3.3. Área foliar verde	30
3.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación	30
3.3.5. Producción de biomasa y tasa de crecimiento del cultivo	32
3.3.6. Número de granos y crecimiento del cultivo alrededor de floración y durante el llenado de los granos	35
3.4 DISCUSIÓN	36
3.5 CONCLUSION	41
Capítulo 4	42
Determinantes del peso de grano y relaciones hídricas en granos de quínoa (<i>Chenopodium quínoa</i> Willd.)	42
4.1. INTRODUCCIÓN	43
4.2. MATERIALES Y MÉTODOS	46
4.2.1. Introducción	46
4.2.2. Análisis estadístico.	46
4.3. RESULTADOS	47
4.3.1. Peso de grano y sus determinantes	47

4.3.2. Condiciones ambientales durante el llenado de grano y su asociación con la determinación del peso de granos _____	49
4.3.3. Relaciones fuente-destino, consumo aparente de carbohidratos solubles en los tallos y PG _____	51
4.3.4. Peso de grano y dinámica hídrica _____	53
4.3.5. Relación entre la evolución del contenido de agua y la acumulación de biomasa en los granos _____	57
4.4. DISCUSIÓN _____	59
4.5. CONCLUSIONES _____	64
Capítulo 5 _____	66
Respuesta del peso de los granos a manipulaciones en la relación fuente-destino durante el llenado de granos en quínoa (<i>Chenopodium quínoa</i> Willd.) _____	66
5.1. INTRODUCCIÓN _____	67
5.2. MATERIALES Y MÉTODOS _____	69
5.2.1. Introducción _____	69
5.2.2. Análisis estadístico _____	69
5.3. RESULTADOS _____	70
5.3.1. Efecto de los tratamientos sobre la biomasa aérea, el rendimiento, sus componentes numéricos y la partición reproductiva. _____	70
5.3.2. Efecto sobre el patrón de llenado de los granos y el PG del tercio medio ____	72
5.3.3. Efecto de los tratamientos sobre el MCAG, DMCAG, TAA y TPA _____	76

5.3.4. Efecto de los tratamientos sobre la humedad del grano a madurez fisiológica	78
5.3.5. Impacto de las modificaciones en las relaciones fuente-destino sobre el PG	79
5.3.6. Consumo aparente de carbohidratos solubles en el tallo	80
5.4. DISCUSIÓN	82
5.5. CONCLUSIONES	85
Capítulo 6	87
Discusión general	87
6.1. INTRODUCCION	88
6.2. CONTEXTO DE LA PROBLEMÁTICA ABORDADA	88
6.3. ESQUEMA GENERAL Y CONTRASTE DE LAS HIPOTESIS	88
6.4. CONTRIBUCION AL AVANCE DEL CONOCIMIENTO	91
6.5. APLICACION	94
6.6. NUEVOS INTERROGANTES Y FUTURAS LINEAS DE INVESTIGACION	95
6.6.1. Validación a campo de las relaciones funcionales encontradas	95
6.6.2. Efecto de la temperatura nocturna y/o diurna. Rango de temperatura.	95
6.6.3. Validación a campo del porcentaje de humedad a madurez fisiológica.	96
Bibliografía	97

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Fechas de siembra y lugar de crecimiento para cada ambiente.	13
Cuadro 3.1. Duración de ciclo expresada en días desde emergencia, temperatura promedio y radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (RFA_{INC}) promedio explorada por los cultivos durante su ciclo. A2 corresponde a la siembra a campo del 27 de septiembre, A4 a la siembra a campo del 14 de noviembre, A1 a la siembra bajo invernáculo del 17 julio y A3 a la siembra bajo invernáculo del 2 de noviembre. Los diferentes análisis estadísticos fueron detallados en la sección materiales y métodos del presente capítulo.	24
Cuadro 3.2. Biomasa aérea total (BAT), rendimiento en grano (RGC), número de granos (NG), peso de grano (PG) e índices de cosecha (IC) para todos los ambientes explorados. Los diferentes análisis estadísticos fueron detallados en la sección materiales y métodos del presente capítulo.	27
Cuadro 4.1. Temperatura media, radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (RFA_{INC}), radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFA_{ACUM}) y fotoperíodo medio durante el llenado de los granos (Fp) para cada ambiente y genotipo desde el comienzo del llenado efectivo hasta madurez fisiológica.	46
Cuadro 4.2. Peso de granos (PG), tasa de llenado efectivo (T_{LLEG}), duración del llenado (D_{LLEG}), y máximo contenido de agua (MCAG). Los valores corresponden a la media de tres repeticiones, salvo para Co-407 en el ambiente 1 ($n = 2$). Los análisis de los efectos ambientales, genotípicos y su interacción fueron detallados en la sección Materiales y Métodos del Capítulo 3.	48
Cuadro 5.1. Descripción de ambientes y tratamientos de RFD..	70
Cuadro 5.2. Biomasa área total (BAT [$g\ m^{-2}$]), rendimiento en grano (RGC [$g\ m^{-2}$]), número de granos (NG [m^{-2}]), peso de granos (PG [$mg\ grano^{-1}$]), partición reproductiva (PR) e índice de cosecha (IC) para los tres genotipos en A1.	71
Cuadro 5.3. Biomasa área total (BAT [$g\ m^{-2}$]), rendimiento en grano (RGC [$g\ m^{-2}$]), número de granos (NG [m^{-2}]), peso de granos (PG [$mg\ grano^{-1}$]), partición reproductiva (PR) e índice de cosecha (IC) para los tres genotipos en A3.	72
Cuadro 5.4. Peso de grano final estimados a partir del ajuste de modelos bi-lineales a la relación entre PG y tiempo desde anthesis para granos correspondientes al tercio medio de la panoja (PG), tasa de llenado de los granos (T_{LLEG}), duración de llenado efectivo de los granos (D_{LLEG}), máximo contenido de agua alcanzado (MCAG), días desde comienzos de llenado efectivo hasta alcanzar el máximo CAG (D_{MCAG}), tasa de pérdida de agua (TPA), tasa de acumulación de agua (TAA) y relación fuente-destino (RFD) para todos los genotipos en el ambiente A1. Los valores indican el promedio de los parámetros de los modelos bi-lineales (Ecs.[2.1 y 2.6]) ajustados a cada repetición.	73
Cuadro 5.5. Peso de grano final estimados a partir del ajuste de modelos bi-lineales a la relación entre PG y tiempo desde anthesis para granos correspondientes al tercio medio de la panoja (PG), tasa de llenado de los granos (T_{LLEG}), duración de llenado	74

efectivo de los granos (D_{LLEG}), máximo contenido de agua alcanzado (MCAG), días desde comienzos de llenado efectivo hasta alcanzar el máximo CAG (D_{MCAG}), tasa de pérdida de agua (TPA), tasa de acumulación de agua (TAA) y relación fuente-destino (RFD) para todos los genotipos en el ambiente A3. Los valores indican el promedio de los parámetros de los modelos bi-lineales (Ecs.[2.1 y 2.6]) ajustados a cada repetición.

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.1.** Distribución mundial de hectáreas sembradas destinadas al cultivo de quínoa (Bazile, 2013). 4
- Figura 1.2.** Representación esquemática de la evolución del peso seco de los granos en función de los días desde floración o el tiempo térmico desde floración. Adaptado de Kermode y Bewley, 1985. Los símbolos corresponden a los diferentes muestreos a lo largo del llenado de los granos. MF, indica el momento del cese de acumulación de biomasa en los granos, conocido como madurez fisiológica. 6
- Figura 1.3.** Relación entre el peso de grano y el nivel de asimilados disponibles. Las diferentes cajas indican diferentes situaciones en las que pueden crecer los granos. A cultivos limitados por fuente, B cultivos co-limitados por fuente y destinos y C cultivos limitados por destinos. Adaptado de Jenner et al., 1991. 8
- Figura 3.1.** Temperatura media del aire (línea punteada) y radiación fotosintéticamente activa incidente (línea entera) durante el ciclo de los cultivos. Las líneas horizontales indican la duración de ciclo de los cultivos en cada ambiente. A2 corresponde a la siembra a campo del 27 de septiembre, A4 a la siembra a campo del 14 de noviembre, A1 a la siembra bajo invernáculo del 17 julio y A3 a la siembra bajo invernáculo del 2 de noviembre. Para A2 y A4 los valores de temperatura y radiación fueron registrados por una estación meteorológica ubicada a 50 metros de las parcelas experimentales. Los datos de temperatura media del aire correspondientes a A1 y A3 fueron registrados por sensores de temperatura ubicados dentro de los invernáculos. En A1 los valores de radiación registrados en la estación meteorológica próxima al experimento fueron afectados por los valores calculados de intercepción del polietileno (ca. 20 %); mientras que para A3 los valores de radiación fueron registrados por una central meteorológica ubicada dentro del invernáculo. 25
- Figura 3.2.** Relación entre el rendimiento en grano, (a) la biomasa aérea total y (b) el número de granos fijados. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. La línea entera corresponde a la regresión lineal del conjunto de datos. Cada punto corresponde al promedio del genotipo y ambiente. 29
- Figura 3.3.** Relación entre índice de cosecha, (a) la biomasa aérea total y (b) la biomasa de tallos final a cosecha. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. La línea entera corresponde a la regresión lineal del conjunto de datos. Cada punto corresponde al promedio del genotipo y ambiente. 29
- Figura 3.4.** Índice de área foliar (IAF) en función de los días desde emergencia para los diferentes genotipos y ambientes. Círculos corresponden a NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. Las líneas punteadas indican 31

los IAF críticos según Ruiz y Bertero (2008). Las flechas en las figuras indican los momentos de fin de antesis.

Figura 3.5. Relación entre la acumulación de biomasa y la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada desde inicio de antesis a madurez fisiológica en los tres genotipos. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, y negros a A4. Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas rectas corresponden a las regresiones lineales de cada ambiente y genotipo. 31

Figura 3.6. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y la temperatura promedio del ciclo. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio de temperaturas registradas en cada ambiente y al valor de EUR estimada en la Figura 3.5. 32

Figura 3.7. Relación entre (a) biomasa aérea y (b) tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo comprendido entre emergencia y cosecha. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio y sus desvíos estándar. La línea entera corresponde a la regresión lineal aplicada al conjunto de datos a excepción de la figura (b) donde los símbolos vacíos correspondientes a A1 no están considerados en la regresión. 33

Figura 3.8. Relación entre tasa de crecimiento del cultivo y: (a) la radiación fotosintéticamente activa interceptada promedio diaria, (b) la eficiencia en el uso de la radiación. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio y sus desvíos estándar. Las líneas enteras corresponden a las regresiones lineales del conjunto de datos. Relación entre la biomasa aérea y la Tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo comprendido entre emergencia y cosecha. 34

Figura 3.9. Relación entre tasa de crecimiento del cultivo y la temperatura promedio del ciclo. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio y sus desvíos estándar. Las líneas enteras corresponden a la regresión lineal del conjunto de datos. 34

Figura 3.10. Relación entre el crecimiento durante el período comprendido entre fin de antesis y madurez fisiológica y el número de granos. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Los asteriscos son datos provenientes de ensayos con diferentes densidad y fechas de siembra (Bertero y Ruiz, 2008). Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. La línea punteada corresponde a la regresión lineal de todos los genotipos en los 4 ambientes analizados en esta tesis. La línea entera indica una función bi-lineal plateau ajustada al conjunto de datos. 36

Figura 3.11. Mapa de las últimas heladas agrometeorológicas en función de la ocurrencia temporal de las mismas en la República Argentina. Fuente, Ciag 2018 FAUBA. 38

Figura 4.1. Relación entre el peso de los granos y (a) la tasa de llenado y (b) la duración de llenado efectivo para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos claro), A2 (símbolos grises claro) A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. La línea continua en (a) representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos. 49

Figura 4.2. Relación entre el peso de los granos (a); la tasa de llenado efectivo de los granos (b), y la duración de llenado efectivo (c) con la temperatura media durante el llenado de grano para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. Las líneas continuas representan los modelos lineales ajustados al conjunto de datos. 50

Figura 4.3. Relación entre el peso de los granos y la relación fuente-destino durante el llenado de los granos (RFD_{FA-MF}) para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. La línea continua representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos. La línea punteada indica la relación 1:1 entre ambas variables. 51

Figura 4.4. Evolución de los carbohidratos solubles en los tallos (CSA , $g\ m^{-2}$) en función de los días desde inicio de anthesis para el genotipo NL-6 en los ambientes A1 (símbolos vacíos) y A4 (símbolos negros). Las flechas indican comienzos de llenado y cosecha estimados a partir del ajuste del modelo bi-lineal de los muestreos de los granos durante el llenado de los granos. 52

Figura 4.5. Relación entre la retranslocación aparente, producto de la diferencia entre PG y RFD_{FA-MF} , y el consumo aparente de carbohidratos solubles en el tallo para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa una repetición. La línea continua representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos. 53

Figura 4.6. Relación entre el peso de los granos (a), la tasa de llenado (b) y: el máximo contenido de agua de los granos para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. Las líneas continuas representan los 54

modelos lineales ajustados al conjunto de datos. El peso de grano y la tasa de llenado se estimaron mediante un modelo bi-lineal con un plateau (ecs. [2.5-2.6]). El máximo contenido de agua de los granos se calculó a través de un modelo bi-lineal (ecs.[2.3-2.4]).

Figura 4.7. Relación entre el máximo contenido de agua alcanzado en los granos y la temperatura media durante el llenado efectivo de los granos para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro) y A4 (símbolos negros) en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. La línea continua representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos. 55

Figura 4.8. Evolución del peso y el contenido de agua en grano en función de los días desde el comienzo del llenado efectivo para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medido de tres repeticiones. Las líneas representan los modelos bi-lineales ajustados a cada tratamiento (ecs. [2.4-2.6]). Las flechas indican el momento de madurez fisiológica y aquel en que se alcanza el máximo contenido de agua de los granos, en la evolución de peso de grano y el contenido de agua, respectivamente. 56

Figura 4.9. Relación entre el máximo contenido de agua de los granos y la tasa de acumulación de agua de los granos (a) y entre la tasa de pérdida de agua y el máximo contenido de agua de los granos (b) para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro) A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. Las líneas continuas representan los modelos lineales ajustados al conjunto de datos. Los valores graficados corresponden a los parámetros [h y j] de los modelos bi-lineales ajustados a cada repetición (ecs.[2.4-2.6]). 57

Figura 4.10. Relación entre el máximo contenido relativo de agua y el peso de grano relativo para (a) los 3 genotipos de quínoa (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados] en todos los ambientes explorados de granos correspondientes al tercio medio de las panojas, y para (b) de los pesos de grano de diferentes posiciones de la panoja (apical [rombos llenos] y del tercio medio [rombos vacíos]) en los ambientes A1 y A3. Las líneas indican los modelos bi-lineales (ecs. [2.4-2.5]) ajustados al conjunto de datos, excluidos los valores por encima de 0,7 del peso de grano relativo en cada condición. Cada punto corresponde a una repetición. Los insertos corresponden a los parámetros del modelo y su error estándar. 58

Figura 4.11. Relación entre la humedad de los granos en desarrollo y (a) el peso final relativo de granos correspondientes al tercio medio de la panoja para todos los ambientes explorados y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 59

[círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]) y (b) los granos correspondientes al tercio medio (rombos vacíos) y apicales (rombos llenos) de las panojas de los tres genotipos en los ambientes A1 y A3. En (a), la línea muestra la función bi-lineal (ecs. [4.3-4.4]) ajustada a todos los datos, ya que no hay diferencias significativas entre los diferentes ajustes de los 3 genotipos ($p=0,21$). En (b), la línea muestra la función bi-lineal ajustada a todos los datos diferenciando entre posiciones de panoja, ya que no hay diferencias significativas entre las diferentes posiciones ($p=0,33$). Los insertos corresponden a los parámetros del modelo y su error estándar.

Figura 4.12. Modelo hipotético del efecto del PG ante aumentos en las temperaturas promedio durante el llenado de los granos. En gris se hayan las temperaturas experimentas por Lescaj, (2014), mientras que en rosa el rango de temperaturas exploradas en esta tesis. La línea punteada indica la posible variación entre genotipos en la sensibilidad del PG a la temperatura. 62

Figura 5.1. Peso promedio de la panoja en función de los pesos estimados a partir del ajuste de modelos bi-lineales a la relación entre PG y tiempo desde antesis para granos correspondientes al tercio medio de la panoja. La línea punteada representa la asociación 1:1. Los puntos corresponden a los datos pertenecientes a todos los tratamientos en los A1 y A3. La ecuación corresponde a la regresión lineal del conjunto de datos. 73

Figura 5.2. Evolución del peso individual de grano durante el llenado efectivo para todos los genotipos. Símbolos vacíos corresponden a granos provenientes de $T_{CONTROL}$, grises a T_{FLORES} , y negros al T_{HOJAS} . Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas corresponden a los modelos bi-lineales ajustados al conjunto de datos. Líneas punteadas al $T_{CONTROL}$, grises a T_{FLORES} y enteras a T_{HOJAS} . 76

Figura 5.3. Peso de los granos en función de la duración del llenado efectivo. Símbolos vacíos corresponden al $T_{CONTROL}$, grises al T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS} . Círculos al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Las líneas corresponden a las regresiones lineales T_{FLORES} y T_{HOJAS} . La regresión lineal para $T_{CONTROL}$ no fue significativa. 76

Figura 5.4. Relación entre el peso individual de los granos y su máximo contenido de agua. Símbolos vacíos corresponden a los tratamientos $T_{CONTROL}$, grises a T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS} . Cada punto corresponde a una repetición. La línea punteada corresponde a la asociación lineal de los $T_{CONTROL}$ y T_{FLORES} ($r^2=0,69$; $p<0,0001$) y la línea entera corresponde a la asociación lineal del T_{HOJAS} ($r^2=0,69$; $p<0,0001$). Las diferencias en la ordenada al origen entre ambas regresiones lineales fueron altamente significativas ($p<0,0001$), no así entre las pendientes ($p=0,12$). 77

Figura 5.5. Evolución del contenido de agua de los granos en función de los días desde comienzo de llenado efectivo para el genotipo 2-Want en A1. Símbolos vacíos corresponden a los tratamientos controles, grises a T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS} . Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas representan los 78

modelos bi-lineales ajustados a cada tratamiento (ecs. [2.3-2.4]). La línea entera corresponde a T_{CONTROL}, punteada a T_{HOJAS} y gris a T_{FLORES}.

Figura 5.6. Evolución del peso individual de los granos relativo y el contenido de agua de los granos durante el llenado efectivo para todos los genotipos y tratamientos. Símbolos vacíos corresponden a los tratamientos controles, grises T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS}. Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas indican los modelos bi-lineales (ecs. [2.3-2.6]) ajustados al conjunto de datos. Las flechas indican la humedad de grano a madurez fisiológica (estabilización del peso de grano). Flecha punteada corresponde al conjunto de datos de T_{CONTROL} y T_{FLORES}, flecha entera al conjunto de datos correspondiente al T_{HOJAS}. 79

Figura 5.7. Cambio relativo promedio de los pesos de grano respecto al T_{CONTROL} en función del cambio relativo promedio en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado de los granos (RFD post antesis). Símbolos grises claro corresponden a T_{HOJAS} del A1, grises oscuros a T_{HOJAS} del A3, rosas a T_{FLORES} del A1, naranjas a T_{FLORES} del A3. Círculos corresponden a NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. La línea punteada indica la relación 1:1 entre ambas variables. 80

Figura 5.8. Consumo aparente de CSA (carbohidratos solubles en agua de los tallos) en mg por grano fijado, para los distintos genotipos, en los ambientes A1 y A3. Barras vacías indican los T_{CONTROL}, grises los T_{FLORES} y negras los T_{HOJAS}. Las líneas indican el error estándar de cada tratamiento. 81

Figura 5.9. Porcentaje de peso seco de los granos proveniente del consumo aparente de carbohidratos solubles en agua de los tallos (CSA) para los distintos genotipos, en los ambientes A1 y A3. Barras vacías indican los T_{CONTROL}, grises los T_{FLORES} y negras los T_{HOJAS}. Las líneas indican el error estándar de cada tratamiento. 82

Figura 6.1. Resumen de los hallazgos más destacados de esta tesis, los cuales amplían el conocimiento actual acerca de la fisiología del llenado de granos en quínoa. 94

ABREVIATURAS

A1: ambiente correspondiente a la fecha de siembra de julio y lugar de crecimiento en invernáculo.

A2: ambiente correspondiente a la fecha de siembra de septiembre y lugar de crecimiento a campo.

A3: ambiente correspondiente a la fecha de siembra de noviembre y lugar de crecimiento en invernáculo.

A4: ambiente correspondiente a la fecha de siembra de noviembre y lugar de crecimiento a campo.

BAT: biomasa aérea total.

CAG: contenido de agua en los granos.

CSA: carbohidratos solubles en agua.

DLLEG: duración del llenado de los granos.

DMCAG: días a máximo contenido de agua en los granos.

EUR: eficiencia en el uso de la radiación.

FA: fin de antesis.

G: genotipo.

GxA: interacción genotipo por ambiente.

IA: inicio de antesis.

IAF: índice de área foliar.

IAFC: índice de área foliar crítico.

IAF_{IA}: índice de área foliar a inicio de antesis.

IAF_{FA}: índice de área foliar a fin de antesis.

IC: índice de cosecha.

MCAG: máximo contenido de agua en los granos.

MF: madurez fisiológica.

MDS: mínima diferencia significativa.

NG: número de granos.

PC: período crítico.

PG: peso de grano.

RFA: radiación fotosintéticamente activa.

RFA_{INC}: radiación fotosintéticamente activa incidente.

RFA_{INT}: radiación fotosintéticamente activa interceptada.

RFD: relación fuente-destino.

RFD_{FA-MF}: relación fuente-destino durante el periodo comprendido entre fin de antesis y madurez fisiológica.

RFD_{IA-FA}: relación fuente-destino durante floración.

RGC: rendimiento en grano del cultivo.

TAA: tasa de acumulación de agua.

TCC: tasa de crecimiento del cultivo.

TPA: tasa de pérdida de agua.

TLLEG: tasa efectiva de llenado de los granos.

T_{CONTROL}: tratamiento control.

T_{FLORES}: tratamiento flores.

T_{HOJAS}: tratamiento hojas.

RESUMEN

Quínoa es un cultivo que ha llamado notablemente la atención debido a sus características nutricionales y tolerancia a diversas condiciones agro meteorológicas. A raíz del incremento de la población mundial es necesario identificar plantas tolerantes a estreses abióticos y con alto valor nutricional. En este contexto, el cultivo de quínoa aparece como un posible protagonista en orden a mantener la seguridad alimentaria. El objetivo principal de esta tesis fue analizar los determinantes fisiológicos del rendimiento y sus componentes numéricos con especial énfasis en la determinación del peso de grano. Para ello, se sembraron 3 genotipos bajo 4 ambientes explorados producto de la combinación de fechas de siembra y lugar de crecimiento de las plantas (campo o invernáculo). Con el objetivo de modificar la relación fuente-destino (RFD) postantesis se sumaron dos tratamientos (raleo de flores y defoliado completo) en 2 ambientes. Los ambientes correspondientes a siembras de primavera favorecieron los rendimientos. El componente que explicó la variación en los mismos fue el número de granos. La biomasa generada se asoció a los rendimientos alcanzados y fue producto de mayores aumentos relativos en la tasa de crecimiento que aumentos en la duración con el retraso en el ambiente explorado. Los tratamientos RFD impuestos a comienzos del llenado de los granos afectaron el número de granos establecidos, indicando que esta variable aún es sensible a la oferta de recursos en esta etapa. El peso de grano mostró la capacidad de responder tanto a aumentos como a disminuciones de la RFD, aunque los cambios observados en este rasgo fueron menores en relación a aquellos en la RFD y dependieron a su vez del ambiente explorado, el cual determinó una mayor limitación por fuente en ambientes tempranos y por destinos en ambientes tardíos. De las variables climáticas, la temperatura durante el llenado fue un determinante central en las variaciones del peso de los granos alcanzados. La implicancia práctica de estos resultados, radica en la decisión y elección del ambiente, evitando las altas temperaturas durante el llenado en aquellas situaciones donde se priorice el tamaño de los granos como atributo de calidad comercial. Desde el punto de vista del mejoramiento, los programas deberían enfocarse en incrementar la fuente (actual o vía reservas) en ambientes tempranos favoreciendo la calidad comercial y rendimiento de estos genotipos adaptados a climas templados caracterizados por tener menores peso de grano; y la partición reproductiva a través de un mayor número de grano para ambientes tardíos. Por último, la dinámica de humedad y la acumulación de materia seca en los granos de quínoa están consistentemente relacionadas, alcanzando el grano la madurez fisiológica con 42 % de humedad, salvo bajo condiciones de estrés severo (defoliaciones) donde este porcentaje aumentó levemente a 44 %.

Palabras claves: fecha de siembra, relación fuente-destino, rendimiento, temperatura.

ABSTRACT

Quínoa is a crop, which has attracted a lot of attention because of its nutritional characteristics and low input requirements. Due to world population growth, it is necessary to identify plants tolerant to abiotic stresses and with high nutritional value. The cultivation of quínoa appears to perform a possible leading role in order to maintain food security. The main objective of this thesis was to analyze the physiological determinants of the yield and its numerical components with special emphasis on the grain weight determination. For this, three genotypes were planted under four environments, as a result of the combination of sowing dates and growth places (field or open greenhouse). In order to modify the post-anthesis source/sink relationship (SSR), two treatments were added (flower thinning and complete plant defoliation) under two environments. Early spring sowing favored yields and the grain number indicated such yields. Generated biomass was associated to the yield reached and was the result of greater increases in growth rate than duration increases with the delay in sowing. Source/sink treatments imposed at the beginning of the grain filling stage affected the grain number, thus showing this variable is still susceptible to the resources at this stage. The grain weight showed the capacity of response either to increases or decreases of the SSR, even though the noted changes in this respect were minor in relation to those in the SSR and, in turn, dependant on the explored environment (sowing date); which determined a biggest sink limitation in early sowing and source limitation in late sowing. In relation to the climate variable, temperature during the grain filling stage represented a crucial factor in the variations of grain weight reached. The practical effect of these results lies in the determination and selection of the sowing date, avoiding high temperatures at the filling stage in such circumstances when grain size is prioritized as a commercial quality feature. From the perspective of improvement, schemes should be focused on the increase of source (current or reserved) in early sowing dates, favoring commercial quality and yield of these genotypes adapted to temperate environments characterized by having lower grain weight, and increase the reproductive partition through a greater grain number for late dates. In last, the dynamics between water concentration and dry matter accumulation are consistently connected, showing that the grain reaches physiological maturity when under 42% humidity, except under stress conditions (defoliations) when such percentage increases to 44%.

Key words: sowing date, source-sink relationship, yield, temperature.

CAPÍTULO 1

Introducción general

1.1. INTRODUCCION

1.1.1. Presentación del cultivo de quínoa

La quínoa es una especie dicotiledónea anual estival nativa de Sudamérica perteneciente al género *Chenopodium* (Chenopodiaceae) el cual incluye más de 150 especies en su mayoría plantas herbáceas anuales que ocupan grandes áreas de América, Asia y Europa. Su morfología puede ser muy variable, dependiendo del genotipo y las condiciones ambientales, pueden alcanzar diferentes alturas desde el metro hasta los 3 metros. El tallo central puede presentar diferentes hábitos de crecimiento, los cuales pueden ser simple o ramificados dependiendo del genotipo y la densidad de siembra. Las hojas son alternas y presentan polimorfismo; las hojas apicales son lanceoladas y las del centro y base son romboidales (Tapia, 1979). La inflorescencia es en una panoja, e incluye desde la cima de la planta hasta las axilas de las hojas inferiores, pudiendo ser amarantiforme o glomerulada. Las flores son pequeñas y carecen de pétalos (sésiles) pudiendo ser hermafroditas, pistiladas o androsteriles. Las flores permanecen abiertas por un período que varía de 5 a 7 días, al no abrirse simultáneamente la planta presenta un periodo extendido de antesis entre 10 a 15 días (Mujica, 1992). El fruto es un aquenio indehiscente, que comprende perigonio, pericarpio y episperma (Risi y Galwey, 1984) que puede ser cónico, cilíndrico o elipsoidal, con saponinas concentradas en el pericarpio. El tamaño y el color de la semilla son variables, yendo del marrón claro, rojo o negro (Mujica, 1992). Respecto de la fenología, el cultivo de quínoa presenta fases fenológicas bien definidas, Bertero y Ruiz, (2008) han propuesto la siguiente escala de desarrollo basada en caracteres externos (no destructiva) donde se distinguen 4 fases: emergencia-yema floral visible, yema floral visible-antesis, antesis-fin de floración y fin de floración-madurez.

Originaria de la región andina de Sudamérica, la quínoa constituyó uno de los principales alimentos de los Incas y de las primeras culturas andinas, por las que fue domesticada hace miles de años. El atractivo de este cultivo tanto para las antiguas civilizaciones como para los consumidores contemporáneos está dado por la excelente calidad del grano. Estos se utilizan para consumo humano en forma equivalente a los cereales y tienen un alto valor nutritivo asociado a un excelente balance de aminoácidos, superior al de los cereales y leguminosas, además de contar con un alto contenido de lisina, un aminoácido esencial escaso en otros cereales y leguminosas cultivadas (Risi y Galwey, 1991; Ruales y Nair, 1992). Existen varios productos derivados de la quínoa, como insuflados, harinas, fideos, granolas, barras y hasta incluso concentrados proteicos en polvo, etc. Además, están en proceso de ser explotados otros productos más elaborados como es el caso del aceite de quínoa. Por otro lado, el cultivo tiene potencial para ser utilizado como alimento para ganadería con el objetivo de mejorar el balance de aminoácidos en la dieta de los animales (Jacobsen, 2003). La no presencia de gluten en la harina de quínoa constituye además una característica deseable para el consumo por personas celíacas. En comparación con el trigo, arroz y maíz, la quínoa presenta mayores valores promedio de proteína, grasas y cenizas (Rojas *et al.*, 2010). A diferencia de estos, que han tenido un amplio desarrollo industrial y tecnológico, en quínoa aún no ha sido aprovechado íntegramente todos sus posibles usos y derivados, ya sea en industria química, cosmética y/o farmacéutica. Sin embargo, ante la creciente demanda global de identificar cultivos que tengan el potencial de producir alimentos de calidad, se está impulsando el desarrollo de investigaciones focalizadas en la búsqueda de mejoras tecnológicas para aumentar la productividad y calidad en quínoa (Curti *et al.*, 2018). Esto impulsaría el aumento de su producción y el acceso a este alimento de gran

valor nutritivo a sectores de la población con mayores carencias, contribuyendo a disminuir la desnutrición existente en varios países en desarrollo.

El cultivo de quínoa se extiende sobre un rango de casi 50° de latitud, desde el norte de Colombia (5° N) hasta el sur de Chile (47° S; Wilson, 1990) y en un amplio rango altitudinal, desde más de 4000 metros en los altiplanos de Bolivia y Perú hasta el nivel del mar en Chile (Rojas, 1998). Posee características de adaptación a condiciones de déficit hídrico y bajas temperaturas, como las encontradas en los altiplanos de Bolivia, Perú, Chile y el Noroeste Argentino. Por estas características de adaptación a diferentes condiciones agroecológicas se diferencian 5 grandes grupos, llamados “ecotipos” (Tapia *et al.*, 1980). En un primer grupo se encuentran las quínoas de los valles interandinos, de zonas mesotérmicas; en un segundo grupo las quínoas del altiplano que comparten Perú y Bolivia, con ciclo de crecimiento corto; un tercer grupo lo conforman las quínoas de los salares del Sur de Bolivia, halófitas adaptadas a suelos salinos y características por presentar un mayor tamaño de grano; el cuarto grupo las quínoas de las yungas o de clima subtropical; y por último, un quinto grupo, las quínoas del nivel del mar del centro y sur de Chile caracterizadas por presentar granos de menor tamaño comparando con los demás grupos. Las quínoas utilizadas en esta tesis pertenecen al grupo del nivel del mar del centro y sur de Chile.

1.1.2. Distribución geográfica y contexto mundial

Actualmente la producción mundial de quínoa está creciendo y los países con mayor producción son Bolivia, Perú, Estados Unidos, Canadá y Ecuador (FAOSTAT, 2016). La quínoa se cultiva también en Inglaterra, Suecia, Dinamarca, los países bajos, Italia y Francia (Figura 1.1). Asimismo, la producción ha empezado a expandirse hacia el continente asiático como es el caso de India (Bhargava *et al.*, 2006) y Pakistán (Munir, 2011), siguiéndose la misma tendencia en China y Australia. Varios países han llevado su evaluación como un nuevo cultivo, entre ellos países del norte de África y Brasil donde se ha experimentado con el cultivo de quínoa y se han obtenido rendimientos aceptables, incluso más altos que los observados en zonas andinas (Spehar y Santos, 2006). En el caso de nuestro país, además de la producción tradicional en el noroeste (Curti *et al.*, 2012) y con la meta de abastecer la demanda internacional de esta especie, cultivares provenientes del grupo genético de nivel de mar (centro y sur de Chile) pueden ser una opción en sistemas de diversificación productiva de la región pampeana, especialmente en zonas más marginales.



Figura 1.1. Distribución mundial de hectáreas sembradas destinadas al cultivo de quínoa (Bazile, 2013).

Debido a su alta calidad nutritiva, la amplia variabilidad genética existente, su adaptabilidad a condiciones adversas, su bajo costo de producción y su diversidad de formas de utilización (tradicionales e industriales) la FAO determinó que la quínoa representa un cultivo estratégico para contribuir a la soberanía alimentaria (FAO, 2012). A raíz del incremento de la población mundial es necesario identificar plantas tolerantes a estreses abióticos y con alto valor nutricional. En este contexto, el cultivo de quínoa aparece como un posible protagonista en orden de incrementar y mantener la seguridad alimentaria. Sin embargo, la ecofisiología del cultivo de quínoa, relevante para comprender la adaptación de esta especie y como guía para el manejo de su cultivo, aún está lejos de comprenderse.

1.1.3. Rendimiento del cultivo

El rendimiento de los cultivos de grano (RGC) se halla definido por el número de granos (NG) y el peso de los mismos (PG). El NG por unidad de área es el componente que mejor explica las variaciones en el rendimiento. De hecho, el NG es el principal componente en que se enfocaron numerosos programas de mejoramiento y las decisiones de manejo que toman los productores son tendientes a maximizar este componente (Evans, 1993). Sin embargo, una vez fijado el número de granos, variaciones en PG pueden causar aún variaciones en el rendimiento de muchos cultivos de grano (Lothrop *et al.*, 1985; Otegui *et al.*, 1995b; Otegui y Bonhomme, 1998; Andrade *et al.*, 1999 y Borrás *et al.*, 2004). Por ejemplo, en una comparación de híbridos de maíz en distintas condiciones ambientales, a igual NG pudo observarse hasta un 60% de variación en el RGC producto de diferencias en PG (Otegui *et al.*, 1995a). Resultados similares se hallaron en quínoa (*Chenopodium quinoa* Wild.), donde el PG explicó más del 35% de la variabilidad del rendimiento cuando fueron evaluados un rango amplio de condiciones de crecimiento y genotipos (Bertero y Ruiz, 2008).

La importancia del PG en quínoa, además de ser un determinante del rendimiento, es un atributo importante de la calidad comercial.

El NG por unidad de área, expresión numérica del tamaño potencial del destino principal de asimilados durante el llenado, es sensible a condiciones ambientales que limitan la disponibilidad de asimilados durante una fase particular del ciclo, denominado período crítico (PC) (Fischer, 1975). Mejoras en las condiciones ambientales durante el mismo se traducen en mayor NG fijados y condiciones desfavorables lo afectan marcadamente. Dentro de esta fase se observa una relación estrecha y positiva (lineal o curvilínea) entre diferentes maneras de estimar la fuente de asimilados (tasa de crecimiento del cultivo, biomasa generada, radiación interceptada, etc.) y el NG (Egli, 2004 y Andrade *et al.*, 2005). En Quínoa, el período de floración, desde 1^{ra} antesis o inicio de antesis (IA, al menos una flor abierta) hasta fin de antesis (FA, no más flores abiertas en la panoja principal), aparece como el más sensible a factores ambientales para la determinación del rendimiento (Bertero y Ruiz, 2008). Sin embargo, experiencias de manipulación de la oferta de recursos en diferentes momentos del ciclo (a través de sombreos) produjeron caídas en el número de granos y el rendimiento aún en estadios avanzados (Mignone y Bertero, 2006). Esta única evidencia sugeriría que el PC podría extenderse hasta una fase avanzada del llenado de los granos.

Es ampliamente reconocido que el PG depende principalmente de: i) el número de granos establecidos, ii) el tamaño potencial de los mismos y iii) los asimilados disponibles durante el llenado efectivo (Andrade *et al.*, 2005), si bien existen diferencias importantes entre cultivos anuales en la importancia relativa de estos factores. La fuente de asimilados disponibles para el llenado de los granos proviene primero de la actividad fotosintética del cultivo durante el mismo y, en segundo lugar, de las reservas de asimilados acumuladas en estructuras de reservas como los tallos y raíces (Cliquet *et al.*, 1990; Gebbing *et al.*, 1998). Por otra parte, si bien se acepta que el PG se determina luego de floración, condiciones previas a floración pueden afectar el peso final del grano, impactando sobre su tamaño potencial vía efectos sobre el tamaño y peso de los carpelos (como en trigo, Calderini *et al.*, 1999a) o del pericarpio (como en girasol, Lindström, *et al.*, 2006).

1.1.4. Desarrollo y acumulación de biomasa en grano

La acumulación de biomasa en el grano puede entenderse según un patrón sigmoideo identificando 3 fases (Bewley y Black, 1994). A los efectos de modelizar y cuantificar cada una de ellas es posible asimilar, esquemáticamente, la dinámica del llenado de los granos a un modelo de tipo tri-lineal para establecer la sucesión de las 3 fases mencionadas (Egli, 1998; Gambin *et al.*, 2006) (Figura 1.2). El desarrollo de los granos se inicia por la fase de embriogénesis, que se caracteriza por una alta división mitótica y diferenciación celular. Esta fase, también llamada fase *lag* tiene lugar inmediatamente después de la fecundación del ovario y culmina a los 7-14 días, dependiendo de cada especie. En esta fase queda definido el potencial de crecimiento de los granos a través de la cantidad de células endospermáticas formadas (Kermode, 2003). La acumulación de biomasa (mg grano⁻¹) en la fase *lag* es muy baja, y se caracteriza por una rápida toma de agua (Westgate y Boyer, 1986; Egli, 1990 y Saini y Westgate, 2000). La siguiente fase de crecimiento del grano es la de llenado efectivo. En esta fase comienza la acumulación de biomasa en el grano de forma activa con la consecuente expansión de las células y deposición de las sustancias de reserva. Para el caso particular de los granos de quínoa, el principal componente de reserva es el almidón (Prego *et al.*, 1998). La entrada de agua al grano continúa hasta hacerse máxima en algún momento

que depende de la especie y del genotipo (Egli y TeKrony, 1997; Saini y Westgate, 2000; Borrás *et al.*, 2003; Gambín y Borrás, 2005 y Gambín *et al.*, 2007) para luego declinar junto con la deposición de materia seca. Cuando los granos llegan a su máximo contenido de materia seca cesan la deposición de sustancias de reserva, estando el valor máximo de materia seca asociado a un valor crítico de humedad, variable entre especies y cultivares (Egli y TeKrony, 1997; Gambín y Borrás, 2005 y Rondonani *et al.*, 2009). El momento en que se llega a ese valor crítico de humedad es conocido como madurez fisiológica y a partir de allí comienza la última fase del llenado de grano; caracterizada por la pérdida de humedad hasta el valor de humedad de madurez de cosecha (Figura 1.2; (Kermode y Bewley, 1985)). Así, el PG puede definirse como el producto entre la tasa de acumulación de biomasa en los granos y el tiempo durante el cual esa biomasa se acumula. Este modelo sencillo permite evaluar cómo factores ambientales y/o genéticos afectan el crecimiento de los granos ya sea a través de su tasa de llenado (T_{LLEG} , $\text{mg grano}^{-1} \text{ día}^{-1}$) o la duración del período de llenado (D_{LLEG} , días^{-1}) (Egli, 2004; Borrás *et al.*, 2009). Por ejemplo, variaciones en el peso final de los granos pueden ocurrir porque crecieron a una baja o alta tasa en un período corto o largo (Egli, 2004; Gambin y Borrás, 2005; Borrás *et al.*, 2009). Tanto la T_{LLEG} como la D_{LLEG} , son dependientes de condiciones ambientales y de la potencialidad genética (Egli, 2004).

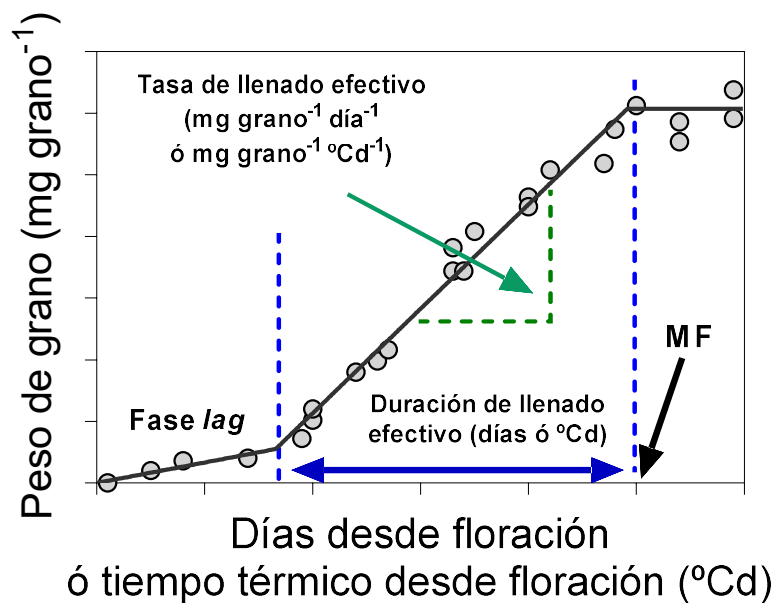


Figura 1.2. Representación esquemática de la evolución del peso seco de los granos en función de los días desde floración o el tiempo térmico desde floración. Adaptado de Kermode y Bewley, 1985. Los símbolos corresponden a los diferentes muestreos a lo largo del llenado de los granos. MF, indica el momento del cese de acumulación de biomasa en los granos, conocido como madurez fisiológica.

El PG final depende de factores genéticos (G), ambientales (A) y de la interacción entre ambos ($G \times A$) (Egli, 1998; Egli, 2004; Borrás *et al.*, 2003; Gambín *et al.*, 2006). Diferencias genotípicas tanto en la T_{LLEG} como en D_{LLEG} fueron encontradas en distintos cultivos de granos. Estas diferencias fueron consistentes entre los distintos años y ambientes estudiados, lo que sugiere regulación genética de ambas (tasa y duración). Asimismo, la T_{LLEG} de cuatro cultivares de soja en dos años de ensayos mostraron estas típicas respuestas, donde

diferencias entre los genotipos son más amplias que las causadas por el ambiente (Egli, 1998). Gambín *et al.*, 2006, encontraron resultados similares en maíz donde las diferencias en la T_{LLEG} de doce híbridos fueron consistentes en dos ambientes diferentes, indicando nuevamente la importante regulación genética sobre este atributo. En quínoa el tamaño de grano, fue evaluado en ocho cultivares de cuatro grupos genotípicos contrastantes (Valle, Altiplano Norte, Altiplano Sur, Nivel del Mar) en 14 ambientes dispersos en tres continentes (Bertero *et al.*, 2004). En el mismo se calculó la contribución relativa de la interacción a la variabilidad en el tamaño de los granos ($G \times A/G$) siendo la relación de 1:1 indicando similar importancia de ambos efectos.

De los factores ambientales, la temperatura es uno de los más estudiados al intentar explicar las variaciones entre localidades y fechas de siembra en PG. Dependiendo de la especie y el rango explorado, los efectos pueden ser *positivos*, en donde aumentos en la temperatura media durante el llenado incrementan la T_{LLEG} de los granos con el consecuente aumento del PG (Cirilo y Andrade, 1996), *negativos*, donde aumentos en la temperatura media del llenado, aún si aumentan la T_{LLEG} disminuye más que proporcionalmente la D_{LLEG} con una disminución del PG final (Chowdhury y Wardlaw, 1978; Ploschuk y Hall, 1995; Sofield *et al.*, 1977) o *neutros*, si los efectos sobre T_{LLEG} y D_{LLEG} se compensan. En quínoa, el efecto de la temperatura pudo ser analizado indirectamente, a partir de datos de la Prueba Americana y europea de Quínoa (Bertero *et al.*, 2004) en que se contaba con datos de temperatura media durante el llenado (rango 10-22°C) y de diámetro máximo de granos para un conjunto de genotipos y localidades. Aunque los genotipos difirieron en su sensibilidad a la temperatura, todos presentaron una asociación negativa entre diámetro y temperatura.

1.1.5. Asociaciones entre el peso del grano y la relación fuente-destino

Una de las contribuciones críticas más importantes a la asociación entre el PG y la relación fuente-destino (RFD) fue realizada por (Borrás *et al.*, 2004) en su revisión de resultados de experimentos para trigo, maíz y soja, los tres cultivos más importantes de la región pampeana. Por una parte, los autores utilizaron una metodología preexistente (la relación entre la variación relativa en el peso y aquella en la disponibilidad de asimilados por grano) para comparar resultados de experimentos que involucraban diferentes genotipos y tratamientos de manipulación de la RFD. Para la interpretación de los resultados observados se utilizó el modelo propuesto por (Jenner *et al.*, 1991) que sugiere una respuesta de saturación del PG ante variaciones en la disponibilidad de asimilados por grano (Figura 1.3). Esta relación general propone que, en el rango inferior de disponibilidad de asimilados, existe una relación lineal y positiva con el PG, lo que se interpreta como una limitación por fuente para la determinación del PG (caso A; Figura 1.3). En el otro extremo de la relación (rango de saturación de la respuesta) los aumentos en el nivel de asimilados no tienen efecto sobre el PG y se considera que tanto el PG como el rendimiento se encuentran limitados por el tamaño de los destinos (caso C; Figura 1.3). Casos intermedios entre estas dos situaciones se consideran co-limitados por fuente y destino (caso B; Figura 1.3). Al comparar estos tres cultivos (trigo, soja y maíz), los autores pudieron establecer más claramente sus diferentes respuestas ante tratamientos que reducen o incrementan la disponibilidad de asimilados en relación a un testigo. En el caso de trigo, el PG es poco afectado ante cambios en la cantidad de fuente producida post-floración, y la principal limitación fue por destinos en todas las condiciones de crecimiento analizadas por Borrás y colaboradores (Borrás *et al.*, 2004). En el cultivo de soja la respuesta es diferente, el PG tiene respuesta tanto a aumentos como a

disminuciones de la fuente por grano durante el llenado, indicando una limitación por fuente en todo el rango explorado. Este comportamiento también fue observado en el cultivo de sorgo (Gambin y Borrás, 2007). En el cultivo de maíz, aunque aumentos en la fuente no crean grandes aumentos de PG, restricciones de asimilados producidos durante post-floración pueden reducirlo dramáticamente. Entre los factores que pueden explicar las diferencias observadas entre estos tres cultivos se pueden mencionar: (i) la capacidad de utilizar reservas acumuladas previamente, entendida como la eficiencia de removilización de carbohidratos solubles en tallo ante variaciones en la fotosíntesis actual para el llenado de los mismos, (ii) la duración del período en que se llega al máximo contenido de agua (mg de agua por grano), lo que condiciona en gran parte al tamaño final de granos y (iii) los niveles de radiación que los cultivos exploran antes y después del comienzo del llenado de granos en cada especie.

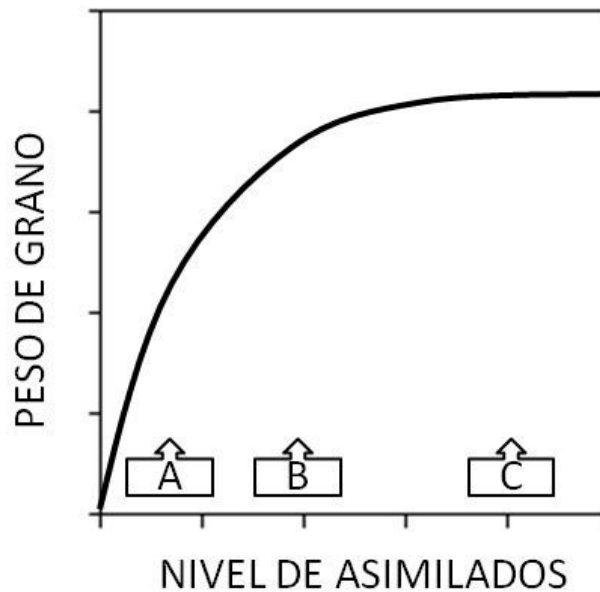


Figura 1.3. Relación entre el peso de grano y el nivel de asimilados disponibles. Las diferentes cajas indican diferentes situaciones en las que pueden crecer los granos. A cultivos limitados por fuente, B cultivos co-limitados por fuente y destinos y C cultivos limitados por destinos. Adaptado de Jenner et al., (1991).

En quínoa, la experiencia previa indica que incrementar la fuente mediante raleo de plantas no modifica significativamente el rendimiento ni el PG, mientras que se requiere una alta remoción de hojas para lograr una caída significativa en el crecimiento durante llenado y PG (López, 2008). En relación a lo antes planteado, quínoa posee una alta estabilidad del peso de granos, la que puede estar asociada a una muy alta plasticidad del número (Sadras, 2007). Por otro lado, parte de la estabilidad del peso podría asociarse a un corto período hasta alcanzar el máximo contenido de agua (ventana de establecimiento de tamaño potencial), alta capacidad de retranslocación de foto-asimilados (Carbohidratos solubles) ante limitaciones de recursos, escasa capacidad de traducir más recursos por grano en granos más grandes y superposición temporal con el período de determinación del número de granos, que llevaría a que cambios en la disponibilidad de recursos modifiquen el número sin impactar la

disponibilidad de recursos por grano. Conocer la respuesta del peso de los granos en quínoa a cambios en la RFD permitiría identificar el tipo de limitación a que están expuestos los cultivos durante el llenado. Las manipulaciones de la RFD que se experimentaron en esta tesis se realizaron en ambientes contrastantes. Para profundizar en estas cuestiones, y mejorar la comprensión de estos aspectos en quínoa, el presente proyecto de tesis utiliza como base 3 genotipos que al parecer crecen con diferente nivel de asimilados disponibles durante el llenado, NL-6, Co-407 y 2-Want. Los 2 primeros genotipos poseen un peso de granos comparativamente mayor con respecto al último. Además, NL-6 presenta una retranslocación aparente de asimilados durante el llenado (Mignone y Bertero, 2006) y Co-407 presenta una asociación negativa entre NG y PG en experimentos conducidos en 2003 (Bertero y Ruiz, 2008), lo que sugiere que estaría limitado por fuente. Con respecto a 2-Want, tiene un alto potencial de rendimiento y una aparente limitación por destinos durante el llenado (López, 2008). Estos antecedentes sugieren que NL-6 y Co-407 son candidatos a poseer limitación por fuente durante el llenado, mientras que 2-Want posiblemente se encuentre más limitado por destinos.

1.1.6. Dinámica y relaciones hídricas durante el llenado de los granos

Como se comentó anteriormente, el contenido hídrico de los granos sufre variaciones durante todo el período de llenado. Durante la fase *lag* comienza una activa acumulación de agua en los granos, y continúa hasta un determinado momento de la fase II (llenado efectivo). El incremento en contenido hídrico refleja el movimiento de agua hacia las células provocando su expansión. Es por ello que cambios en el contenido de agua y volumen en los granos están estrechamente asociados (Egli, 1998). En la segunda fase de acumulación de biomasa, el contenido de agua en los granos llega hasta un valor máximo (MCAG), coincidente con una proporción constante del peso de grano final de aproximadamente 30-35 % en la mayoría de los cultivos y que es alcanzado cercano a la mitad del llenado (Borrás y Westgate, 2006; Gambín *et al.*, 2007), a excepción del cultivo de soja que lo alcanza con el 75-80 % de su peso seco (Egli y TeKrony, 1997; Borrás *et al.*, 2004). Durante toda esta segunda fase, sucede el reemplazo efectivo del contenido de agua por los contenidos de reserva (Saini y Westgate, 2000). Como consecuencia de ese reemplazo y luego de alcanzado el máximo valor de contenido hídrico, tanto el contenido como el porcentaje de humedad de los granos decaen progresivamente. Así, el que la acumulación de agua preceda en el tiempo a la acumulación de materia seca en los granos y que haya una asociación entre estas dos variables, hace que el MCAG se convierta en una importante herramienta para predecir el crecimiento de los mismos. En la bibliografía se encuentran relaciones estrechas entre el MCAG y el peso final de los granos (Egli *et al.*, 1987; Saini y Westgate, 2000; Borrás *et al.*, 2003; Gambín y Borrás, 2005; Rondanini *et al.*, 2007 y Sala *et al.*, 2007). En maíz, cambios en contenido hídrico se asocian a PG vía aumentos en la tasa de llenado de los granos (Borrás *et al.*, 2003). Asimismo, en sorgo existe una asociación positiva entre el MCAG y la tasa de crecimiento de los granos, pero ésta depende de la posición de los granos (apical o basal) en la panoja (Gambín y Borrás, 2005). En quínoa, en un ensayo de manipulación de la RFD en un genotipo cultivado en invernadero, tanto el PG como la duración del llenado efectivo se asociaron estrechamente al máximo contenido hídrico alcanzado (López, 2008). Este proyecto de tesis propone corroborar el uso de las relaciones hídricas de los granos como herramienta para explicar la determinación del peso de los granos y sus componentes (T_{LLEG}

y D_{LLEG}) en quínoa, y su utilidad para comprender los procesos desencadenados por cambios en la cantidad de asimilados disponibles por grano. Con respecto a la dinámica de acumulación de agua, en quínoa el MCAG se alcanza relativamente temprano durante el llenado (~30 % acumulación de materia seca) (López, 2008), indicando una semejanza con las especies de baja plasticidad de PG, como maíz y trigo (Borrás *et al.*, 2004). Esta tesis propone además evaluar si la dinámica temporal de acumulación de agua y su duración relativa (% del peso seco máximo del grano en que se alcanza el máximo contenido de agua por semilla) es afectada por los distintos ambientes y tratamientos de manipulación en la RFD durante el llenado de los granos. Otro objetivo, con todos los datos de los diferentes genotipos y ambientes, es determinar el momento de madurez fisiológica (MF) a partir de datos de humedad de granos. Para esto, se ajustará un modelo donde se determinará el valor crítico de humedad que coincide con el máximo de peso seco de los granos. Este valor crítico, ya ha sido determinado para soja (Fraser *et al.*, 1982), trigo (Schnyder y Baum, 1992; Calderini *et al.*, 2000, Pepler *et al.*, 2006), girasol (Rondanini *et al.*, 2007), maíz (Egli y TeKrony, 1997; Borrás y Westgate, 2006), cebada (Alvarez Prado *et al.*, 2013), colza (Menendez *et al.*, 2019) y ricino (Vallejos *et al.*, 2011) En quínoa no hay datos de ese valor crítico de humedad de los granos y tampoco si dicho valor es independiente de la variación genotípica o ambiental.

1.2. OBJETIVOS

1.2.1. Objetivo general

Estudiar los determinantes fisiológicos del rendimiento en el cultivo de quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.) y sus componentes fisiológicos con especial énfasis en la determinación del PG.

1.2.2. Objetivos específicos

- A) Analizar la determinación del rendimiento y sus componentes numéricos (número y peso de granos) en genotipos contrastantes de quínoa del grupo del nivel del mar expuestos a diferente oferta ambiental de radiación y temperatura.
- B) Analizar la determinación del PG (*i.e.*, T_{LLEG} y D_{LLEG}) de diferentes genotipos de quínoa adaptados a climas templados bajo diferentes ambientes.
- C) Estudiar las relaciones hídricas de los granos como variables explicativas del peso de grano final frente a ambientes, genotipos variables y cambios en la relación fuente-destino (RFD).
- D) Analizar la acumulación de biomasa en granos de quínoa expuestos a diferente oferta ambiental y a cambios en la relación fuente-destino (RFD) aplicados a comienzos del llenado de los granos. Además, comprobar si existen cambios en el número de granos producto de las manipulaciones en la fuente durante el llenado de los granos.

1.3. HIPOTESIS

Hipótesis 1: *“Las distintas condiciones de radiación y temperatura afectarán la duración del ciclo y la capacidad de capturar la RFA, y consecuentemente la producción de biomasa”.* (Objetivo A).

Hipótesis 2: *“Aumentos en la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y/o crecimiento durante el período de fijación de granos, se trasladan en aumentos en el NG fijados. La relación entre ambas variables se reflejará como una asociación lineal, ya que el cultivo de quínoa no posee restricciones morfológicas para fijar más granos debido a la posibilidad de ramificaciones. Los cambios en acumulación de biomasa llevarán al establecimiento de una distinta cantidad de NG m⁻², el componente más importante en la determinación del RGC”.* (Objetivo A).

Hipótesis 3: *“Las diferencias en PG están relacionadas a la temperatura media durante el llenado efectivo. La temperatura reducirá la duración del llenado de granos sin efectos compensatorios sobre la tasa de llenado de los granos”.* (Objetivo B).

Hipótesis 4: *“No existe asociación entre PG y cambios en la fuente por grano durante el llenado efectivo. Esta falta de asociación se explicará por aumentos en la retranslocación de CSA en condiciones de baja fuente inmediata e incrementos en la partición a estructuras no grano durante el llenado en condiciones de mayor fuente inmediata”.* (Objetivo B).

Hipótesis 5: *“El máximo contenido hídrico alcanzado en estadios tempranos del desarrollo de los granos se correlaciona con diferencias en el PG final producto de los diferentes ambientes y genotipos”.* (Objetivo C).

Hipótesis 6: *“Existe una relación robusta entre las dinámicas de acumulación de biomasa del grano y su contenido hídrico, tal que resulta posible identificar un contenido hídrico que coincida con la madurez fisiológica del grano. El cual es independiente del ambiente explorado y del genotipo”. “A su vez, este contenido hídrico no se verá afectado por las diferentes manipulaciones en la relación fuente-destino aplicadas durante el llenado de los granos”* (Objetivo C).

Hipótesis 7: *“Las manipulaciones impuestas luego de FA causan impactos en el NG fijados que amortiguan el efecto de la disminución y/o aumentos de la fuente disponible por grano provocada por los tratamientos. La sensibilidad del período de determinación del NG se extiende más allá de iniciada la etapa del llenado de los granos”.* (Objetivo D).

CAPÍTULO 2

Experimentos y tratamientos

2.1. INTRODUCCION

Tres genotipos de quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.) originarios de Chile (Quínoas del nivel del mar, Bertero *et al.*, 2004) o de líneas seleccionadas a partir de germoplasma de ese origen fueron cultivados en la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires, Argentina (34°25'S, 58°25'O) sobre un suelo franco arcillo limoso (Argiudol Vértico; Soil Survey Staff, 2010) en cuatro fechas de siembra durante tres años consecutivos (2011 a 2013). Inicialmente, los cuatro ambientes explorados tenían por objetivo ser todos a campo con variaciones en las fechas de siembra. Sin embargo, sólo se pudieron lograr dos siembras a campo de las cuatro propuestas. Debido a la acción conjunta de las condiciones climáticas (fuertes precipitaciones) y las características del suelo experimental al momento de establecimiento del cultivo se dificultó la emergencia del cultivo provocando 2 siembras frustradas a campo. Esto llevo a tomar la decisión de realizar las dos siembras restantes bajo de invernáculo para poder asegurar la emergencia del cultivo y poder contar con un mayor rango ambiental. Como consecuencia, los ambientes explorados fueron la combinación de la condición de crecimiento y fecha de siembra (Cuadro 2.1).

Las parcelas fueron sembradas y raleadas a mano dejando una densidad de 50 pl m⁻² con un espaciamiento entre hileras de 0,2 m. El tamaño de las parcelas fue de 6 m², cada una de ellas contaba con 15 surcos de 2 m de largo, aproximadamente. Las parcelas recibieron riego suplementario mediante riego por goteo, el metro superior del perfil del suelo se mantuvo cercano a la capacidad de campo a lo largo de toda la estación de crecimiento de los cultivos en todos los ambientes explorados. Además, las parcelas fueron fertilizadas, a la siembra (20 kg P y 18 kg N ha⁻¹). La dosis de N final fue alcanzada con otra fertilización (completando 100 kg de N ha⁻¹) en el estadio de botón floral (Bertero y Ruiz, 2008). Con el objetivo de prevenir el ataque de insectos y enfermedades, regularmente se aplicaron insecticidas y fungicidas. Las malezas emergidas fueron removidas manualmente.

Cuadro 2.1. Fechas de siembra y lugar de crecimiento para cada ambiente.

Ambiente	Fecha de siembra	Condición de crecimiento
A1	17 jul 2013	Invernáculo
A2	27 sep 2011	Campo
A3	2 nov 2012	Invernáculo
A4	14 nov 2011	Campo

2.2. DESCRIPCION DE LOS TRATAMIENTOS

2.2.1. Genotipos

Los genotipos fueron tres, de ciclo y PG contrastantes. El cultivar de quínoa de ciclo más corto fue NL-6, y el ciclo más largo 2-Want, siendo el de ciclo intermedio Co-407. Los genotipos usados en estos experimentos cubrieron un amplio rango de peso de grano (2 a 3.5 mg grano⁻¹). Estos genotipos, pertenecientes al grupo de quínoas del nivel del mar, se caracterizan por exhibir muy baja o nula sensibilidad al fotoperíodo, lo que las hace adaptables a ambientes templados (Bertero *et al.*, 2004; Bertero *et al.*, 1999).

2.2.2. Ambientes explorados

Los ambientes explorados fueron 4, producto de la combinación de fechas de siembra y lugar de crecimiento. La siembra más temprana fue el 17 de julio bajo invernáculo (A1). La segunda fecha de siembra correspondió al 27 de septiembre, bajo condiciones de campo (A2). Por último, se realizaron 2 fechas en el mes de noviembre, el 2 y 14, sembradas bajo invernáculo y campo, respectivamente (A3 y A4) (Cuadro 2.1). En ambas condiciones de invernáculo, se mantuvo el invernáculo abierto de los laterales en todo el ciclo de los cultivos y con ventilación cenital. En términos generales el polietileno produce una reducción ca. 10-20% de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), y un enriquecimiento de la fracción difusa. Parte de la radiación solar directa es dispersada al atravesar la cubierta de polietileno incrementando sustancialmente la fracción difusa (Cabrera *et al.*, 2009). Este efecto puede inducir a una distribución espacial de la radiación más uniforme y promover repuestas positivas en el crecimiento de las plantas dentro del invernáculo, a través de incrementos en la EUR. Además, el polietileno puede reducir la cantidad relativa de radiación correspondiente a la banda violeta-azul y UV-B dentro de los mismos. Igualmente, en el A1, se contabilizó en cada medición de la interceptación de radiación por el cultivo, la radiación al tope del mismo y por fuera del invernáculo, con el fin de estimar en cada medición cuanta radiación interceptaba el polietileno. En el A3 se pudo disponer de una central meteorológica dentro del invernáculo pudiendo medir directamente la radiación que llegaba dentro del mismo.

2.2.3. Descripción de los tratamientos de manipulación en la relación fuente-destino

Con el objetivo de modificar la relación fuente-destino (RFD) post anthesis se adicionaron dos tratamientos, en los ambientes A1 y A3 a los 3 genotipos. El tratamiento tendiente a aumentar la fuente disponible por grano consistió en la remoción de flores (T_{FLORES}) a partir de 5 días post fin de anthesis (FA, ninguna flor abierta en la panoja principal de al menos el 50 % de la parcela). La remoción de flores se realizó por medio de un corte en forma longitudinal de aproximadamente el 50% de la panoja respecto al control, en 20 plantas por repetición (10 plantas fueron para los muestreos de llenado y las otras 10 para el muestro de cosecha). El tratamiento tendiente a disminuir la fuente disponible por grano consistió en el defoliado completo (T_{HOJAS}) a partir de 5 días post fin de anthesis de 20 plantas marcadas por repetición (10 plantas para los muestreos de llenado y las otras 10 para el muestro de cosecha a fin de ciclo). Las hojas que pudieron expandirse luego del tratamiento no fueron removidas. El tratamiento control (T_{CONTROL}) fue el correspondiente al ambiente y genotipo sin manipulaciones directas en las RFD.

2.3. MEDICIONES Y CÁLCULOS

2.3.1. Datos climáticos: radiación y temperatura.

La radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_{INC}) se registró mediante una estación meteorológica (Weather Monitor II, Davis Instruments, USA) ubicada a 50 metros del sitio experimental, salvo en A3, donde se instaló una central meteorológica (Weather Monitor II, Davis Instruments, USA) dentro del mismo invernáculo. En A1, al no contar con una central meteorológica dentro del invernáculo, los valores de RFA_{INC} obtenidos de la estación meteorológica se corrigieron por la atenuación producida por el polietileno calculada como promedio de mediciones de interceptación durante los ciclos de los cultivos (ca. -20%).

La temperatura media del aire se registró diariamente en forma horaria utilizando sensores conectados a data-loggers (Temp-Logger, Cavadevices, Argentina), ubicados próximos a cada parcela experimental.

2.3.2. Desarrollo.

Se procedió a seguir la fenología en 10 plantas marcadas por repetición para identificar los momentos de ocurrencia de: (i) emergencia, (ii) inicio de antesis (IA, al menos una flor abierta en la panoja), (iii) fin de antesis (FA, ninguna flor abierta en la panoja principal) y (iv) madurez fisiológica (MF, cese de acumulación de biomasa en los granos estimado en Capítulo 4). El IA se determinó cuando el 50% de las plantas tenían por lo menos una flor abierta (Bertero y Ruiz, 2008) y FA cuando el 50% de las plantas no presentaban flores abiertas en la panoja principal. La frecuencia de observación fue cada 3 días.

2.3.3. Intercepción de la radiación y eficiencia en el uso de la radiación.

Se midió la eficiencia de intercepción (*ei*) a intervalos de tres días con un radiómetro de 0,8 metros de largo (Decagon Devices Inc., Pullman, Washington) entre las 11:30 y 14:00 h en días claros. Se realizaron seis mediciones por cada parcela, siendo la primera y la última medición realizadas por encima del canopeo para determinar la RFA_{INC} (I_o). Las otras cuatro mediciones fueron tomadas en la superficie del suelo colocando el radiómetro debajo del follaje del cultivo y paralelo a las hileras para determinar la RFA_{INC} transmitida (I_t) según el método indicado por Charles-Edwards y Lawn, (1984). La fracción de RFA_{INT} al mediodía (F) se calculó como [ecuaciones (2.1) y (2.2)]:

$$F = (I_o - I_t)/I_o \quad (2.1)$$

Donde I_o e I_t son las medias de las mediciones por encima y debajo del canopeo.

La fracción diaria interceptada (FD) se calculó según el método propuesto por Charles-Edwards y Lawn (1984) como:

$$FD = 2F/((1 + F)) \quad (2.2)$$

Se utilizaron modelos sigmoideos para ajustar la evolución de los valores de intercepción diario a lo largo del ciclo y calcular la RFA_{INT} acumulada. Para determinar la EUR ($g MJ^{-1}$), se procedió a calcularla como la pendiente de la regresión entre la biomasa acumulada por el cultivo ($g m^{-2}$) y la RFA_{INT} acumulada ($MJ m^{-2}$) durante el ciclo del cultivo. Estas mediciones se realizaron en todos los ambientes a excepción del A3, en el cual, la falta de espacio físico dentro del invernáculo impidió realizar el seguimiento de la FD .

2.3.4. Biomasa y tasas de crecimiento del cultivo.

En cada ambiente (Cuadro 2.1), se realizaron muestreos destructivos de biomasa en los estadios IA, FA, MF y cada cuatro días durante todo el llenado de los granos. En los estadios de IA y FA, cinco plantas consecutivas por parcela (seleccionadas luego del raleo definitivo) fueron cosechadas, mientras que en MF fueron 15 plantas las cosechadas. Los muestreos de biomasa durante el llenado de los granos consistieron en tres plantas consecutivas por parcela. La biomasa cosechada en cada muestreo fue separada en los diferentes órganos: hojas verdes, hojas senescentes, tallos (principal y sus ramificaciones) y estructuras reproductivas (incluyendo granos cuando estuvieron presentes). Posteriormente, las muestras fueron secadas en estufa de aire forzado a una temperatura de 65 °C hasta peso constante (5 días aproximadamente) y luego pesadas. Con los valores muestreados de

biomasa para cada combinación de tratamientos, se estimó el incremento en biomasa diario a través de un modelo sigmoideo. Las tasas de crecimiento del cultivo (TCC, $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$) durante todo el ciclo (emergencia-MF), floración (IA-FA), llenado (FA-MF) y el período de 30 días centrado en FA (± 15 FA), se calcularon como el cociente entre la biomasa acumulada por el cultivo (en g m^{-2}) y el tiempo transcurrido en días para cada período. Este período fue elegido con el propósito de incluir el período de floración (o gran parte de él) más un período importante del llenado, asumiendo que de esta manera se incluyen el período de determinación del número de flores, la fase inicial del llenado (fase *lag*), más el cuaje de granos y parte del llenado efectivo. Los muestreos fueron destructivos, sin embargo, no se afectaron a las sucesivas plantas muestreadas, ya que se dejó al menos un surco entre cada muestreo.

2.3.5. Área foliar.

En cada muestreo de biomasa, el área foliar fue medido a través de un areafoliómetro Li-Cor LI-3100 (LI-Cor Inc., Lincoln, Nebraska) y el índice de área foliar (IAF) se calculó con los datos de área foliar por planta y la densidad del cultivo.

2.3.6. Rendimiento en grano e índice de cosecha.

Para el cálculo del rendimiento en grano, se muestrearon 10 plantas por parcela (30 plantas por tratamiento de combinación de genotipo y lugar de crecimiento) una vez alcanzada la estabilidad del peso de los granos (madurez fisiológica) y la coloración típica de las panojas a madurez (Bioversity International, 2013). Las panojas cosechadas se secaron en estufa a $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta peso constante y luego se procedió a la trilla manual de las mismas. Luego de la trilla, los granos fueron limpiados con un secador de pelo y tamices. El peso promedio por grano (mg grano^{-1}) y el número final de granos fueron estimados a través de 3 réplicas de 100 granos por panoja cosechada (Gómez *et al.*, 2011). El IC se calculó como la relación entre el rendimiento (g m^{-2}) y la biomasa aérea (g m^{-2}) a madurez fisiológica.

2.3.7. Dinámica de acumulación de biomasa y contenido hídrico de los granos.

Para determinar la dinámica de acumulación de biomasa y contenido hídrico de los granos, en el estadio de botón floral se marcaron 12 plantas por parcela para los muestreos sucesivos de peso de grano durante el llenado de los mismos. Posteriormente se registró la fecha de IA y FA de cada parcela. Con el fin de evitar la posible variación en el peso de los granos debida a la posición en la panoja, se consideró una división en tres zonas: basal, media y apical. Luego de FA se realizaron muestreos cada cuatro días sobre glomérulos ubicados en la zona media de la panoja (datos anteriores demuestran que en este sector de la panoja se encuentra la mayor cantidad de flores fértiles, Gómez *et al.*, 2011). Además, con el objetivo de comparar entre las diferentes posiciones dentro de la panoja, se muestrearon también granos de la zona apical en los ambientes 1 y 3. Los muestreos biomasa de los granos durante el llenado de los mismos se extendieron hasta la visualización del cambio de color típico de las panojas, que indica la madurez de cosecha (Bertero y Ruiz, 2008).

Una vez removidos los glomérulos, durante los muestreos de evolución del llenado de granos, se colocaron en una cámara húmeda (recipiente saturado de humedad) para su traslado inmediato y procesamiento en el laboratorio (situado a 50 metros de las parcelas experimentales). En el laboratorio, se procedió a la extracción de 50 granos por planta para la determinación del peso fresco de los mismos. Estos procedimientos se realizaron durante las primeras horas de la mañana para evitar las mayores temperaturas y minimizar las

pérdidas de humedad. Una vez cuantificado el peso fresco, los granos fueron secados en estufa de aire forzado a 65 °C durante 72 hs para la determinación del peso seco en una balanza de precisión. Los valores de peso seco y húmedo fueron utilizados para estimar el contenido de agua de los granos (CAG) y la humedad de grano (HG). El CAG se calculó como la diferencia entre el peso fresco y el peso seco del grano, mientras que la HG como el cociente entre el CAG y el peso fresco. Para el análisis de la dinámica de acumulación de agua, se ajustó un modelo bi-lineal [ecuaciones (2.3) y (2.4)]:

$$\text{CAG (mg grano}^{-1}\text{)} = g + h D_{\text{LLEG}} \quad \text{para } D_{\text{LLEG}} \leq i \quad (2.3)$$

$$\text{CAG (mg grano}^{-1}\text{)} = g + h i + j (D_{\text{LLEG}} - i), \quad \text{para } D_{\text{LLEG}} > i \quad (2.4)$$

Donde CAG es el contenido de agua de los granos en mg grano⁻¹, D_{LLEG} los días desde inicio de llenado efectivo, *g* es el contenido de agua al inicio del llenado efectivo (mg grano⁻¹), *h* la tasa de acumulación de agua en los granos (TAA, mg d⁻¹), *i* el día en que se registra el máximo CAG (MCAG), y *j* la tasa de pérdida de agua (TPA, mg d⁻¹). El valor de MCAG fue determinado como el valor computado en *i*.

Los parámetros de acumulación de biomasa en los granos (T_{LLEG} y D_{LLEG}), así como el PG final, fueron determinados mediante el ajuste de los datos de cada repetición y/o tratamiento a un modelo bi-lineal con plateau [ecuaciones (2.5) y (2.6)]:

$$\text{PG (mg grano}^{-1}\text{)} = a + b D_{\text{LLEG}} \quad \text{para } D_{\text{LLEG}} \leq c \quad (2.5)$$

$$\text{PG (mg grano}^{-1}\text{)} = b * c, \quad \text{para } D_{\text{LLEG}} > c \quad (2.6)$$

Donde PG, es el peso del grano (mg grano⁻¹), *a* es la ordenada al origen (peso del grano a inicio de anthesis mg grano⁻¹), *b* es la tasa de llenado (mg d⁻¹) y *c* es el día en que se alcanza el máximo PG (plateau). La duración de la fase *lag* (en días) se estimó a través de la abscisa al origen (i.e., - *a/b*). Posteriormente, la duración del período de llenado efectivo de los granos (en días) se calculó como la diferencia entre la duración del llenado de los granos y la duración de la fase *lag* (i.e., *c* - [- *a/b*]).

El mismo modelo bi-lineal con plateau [ecuaciones (2.5) y (2.6)], fue utilizado para las asociaciones entre la humedad de grano de los granos y PG; y para el MCAG relativo y el PG relativo. En el primer caso, el parámetro *c* indica la humedad de grano al alcanzar el PG constante (MF). En el segundo caso, el parámetro *c* indica el porcentaje de PG en que se logra el MCAG. Los modelos desarrollados a partir de las ecuaciones 2.3 y 2.6 fueron ajustados utilizando el software GraphPad Prism version 6.04 for Windows.

2.3.8. Fuente disponible por grano y removilización aparente.

La fuente disponible por grano durante floración y llenado de los granos (RFD_{IA-FA} y RFD_{FA-MF}, respectivamente) fue calculada como la relación entre el incremento de biomasa durante cada fase y el número de granos por m² a MF. La removilización aparente, medida indirecta de los fotoasimilados fijados previamente al llenado que se movilizaron durante éste, se calculó como la diferencia positiva entre los valores de PG alcanzado y la relación

1:1 de la asociación PG-RFD_{FA-MF} (mg grano⁻¹). Diferencias negativas entre ambos, indican que los asimilados disponibles como reserva no se trasladaron a llenar los granos en crecimiento.

2.3.9. Carbohidratos solubles en los tallos y consumo aparente de carbohidratos.

El contenido de carbohidratos solubles en agua (CSA) de tallos se determinó en los muestreos de biomasa realizados durante el llenado de los granos. Se muestrearon 3 plantas consecutivas por tratamiento, se separó el tallo del resto de los órganos y se procedió al secado en estufa hasta peso constante para la posterior cuantificación del contenido de biomasa seca. Posteriormente, una vez molidos los tallos secos se determinó la concentración de CSA mediante extracciones secuenciales con etanol y agua, seguido por la determinación mediante el método de antrona (Yemm y Willis, 1954). El contenido total de CSA de los tallos (CSA, en g m⁻²) se calculó como el producto de la concentración de CSA y el peso seco de los tallos. El consumo aparente de CSA se computó como la diferencia entre los valores máximo y mínimo de CSA del tallo entre FA y MF. Se asumió que todo el consumo aparente fue transferido directamente a los granos en crecimiento y no a otros órganos (Borrel *et al.*, 1989).

CAPÍTULO 3

Generación de biomasa y rendimiento en grano en genotipos de quínoa expuestos a diferentes condiciones ambientales

3.1. INTRODUCCIÓN

La acumulación de biomasa y su partición a estructuras reproductivas son procesos claves para la determinación del rendimiento de un cultivo de grano (Andrade *et al.*, 1999). La producción de biomasa puede ser analizada en términos de sus determinantes fisiológicos, como la cantidad de recursos capturados por el cultivo a través del análisis de la evolución del índice de área foliar (IAF) y su impacto sobre la eficiencia de intercepción de la radiación (*ei*), y de la eficiencia de conversión de esos recursos en biomasa, (eficiencia de uso de la radiación, EUR) (Sinclair y Muchow, 1999b; Andrade *et al.*, 2000 y Passioura y Angus, 2010). Por otro lado, la partición de fotoasimilados a estructuras reproductivas depende de las relaciones entre el crecimiento de diferentes órganos y de cambios en estas relaciones dependientes de la ontogenia, siendo el índice de cosecha (IC) el resultado final de esos cambios. El mismo puede ser afectado por factores genéticos, del ambiente y el manejo; teniendo en cuenta que éste último puede modificar a su vez el ambiente explorado por los cultivos (Donald y Hamblin, 1976 y Miralles *et al.*, 1996).

Cuando los cultivos están bajo adecuados niveles de agua y nutrientes y ausencia de plagas y enfermedades, el rendimiento potencial es afectado principalmente por la radiación y la temperatura. La temperatura es el factor ambiental con mayor impacto relativo sobre la tasa de crecimiento (TCC) y sobre la duración del desarrollo de los cultivos (Halloran y Pennell, 1982 y de la Vega y Hall, 2002); como consecuencia de esto último, la temperatura impacta sobre el tiempo durante el cual la radiación fotosintéticamente activa puede ser interceptada y transformada en biomasa (Nix, 1976; Arisnabarreta y Miralles, 2008 y Acreche *et al.*, 2009). Sin embargo, el impacto relativo de la temperatura sobre la TCC y la duración del desarrollo puede variar entre especies. En maíz, por ejemplo, en los ambientes con mayor temperatura, la disminución de la duración del período de crecimiento puede resultar menos que proporcional el aumento en la TCC (Cirilo y Andrade, 1994). En cambio, en trigo, girasol o soja ambientes con mayor temperatura, producto de atrasos en la fecha de siembra, producen una reducción en la duración de desarrollo que no se compensa con aumentos en la TCC (Carter y Boerma, 1979; Weaver *et al.*, 1991 y Dardanelli *et al.*, 2006). En general, temperaturas de hasta 25 o 30 °C aceleran el desarrollo en maíz (Andrade y Ferreiro., 1996), girasol (Connor y Sadras, 1992) y soja (Hesketh *et al.*, 1973). Por otra parte, altas temperaturas diurnas, de hasta 25 a 30 °C en girasol (Connor y Sadras, 1992), 24 a 34 °C en soja (Hofstra y Hesketh, 1975) y 30 °C en maíz (Larcher, 1980) favorecen la fotosíntesis y TCC diaria. En quínoa, existe variabilidad genotípica respecto a la respuesta de la tasa de desarrollo a la temperatura, asociada a las características de sus ambientes de origen (Bertero, 2003). Sin embargo, no se conoce el impacto de la temperatura sobre la TCC y, por lo tanto, sobre la biomasa al cambiar las condiciones ambientales.

El ambiente explorado por el cultivo influye sobre la TCC, a través de la *ei* y EUR (Tollenaar *et al.*, 1979 y Muchow, 1990). La cantidad de radiación interceptada por el cultivo depende de la duración del ciclo y la dinámica temporal de la intercepción. La *ei* está fuertemente ligada a la evolución del IAF, el cual es el producto del número de hojas y del tamaño final de las mismas. La temperatura y el fotoperíodo modifican en forma substancial el IAF, debido a sus efectos sobre la duración del período de diferenciación de hojas, la tasa de aparición o el tamaño de las mismas (Tollenaar *et al.*, 1979 y Cirilo y Andrade, 1994). En condiciones hídricas y nutricionales favorables, la velocidad de expansión foliar es función directa de la temperatura, mientras que la duración de dicha expansión muestra una relación inversa con la temperatura. En quínoa, existe variabilidad genotípica en la respuesta de la

tasa de aparición de hojas a la temperatura (expresada como diferencias en el tiempo entre aparición de hojas o filocrono) asociada al ambiente de origen de distintos genotipos (Bertero *et al.*, 1999). En general, genotipos de ciclo corto presentan filocronos menores que compensan parcialmente el menor tiempo disponible para captar recursos. El número final de hojas del tallo principal se alcanza en antesis, pero es durante el período de floración cuando se alcanza el máximo IAF (asociado a la expansión del área foliar de las ramas) y por consiguiente las máximas TCC (Bertero *et al.*, 1999; Ruiz y Bertero, 2008).

Diferentes ambientes explorados pueden modificar la EUR a través del efecto de la temperatura experimentada sobre la fotosíntesis. Por un lado, existen efectos negativos de bajas temperaturas sobre la fotosíntesis de hoja y la EUR (Duncan y Hesketh, 1968; Larcher, 1980 y Larcher y Bauer, 1981). Diferentes fechas de siembra en ensayos a campo demostraron que por debajo de 20 °C existe un efecto negativo sobre la EUR en maíz (Andrade *et al.*, 1993 y Louarn *et al.*, 2008). La respuesta de la EUR a la temperatura en este cultivo, explica el mayor rendimiento y producción de biomasa de ambientes más cálidos (Pergamino) respecto de ambientes más templados (Balcarce), aún con niveles de radiación interceptada acumulada superiores en Balcarce que en Pergamino (Cirilo y Andrade, 1994 y Otegui *et al.*, 1995a). Por otro lado, menores variaciones en EUR producto de diferentes fechas de siembra fueron halladas en girasol (Andrade *et al.*, 2005). Una posible explicación es el rango amplio de temperatura óptima para la fotosíntesis que presenta girasol comparado con el cultivo de maíz (Andrade y Ferreiro, 1996). En otros cultivos, como por ejemplo maní, la EUR, mediada por la tasa de fotosíntesis, disminuye linealmente con disminuciones de la temperatura por debajo de los 16 °C (Sinclair y Muchow, 1999b y Haro *et al.*, 2007). Asimismo, en cebada la EUR se asoció negativamente con la temperatura máxima (rango 23,2 – 28,0 °C) y con el déficit de presión de vapor (rango 1,2-1,9 kPa) (Kemanian *et al.*, 2004). Para el cultivo de quínoa, se cuenta con estimaciones de EUR correspondientes a siembras invernales con valores de $1,25 \pm 0,09$ g de biomasa por MJ de radiación fotosintéticamente activa interceptada (RFA_{INT}^{-1}) para etapas iniciales del ciclo; mientras que para las etapas más avanzadas estas fueron de $2,68 \pm 0,5$ g MJ RFA_{INT}^{-1} (Ruiz y Bertero, 2008). Aún se desconoce si existen variaciones en EUR asociadas a mayores variaciones ambientales.

La TCC es crítica en un período clave del ciclo de los cultivos para la determinación del rendimiento. En el caso de Quínoa, el período de floración, desde 1^{ra} antesis hasta fin de antesis aparece como el más sensible a factores ambientales para la determinación del rendimiento (Bertero y Ruiz, 2008). Sin embargo, experiencias de manipulación de la oferta de recursos en diferentes momentos muestran que el periodo crítico se extendería hasta una fase avanzada del llenado de los granos (Mignone y Bertero, 2006). Esto implica que las condiciones durante floración y llenado causan impactos importantes sobre el NG, encontrándose estas etapas del ciclo dentro del período crítico de este cultivo.

El objetivo del presente capítulo es analizar la determinación del rendimiento, sus determinantes ecofisiológicos y sus componentes numéricos (número y peso de granos) en genotipos contrastantes de quínoa del grupo del nivel del mar expuestos a diferente oferta ambiental de radiación y temperatura. Las variaciones de rendimiento se analizan teniendo en cuenta la captura de la radiación, tasa de crecimiento del cultivo, la eficiencia en el uso de la radiación para producir biomasa y la partición de la biomasa producida a granos.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Introducción

Los tratamientos impuestos fueron detallados en el Capítulo 2. A continuación se detalla los análisis de datos.

3.2.2. Diseño experimental y análisis estadístico

Debido a las diferentes condiciones de siembra de los experimentos llevados a cabo, unos bajo invernáculo y otros a campo, el análisis estadístico de los mismos fue dependiendo su condición de crecimiento. Para la condición de crecimiento a campo el diseño experimental fue factorial con 3 bloques, donde los factores fueron los diferentes ambientes (A2 y A4) y los genotipos (NL-6, Co-407 y 2-Want). El modelo estadístico quedo definido como:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + A_j + GxA_{ij} + B_k + \varepsilon_{ijk}$$

donde y_{ijk} es la respuesta fenotípica observada para el genotipo i en el bloque k de ambiente j ; μ es la media general; G_i es el efecto del genotipo i , con $i = 1, \dots, g$; A_j es el efecto del ambiente j , con $j = 1, \dots, a$; GxA_{ij} es el efecto de la interacción entre el genotipo i y el ambiente j ; B_k es el efecto del k -ésimo bloque k , con $k = 1, \dots, b$; y ε_{ijk} es el efecto residual correspondiente al genotipo i en el ambiente j del bloque k (error experimental) y está \sim NID $(0, \sigma^2_\varepsilon)$.

Respecto a los ambientes bajo invernáculo (A1 y A3), el diseño fue en bloques completamente aleatorizados. Se analizó mediante modelos mixtos debido a que los bloques no fueron los mismos para ambientes explorados. El análisis de los datos para las siembras bajo invernáculo se realizó bajo siguiente modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + A_j + GxA_{ij} + Bk_{(j)} + \varepsilon_{ijk}$$

donde y_{ijk} es la respuesta fenotípica observada para el genotipo i en el bloque k del ambiente j ; μ es la media general; G_i es el efecto fijo del genotipo i , con $i = 1, \dots, g$; A_j es el efecto fijo del ambiente j , con $j = 1, \dots, a$; GxA_{ij} es el efecto de la interacción entre el genotipo i y el ambiente j ; $Bk_{(j)}$ es el efecto aleatorio de bloque k dentro del ambiente j y está \sim NID $(0, \sigma^2_b)$; y ε_{ijk} es el efecto residual correspondiente al genotipo i en el bloque k del ambiente j (error experimental) y está \sim NID $(0, \sigma^2_\varepsilon)$. En los modelos lineales mixtos utilizados los efectos ambientales, genotípicos y su interacción se consideraron fijos y el efecto de los bloques aleatorios. Para probar la significación de los efectos fijos (ambientes, genotipos y su interacción) se utilizó la prueba F aproximada. Posteriormente, se estimaron los componentes de varianza por medio del análisis combinado de la varianza y de la esperanza de los cuadrados medios. El análisis de varianza se realizó a partir de las Sumas de Cuadrados de Tipo III debido al desbalance de bloques en algunos ambientes (Zar, 1999). Posteriormente, se realizaron pruebas LSD de Fisher para comparar los niveles de los factores

que resultaron significativos de cada modelo. Se utilizó análisis de regresión para evaluar asociaciones entre las variables. El ajuste de los modelos se realizó mediante el paquete *nls* de R a través de la plataforma de INFOSTAT (Di Rienzo, *et al.*, 2012).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Condiciones de crecimiento y fenología

Los distintos ambientes que se generaron en los distintos experimentos a partir de las diferentes fechas de siembra y condiciones de crecimiento expusieron a los cultivos a marcadas diferencias en temperatura media del aire y radiación incidente durante sus ciclos. En los experimentos a campo, las temperaturas promedio fueron un diez por ciento superiores en A2 que en A4 (23,06 vs 20,94 °C respectivamente; Cuadro 3.1). Dependiendo del largo de su ciclo los diferentes genotipos experimentaron distintas temperaturas promedio. Hubo una interacción significativa entre ambos factores genotipo y ambiente dada por una menor temperatura experimentada por 2-Want en A4 producto del largo de su ciclo finalizando el mismo en coincidencia con finales de la estación de verano y por la mayor temperatura registrada por NL-6 en el mismo ambiente.

En los experimentos bajo invernáculo, las temperaturas fueron marcadamente inferiores en A1 respecto de A3 con un promedio de 17,3 °C y 25,3 °C, respectivamente (Cuadro 3.1). Cabe mencionar que sólo en A3 las temperaturas promedio diarias superaron los 30°C (Figura 3.1). Sólo hubo diferencias de temperatura promedio experimentada entre los genotipos del A1, correspondiéndose a las menores temperaturas en NL-6, intermedias en Co-407 y más cálidas en 2-Want (Cuadro 3.1). En A3 no hubo diferencias genotípicas en la temperatura promedio experimentada por los diferentes genotipos (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1. Duración de ciclo expresada en días desde emergencia, temperatura promedio y radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (RFA_{INC}) promedio explorada por los cultivos durante su ciclo. A2 corresponde a la siembra a campo del 27 de septiembre, A4 a la siembra a campo del 14 de noviembre, A1 a la siembra bajo invernáculo del 17 julio y A3 a la siembra bajo invernáculo del 2 de noviembre. Los diferentes análisis estadísticos fueron detallados en la sección materiales y métodos del presente capítulo.

Ambiente	Genotipo	Duración de ciclo (días)	Temperatura (°C)	RFA_{INC} (MJ m ⁻² d ⁻¹)
A2	NL-6	84	20,6	10,67
	Co-407	92	20,9	10,85
	2-Want	121	21,4	11,25
A4	NL-6	83	23,2	11,60
	Co-407	89	23,1	11,23
	2-Want	101	22,9	11,33
A		***	***	**
G		***	***	ns
A x G		**	***	**
A1	NL-6	113	16,4	5,09
	Co-407	127	17,2	5,51
	2-Want	142	18,2	5,78
A3	NL-6	89	25,2	7,55
	Co-407	100	25,3	7,55
	2-Want	109	25,4	7,56
A		****	****	****
G		**	****	****
A x G		Ns	****	****

A, ambiente; G, genotipo; A x G, interacción ambiente por genotipo. Símbolos *, **, ***, **** corresponden a diferencias significativas al $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$, $p < 0,0001$ y (ns) no significativo.

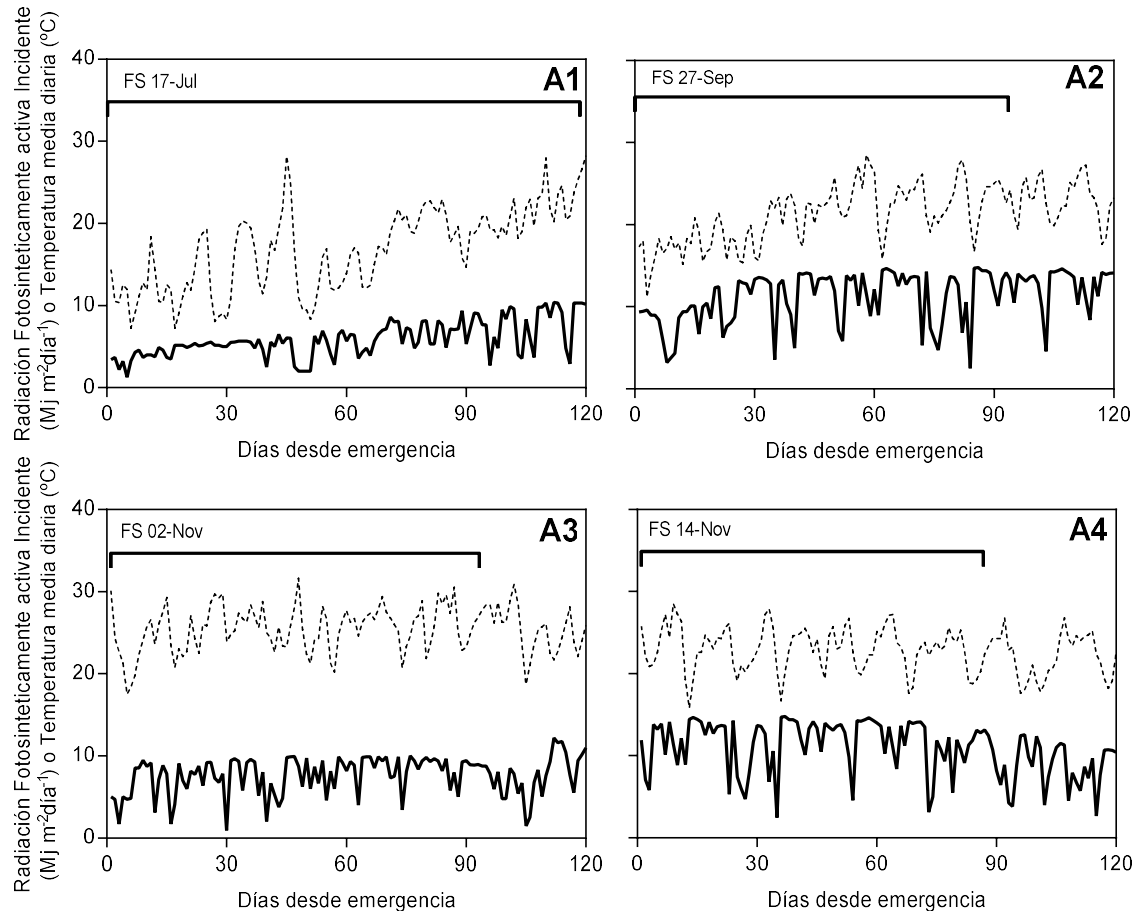


Figura 3.1. Temperatura media del aire (línea punteada) y radiación fotosintéticamente activa incidente (línea entera) durante el ciclo de los cultivos. Las líneas horizontales indican la duración de ciclo de los cultivos en cada ambiente. A2 corresponde a la siembra a campo del 27 de septiembre, A4 a la siembra a campo del 14 de noviembre, A1 a la siembra bajo invernáculo del 17 julio y A3 a la siembra bajo invernáculo del 2 de noviembre. Para A2 y A4 los valores de temperatura y radiación fueron registrados por una estación meteorológica ubicada a 50 metros de las parcelas experimentales. Los datos de temperatura media del aire correspondientes a A1 y A3 fueron registrados por sensores de temperatura ubicados dentro de los invernáculos. En A1 los valores de radiación registrados en la estación meteorológica próxima al experimento fueron afectados por los valores calculados de interceptación del polietileno (ca. 20 %); mientras que para A3 los valores de radiación fueron registrados por una central meteorológica ubicada dentro del invernáculo.

Con respecto a la radiación fotosintéticamente activa incidente promedio diario (RFA_{INC}) experimentada durante todo el ciclo en el experimento a campo los mayores valores se obtuvieron en A4 con $11,81 \text{ MJ m}^{-2}$; mientras que en A2 los valores de RFA_{INC} promedio fueron de $10,9 \text{ MJ m}^{-2}$ (Cuadro 3.1) Igualmente hubo interacción genotipo por ambiente, registrando la menor RFA_{INC} el genotipo NL-6 y Co-407 en A2 (Cuadro 3.1). En las siembras bajo invernáculo, la radiación fue marcadamente inferior en A1 respecto de A3, $5,46$ y $7,55 \text{ MJ m}^{-2}$, respectivamente (Cuadro 3.1). En promedio los genotipos recibieron diferente RFA_{INC} , NL-6 la menor, Co-407 la intermedia y 2-Want la mayor. La interacción genotipo por ambiente estuvo dada por la no diferencia en RFA_{INC} entre los genotipos en A3

(Cuadro 3.1). En general, retrasos en el ambiente explorado respecto de cada experimento, campo e invernáculo, tendieron a aumentar la temperatura y la RFA_{INC} (Figura 3.1). En coincidencia a las temperaturas experimentadas, la duración de ciclo fue mayor en los ambientes más tempranos respecto de cada condición de crecimiento. El acortamiento de los ciclos de los cultivos, producto de ambientes más tardíos con mayores temperaturas, fue de aproximadamente un diez por ciento entre A2 y A4; y un veintidós por ciento entre A1 y A3. La mayor diferencia en A1 y A3 fue debido a la mayor diferencia de temperatura experimentada en estos. A su vez, como resultado de las características propias de cada genotipo, e independientemente de cada análisis estadístico, NL-6 presentó la menor duración de ciclo en todos los ambientes explorados, Co-407 la duración intermedia y 2-Want la mayor duración de ciclo (Cuadro 3.1). El acortamiento en la duración total de los ciclos se explicó principalmente por las distintas duraciones del periodo emergencia-inicio de antesis entre los ambientes de cada condición de crecimiento (datos no mostrados; $p < 0,0001$ y $p < 0,001$, análisis estadístico campo e invernáculo respectivamente). En similitud al ciclo, la duración de la floración fue disminuyendo con el atraso del ambiente explorado dentro de cada condición de crecimiento (datos no mostrados). Sin embargo, de manera inversa a la duración total del ciclo del cultivo, NL-6 presentó la mayor duración del período de floración en los experimentos bajo invernáculo (A1 y A3). En el experimento a campo, si bien la diferencia no fue significativa la duración de la floración en NL-6 en promedio fue mayor. Las diferencias en el periodo postfloración (fin de antesis-cosecha) producto de los diferentes ambientes fueron significativas tanto para el experimento a campo e invernáculo ($p < 0,05$ en ambos análisis; datos no mostrados). Sin embargo, las diferencias en duración de esta etapa fueron en sentido contrario, alargando este periodo en los ambientes más tardíos dentro de cada condición de crecimiento (campo e invernáculo).

3.3.2. Biomasa aérea final, rendimiento en grano, sus componentes numéricos e índice de cosecha.

En el experimento a campo, la biomasa aérea total (BAT) fue significativamente mayor en A2 ($p < 0,05$; Cuadro 3.2). Respecto del factor genotipo, hubo diferencias significativas en la BAT generada únicamente por 2-Want, alcanzando los mayores valores promedio de 2900 g m^{-2} entre los dos ambientes A2 y A4. La interacción significativa entre ambos factores fue producto una mayor (levemente y no significativa) BAT de NL-6 en A4 respecto de Co-407.

Cuadro 3.2. Biomasa aérea total (BAT), rendimiento en grano (RGC), número de granos (NG), peso de grano (PG) e índices de cosecha (IC) para todos los ambientes explorados. Los diferentes análisis estadísticos fueron detallados en la sección materiales y métodos del presente capítulo.

Ambiente	Genotipo	BAT (g m ⁻²)	RGC (g m ⁻²)	NG (m ⁻²)	PG (mg grano ⁻¹)	IC
A2	NL-6	1701	684	307151	2,22	0,41
	Co-407	2331	845	338101	2,56	0,36
	2-Want	3128	1057	433862	2,42	0,34
A4	NL-6	1889	642	330152	1,94	0,34
	Co-407	1794	584	252087	2,31	0,32
	2-Want	2676	671	361197	1,86	0,35
<hr/>						
A		*	**	ns	****	*
G		****	*	*	****	ns
A x G		**	ns	ns	**	ns
<hr/>						
A1	NL-6	916	428	162733	2,63	0,47
	Co-407	1800	804	261161	3,07	0,45
	2-Want	1803	866	303223	2,85	0,48
A3	NL-6	1401	751	371691	2,03	0,54
	Co-407	2045	897	362281	2,46	0,44
	2-Want	2782	1077	477386	2,25	0,39
<hr/>						
A		****	****	**	*	ns
G		**	*	**	**	ns
A x G		**	ns	ns	ns	*

A, ambiente; G, genotipo; A x G, interacción ambiente por genotipo. Símbolos *, **, ***, **** corresponden a diferencias significativas al p<0,05, p<0,01, p<0,001, p<0,0001 y (ns) no significativo.

En los experimentos bajo invernáculo, debido a las mayores diferencias entre ambientes explorados, A1 presentó en promedio una menor BAT respecto de A3 (alrededor de un 30 por ciento; Cuadro 3.2). Del factor genotipo, y en coincidencia al largo del ciclo, la BAT fue menor para NL-6, intermedia para Co-407 y mayor para 2-Want (Cuadro 3.2). La interacción entre ambos factores, ambiente y genotipo, resultó significativa producto de la similar BAT alcanzada por los genotipos Co-407 y 2-Want en A1.

El rango de rendimientos en grano (RGC) obtenidos fue muy variable dependiendo del ambiente explorado (Cuadro 3.2). Tanto en el análisis estadístico correspondiente al experimento a campo como a los experimentos bajo invernáculo, no presentaron interacción significativa genotipo por ambiente para este atributo. Respecto del experimento a campo, A2 registró los mayores rendimientos y en promedio fueron un 40 por ciento superiores al A4. En similitud a la BAT obtenida, los rendimientos fueron menores para NL-6, intermedios para Co-407 y mayores para 2-Want. Los rendimientos bajo invernáculo fueron mayores en A3 respecto de A1 (alrededor de un 30 por ciento). Del factor genotípico, siguieron la misma tendencia registrada en el experimento a campo; sin embargo, no difirieron en sus rendimientos promedio NL-6 y Co-407. Cuando analizamos todos los diferentes rendimientos alcanzados promedio de cada genotipo en cada ambiente, éstos se explicaron parcialmente por las diferencias en BAT alcanzada ($r^2=0,55$; Figura 3.2.a) y, como ocurre en la mayoría de los cultivos de grano la mayor parte de la variación en rendimiento se explicó por la variación en el NG ($r^2=0,72$; Figura 3.2.b).

De los componentes numéricos del rendimiento, el NG no varió entre A2 y A4 ($p=0,11$) y no tampoco hubo interacción genotipo por ambiente. Del efecto genotípico Co-407 registró los menores y 2-Want los mayores NG fijados (Cuadro 3.2). En los experimentos bajo invernáculo, el NG si fue diferente para cada ambiente explorado. En A1 se alcanzaron en promedio un menor número de granos fijados (aprox. 40 por ciento) que en A3. El genotipo 2-Want presentó los mayores NG fijados, en orden siguió el genotipo Co-407 y luego NL-6, sin diferencias significativas entre estos últimos.

El otro componente numérico del rendimiento, el PG, se vio afectado por los factores ambiente y del genotipo, tanto en los ambientes a campo como invernáculo. Ambientes más tempranos respecto de cada condición de crecimiento, A2 y A1, presentaron mayores PG (Cuadro 3.2). La diferencia observada fue en promedio fue un 15 por ciento entre A2 y A4 y un 21 por ciento entre A1 y A3. El genotipo Co-407 lideró el ranking de PG en todos los ambientes explorados (Cuadro 3.2). Las variaciones observadas en PG no se asociaron a las diferencias en RGC alcanzado ($r^2=0,04$; $p=0,18$); ni en NG alcanzado ($r^2=0,10$; $p=0,06$). Sin embargo, al analizar la relación entre el PG y NG sin A4, donde se registraron los menores índices de cosecha (IC), la relación entre ambas variables pasó a ser significativa ($r^2=0,21$; $p=0,02$) indicando una posible leve compensación entre los componentes numéricos del RGC.

La proporción de la biomasa generada hacia los granos calculada como el IC, y en similitud a los RGC obtenidos, fue significativamente mayor para A2 respecto de A3 (aprox. 25 por ciento, Cuadro 3.2). Mientras que, respecto de diferencias entre genotipos, éstos no evidenciaron diferencias significativas en el IC calculado. Igualmente, NL-6 en ambos ambientes (A2 y A4) tendió hacia los mayores IC (Cuadro 3.2). Bajo invernáculo, los IC calculados no presentaron diferencias significativas entre ambientes y genotipos. Sin embargo, hubo interacción genotipo por ambiente en este atributo, donde la única diferencia significativa fue para el IC de NL-6 y 2-Want en A3 (Cuadro 3.2). Por último, la BAT alcanzada se asoció negativamente con todos los IC calculados (Figura 3.3.a); al igual que la biomasa de tallos ($r^2=0,59$) indicando la importante competencia de los granos en crecimiento con este órgano (Figura 3.3.b).

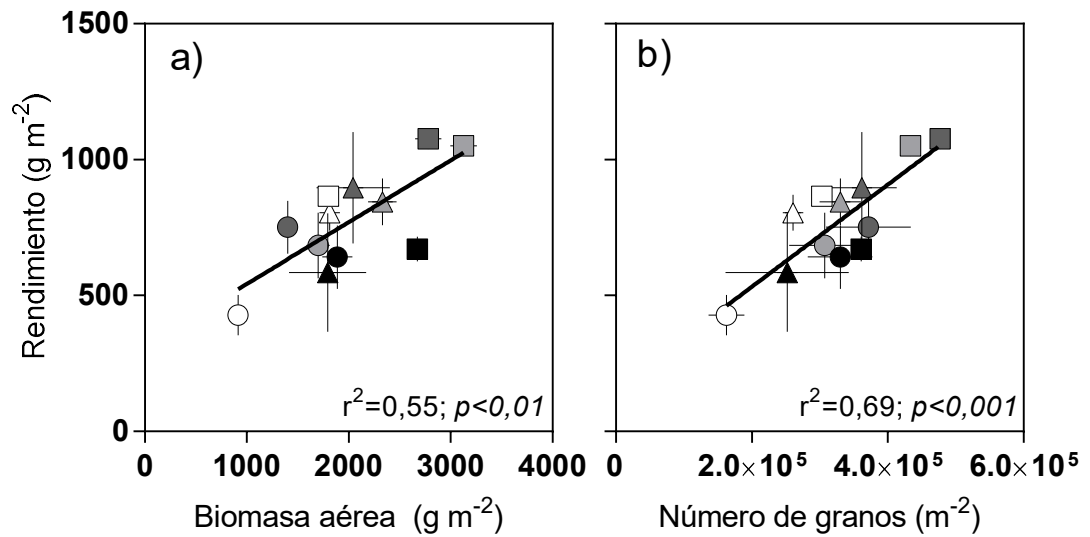


Figura 3.2. Relación entre el rendimiento en grano, (a) la biomasa aérea total y (b) el número de granos fijados. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. La línea entera corresponde a la regresión lineal del conjunto de datos. Cada punto corresponde al promedio del genotipo y ambiente.

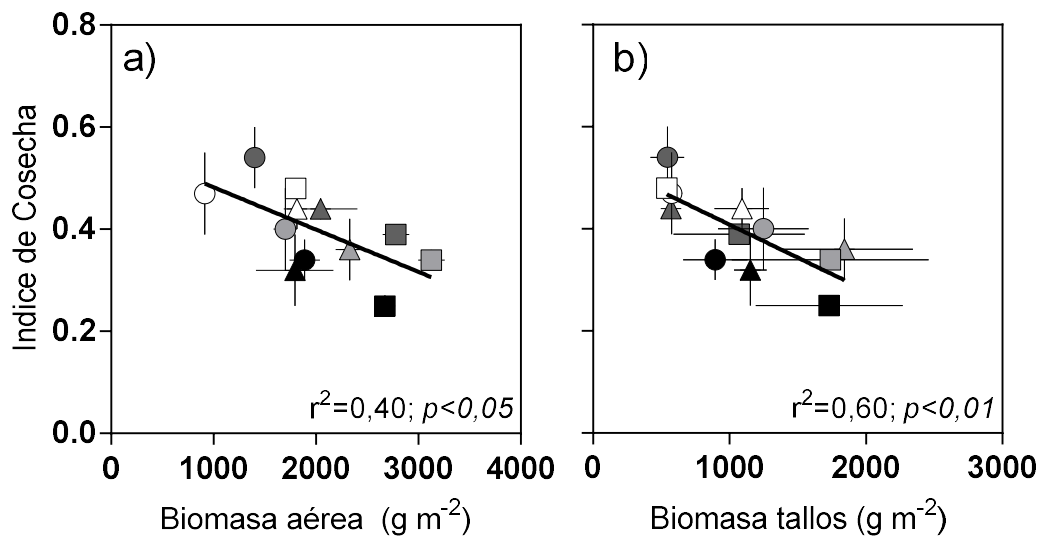


Figura 3.3. Relación entre índice de cosecha, (a) la biomasa aérea total y (b) la biomasa de tallos final a cosecha. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. La línea entera corresponde a la regresión lineal del conjunto de datos. Cada punto corresponde al promedio del genotipo y ambiente.

3.3.3. Área foliar verde

La evolución del índice de área foliar (IAF) presentó una dinámica diferente entre los distintos genotipos y ambientes explorados (Figura 3.4). Producto de las mayores temperaturas la dinámica de evolución del IAF fue anticipada en los ambientes más cálidos (A4 y A3) respecto de cada condición de crecimiento. En la mayoría de las situaciones el IAF continuó incrementándose durante la fase de floración hasta hacerse máximo hacia fin de antesis (FA); a excepción, de A4 donde el IAF continuó incrementándose luego de FA (Figura 3.4).

Para A2 y A4, el IAF a inicio de antesis (IAF_{IA}) fue mayor ($p < 0,05$) en A2 alcanzando valores promedio de 4,05; mientras que en A4 los valores promedio alcanzaron los 2,77. En ambos ambientes, los valores de IAF_{IA} estuvieron por debajo del IAF crítico registrado previamente (*i.e.* 5, Ruiz y Bertero, 2008). Los valores alcanzados de IAF_{FA} siguieron el mismo patrón que IAF_{IA} , donde las diferencias estuvieron dadas solo por el factor ambiente ($p < 0,05$) y los mayores valores fueron alcanzados en A2.

En A1 y A3, las diferencias en IAF_{IA} estuvieron dadas solo por el factor genotípico ($p < 0,01$), presentando 2-Want los mayores valores en promedio con 7,69. En estos ambientes sólo el genotipo NL-6 no alcanzó el IAF crítico a IA. En estos ambientes, las diferencias en IAF_{FA} estuvieron dadas sólo por el factor ambiente ($p = 0,06$) registrándose los mayores valores en A3.

En la mayoría de los ambientes y genotipos se observaron valores cercanos o superiores al IAF crítico ($> 0,95$ de intercepción), indicando que durante el período de floración y posterior al mismo los cultivos capturaron la totalidad de la radiación incidente (a excepción de NL-6 en A4 donde no logra alcanzar el IAF crítico en ningún momento del ciclo; Figura 3.4).

3.3.4. Eficiencia en el uso de la radiación

Con el objetivo de estimar las EUR se ajustaron modelos lineales forzados al origen para cada ambiente y genotipo (a excepción de A3 por datos faltantes de la variable eficiencia de intercepción) entre la RFA_{INT} acumulada y la biomasa acumulada correspondientes a los muestreos IA, FA y MF (Figura 3.5). Para cada ambiente y genotipo se ajustó una pendiente para todo el ciclo del cultivo, las cuales resultaron significativas (Figura 3.5). En el análisis de los intervalos de confianza de las pendientes (EUR, $g MJ^{-1}$) de estas regresiones de cada genotipo, sólo difirieron aquellas de NL-6 y 2-Want comparando A1 vs A4 (Cuadro 3.3). Esto nos sugiere que no podría ajustarse una única regresión para el conjunto de datos explorados, y que en estos genotipos las EUR podrían ir en aumento producto de los ambientes explorados más tardíos coincidentes con las mayores temperaturas promedio experimentadas (Figura 3.5 y 3.6). Contrariamente, el genotipo Co-407 no difirió en las EUR estimadas de cada ambiente (Cuadro 3.3). En este genotipo, podría realizarse una única regresión para el conjunto de datos; este valor resultó en $2,86 g MJ^{-1}$ ($p < 0,0001$). Por último, la temperatura promedio explorada en los diferentes ambientes explicó en gran medida las variaciones en EUR calculadas (Figura 3.6).

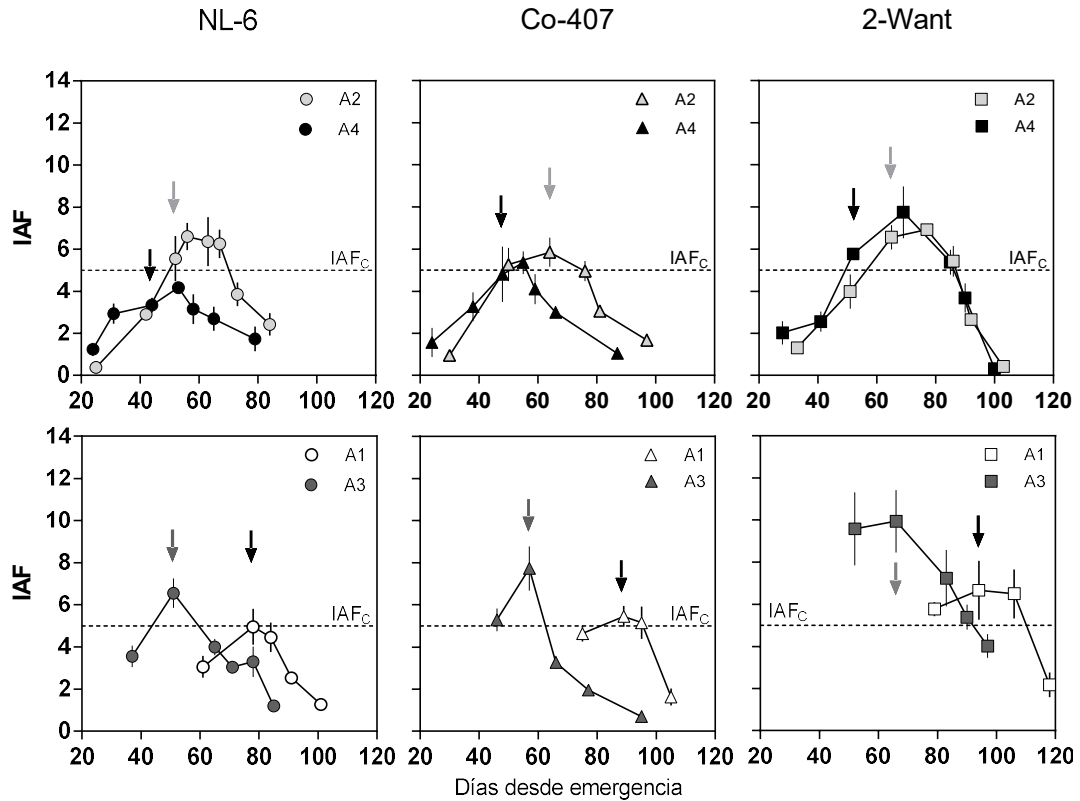


Figura 3.4. Índice de área foliar (IAF) en función de los días desde emergencia para los diferentes genotipos y ambientes. Círculos corresponden a NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. Las líneas punteadas indican los IAF críticos según Ruiz y Bertero (2008). Las flechas en las figuras indican los momentos de fin de antesis.

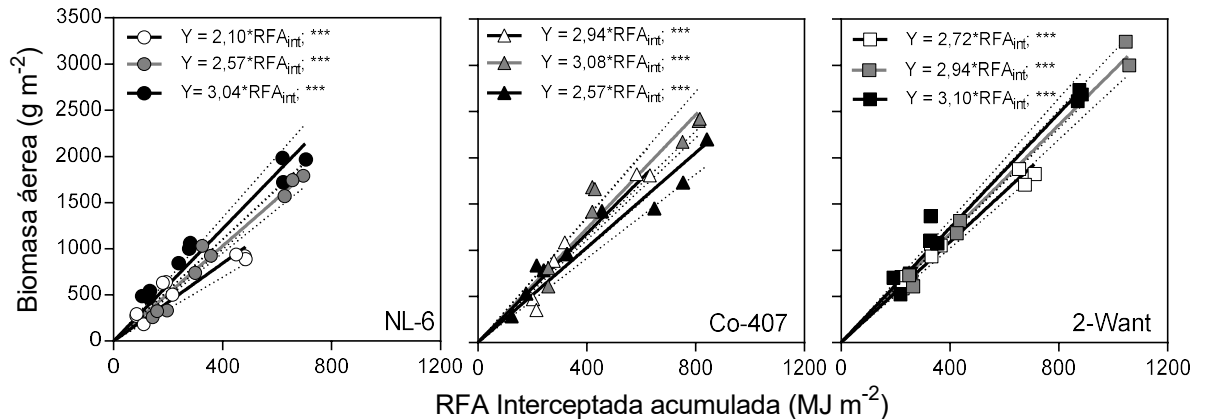


Figura 3.5. Relación entre la acumulación de biomasa y la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada desde inicio de antesis a madurez fisiológica en los tres genotipos. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2, y negros a A4. Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas rectas corresponden a las regresiones lineales de cada ambiente y genotipo.

Cuadro 3.3. Eficiencias en el uso de la radiación (EUR g MJ⁻¹) para los 4 genotipos, los 3 ambientes analizados y los intervalos de confianza al 95 %.

Ambiente	Genotipo	EUR (g MJ ⁻¹)	Intervalos de confianza al 95 %
A1	NL-6	2,10	1,70 a 2,48
A2		2,57	2,38 a 2,76
A4		3,04	2,73 a 3,33
A1	Co-407	2,94	2,53 a 3,36
A2		3,08	2,76 a 3,39
A4		2,57	2,27 a 2,85
A1	2-Want	2,72	2,55 a 2,88
A2		2,94	2,74 a 3,14
A4		3,10	2,89 a 3,30

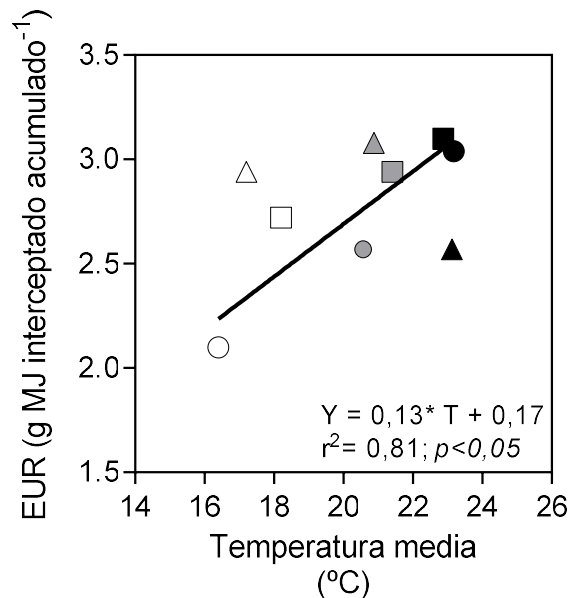


Figura 3.6. Relación entre la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) y la temperatura promedio del ciclo. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Símbolos vacíos a A1, grises claro corresponden a A2 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio de temperaturas registradas en cada ambiente y al valor de EUR estimada en la Figura 3.5.

3.3.5. Producción de biomasa y tasa de crecimiento del cultivo

La producción de biomasa depende de la TCC y de la duración de la etapa de crecimiento. Las TCC registradas en A2 y A4 no difirieron entre sí ($p=0,41$), aunque si difirieron entre genotipos ($p<0,01$) además de presentar interacción genotipo por ambiente

($p < 0,05$). Las mayores TCC se observaron en 2-Want, y la interacción fue producto de la menor TCC registrada por Co-407 en A4. Debido a la mayor diferencial ambiental en A1 y A3, las TCC registradas en éstos fueron diferentes dependiendo del ambiente ($p < 0,001$) y del genotipo ($p < 0,001$). Además de presentar interacción significativa entre ambos ($p < 0,05$) para este atributo. La mayores TCC se registraron en el A3 y respecto del factor genotípico en 2-Want y Co-407. La interacción significativa fue producto de la mayor TCC de Co-407 respecto de 2-Want en A1.

En un análisis de regresión conjunto entre todos los ambientes, las TCC explicaron las variaciones en la BAT alcanzada (Figura 3.7.a); a su vez, las TCC presentaron una estrecha asociación con la RFA_{INT} promedio diaria ($r^2 = 0,87$; Figura 3.8.a) y, en menor proporción, con la EUR ($r^2 = 0,57$; Figura 3.8.b). Con respecto a la duración del ciclo, se halló una asociación con la BAT considerando todos los ambientes menos A1 ($r^2 = 0,77$; $p < 0,01$; $Y = 40,2 * X - 1688$). Las menores TCC de A1 fueron explicadas por las menores EUR y RFA_{INT} promedio diaria (Figura 3.8. a y b). Además, las TCC en los distintos ambientes, se asociaron parcialmente con la temperatura promedio del ciclo de los cultivos (Figura 3.9). De la pendiente de la regresión del modelo lineal de la Figura 3.8.a se puede desprender otro valor estimativo de la EUR; el cual, para todos los genotipos fue de $2,87 \text{ g MJ}^{-1}$. Este valor se encontró dentro del rango de EUR calculado previamente con la biomasa acumulada (Cuadro 3.3).

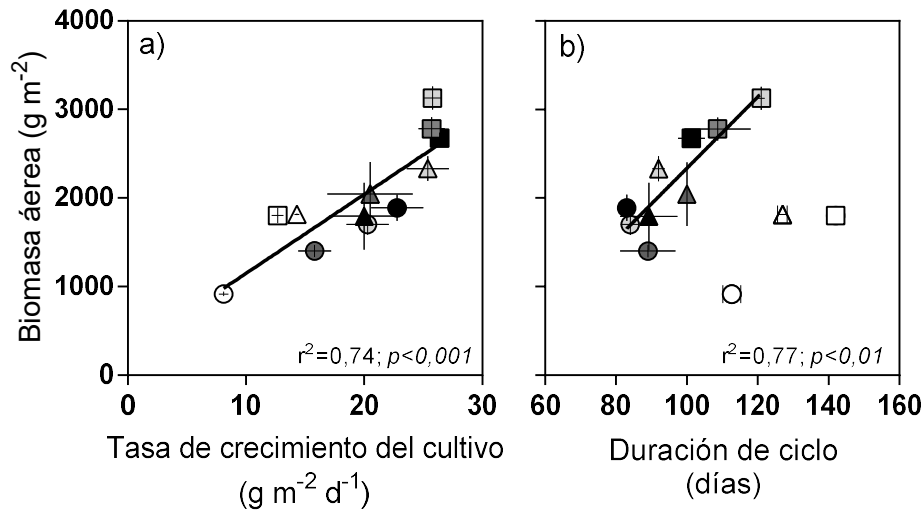


Figura 3.7. Relación entre (a) biomasa aérea y (b) tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo comprendido entre emergencia y cosecha. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio y sus desvíos estándar. La línea entera corresponde a la regresión lineal aplicada al conjunto de datos a excepción de la figura (b) donde los símbolos vacíos correspondientes a A1 no están considerados en la regresión.

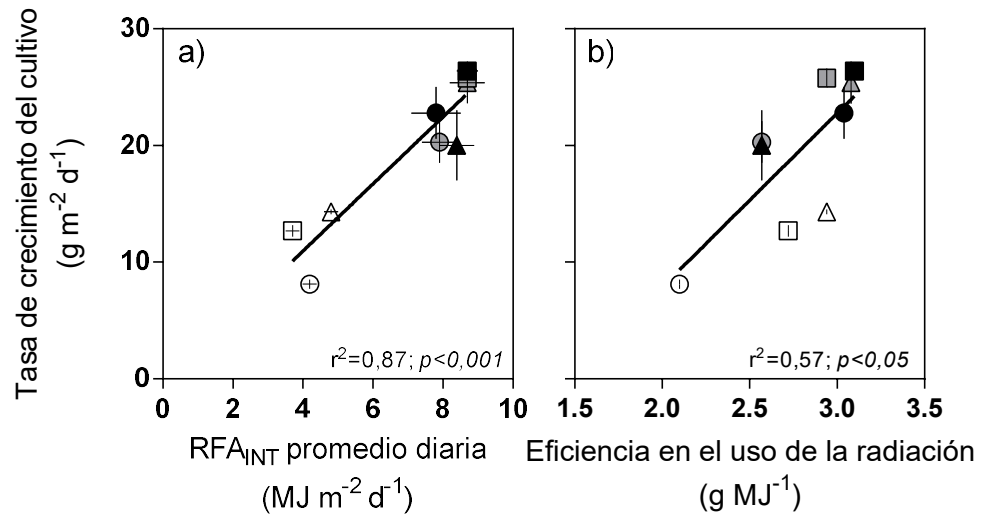


Figura 3.8. Relación entre tasa de crecimiento del cultivo y: (a) la radiación fotosintéticamente activa interceptada promedio diaria, (b) la eficiencia en el uso de la radiación. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio y sus desvíos estándar. Las líneas enteras corresponden a las regresiones lineales del conjunto de datos.

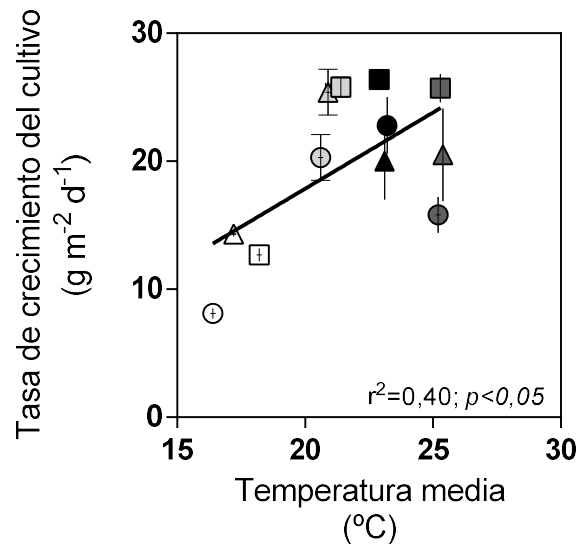


Figura. 3.9. Relación entre tasa de crecimiento del cultivo y la temperatura promedio del ciclo. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos al genotipo Co-407 y cuadrados al genotipo 2-Want. Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. Cada punto corresponde al promedio y sus desvíos estándar. Las líneas enteras corresponden a la regresión lineal del conjunto de datos.

3.3.6. Número de granos y crecimiento del cultivo alrededor de floración y durante el llenado de los granos

Antecedentes para el cultivo de quínoa, basados en la asociación entre el crecimiento durante diferentes fases fenológicas y el número de granos para distintos genotipos y fechas de siembra señalan al período de floración (desde 1^{ra} antesis hasta fin de floración) como el de mayor asociación con el número de granos, seguido por el período de llenado de los granos definido como el periodo entre de fin de antesis-madurez (Bertero y Ruiz, 2008). Vale aclarar que este periodo llamado “llenado de los granos” comprende parte de la fijación de los granos y su llenado, al ser quínoa una especie indeterminada se superponen parcialmente la fijación de los destinos con el llenado de los mismos (NG y PG). Continuando con los antecedentes de este cultivo, en experimentos posteriores utilizando sombreos durante diferentes etapas antes mencionadas, contrariamente a Bertero y Ruiz, 2008, el período de llenado aparece como el más sensible al RGC y, además, este periodo analizado presenta la mayor asociación con NG (Mignone y Bertero, 2008). En base a estos antecedentes contradictorios, se analizó la asociación entre NG y el crecimiento durante tres períodos: el periodo de floración, un período de 30 días centrado en FA y el de llenado de granos, comprendido entre FA y MF. El segundo de estos períodos fue elegido con el propósito de incluir el período de floración (o gran parte de él), el cuaje, fase *lag*, más el período del llenado efectivo; y el tercer periodo para incluir la totalidad del llenado efectivo. En el análisis de los tres periodos considerados, con respecto al periodo de floración (IA-FA), este no mostró asociación alguna con NG ($p=0,35$). Sin embargo, en relación al análisis de los otros dos periodos analizados y el NG, se observó una asociación significativa para ambos ($p=0,06$ y $p<0,05$, para el periodo 30 días centrado a floración y para el periodo de llenado, respectivamente). No obstante, la asociación con el período de llenado fue más estrecha ($r^2=0,50$; Figura 3.10) que con el período de 30 días centrado en FA ($r^2=0,30$). En la Figura 3.10, se agregaron datos provenientes de otros ensayos conducidos bajo menores densidades de siembra, donde se exploraron rangos de crecimiento entre FA-MF y NG menores a los experimentados en estos ensayos (Bertero y Ruiz, 2008). El ajuste común de todos los datos a una función bi-lineal ($r^2=0,76$; línea punteada de la Figura 3.10) sugiere que los cultivos en los experimentos de esta tesis podrían haber explorado el rango de saturación de la respuesta del NG (sobre todo en 2-Want; símbolos cuadrados en Figura 3.10) a la disponibilidad de asimilados durante el llenado.

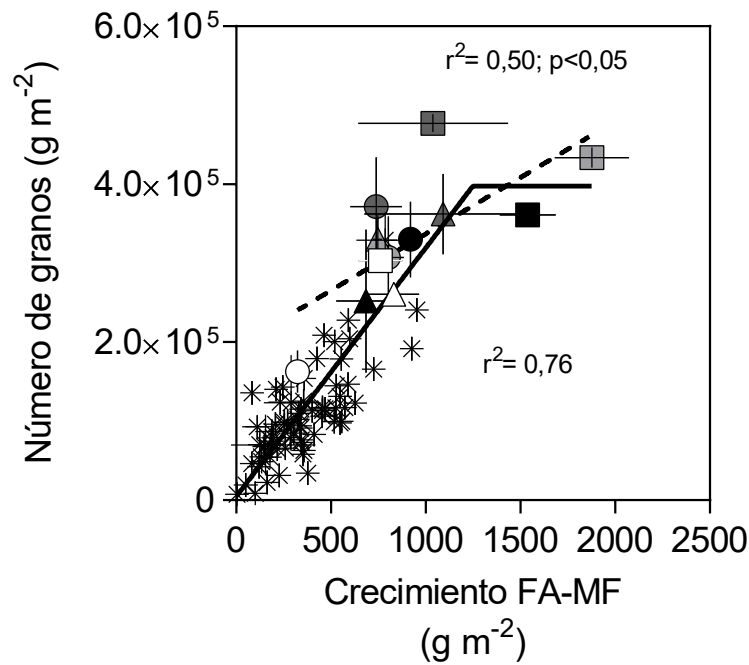


Figura 3.10. Relación entre el crecimiento durante el período comprendido entre fin de antesis y madurez fisiológica y el número de granos. Círculos corresponden al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Los asteriscos son datos provenientes de ensayos con diferentes densidad y fechas de siembra (Bertero y Ruiz, 2008). Símbolos vacíos corresponden a A1, gris claro a A2, gris oscuro a A3 y negros a A4. La línea punteada corresponde a la regresión lineal de todos los genotipos en los 4 ambientes analizados en esta tesis. La línea entera indica una función bi-lineal plateau ajustada al conjunto de datos.

3.4 DISCUSIÓN

Los rendimientos alcanzados por los cultivos en los diferentes ambientes experimentados superaron lo observado en otros experimentos conducidos en la región pampeana. Los máximos rendimientos registrados en ensayos en Pergamino fueron de 490 g m^{-2} con una densidad de 33 pl m^{-2} para la variedad Faro, originaria del centro de Chile (Bertero y Ruiz, 2008); en otros ensayos los rendimientos alcanzaron los 520 g m^{-2} para el genotipo 2-Want con similar densidad a la utilizada en Pergamino (Gómez *et al.*, 2011). En los experimentos de esta tesis, los mayores rendimientos llegaron a casi duplicar los antes mencionados; superando en algunos casos los 1000 g m^{-2} (Cuadro 3.2). Los ambientes donde se registraron los mayores rindes respecto de cada condición de crecimiento fueron en A2 y A3. Estos ambientes correspondieron a la siembra del 27 de septiembre a campo y del 2 de noviembre bajo invernáculo. Los diferentes RGC registrados se explicaron por las diferentes BAT al igual que la mayoría de los cultivos de grano (Figura 3.2.a; Otegui *et al.*, 1995b y Calderini *et al.*, 1999b).

Como ocurre en la mayoría de los cultivos de grano, el NG es el atributo que mejor explicó las variaciones en el RGC (Figura 3.2.b; Fischer, 1975; Evans, 1993; Calderini *et al.*, 1999b); aunque con una asociación menor a la observada en otros experimentos publicados (*e.g.* $r^2=0,94$; Bertero y Ruiz, 2008). Esta menor asociación entre el RGC y el NG puede haber

sido producto del mayor rango de ambientes explorado en esta tesis y su efecto sobre el PG (Ver Capítulo 4). Al igual que los valores de RGC, estos ensayos superaron ampliamente los NG publicados previamente (Bertero y Ruiz, 2008 y Gómez *et al.*, 2011), alcanzando valores de aproximadamente 470000 granos m⁻² para el genotipo 2-Want en A3 (Cuadro 3.2).

Del otro componente numérico del RGC, ambientes más tempranos (A1 y A2) respecto de cada condición de crecimiento favorecieron los PG. Las asociaciones de éstos con las variables ambientales de cada ambiente explorado serán analizadas en el Capítulo 4. Del factor genotípico, Co-407 alcanzó los mayores PG en todos los experimentos. Este resultado se halla en concordancia con Bertero y Ruiz, 2008 donde este genotipo se caracterizó por presentar los mayores PG independientemente del año experimental y la densidad utilizada. Estas evidencias podrían sugerir su utilización en planteos productivos orientados a obtener mayores PG o como parental en programas de mejoramiento en quínoas del grupo del nivel del mar, caracterizadas por presentar menores valores de PG respecto de la quínoa Real Boliviana, de mayor tamaño y considerada el referente de calidad comercial de grano para quínoa.

En relación al análisis de asociaciones entre las variables estudiadas, en esta tesis no hubo asociación entre los atributos PG y RGC al igual que en un conjunto de ambientes y genotipos analizados previamente (Bertero *et al.*, 2004), lo que podría sugerir que la selección por este atributo debería hacerse en forma simultánea con el RGC. Las variaciones en PG observadas en todos los ambientes no se asociaron a los diferentes NG alcanzados. No obstante, al analizar la relación entre el PG y NG sin A4, donde se registraron los menores índices de cosecha (IC) y el plateau de la Figura 3.10 la relación entre ambas variables pasó a ser significativa indicando una posible leve compensación entre ambos componentes numéricos del RGC.

Si bien en esta tesis no podemos concluir, sobre las fechas de siembra propicias para alcanzar altos rendimientos en el cultivo de quínoa; podemos sugerir o pensar que, bajo condiciones potenciales, como los registrados en estos experimentos, los ambientes propicios podrían corresponder a siembras de octubre (A2) y principios de noviembre (A3). Siembras más tempranas a éstas (e.g, A1) favorecerían hacia mayores PG, atributo comercial de importancia para el cultivo de quínoa. Por tal motivo, parecería haber un compromiso en la decisión de manejo, ya sea orientada a lograr mayores rendimientos o un mayor PG. Sin embargo, debido a la falta de replicabilidad entre años y la condición de crecimiento bajo invernáculo, diferente de una condición a campo real que experimentan los cultivos, limita estos testimonios y deben ser tomados cuidadosamente. Ensayos adicionales con repeticiones entre años y en condiciones reales de cultivo a campo son requeridos para confirmar estas respuestas.

Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, en el caso de siembras tempranas o invernales con el objetivo de favorecer el PG o como alternativa de rotación en un sistema productivo sólo podrían llevarse a cabo en localidades donde la fecha de la última helada no coincida con la floración del cultivo. Durante la fase vegetativa, en ensayos controlados, quínoa crece adecuadamente bajo temperaturas de -5 °C (Bois *et al.*, 2006; Jacobsen *et al.*, 2007). La región con extremas condiciones climáticas donde parece haber evolucionado la quínoa contribuyó a darle la característica de poseer altos niveles de tolerancia a las temperaturas bajas, sequía y otras condiciones adversas (Trognitz 2003). Siembras muy tempranas, como la siembra invernal del 17 de julio bajo invernáculo (A1), donde el inicio de anthesis ocurrió el 16 de septiembre para el genotipo más precoz (NL-6), el 30 de septiembre para el genotipo intermedio (Co-407) y el 4 de octubre para el genotipo de ciclo

más largo (2-Want) no serían recomendables en localidades del centro y sur de la provincia de Buenos Aires ya que se encuentran dentro del rango de probabilidad de ocurrencia de heladas durante la floración de los cultivos (Figura 3.11). Este evento de desarrollo impone un límite en la elección de la fecha de siembra dependiendo de la localidad que se considere. Zonas en las cuales podrían realizarse corresponderían a norte de Buenos Aires, sureste y centro de Santa Fé y centro de Córdoba para genotipos de ciclo intermedio a largo (Co-407 y 2-Want). Respecto de genotipos precoces (NL-6) el riesgo de heladas existe en éstas zonas agronómicas. Sin embargo, cabe recalcar que esta fecha de siembra (17 de julio) transcurrió bajo invernáculo abierto, con lo cual bajo condiciones de campo la etapa en días hasta IA podría ser mayor y habilitar otras localidades.

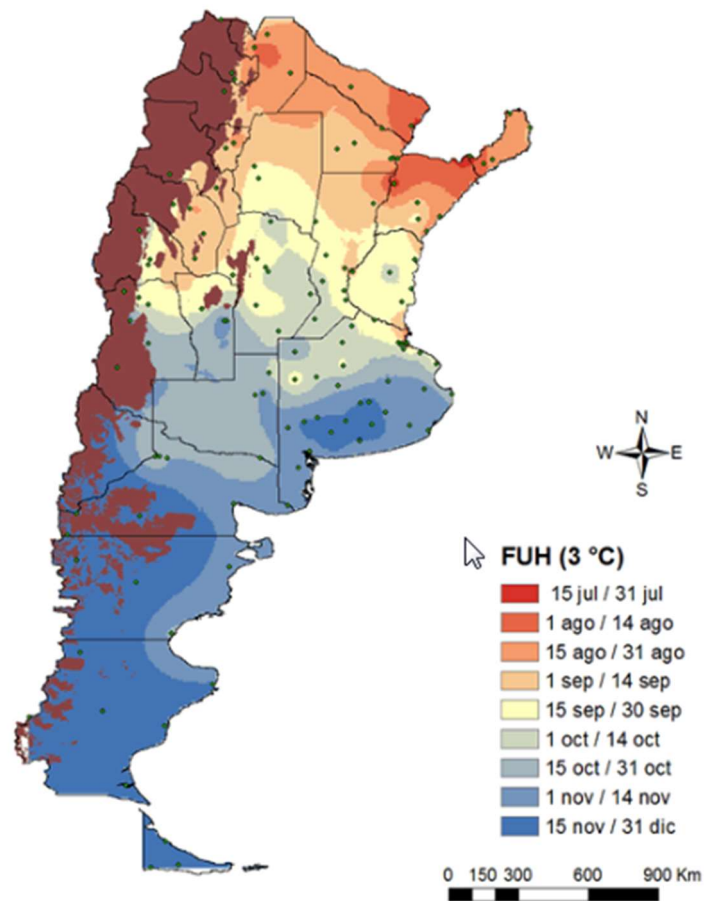


Figura 3.11. Mapa de las últimas heladas agrometeorológicas en función de la ocurrencia temporal de las mismas en la República Argentina. Fuente, Ciag 2018 FAUBA.

La determinación de la biomasa generada puede ser entendida en términos de la duración del ciclo de los cultivos y los factores determinantes de la TCC, la *ei* y EUR. La *ei* está fuertemente ligada a la evolución del IAF, el cual es determinado por la cantidad de plantas por metro cuadrado y del número y tamaño de las hojas por planta. Al igual que en trabajos previos (Ruiz y Bertero, 2008) y en similitud a especies con crecimiento indeterminado, el IAF continuó incrementándose luego de IA hasta alcanzar su máximo valor cercano a FA

(Figura 3.5). En la mayoría de los ambientes y genotipos se logró alcanzar el IAF_c, (~5, Bertero y Ruiz, 2008), asegurándose la máxima captura de radiación ($ei > 95\%$) a floración (IA-FA). A excepción, el genotipo precoz en la siembra primaveral tardía a campo, donde no alcanzó en ningún momento el IAF_c producto de la combinación de su ciclo precoz y del ambiente tardío con altas temperaturas.

Uno de los principales objetivos de manejo de los cultivos es alcanzar el IAF_c en el menor tiempo posible, antes del comienzo del período de definición del NG. Una herramienta de manejo que permite modificar el IAF que alcancen los cultivos es la elección de la densidad de siembra y/o la distancia entre hileras. La densidad utilizada en estos ambientes (50 pl m⁻²) fue muy superior a las utilizadas en trabajos anteriores (Bertero *et al.*, 2004; Bhargava *et al.*, 2007; Ruiz y Bertero, 2008 y Curti *et al.*, 2014). En estos trabajos las densidades utilizadas fueron casi un 50 por ciento menores (22 y 33 pl m⁻²) y no lograron alcanzar la captura máxima de radiación en ningún momento del ciclo. Como consecuencia las diferencias en biomasa de estos trabajos fueron debidas principalmente a diferencias en ei (Ruiz y Bertero, 2008). Estos aspectos cobran importancia a la hora de definir medidas de manejo del cultivo en condiciones donde no haya limitaciones de agua y nutrientes.

Respecto del otro componente en que se desagrega la TCC, las EUR calculadas en esta tesis fueron similares a otros cultivos C3 como trigo, algodón, soja y girasol (Andrade, 1995; Serrago *et al.*, 2009; Milroy y Bange, 2013). Los valores alcanzados de EUR en los distintos ambientes estuvieron dentro del rango de 2,1 a 3,1 g MJ⁻¹. A excepción de NL-6 y 2-Want en A1 (Cuadro 3.3), pareciera que considerar una EUR para cada genotipo y ambiente no resulta más útil que considerar un valor general para todos los ambientes y genotipos (Cuadro 3.3). Cuando se ajustó un sólo modelo con todo el conjunto de datos el valor de EUR resultó de 2,87 g MJ⁻¹. Cabe aclarar que, los valores de EUR calculados se realizaron a partir de los muestreos iniciados desde el comienzo de las etapas reproductivas (IA, Figura 3.5). En el trabajo de Ruiz y Bertero, 2008; la EUR en etapas reproductivas registró valores promedio de 2,68 g MJ⁻¹, similar al valor calculado en esta tesis.

En general, la EUR es estable entre ambientes óptimos para el crecimiento de los cultivos (Sinclair y Muchow, 1999b). Modificaciones en la EUR son consecuencia de cambios en la tasa de fotosíntesis, cuando no hay variaciones en la composición de la biomasa. Asimismo, el efecto de ambientes variables sobre la EUR es mayor cuanto más varía la temperatura durante el ciclo; y cuanto más dependiente de esta variación sea la fotosíntesis (Andrade, 1995; Sinclair y Muchow, 1999a y Haro *et al.*, 2007). En estos ensayos, con mayor gradiente ambiental que en Ruiz y Bertero, 2008 y Gómez *et al.*, 2011, el aumento en las EUR se asoció a una mayor temperatura promedio durante todo el ciclo (Figura 3.6). Este aumento de las EUR con la temperatura podría estar indicando que la fotosíntesis en el cultivo de quínoa puede verse desfavorecida por bajas temperaturas, al menos en el rango explorado. Más aún, el efecto de la temperatura podría haber sido mayor, teniendo en cuenta que el A1 se realizó bajo invernáculo. Dentro del mismo se incrementa la radiación difusa provocada por el efecto del polietileno sobre la radiación incidente, lo que habitualmente se asocia a un incremento en la EUR (Sinclair y Horie, 1989; Healey *et al.*, 1998; Kemanian *et al.*, 2004 y Cabrera *et al.*, 2009). En condiciones de campo y siembras tempranas la EUR podría verse aún más afectada.

Como se mencionó anteriormente, la temperatura es el factor ambiental con mayor impacto relativo sobre TCC, influyendo a través de la ei y de la EUR (Figura 3.9; Muchow, 1990). En esta tesis todas las TCC calculadas se asociaron con la RFA_{INT} y la EUR. Sin embargo, las diferencias en TCC se explicaron en mayor proporción por la RFA_{INT} (Figura 3.10a) como

es usual en los cultivos de grano (Monteith, 1965; Monteith y Moss, 1977 y Andrade *et al.*, 1996). En los A2 y A4, las TCC calculadas a lo largo del ciclo de los cultivos no resultaron significativamente diferentes como así tampoco las EUR calculadas, posiblemente debido a la escasa variación de temperatura en estos ambientes. Sin embargo, en A4 la BAT disminuyó producto de una menor duración del ciclo sin compensaciones sobre las TCC. En A1 y A3, debido al mayor gradiente de temperatura y radiación las TCC registradas sí fueron variables. En A1 se calcularon las menores TCC que no se compensaron con una mayor duración del ciclo, provocando menores BAT (y una asociación diferente para este rasgo con la variable duración de ciclo en esta condición; Figura 3.7.b). En cambio, ambientes con mayor temperatura y radiación (A3) provocaron aumentos en la TCC más que proporcionales a las disminuciones en la duración de los ciclos, determinando una mayor BAT y RGC. En conclusión, hubo ambientes en los cuales se redujo las TCC que no se compensaron con mayores duraciones de ciclo, provocando menores BAT y RGC (A1). En cambio, otros ambientes provocaron aumentos en la TCC más que proporcionales a las disminuciones en la duración de los ciclos (*e.g.* A3).

El crecimiento durante el período comprendido entre FA y MF es el que mejor explicó las variaciones en NG de los genotipos analizados; aunque la relación fue menos estrecha que la hallada en experimentos previos (*e.g.* $r^2=0,64$ en Bertero y Ruiz 2008). En contraste con Bertero y Ruiz (2008), el período de floración no explicó las variaciones en el NG. Se pueden proponer diferentes interpretaciones a los resultados obtenidos. En comparación con experimentos previos, en esta tesis se exploran rangos de NG y crecimiento durante FA-MF muy superiores a aquellos. Un ajuste común (función bi-lineal; Figura 3.10) a los datos de los experimentos de esta tesis y otros conducidos a menores densidades (sector izquierdo en Figura 3.10) sugiere una respuesta de saturación al crecimiento durante el periodo comprendido entre FA-MF. Por otra parte, estos resultados son más semejantes a aquellos de Mignone y Bertero (2008) en mostrar este periodo como el de mayor asociación con el NG. Una semejanza entre el experimento de Mignone y Bertero (2008) y estos experimentos, es que ambos utilizaron el genotipo 2-Want, cuya particularidad es presentar un menor crecimiento (comparado con otros genotipos de semejante duración de ciclo) durante floración, al que sigue un alto crecimiento durante el llenado (Bertero y Ruiz, 2010). Esta característica puede determinar una menor asociación entre NG y el crecimiento durante floración en cultivares de ciclo más largo como 2-Want. En los ensayos de esta tesis, el crecimiento durante floración de 2-Want representó solo el 19% del crecimiento total del cultivo, mientras que para Co-407 fue del 29% y para NL-6 del 31%. En quínoa, a semejanza de otras especies de crecimiento indeterminado, existe superposición entre los períodos de definición del número y peso de granos y el genotipo 2-Want podría representar una forma acentuada de ese comportamiento. La asociación del NG, componente que mejor explica las variaciones en el RGC, con el crecimiento durante el periodo FA-MF trae implicancias a la hora de definir el período crítico del cultivo de quínoa. Tratamientos de sombreado en diferentes estadios del cultivo de quínoa, indicaron que el NG se ve afectado aún durante el llenado de los granos (Mignone y Bertero, 2008).

El IC refleja la partición de fotoasimilados hacia los granos. Los valores de IC fueron altos comparados con valores registrados previamente (*i.e.* 0,30, Bertero *et al.*, 2004) e incluso en comparación a los registrados en tratamientos de manipulación de la síntesis de giberelinas (*i.e.* 0,40, Gómez *et al.*, 2011). Asimismo, el IC de un cultivo es afectado por la dinámica de generación y competencia entre los diferentes órganos, y en quínoa existe una asociación negativa entre la partición reproductiva y/o IC y la BAT y/o la biomasa de tallos (Figura 3.3a

y b; Bertero *et al.*, 2004; Bertero y Ruiz, 2010 y Gómez *et al.*, 2011). Van Ooesterom y Hammer (2008) encontraron que híbridos de sorgo de mayor altura tienden a producir una menor cantidad de granos que los de menor altura; y atribuyen este efecto a diferencias en los coeficientes de partición de granos a panoja. Como el tallo es un destino de rápido crecimiento alrededor de floración es probable que el crecimiento y desarrollo de la panoja se vean afectado por la competencia de recursos entre órganos (Youssefian *et al.*, 1992). Además, la relación de saturación entre NG y crecimiento durante el periodo FA-MF (Figura 3.10) sugiere una limitación en la capacidad de producir más destinos ante aumentos en la producción de biomasa. En el plateau de la misma figura, se encuentran mayoritariamente los puntos correspondientes al genotipo de ciclo más largo 2-Want. El grado de limitación (por fuente y/o destinos), en los distintos ambientes y genotipos será abordado en los capítulos 4 y 5.

3.5 CONCLUSION

Los RGC en estos experimentos fueron muy variables y dependientes de los ambientes explorados. Igualmente, bajo condiciones sin limitación hídricas y/o nutricionales, los rendimientos alcanzados fueron más altos que los registrados en trabajos anteriores. El componente que explicó la gran variación en RGC fue el NG, y no así el PG. De los componentes ecofisiológicos, la BAT se asoció principalmente a la RFA_{INT} , y en segundo lugar a la EUR. La disminución en la EUR, en al menos dos genotipos, se explicó parcialmente por la temperatura experimentada. El análisis de la asociación del NG con los diferentes periodos de crecimiento analizados, sugirió que algunos cultivos sufrieron una saturación en la respuesta del NG a la disponibilidad de asimilados durante el llenado de los granos. Con esta evidencia, se podría considerar a la quínoa como alternativa para responder a la necesidad de inclusión de nuevos cultivos de grano en las rotaciones agrícolas de la región pampeana (Andrade *et al.*, 2013).

**Determinantes del peso de grano y relaciones
hídricas en granos de quínoa (*Chenopodium quínoa*
Willd.)**

4.1. INTRODUCCIÓN

El peso de grano (PG), por simplicidad, se puede descomponer en dos componentes: (i) la tasa de llenado de los granos (T_{LLEG} ; $\text{mg grano}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ó $\text{mg } ^\circ\text{Cd}^{-1}$) y (ii) la duración de llenado de los granos (D_{LLEG} ; días ó $^\circ\text{Cd}$). Este modelo simple que asume constancia de la tasa de llenado y un cese brusco del mismo permite estudiar cómo variaciones en las condiciones ambientales y/o genéticas afectan el crecimiento de los granos (Borrás *et al.*, 2003; Gambín *et al.*, 2006; Serrago *et al.*, 2013 y Rattalino Edreira *et al.*, 2014). En muchos cultivos de grano, las diferencias en PG (producto de la variabilidad genotípica o ambiental) se asocian con diferencias en la T_{LLEG} (Kiniry y Musser, 1988; Gambín y Borrás, 2005 y Serrago *et al.*, 2013). En experimentos con soja, por ejemplo, las tasas efectivas de llenado de cuatro cultivares en dos años de ensayos se asociaron principalmente con diferencias genotípicas (Egli, 1998). Por otra parte, la D_{LLEG} de los granos puede ser altamente influenciado por condiciones ambientales que afecten el suministro de fotoasimilados y, además, existe variabilidad genética en la mayoría de los cultivos de grano (*i.e.* soja y maíz; Egli, 2004 y Gambín *et al.*, 2007). En quínoa, el análisis de la contribución relativa de la componente genética (G) y de interacción con el ambiente ($G \times A$) a la variabilidad en el tamaño de los granos ($G/G \times A$) en un amplio rango ambiental resultó en un valor cercano a la relación 1:1, indicando similar importancia de ambos efectos (Bertero *et al.*, 2004). En evaluaciones realizadas en regiones geográficas más acotadas como el Noroeste de Argentina, donde igualmente la variabilidad ambiental es importante, se observó un mayor peso de la componente genotípica por sobre la componente ambiental (Curti *et al.*, 2014).

De los factores ambientales, la temperatura es uno de los más estudiados al intentar explicar las variaciones entre localidades y fechas de siembra en PG. La temperatura afecta la tasa de desarrollo de los cultivos, es por ello el principal factor medioambiental que modifica el rendimiento. En la mayoría de los cultivos la sensibilidad a la temperatura varía en las distintas etapas fenológicas. Debido a la sensibilidad de los procesos que ocurren en las etapas reproductivas (fertilización, cuaje, embriogénesis, síntesis de reservas), las etapas de floración y llenado de granos son especialmente sensibles a la temperatura expuesta durante las mismas (Stone, 2001). La descripción del efecto de la temperatura sobre la acumulación de biomasa en los granos se basa en reconocer cómo impacta esta variable sobre la tasa de acumulación de materia seca y duración del período de llenado (Sofield *et al.*, 1977). Dependiendo de la especie y el rango de temperaturas explorado, los efectos sobre el PG pueden ser *positivos*, en donde aumentos en la temperatura media durante el llenado incrementan la T_{LLEG} de los granos con el consecuente aumento del PG (Cirilo y Andrade, 1996), *negativos*, donde aumentos en la temperatura media del llenado, aún si aumentan la T_{LLEG} disminuye más que proporcionalmente la D_{LLEG} con una disminución del PG (Chowdhury y Wardlaw, 1978; Ploschuk y Hall, 1995 y Sofield *et al.*, 1977); o *neutros*, si los efectos sobre T_{LLEG} y D_{LLEG} se compensan. Dependiendo el cultivo existe una temperatura óptima para el logro del máximo peso de cada grano (Stone, 2001), cuyo origen radica en la diferente sensibilidad a la temperatura que poseen la T_{LLEG} y la D_{LLEG} . Estas temperaturas han sido estudiadas en distintos experimentos con diferentes genotipos, niveles de radiación y regímenes de temperatura constantes o alternadas día/noche, mostrando que temperaturas medias promedio durante todo el período de llenado en el rango de 15-21°C, con media en 18-19 °C son las que maximizan el peso del fruto de girasol (Chimenti *et al.*, 2001). En cultivos de grano invernales se han informado valores similares, de 15 -18 °C para trigo y cebada (Tashiro y Wardlaw, 1989; Porter y Gawith, 1999), mientras que en cultivos de

verano las temperaturas que maximizan el peso de grano son algo superiores, con valores de 22 °C para maíz (Muchow, 1990; Singletary *et al.*, 1994) y 25 °C para arroz (Tashiro y Wardlaw, 1989). En quínoa, el efecto de la temperatura pudo ser analizado indirectamente, a partir de datos de la Prueba Americana y Europea de Quínoa (Bertero *et al.*, 2004) en que se contaba con datos de temperatura media durante el llenado (rango 10-22°C) y de diámetro máximo de granos para un conjunto de genotipos y localidades. Aunque los cultivares difirieron en su sensibilidad a la temperatura, todos presentaron una asociación negativa entre diámetro y temperatura.

Si bien el impacto de la temperatura sobre el PG puede explicar variaciones del mismo, con diferentes respuestas, ya sean positivas, negativas o neutras sobre el PG en relación a su efecto sobre la D_{LLEG} y la T_{LLEG} . Estas respuestas no pueden ser analizadas en forma independiente, el otro factor ambiental ampliamente conocido que afecta el llenado de los granos es la radiación incidente (Egli, 2004). La principal fuente de carbohidratos para los granos en crecimiento proviene de la fotosíntesis realizada por las hojas funcionales durante el llenado de granos (Hall *et al.*, 1990; Trápani *et al.*, 1992). Por tal motivo, un aumento en el PG vía aumentos en la temperatura a través de su efecto sobre la T_{LLEG} es posible siempre que haya una oferta radiativa (fuente) que sostenga la demanda producida por los granos en crecimiento (destinos), ya sea a través de la radiación incidente durante el llenado y la consecuente radiación interceptada acumulada en ese periodo (Borrás *et al.*, 2004). Caídas en la radiación incidente o interceptada por el cultivo, producto de siembras tardías, reducen los asimilados disponibles para el llenado de los granos con la consecuente reducción del PG en maíz (Cirilo y Andrade, 1996). En trigo retrasos en la fecha de siembra exponen al cultivo a mayores temperaturas, acortando la D_{LLEG} y aumentando la T_{LLEG} pudiendo dejar afectada la asimilación de C para el llenado de los mismos modificando la radiación total acumulada en este periodo (Calderini *et al.*, 2006). En estas situaciones, limitaciones al crecimiento de los granos pueden ser parcialmente sostenidas por las reservas de carbohidratos solubles almacenados previamente en los diferentes órganos de las plantas, como por ejemplo en los tallos (Daynard *et al.*, 1969 y Jones y Simmons, 1983; Calderini *et al.*, 2006). Por consiguiente, la disponibilidad de asimilados para el llenado de los granos en crecimiento dependerá de los recursos almacenados (*i.e.* carbohidratos solubles) y de aquellos suministrados durante el llenado de los mismos a través de la radiación interceptada por el cultivo durante el llenado de los granos (Egli, 2004).

El fotoperiodo (Fp) puede afectar la D_{LLEG} en cultivos como soja, debido a la sensibilidad del mismo durante este periodo (Kantolic y Slafer, 2001). En quínoa la respuesta al Fp es cuantitativa de día corto para el periodo a floración (Jacobsen, 1997; Bertero, *et al.* 1999). La sensibilidad al Fp difiere dependiendo del origen de los diferentes genotipos (Bertero, *et al.* 1999; Jacobsen, 1997). Genotipos originarios de bajas latitudes presentan una mayor sensibilidad al Fp y una mayor longitud de la fase vegetativa, mientras que cultivares del nivel del mar, originarios del sur de Chile (como los utilizados en la presente tesis), poseen una menor sensibilidad al Fp con una menor duración de la fase vegetativa. Debido a la característica de los genotipos y la sensibilidad que presentan al Fp, la D_{LLEG} no debería verse afectada por este factor. El análisis de las relaciones entre la fuente disponible y los destinos en crecimiento (granos) es una herramienta útil para estudiar las variaciones en el PG (Borrás *et al.*, 2004). En maíz, la relación existente entre la tasa de crecimiento por planta durante el período crítico y el NG establecido (relación fuente-destino; RFD), determina el tamaño potencial y, en consecuencia, la tasa de crecimiento de los granos durante el llenado (Gambín *et al.*, 2006). En cambio, la RFD postfloración modula la disponibilidad de fotoasimilados

por grano durante su llenado y la duración del llenado de los granos (Gambín *et al.*, 2006). Conocer la respuesta del peso de los granos en quínoa a RFD variables, producto de variaciones en las condiciones de crecimiento, permitiría identificar el tipo de limitación al que está expuesto el cultivo durante el llenado (*i.e.* por fuente y/o destinos; (Jenner *et al.*, 1991)).

Un enfoque complementario al análisis de los determinantes del PG es el estudio de la dinámica hídrica de los granos en crecimiento. Este enfoque sirve como herramienta para describir y predecir diferencias en PG a través de ambientes y genotipos (Swank *et al.*, 1987; Schnyder y Baum, 1992; Borrás y Westgate, 2006 y Gambín *et al.*, 2007). El PG depende de la cantidad de células diferenciadas y de su expansión celular (Cirilo y Andrade, 1996; Kiniry, 1988). Parte responsable de esa expansión es el contenido de agua de los granos en crecimiento, que determina el tamaño de las células y por lo tanto el volumen de los granos (Egli, 1998; Borrás y Westgate, 2006; Gambín *et al.*, 2007). Es por ello que el máximo contenido de agua de los granos (MCAG), al igual que el máximo volumen, son buenos estimadores del tamaño y el peso final como fuera visto en especies tales como maíz (Saini y Westgate, 2000 y Borrás *et al.*, 2004), trigo (Calderini *et al.*, 2000), sorgo (Gambín y Borrás, 2005), girasol (Rondanini *et al.*, 2007) y soja (Swank *et al.*, 1987). Resultados de otros trabajos (Borrás *et al.*, 2003; Gambín y Borrás, 2005; Melchiori y Caviglia, 2008) demuestran que tanto el volumen de los granos como el MCAG se asocian con el PG vía aumentos en la T_{LLEG} y no con D_{LLEG} . Durante el llenado el agua es reemplazada por los contenidos de reserva causando una pérdida de humedad en los granos hasta un valor crítico en el que cesa la acumulación de reservas (Egli y TeKrony, 1997; Saini y Westgate, 2000). Ese valor crítico de humedad es conocido como madurez fisiológica (MF) e impone un límite al crecimiento de los granos, aún si la oferta de fotoasimilados para el llenado de los granos no es limitante (Jenner y Rathjen, 1977 y Egli y Bruening, 2001). En maíz se observaron diferencias genotípicas en la humedad del grano a MF y en la tasa de pérdida de humedad (TPA) de los granos, los que afectaron el PG final a través de impactos en la D_{LLEG} (Gambín *et al.*, 2007). En quínoa, se exploró la asociación entre el MCAG y determinantes del PG (T_{LLEG} y D_{LLEG}) en un genotipo (2-Want) en el que se generaron diferentes RFD mediante incrementos (reducción en el número de flores, raleo de plantas vecinas) y reducciones (raleo de hojas) de esta relación (López, 2008). En los resultados de estos ensayos, se observó una asociación estrecha entre el MCAG y PG final, y este efecto sobre el PG se asoció con diferencias en la D_{LLEG} , pero no en la T_{LLEG} . Respecto al MCAG, éste se alcanzó relativamente temprano en el llenado de grano (30 % del peso seco; López, 2008). Para quínoa, se desconoce la humedad del grano a MF y si variaciones en el mismo impactan en diferentes PG. Además, resulta necesario evaluar si estas relaciones hídricas durante el llenado de los granos se sostienen para diferentes combinaciones de genotipos y ambientes. La comprensión del control del peso de granos por el ambiente y las condiciones internas del cultivo es un área que ha experimentado avances notables en años recientes. En el caso de quínoa, la comprensión de estos aspectos es casi nula, ya que no existe información sobre los componentes del llenado de los granos, las relaciones hídricas de los granos en crecimiento y cómo se relacionan con variaciones en PG ante cambios en las condiciones ambientales y/o genéticas. Por este motivo, el presente capítulo tiene por objetivo analizar la determinación del PG (*i.e.*, T_{LLEG} y D_{LLEG} , junto al estudio de relaciones hídricas de los granos en crecimiento) de diferentes genotipos de quínoa adaptados a climas templados bajo diferentes condiciones de crecimiento.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Introducción

. A continuación, se describen para cada ambiente y genotipo las variables ambientales medidas durante el llenado de los granos (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Temperatura media, radiación fotosintéticamente activa incidente diaria (RFA_{INC}), radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFA_{ACUM}) y fotoperíodo medio durante el llenado de los granos (Fp) para cada ambiente y genotipo desde el comienzo del llenado efectivo hasta madurez fisiológica.

Ambiente	Fecha de siembra	Condición de crecimiento	Genotipo	Temperatura (°C)	RFA_{INC} ($MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$)	RFA_{ACUM} ($MJ\ m^{-2}\ d^{-1}$)	Fp (h)
A2	27-sep-11	Campo	NL-6	23,1	12,4	547	15,3
			Co-407	23,2	11,0	429	15,4
			2-Want	23,2	11,2	850	15,5
A4	14-nov-11	Campo	NL-6	24,9	12,7	514	15,3
			Co-407	25,6	12,4	455	15,2
			2-Want	25,5	11,4	488	14,6
A1	17-jul-13	Invernáculo	NL-6	17,7	8,8	161	14,2
			Co-407	19,9	9,0	126	14,5
			2-Want	20,7	9,5	148	14,8
A3	02-nov-12	Invernáculo	NL-6	24,9	10,8	400	15,4
			Co-407	25,2	11,3	404	15,3
			2-Want	25,6	10,7	626	15,9

4.2.2. Análisis estadístico.

Para estimar los efectos de los factores genotipo, ambiente y su interacción ($G \times A$) sobre las variables peso de grano, tasa de llenado de granos, duración del llenado de los granos y máximo contenido de agua, se realizaron dos análisis separados. Un primer análisis que comprende los ambientes a campo (A2 y A4) bajo un diseño en bloques completamente aleatorizado, y otro donde se analizaron los ambientes A1 y A3 (bajo invernáculo). Los modelos estadísticos se detallan en la sección Materiales y Métodos del Capítulo 2

Para evaluar la relación entre el PG y las condiciones ambientales durante la fase de llenado de los granos se llevó a cabo un análisis de regresión lineal múltiple (RLM) utilizando como variables ambientales predictoras a la temperatura media durante el llenado de grano, la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_{INC}), la radiación fotosintéticamente activa acumulada (RFA_{ACUM}), y el fotoperíodo medio durante la fase de llenado. Se testearon todos los modelos lineales posibles involucrando a variables individuales y en grupos. Para

la selección del mejor modelo se utilizó el procedimiento paso a paso y el criterio escogido fue el de Cp Mallows implementado en PROC REG de SAS. En cada paso se procedió a determinar la adecuación de los modelos mediante el cálculo de los estadísticos de diagnóstico implementados en el mismo procedimiento. Asimismo, el coeficiente Cp Mallows indica que tan importante es una variable regresora en un análisis de regresión múltiple. A mayor valor de este coeficiente más importante es la variable en la regresión.

Para establecer relaciones entre las variables estudiadas se realizaron análisis de regresión lineal mediante el software GraphPad Prism 6.0 (GraphPad Software, San Diego, Estados Unidos). Los parámetros de los modelos (pendiente y ordenada al origen) se compararon mediante la prueba *F* de la suma extra de cuadrados del mismo software. Los modelos desarrollados a partir de las ecuaciones [(2.3), (2.4)] y [(2.5), (2.6)] fueron ajustados utilizando el software GraphPad Prism 6.0 (GraphPad Software, San Diego, Estados Unidos).

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Peso de grano y sus determinantes

En el análisis de los A2 y A4, para la variable PG los efectos genotípicos y ambientales resultaron significativos (Cuadro 4.2). El mayor PG se observó en el A2 con un 23 % mayor que en A4. Del factor genotípico Co-407 lideró el ranking de PG (en promedio 15 % mayor a los otros genotipos). De los componentes del PG, en la T_{LLEG} se observó un efecto significativo de la interacción de los factores genotipo y ambiente ($G \times A$). No obstante, las mayores T_{LLEG} correspondieron al A2 y al genotipo Co-407 (Cuadro 4.2). Para la variable D_{LLEG} solo el efecto genotípico resultó significativo, donde la menor y mayor duración correspondió a Co-407 y 2-Want, respectivamente. La variable MCAG presentó una interacción entre ambos factores. Igualmente, al igual que la variable PG, el ambiente A2 y el genotipo Co-407 presentaron los mayores MCAG.

Al igual que los ambientes a campo, los PG de A1 y A3 resultaron significativos para los efectos genotípicos y ambientales (Cuadro 4.2). El A1 (más temprano) los PG fueron en promedio un 30% mayores que en A3. Del factor genotípico, Co-407 lideró el ranking de PG en los dos ambientes (Cuadro 4.2). La T_{LLEG} si bien presentó interacción entre ambos factores siguió el mismo patrón que para el PG. Donde las mayores T_{LLEG} se observaron en el A1 y en Co-407. La variable D_{LLEG} sobre presentó efectos genotípicos, donde al igual que el análisis de los ambientes a campo, 2-Want alcanzó las mayores, NL-6 las intermedias y Co-407 las menores. Por último, el MCAG alcanzó los efectos genotípicos y ambientales resultaron significativos (Cuadro 4.2), presentando la misma tendencia que el PG, los mayores valores en A1 y en Co-407.

De los componentes del PG, la T_{LLEG} fue el factor más importante en explicar las variaciones genotípicas y ambientales observadas en PG (Figura 4.1a; Cuadro 4.3). El rango explorado de T_{LLEG} fue muy amplio, desde 0,094 hasta 0,223 mg grano⁻¹d⁻¹. En todos los genotipos, los mayores valores de T_{LLEG} se correspondieron con los PG más elevados. Con respecto a la D_{LLEG} , el rango de variabilidad total experimentada fue de 15 a 27 días; no obstante, este parámetro no explicó las variaciones en el PG (Figura 4.1.b; Cuadro 4.3).

Cuadro 4.2. Peso de granos (PG), tasa de llenado efectivo (T_{LLEG}), duración del llenado (D_{LLEG}), y máximo contenido de agua (MCAG). Los valores corresponden a la media de tres repeticiones, salvo para Co-407 en el ambiente 1 ($n = 2$). Los análisis de los efectos ambientales, genotípicos y su interacción fueron detallados en la sección Materiales y Métodos del Capítulo 3.

Ambiente	Genotipo	PG final (mg grano ⁻¹)	T_{LLEG} (mg grano ⁻¹ d ⁻¹)	D_{LLEG} (días)	MCAG (mg grano ⁻¹)
A2	NL-6	2,54	0,123	20,8	2,24
	Co-407	2,94	0,177	16,6	2,39
	2-Want	2,66	0,124	21,5	2,24
A4	NL-6	2,14	0,123	17,6	1,72
	Co-407	2,41	0,134	18,1	2,32
	2-Want	2,06	0,108	19,4	1,99
A		****	**	ns	***
G		****	***	*	***
A x G		ns	*	ns	*
A1	NL-6	2,94	0,145	20,5	2,79
	Co-407	3,41	0,223	15,3	3,43
	2-Want	3,35	0,146	22,9	2,89
A3	NL-6	2,26	0,116	19,4	1,97
	Co-407	2,83	0,151	18,7	2,25
	2-Want	2,40	0,094	24,6	2,20
A		****	****	ns	***
G		***	****	***	**
A x G		ns	**	ns	ns

A, ambiente; G, genotipo; A x G, interacción ambiente por genotipo. Símbolos *, **, ***, **** corresponden a diferencias significativas al $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$, $p < 0,0001$ y (ns) no significativo.

Para los granos de posiciones apicales, analizados en los ambientes 1 y 3, el rango de PG explorado fue similar a los de posiciones medias (1.96 a 3.95 vs 2.03 a 3.49 mg grano⁻¹, posiciones apicales y medias, respectivamente). En el mismo sentido, tanto las asociaciones como los rankings se mantuvieron igual que en los granos de posiciones medias (datos no presentados). Asimismo, se observaron tendencias similares al analizar las relaciones con las T_{LLEG} ($r^2=0,60$; $p < 0,001$) y D_{LLEG} ($r^2=0,04$; $p=0,84$) como variables explicativas de la variación en PG.

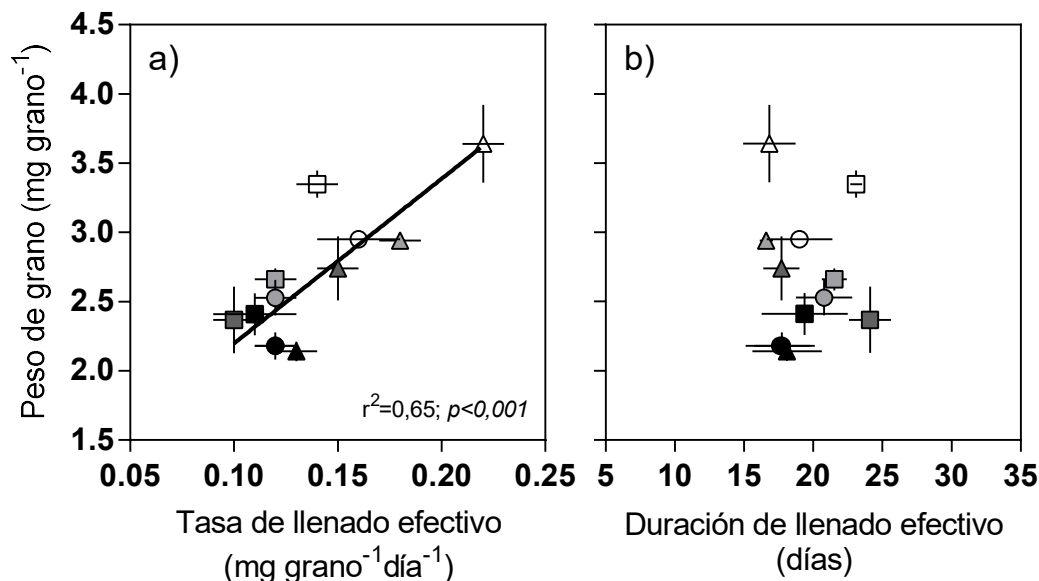


Figura 4.1. Relación entre el peso de los granos y (a) la tasa de llenado y (b) la duración de llenado efectivo para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos claro), A2 (símbolos grises claro) A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. La línea continua en (a) representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos.

4.3.2. Condiciones ambientales durante el llenado de grano y su asociación con la determinación del peso de granos

Del análisis de regresión lineal múltiple realizado con las variables ambientales cuyos valores se muestran en el Cuadro 4.1, se desprende que el modelo propuesto resultó significativo ($p<0,0001$). Sin embargo, la temperatura registró el mayor valor de Cp Mallows indicando la importancia de esta variable respecto de las demás en la regresión múltiple (Myers, 2000; ver sección 4.2. Materiales y Métodos). A raíz de este análisis se desprende la mayor importancia relativa de la temperatura por sobre las demás variables ambientales. La comparación entre la regresión lineal simple de la temperatura y PG vs la regresión lineal múltiple de todas las variables ambientales y PG, a través de la comparación del coeficiente Cp Mallows demuestra que la temperatura por sí sola explica gran parte de la variación en PG observada. De las otras variables ambientales analizadas, a pesar que los genotipos utilizados en estos ensayos (quínoas del grupo del nivel del mar) poseen nula o muy poca sensibilidad al fotoperiodo durante el llenado de los granos la asociación del PG con el fotoperiodo fue positiva. Por último, la relación de la RFA_{ACUM} y PG, no fue significativa ($p=0,07$); mientras que, con la RFA_{INC} la asociación con el PG fue negativa ($r^2=0,42$; $p<0,0001$).

Debido a que la variable con mayor incidencia explicativa sobre el PG fue la temperatura media durante el llenado, se procedió a analizar el efecto de esta variable en forma individual sobre el PG y sus componentes. El rango de temperaturas explorado por los genotipos fue similar (19 a 27°C). Se observaron mayores PG a menores temperaturas en todos los genotipos (Figura 4.2a). De los componentes del PG, las T_{LLEG} disminuyeron ante aumentos

de la temperatura experimentada durante el llenado efectivo en todos los genotipos (Figura 4.2b). Mientras que, la duración del llenado no varió con la temperatura (Figura 4.2c).

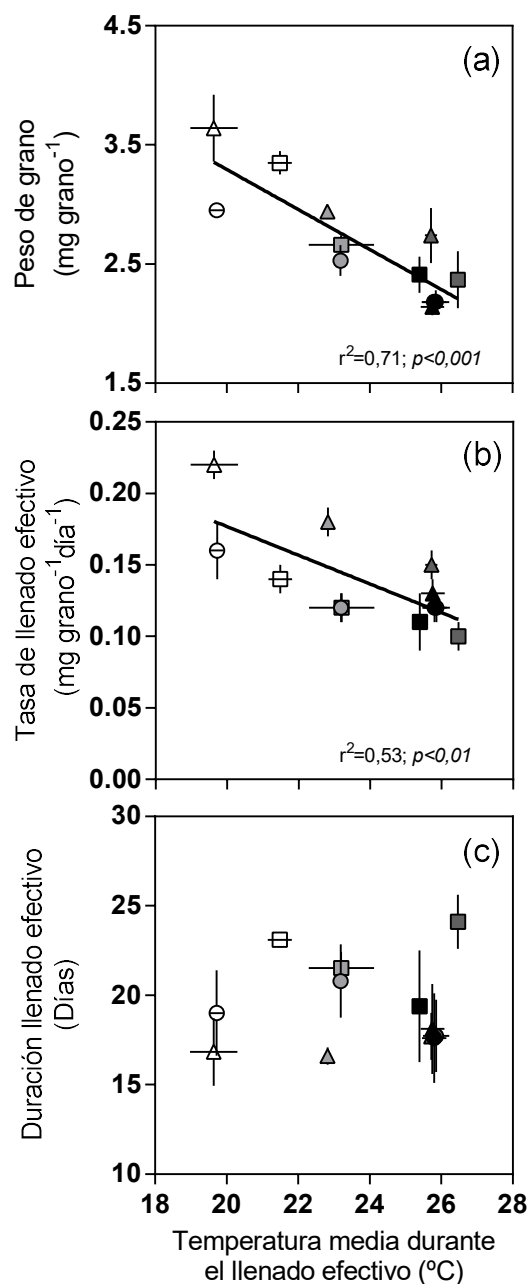


Figura 4.2. Relación entre el peso de los granos (a); la tasa de llenado efectivo de los granos (b), y la duración de llenado efectivo (c) con la temperatura media durante el llenado de grano para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. Las líneas continuas representan los modelos lineales ajustados al conjunto de datos.

4.3.3. Relaciones fuente-destino, consumo aparente de carbohidratos solubles en los tallos y PG

El PG no se asoció a la RFD durante el período de llenado de granos (estimada como la acumulación de biomasa por grano fijado entre FA y MF; Figura 4.3). Más aún, para el genotipo 2-Want se observó un menor PG (comparando los A1 y A3, Cuadro 4.3) ante aumentos en la disponibilidad por grano. En la mayoría de las situaciones, a excepción del A4, NL-6 y Co-407 se encontraron por encima de la línea punteada o sobre la misma (relación 1:1); indicando una posible limitación por fuente inmediata y/o co-limitación por fuente y destinos para el llenado de los granos (Figura 4.3). En similitud, los PG de los A1 y A3 del genotipo 2-Want se encontraron por encima de esta relación. El A4 fue la única situación que presentó una posible limitación por destinos en todos los genotipos junto con el A2 del genotipo 2-Want (Figura 4.3). Analizando las situaciones extremas, los valores de RFD del A1 y A4 en los genotipos NL-6 y 2-Want, se asociaron positivamente con el NG fijados ($r^2=0,41$; datos no mostrados). Esto sugiere que la mayor disponibilidad de fotoasimilados alcanzó para incrementar el NG y asimismo la disponibilidad de asimilados por grano. Durante el llenado de los granos, la mayor disponibilidad de asimilados se utilizaría con mayor prioridad para fijar más granos (Capítulo 3), en vez de aumentar el PG. Por otro lado, en similitud con los PG promedio de las panojas (Capítulo 3), variaciones en PG calculados a partir de los muestreos del tercio medio de la panoja no se asociaron a variaciones en el NG ($r^2=0,12$; $p=0,06$).

En relación a la RFD calculada para el período de floración (estimada como la acumulación de biomasa por grano fijado entre IA y FA; RFD_{IA-FA}), esta se asoció al PG únicamente para el genotipo NL-6 ($r^2=0,58$; $p<0,01$), sin asociación alguna para los demás genotipos (datos no mostrados). Respecto a los componentes del PG, solo la T_{LLEG} de NL-6 se asoció linealmente a la RFD_{IA-FA} ($r^2=0,36$; $p<0,05$).

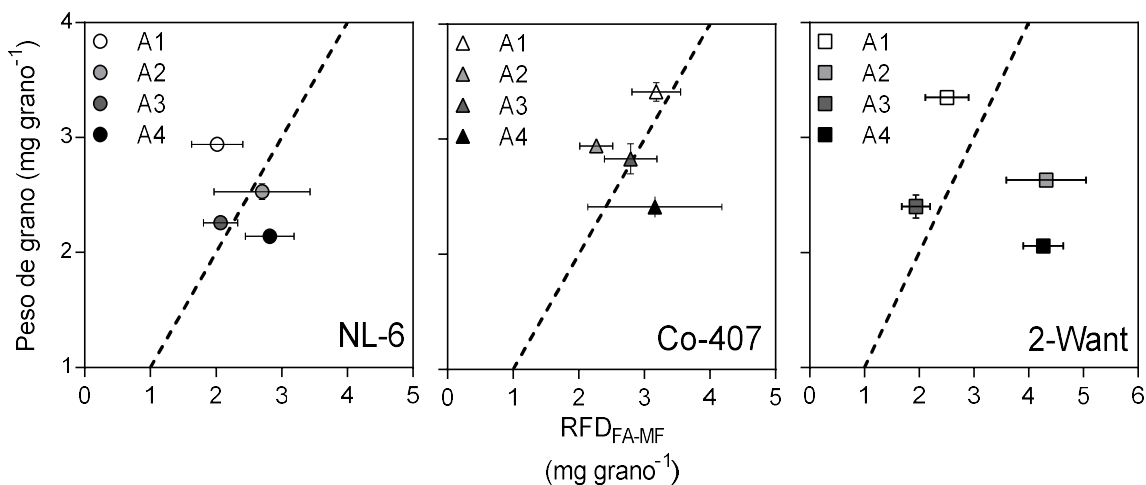


Figura 4.3. Relación entre el peso de los granos y la relación fuente-destino durante el llenado de los granos (RFD_{FA-MF}) para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quinoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. La línea continua representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos. La línea punteada indica la relación 1:1 entre ambas variables.

A partir de los datos presentados en la Figura 4.3 se procedió a calcular la retranslocación aparente (diferencia entre el PG y la RFD_{FA-MF}). Este valor podría sugerir la removilización realizada por el cultivo para alcanzar esos valores de PG, siempre que la diferencia sea positiva. A su vez, con el análisis de los carbohidratos solubles en los tallos se procedió a calcular el consumo aparente de los mismos como la diferencia entre el valor máximo y mínimo (entre aproximadamente FA/comienzos de llenado efectivo de los granos y cosecha; ver Figura 4.4). Esto permite estimar qué proporción de la demanda de los destinos durante el llenado de los granos es satisfecha por la removilización de CSA desde los tallos. La asociación entre ambas variables, consumo aparente de CSA afectado por el número de granos fijados y retranslocación aparente (Figura 4.5), resultó significativa en 2-Want y NL-6 ($p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente). Esta asociación estrecha podría estar indicando el rol de los CSA en situaciones donde la fuente disponible es insuficiente para el llenado de los granos en crecimiento. En Co-407 la asociación no resultó significativa ($p = 0,69$), quizá debido al menor rango de variación en la retranslocación aparente en los ambientes más tempranos (*e.g.* A1; Figura 4.3). No obstante, en la mayoría de las situaciones la contribución del consumo de los CSA al PG final no superó $0,1 \text{ mg grano}^{-1}$. La mayor contribución se observó en 2-Want en el A1, llegando a $0,27 \text{ mg grano}^{-1}$ (8 % del PG final y 28 % de la retranslocación aparente necesaria).

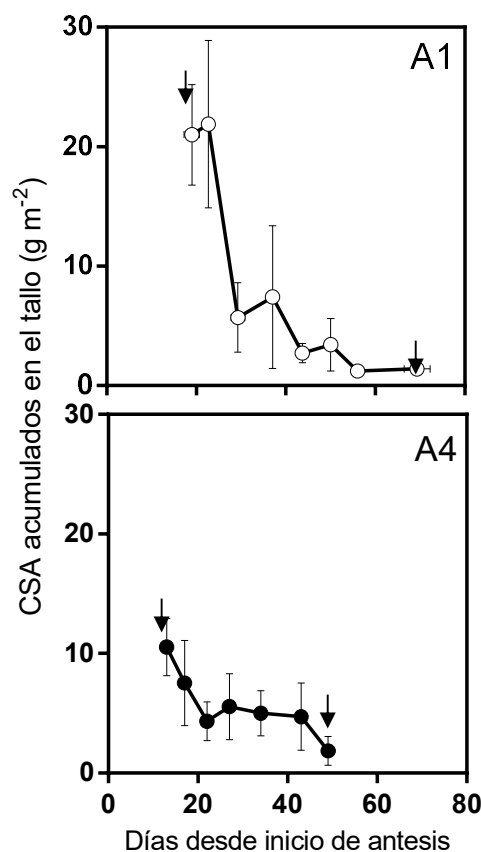


Figura 4.4. Evolución de los carbohidratos solubles en los tallos (CSA, g m^{-2}) en función de los días desde inicio de antesis para el genotipo NL-6 en los ambientes A1 (símbolos vacíos) y A4 (símbolos negros). Las flechas indican comienzos de llenado y cosecha estimados a partir del ajuste del modelo bi-lineal de los muestreos de los granos durante el llenado de los granos.

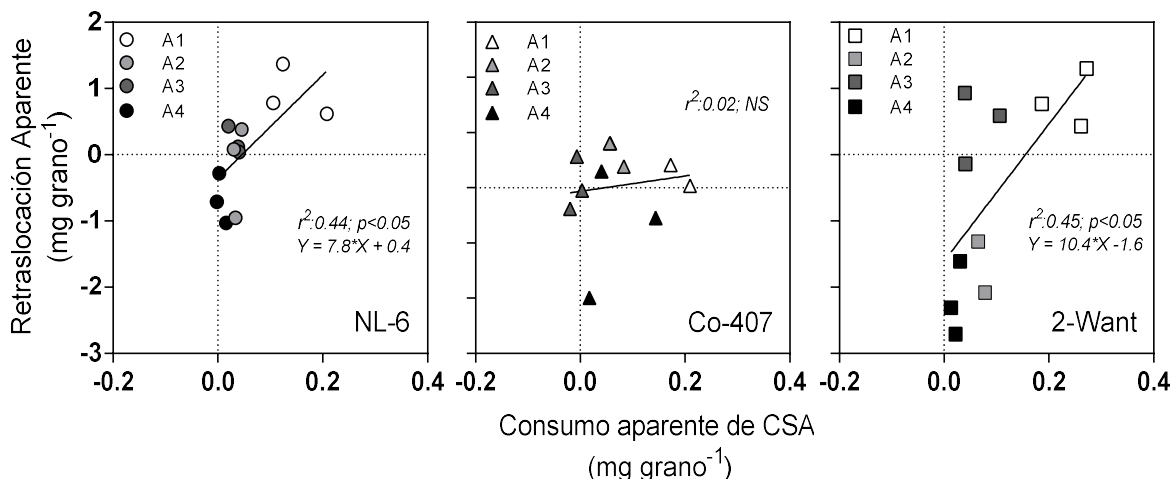


Figura 4.5. Relación entre la retranslocación aparente, producto de la diferencia entre PG y RFD_{FA-MF} , y el consumo aparente de carbohidratos solubles en el tallo para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quinoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa una repetición. La línea continua representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos.

4.3.4. Peso de grano y dinámica hídrica

En el análisis de las relaciones hídricas, y en concordancia con lo observado en otros cultivos, el PG mostró una asociación estrecha con el MCAG, independientemente del genotipo y ambiente explorado (Figura 4.6.a). De los componentes del PG, la T_{LLEG} también se asoció al valor de MCAG (Figura 4.6.b). Respecto a la D_{LLEG} , no se encontró relación con el MCAG ($r^2=0,007$; $p=0,55$). Al igual que el PG, el MCAG se asoció negativamente con la temperatura experimentada durante el llenado de los granos ($r^2=0,64$; $p<0,0001$).

En el análisis de la dinámica hídrica de los granos en crecimiento (considerando todos los genotipos y ambientes), el contenido de agua se incrementó a una tasa alta durante la primera parte del llenado efectivo hasta hacerse máxima en la primera mitad del llenado de los granos para luego decaer gradualmente (Figura 4.8). Asimismo, las tasas de acumulación de agua (TAA, parámetro h; ecuaciones 2.2-2.3), se asociaron a los diferentes valores de MCAG (Figura 4.9.a). Luego de alcanzado el MCAG, una única regresión explicó la asociación entre la tasa de pérdida de agua (TPA) y el MCAG para todos los genotipos (Figura 4.9.b). En general, aquellos granos que alcanzan mayores MCAG son, por un lado, los que acumulan agua a mayores tasas y por otro, también los que presentan mayores tasas de secado de los granos. En relación a los componentes del PG, la TPA no se asoció a la D_{LLEG} en ningún genotipo y/o ambiente ($r^2=0,01$; $p=0,56$).

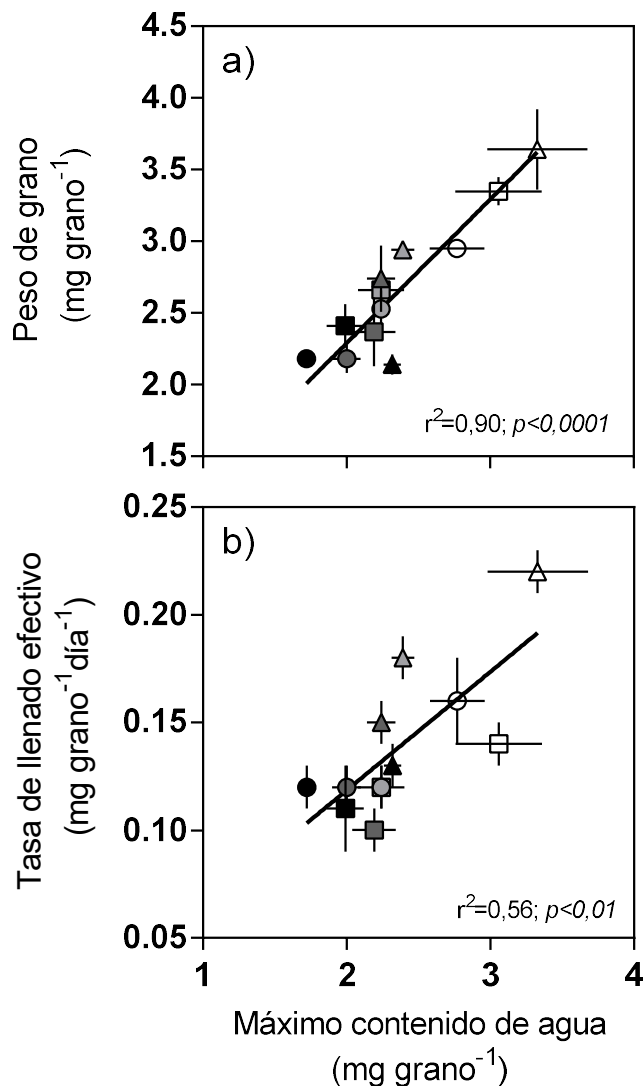


Figura 4.6. Relación entre el peso de los granos (a), la tasa de llenado (b) y: el máximo contenido de agua de los granos para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. Las líneas continuas representan los modelos lineales ajustados al conjunto de datos. El peso de grano y la tasa de llenado se estimaron mediante un modelo bi-lineal con un plateau (ecs. [2.5-2.6]). El máximo contenido de agua de los granos se calculó a través de un modelo bi-lineal (ecs. [2.3-2.4])

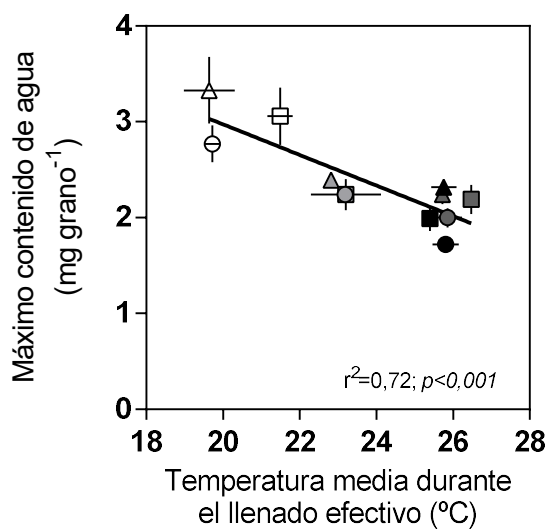


Figura 4.7. Relación entre el máximo contenido de agua alcanzado en los granos y la temperatura media durante el llenado efectivo de los granos para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro) y A4 (símbolos negros) en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. La línea continua representa el modelo lineal ajustado al conjunto de datos.

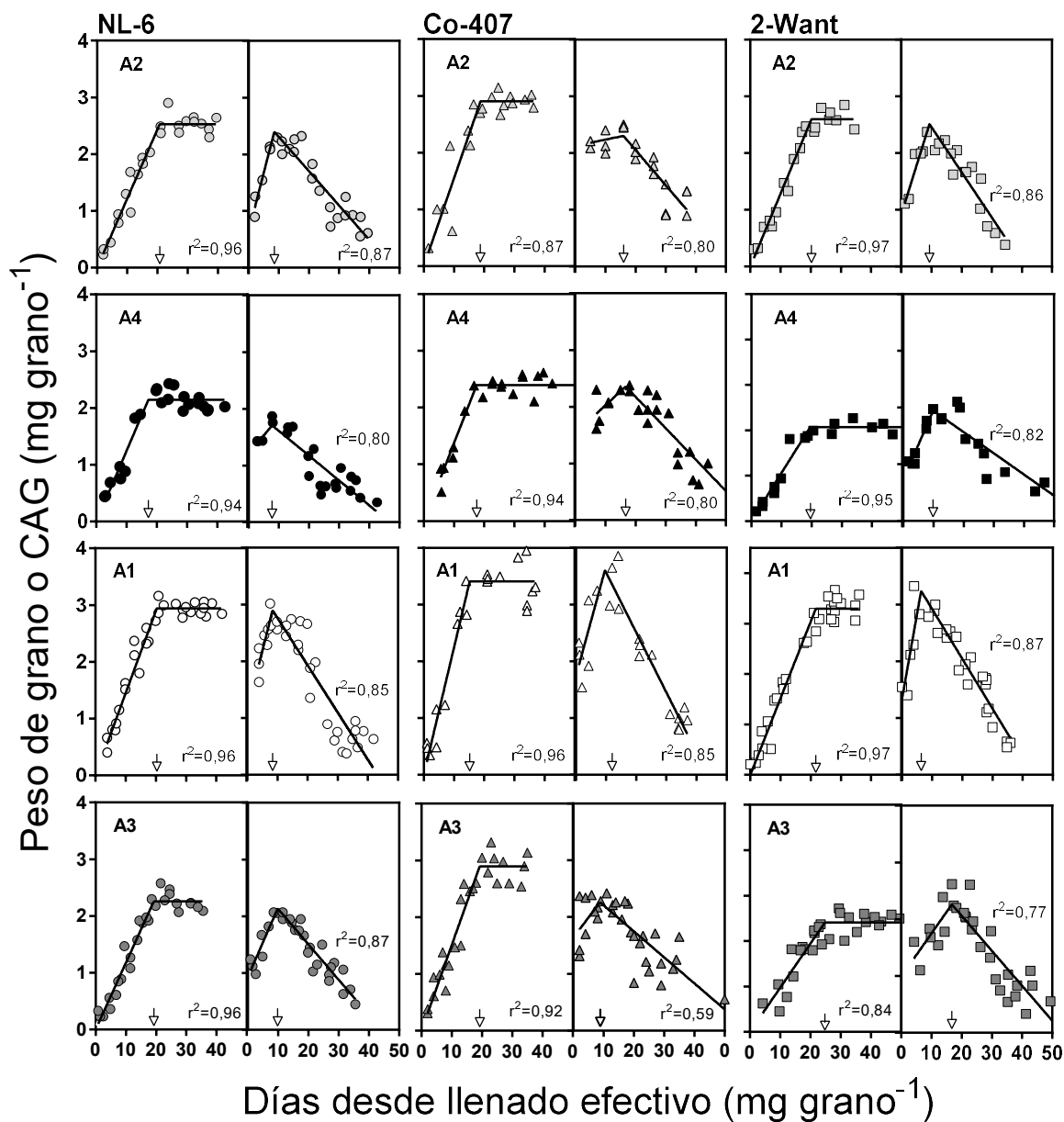


Figura 4.8. Evolución del peso y el contenido de agua en grano en función de los días desde el comienzo del llenado efectivo para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro), A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medido de tres repeticiones. Las líneas representan los modelos bi-lineales ajustados a cada tratamiento (ecs. [2.4-2.6]). Las flechas indican el momento de madurez fisiológica y aquel en que se alcanza el máximo contenido de agua de los granos, en la evolución de peso de grano y el contenido de agua, respectivamente.

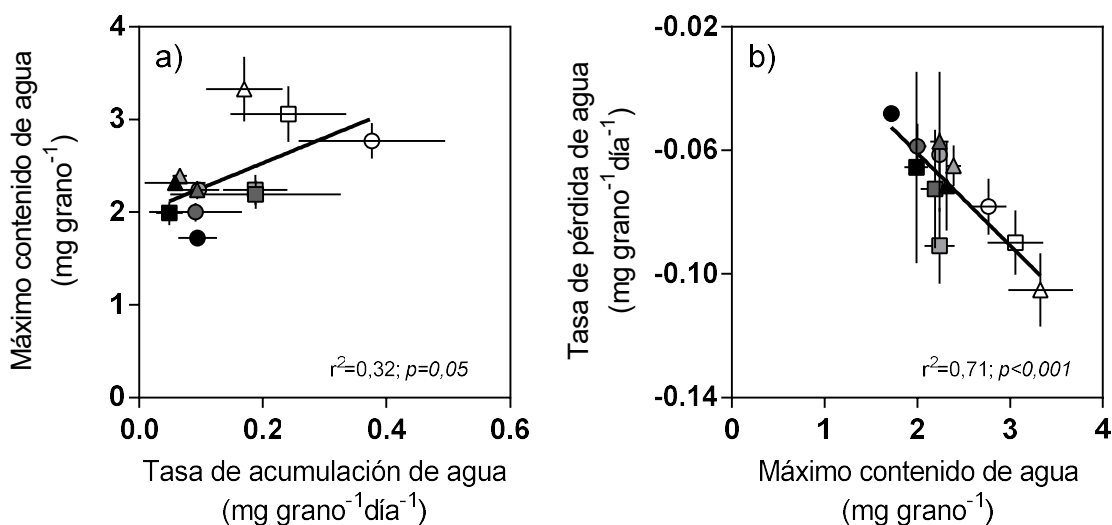


Figura 4.9. Relación entre el máximo contenido de agua de los granos y la tasa de acumulación de agua de los granos (a) y entre la tasa de pérdida de agua y el máximo contenido de agua de los granos (b) para todos los ambientes explorados A1 (símbolos vacíos), A2 (símbolos grises claro) A3 (símbolos grises oscuro), A4 (símbolos negros) y en 3 genotipos de quinoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]). Cada punto representa el valor medio de tres repeticiones \pm el desvío estándar. Las líneas continuas representan los modelos lineales ajustados al conjunto de datos. Los valores graficados corresponden a los parámetros [h y j] de los modelos bi-lineales ajustados a cada repetición (ecs. [2.4-2.6]).

4.3.5. Relación entre la evolución del contenido de agua y la acumulación de biomasa en los granos

La dinámica hídrica de los granos es un buen indicador del estado de desarrollo de los mismos. En el análisis conjunto de las relaciones hídricas y la acumulación de biomasa en granos, el MCAG se alcanzó temprano en el desarrollo de los granos en crecimiento (expresado como % del peso máximo de los granos en que se alcanza MCAG) (Figura 4.11). En el mismo sentido, ninguna diferencia fue encontrada entre posiciones dentro de la panoja ($p=0,47$) ni entre genotipos ($p=0,99$). El máximo valor relativo de agua en el grano se alcanzó con un 31 % del peso final del grano. Este modelo único demuestra el equilibrio existente entre la dinámica hídrica y la acumulación de biomasa de los granos en crecimiento.

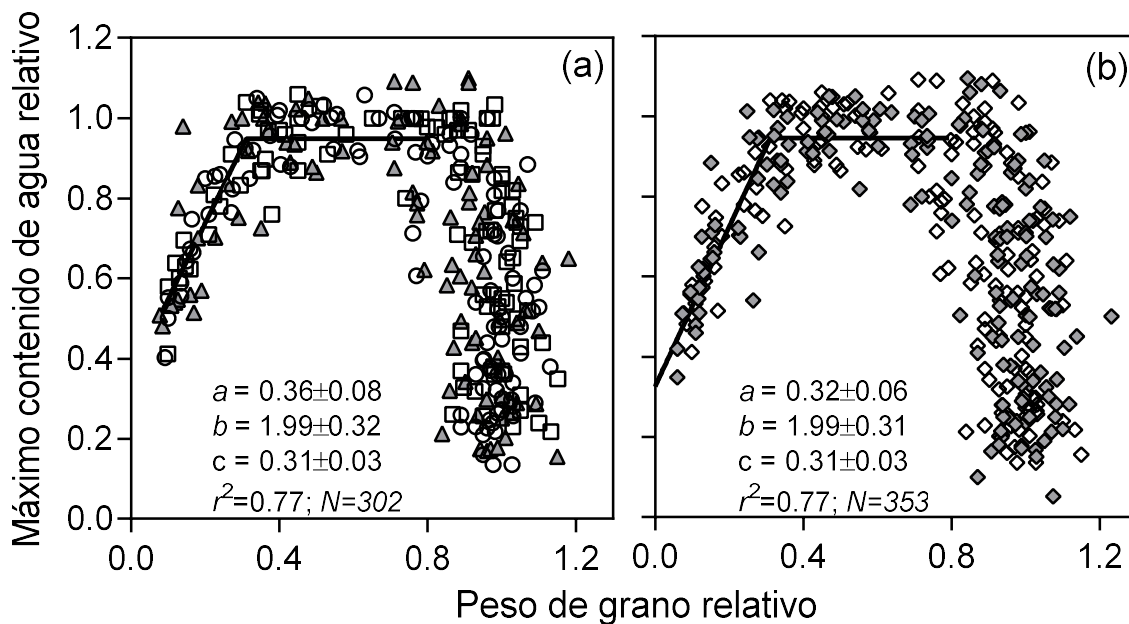


Figura 4.10. Relación entre el máximo contenido relativo de agua y el peso de grano relativo para (a) los 3 genotipos de quínoa (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados] en todos los ambientes explorados de granos correspondientes al tercio medio de las panojas, y para (b) los pesos de grano de diferentes posiciones de la panoja (apical [rombos llenos] y del tercio medio [rombos vacíos]) en los ambientes A1 y A3. Las líneas indican los modelos bi-lineales (ecs. [2.4-2.5]) ajustados al conjunto de datos, excluidos los valores por encima de 0,7 del peso de grano relativo en cada condición. Cada punto corresponde a una repetición. Los insertos corresponden a los parámetros del modelo y su error estándar.

Los patrones de disminución en la humedad de grano a lo largo del llenado de los granos fueron comunes para los 3 genotipos y los 4 ambientes (Figura.4. 12.a) y, además, para ambas posiciones dentro de la panoja (Figura.4.12. b). La madurez fisiológica se alcanzó cuando la humedad de grano fue del 42 % (Figura 4.12. a y b).

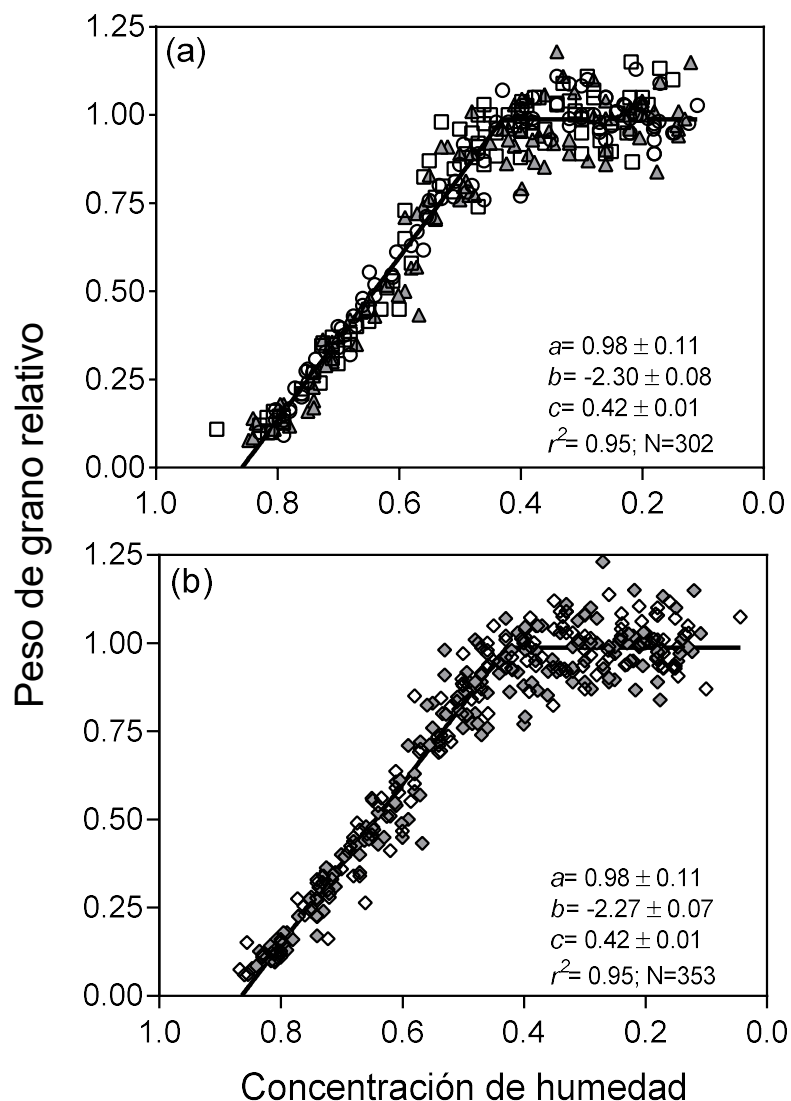


Figura 4.11. Relación entre la humedad de los granos en desarrollo y (a) el peso final relativo de granos correspondientes al tercio medio de la panoja para todos los ambientes explorados y en 3 genotipos de quínoa del nivel del mar (NL-6 [círculos]; Co-407 [triángulos] y 2-Want [cuadrados]) y (b) los granos correspondientes al tercio medio (rombos vacíos) y apicales (rombos llenos) de las panojas de los tres genotipos en los ambientes A1 y A3. En (a), la línea muestra la función bi-lineal (ecs. [4.3-4.4]) ajustada a todos los datos, ya que no hay diferencias significativas entre los diferentes ajustes de los 3 genotipos ($p=0,21$). En (b), la línea muestra la función bi-lineal ajustada a todos los datos diferenciando entre posiciones de panoja, ya que no hay diferencias significativas entre las diferentes posiciones ($p=0,33$). Los insertos corresponden a los parámetros del modelo y su error estándar.

4.4. DISCUSIÓN

Retrasos en el ambiente explorado afectaron al PG en todos los genotipos (Cuadro 4.3). Las grandes diferencias en los valores de PG encontrados en esta tesis, producto de la variabilidad

genotípica y ambiental, se explicaron por variaciones en la T_{LLEG} y no en la D_{LLEG} (Figura.4.1). Estos resultados están en concordancia con la mayoría de los cultivos de grano en donde las variaciones en el PG son explicadas principalmente por cambios en la T_{LLEG} y no en la D_{LLEG} (Egli, 1998; Gambín y Borrás, 2005; Kiniry, 1988; Serrago *et al.*, 2013). Como ejemplos particulares del cultivo de quínoa, podemos remarcar que las mayores T_{LLEG} fueron alcanzadas por el genotipo Co-407.

De los factores ambientales que determinan la variabilidad en PG, y en similitud con estudios de diferentes ambientes (*i.e.* Trigo; Ortiz-Monasterio *et al.*, 1994), el efecto de la temperatura fue el factor ambiental con mayor impacto sobre el PG durante el llenado de los mismos. A mayores temperaturas el PG disminuyó en todos los genotipos analizados (Figura 4.2.a). La asociación negativa de la temperatura con el PG hallada en esta tesis fue similar a la respuesta observada en otros cultivos de grano (*e.i.* maíz (Thompson, 1986) y trigo (Sofield *et al.*, 1977; Tashiro y Wardlaw, 1989)). Asimismo, para el genotipo NL-6, la respuesta observada coincidió con la reportada por Isobe *et al.* (2012), quienes analizaron el efecto de las temperaturas diurnas en un rango de 20 a 30 °C y hallaron que los mayores PG se correspondían con las menores temperaturas. Por otro lado, en un ensayo de manipulación de las temperaturas nocturnas durante el llenado de los granos, aumentos de 4 °C (de 15 a 19 °C), no afectaron al PG en cultivares de quínoa del grupo del nivel de mar (Lesjak, 2014). Las temperaturas experimentadas en los ensayos de esta tesis fueron más elevadas que en los experimentos de Lesjak (19-27 °C vs, 15-19 °C respectivamente) y semejantes al rango explorado por Isobe *et al.* (2012), en que se obtuvieron resultados comparables a los de estos experimentos.

El rango de temperaturas óptimas para el llenado de los granos varía dependiendo de la especie en estudio (Stone, 2001). En condiciones controladas, el óptimo de temperaturas en trigo estuvo alrededor 15/10 °C diurnos y nocturnos, respectivamente; mientras que, en sorgo presentó un óptimo mayor con 27 °C para temperaturas diurnas y 22 °C para temperaturas nocturnas (Chowdhury y Wardlaw, 1978). No obstante, especies como arroz presentan estabilidad del PG frente a importantes variaciones en la temperatura dentro del rango de 21/16 a 30/25 temperaturas diurnas/nocturnas, respectivamente (Chowdhury y Wardlaw, 1978; Tashiro y Wardlaw, 1989). En quínoa, al no conocerse la respuesta del PG a un rango amplio de temperatura no se conocen los umbrales (o rangos de valores) en los cuales el PG es afectado en este cultivo. Esta incertidumbre resalta la necesidad de manipular en forma independiente la temperatura durante el llenado de los granos en quínoa.

En varios cultivos, los menores PG observados ante mayores temperaturas, son consecuencia de un mayor impacto relativo sobre la D_{LLEG} (disminuyendo ante aumentos de temperaturas) que sobre la T_{LLEG} la que puede aumentar o no modificarse ante incrementos en las temperaturas exploradas (Chowdhury y Wardlaw, 1978). No obstante, dependiendo del rango de temperaturas explorado, pueden ocurrir compensaciones entre ambos componentes del PG (T_{LLEG} y D_{LLEG}). El aumento de la T_{LLEG} frente a incrementos en la temperatura, puede compensar el efecto negativo sobre la D_{LLEG} en cultivares de trigo menos sensibles a la misma (Wardlaw y Moncur, 1995). En girasol, la T_{LLEG} aumenta con la temperatura hasta 25 °C, para luego disminuir a partir de ese valor. En el rango de temperaturas por debajo de 25 °C, la mayor T_{LLEG} puede compensar la menor duración, sin consecuencias sobre el PG; mientras que, por encima de este valor la disminución en la T_{LLEG} en conjunto con la menor D_{LLEG} provocan menores PG (Chimenti *et al.*, 2001). Asimismo, el efecto negativo de la temperatura sobre la D_{LLEG} , es observada en muchos cultivos de granos, incluidos maíz (Tollenaar y Bruulsema, 1988 y Muchow, 1990), trigo (Wardlaw y Moncur, 1995), girasol (Chimenti *et al.*, 2001) y avena (Hellewell *et al.*, 1996). Sin embargo, hay excepciones

como el caso del cultivo de soja, donde temperaturas entre 20 a 30 °C tienen un pequeño efecto sobre la D_{LLEG} (Egli y Wardlaw, 1980; Egli, 1990).

Si bien la respuesta del PG a la temperatura observada en quínoa es semejante a la de otros cultivos, los procesos que la determinan no lo son. Como fue mencionado anteriormente, la caída en el peso frente a aumentos de la temperatura suele estar asociada a una menor D_{LLEG} con escasos o nulos aumentos en la T_{LLEG} . En tanto, en esta tesis, se observaron caídas en la T_{LLEG} sin reducción en la D_{LLEG} . Más aun, la D_{LLEG} no mostró asociación con la temperatura. Esto último podría interpretarse como un efecto de temperaturas supraóptimas sobre la tasa de desarrollo, o como un retraso en el llenado como consecuencia de un efecto de días largos sobre este proceso. Genotipos andinos de quínoa muestran mayores duraciones del llenado ante días largos (Bertero *et al.*, 1999), y se han observado efectos sobre la duración de llenado aún en genotipos de origen chileno insensibles al fotoperíodo para tiempo a floración (Christiansen *et al.*, 2010).

A otra escala, el posible del efecto de la temperatura sobre el PG observado en esta tesis, podría provenir de efectos de la misma sobre el crecimiento de órganos reproductivos. Evidencias en trigo (Millet y Pinthus, 1984; Calderini *et al.*, 1999a; Savin *et al.*, 1999 y Ugarte *et al.*, 2007), cebada (Scott *et al.*, 1983) y sorgo (Prasad *et al.*, 2008 y Yang *et al.*, 2009) señalan que altas temperaturas pueden afectar el crecimiento del ovario y las estructuras reproductivas, provocando limitaciones físicas al crecimiento de los granos. Además, temperaturas elevadas pueden afectar directamente la formación de células endospermáticas y la biosíntesis de amiloplastos (Denyer *et al.*, 1994). En trigo, el número de células del endosperma es la variable que más se relaciona con el peso final del grano (Wardlaw, 1970; Cochrane y Duffus, 1983) y la división de las células del endosperma ocupa las 2-3 semanas posteriores a antesis, dependiendo de la temperatura (Wardlaw, 1970; Cochrane, 1985) y cesa aproximadamente al mismo tiempo que el incremento neto de agua por grano. Asimismo, en trigo altas temperaturas en estadios tempranos del llenado de los granos (28/20 °C diurnas y nocturnas, respectivamente) provocan una disminución del número de células, tamaño y número de los gránulos de almidón (Nicolas *et al.*, 1984; Schnyder y Baum, 1992). La división de células del endosperma en trigo es dependiente de la temperatura (Wardlaw, 1970). En otros cultivos como en maíz, altas temperaturas reducen el número y tamaño de células del endosperma (Jones *et al.*, 1985). Una posible hipótesis que puede desprenderse de estos resultados, en los cuales el número de células endospermáticas pudo haberse afectado en estos genotipos de quínoa.

Los efectos de la temperatura sobre las relaciones hídricas han sido escasamente estudiados. Por un lado, esta tesis demostró la asociación negativa entre el PG y la temperatura durante el llenado de los granos a través de su efecto sobre la T_{LLEG} y D_{LLEG} . Por otro lado, pudimos evidenciar que la potencialidad del PG medida como el MCAG también es sensible a variaciones en las condiciones ambientales. Los ambientes más tardíos de estos ensayos provocaron aumentos de temperatura media durante el llenado de los granos, las cuales se asociaron negativamente con el PG y el MCAG. A modo de conclusión del efecto de la temperatura sobre el PG, se presenta un modelo hipotético para la respuesta del PG en quínoa a las temperaturas experimentadas durante el llenado de los granos (Figura 4.12). En el rango explorado de temperaturas menores (rango gris de temperaturas; Figura 4.12) como los experimentados en los tratamientos controles en Lesjak (2014), el cultivo podría presentar compensaciones entre la T_{LLEG} y la D_{LLEG} sin afectarse el PG. Mientras que, en un rango mayor de temperaturas como los experimentados en esta tesis (rango rosa; Figura 4.12), el PG disminuye. La línea punteada del modelo hipotético de respuesta del PG a la temperatura indicaría la posibilidad de encontrarse genotipos con diferente sensibilidad a la misma (Figura 4.12; Marcellos y Single, 1972; Wardlaw y Moncur, 1995).

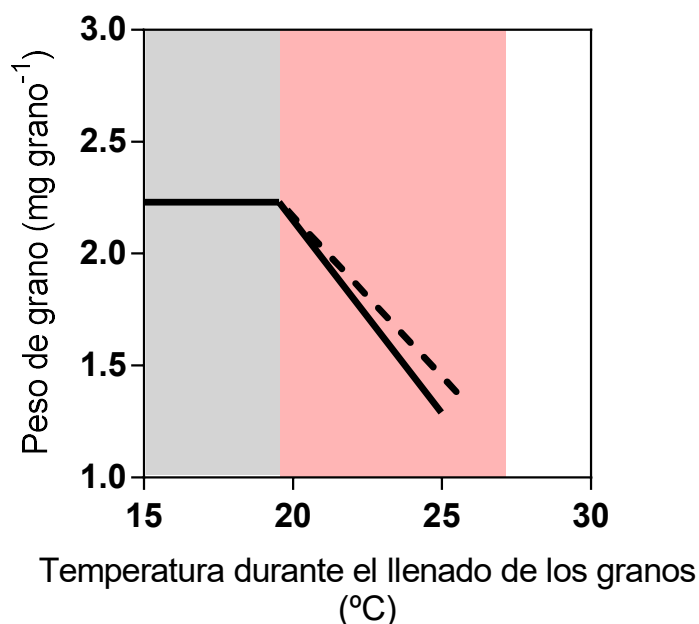


Figura 4.12. Modelo hipotético del efecto del PG ante aumentos en las temperaturas promedio durante el llenado de los granos. En gris se hayan las temperaturas experimentas por Lescaj, (2014), mientras que en rosa el rango de temperaturas exploradas en esta tesis. La línea punteada indica la posible variación entre genotipos en la sensibilidad del PG a la temperatura.

La RFD post-antesis no parece explicar los diferentes PG en quínoa (Figura 4.3); pero la relación entre ambas variables permite identificar el tipo de limitación experimentado en los diferentes ambientes y por los diferentes genotipos. En ambientes tempranos, los granos crecieron en situaciones donde la oferta (fuente inmediata) no satisfizo la demanda de los granos en crecimiento (situaciones por encima de la línea 1:1). Estos resultados indican que la retranslocación de asimilados fijados previamente resultaría esencial para el crecimiento de los granos bajo ambientes tempranos de clima templado (símbolos correspondientes al A1, Figura 4.3). En cultivos de grano, la contribución de los CSA de los tallos hacia los granos en crecimiento puede llegar a ser muy importante sobre todo en condiciones de estrés (Wardlaw y Porter, 1967; Austin *et al.*, 1977; Bidinger, 1977 y Wardlaw, 1990). Con respecto a la cantidad de CSA almacenados en los tallos en cada genotipo, es necesario aclarar que si bien hubo diferencias genotípicas ($p < 0,05$; datos no mostrados, ver capítulo 5), éstas disminuyeron cuando se expresó por grano fijado (mg de CSA grano⁻¹; Figura 4.5). No obstante, la selección de genotipos con mayores CSA almacenados en los tallos, podría resultar en mejoras del rendimiento (ya sea fijando más granos o un mayor PG) en aquellas situaciones con bajas RFD. La identificación de QTL's asociados a este rasgo, CSA almacenados en los tallos, en otras especies ha llevado a su uso en programas de mejoramiento (Rebetzke *et al.*, 2008). Sin embargo, en los experimentos de esta tesis, aún si se asumiera que los carbohidratos de reserva fueron utilizados en su totalidad para satisfacer la demanda de los granos en crecimiento, estos constituyen solo una parte de lo requerido para explicar las diferencias entre el peso de granos y la oferta de asimilados por grano en las situaciones en que se observó una limitación por fuente. Como ejemplo, la máxima contribución de fotoasimilados provenientes de los CSA de los tallos alcanzó el 21 % de la retranslocación aparente necesaria durante el llenado

de los granos para alcanzar los PG observados (2-Want en A1). Esto estaría indicando que parte de la demanda por los granos en crecimiento pudo haber sido satisfecha por retranslocación desde otros órganos, como pueden ser las raíces. Evidencias de la contribución de estos órganos en el llenado de los granos se han hallado en cultivos como trigo (Kafi *et al.*, 2003). Es necesario ampliar estas evidencias en el cultivo de quínoa.

La limitación por fuente (inmediata) es consecuencia de una menor disponibilidad de fotoasimilados durante el período de crecimiento de los destinos (Egli, 2004). En el ambiente más temprano (A1) se observaron los menores crecimientos durante el llenado de los granos sobre todo en NL-6 y 2-Want (capítulo 3), resultando insuficiente el suministro de fotoasimilados hacia los granos en crecimiento (situaciones por encima de la línea 1:1; Figura 4.3). En el ambiente más tardío (A4) todos los genotipos presentaron limitación por destinos (situaciones por debajo de la línea 1:1; Figura 4.3). Por su parte, el crecimiento durante el llenado de los granos fue el que mejor explicó los cambios en rendimiento alcanzados, a través del NG fijados; los cuales alcanzaron una respuesta de saturación a través del modelo bi-lineal ajustado (Capítulo 3). Esta asociación entre la biomasa acumulada en este período y el NG a través de un modelo bi-lineal sugirió un plateau o saturación en la respuesta del NG en los ambientes más tardíos. En quínoa, ambientes que permiten una alta tasa de crecimiento y acumulación de biomasa, experimentan una limitación en la capacidad de producir un número proporcionalmente equivalente de destinos. Esto pudo ser observado en A4, explicando la resultante limitación por destinos (puntos por debajo de la relación 1:1, Figura 4.3). Cabe resaltar que las diferencias en RFD por grano halladas durante el llenado, no sólo corresponden a variaciones causadas por el genotipo, sino también por los ambientes explorados.

El MCAG se correlacionó con el PG (Figura 4.6.a), al igual que lo observado habitualmente en otros cultivos (Millet y Pinthus, 1984; Saini y Westgate, 2000; Borrás *et al.*, 2003 y Sala *et al.*, 2007), sirviendo como un estimador temprano de la capacidad para incorporar asimilados disponibles y el PG final también en esta especie. La asociación positiva de la T_{LLEG} con el MCAG (Figura 4.6.b), también ha sido encontrada con genotipos de diferente PG en soja (Swank *et al.*, 1987) y ante diferentes condiciones de crecimiento en maíz (Borrás *et al.*, 2003). Por otro lado, la duración de llenado de los granos fue independiente del MCAG, al igual que lo reportado en sorgo (Gambín y Borrás, 2005). Siguiendo el análisis de la dinámica hídrica, los granos que tuvieron una mayor TAA fueron aquellos que alcanzaron un mayor CAG y PG final. Luego de fijado el MCAG, las TPA fueron dependientes del valor de MCAG alcanzado, sin diferencias entre los genotipos analizados (Figura 4.9.b). Contrariamente a los que sucede en maíz (Gambín *et al.*, 2007) en quínoa las TPA no parecerían explicar diferencias en D_{LLEG} ni en los PG alcanzados. En relación con los MCAG alcanzados, una explicación posible desde el punto de vista genotípico podría ser la potencialidad de cada genotipo respecto a la cantidad de células diferenciadas y/ o los diferentes patrones de expresión de genes involucrados en la extensibilidad de las paredes celulares (*e.g.* expansinas, (Li *et al.*, 2003; Liu *et al.*, 2007; Lizana *et al.*, 2010)).

Existió un equilibrio entre las relaciones hídricas y la acumulación de biomasa en granos. Cuando el PG fue normalizado respecto del máximo valor alcanzado para cada ambiente y genotipo, no se hallaron diferencias entre los mismos en la relación de acumulación de biomasa y contenido de agua de los granos (Figura.4.10). Similares conclusiones fueron observadas en granos de soja (Swank *et al.*, 1987), trigo (Calderini *et al.*, 2000), maíz (Borrás *et al.*, 2003) y girasol (Rondanini *et al.*, 2007). La estabilidad de esta relación, observada como los parámetros del modelo ajustado para la misma, sugiere que la entrada del agua a los granos y el momento de desarrollo en el cual se alcanza el MCAG (31% del PG) son determinantes importantes del PG final. Este valor de

porcentaje de PG a MCAG es semejante al detectado por López (2008) con el genotipo 2-Want. En cultivos como girasol, el MCAG se alcanza al 25% del PG (Rondanini *et al.*, 2007), mientras que el cultivo de soja lo alcanza más tarde en el desarrollo de los granos, con un 75% del PG (Egli y TeKrony, 1997). Esta ventana más acotada de determinación del PG potencial ha sido propuesta como explicación a la menor plasticidad del PG en cultivos como trigo, maíz y girasol en comparación con soja ante cambios en la fuente de fotoasimilados durante el llenado de los granos (Borrás *et al.*, 2004). Quínoa se asemeja a trigo y maíz en que el MCAG se alcanza temprano en el desarrollo con valores porcentuales de PG máximo equivalentes (~ 30%, Borrás *et al.*, 2004). Diferencias genotípicas en la humedad de grano a madurez fisiológica pueden causar diferencias en los PG alcanzados a través del acortamiento en la D_{LLEG} (Gambín *et al.*, 2007). En el amplio rango de PG alcanzados, producto de los diferentes ambientes explorados, no se modificó la relación entre la humedad de grano y el peso relativo de los granos para los diferentes genotipos y posiciones de la panoja (Figura.4.11). Los resultados indicaron que una humedad de grano de alrededor del 42 % es un robusto indicador del cese de acumulación de biomasa en los granos y una valiosa herramienta tecnológica. Este valor de humedad coincidió con valores registrados en quínoa previamente para una condición de crecimiento y genotipo (López, 2008). Además, la robustez del modelo presentado en esta tesis está dada por los diversos genotipos usados, que presentan diferentes duraciones de ciclo y PG, los distintos ambientes y por las distintas posiciones dentro de la panoja de los granos analizados. La estabilidad de esta relación en las diferentes posiciones dentro de la panoja es consistente con lo encontrado para trigo con granos de diferentes posiciones en la espiga (Calderini *et al.*, 2000), cebada (Alvarez Prado *et al.*, 2013), diferentes racimos en ricino (Vallejos *et al.*, 2011) y diferentes posiciones florales en el capítulo de girasol (Rondanini *et al.*, 2007), aunque no así para sorgo (Gambín y Borrás, 2005). En sorgo se encontraron diferencias en la humedad de grano a madurez fisiológica y en los patrones de pérdida de humedad entre posiciones de panoja, lo que impide obtener una única curva de acumulación de biomasa en función de la humedad de los granos en esa especie (Gambín y Borrás, 2005). En quínoa, el valor de humedad en que se alcanza la madurez fisiológica se encuentra levemente por encima de los valores reportados en la bibliografía de 37-39 % para trigo (Schnyder y Baum, 1992, Calderini *et al.*, 2000 y Pepler *et al.*, 2006), 35-36 % para maíz (Egli y TeKrony, 1997 y Borrás y Westgate, 2006), de 38 % reportado para girasol (Rondanini *et al.*, 2007), 21,8 % para ricino (Vallejos *et al.*, 2011) y de 36 y 28 % para sorgo en granos apicales y basales, respectivamente (Gambín y Borrás, 2005). Además, difiere del elevado valor de humedad a madurez fisiológica de la soja (55 %, (Egli, 1998)). Igualmente, el valor de humedad a MF encontrando para quínoa es similar al reportado para cebada de dos hileras (48 %, Alvarez Prado *et al.*, 2013).

4.5. CONCLUSIONES

Si bien la temperatura es un determinante central de las variaciones en peso de los granos, el mecanismo a través del que lo hace no es el mismo que lo común en otras especies. Los resultados de estos ensayos, sugieren que todos los ambientes se encontraron dentro del rango de temperatura altas para el llenado de los granos en quínoa. La implicancia práctica de estos resultados, radica en la decisión de evitar altas temperaturas durante el llenado de los granos en aquellas situaciones donde se priorice el tamaño de los granos como atributo de calidad comercial. Sin embargo, aún falta manipular la temperatura en forma directa en un amplio rango experimental sobre el PG de genotipos de quínoa. Otro aspecto de relevancia práctica aportado por esta tesis, es la definición del porcentaje de humedad a madurez fisiológica (42 %). Este robusto indicador de

gran impacto tecnológico, tendría que ser validado en otros genotipos de quínoa y ambientes. Desde el punto de vista del mejoramiento, los programas deberían enfocarse en incrementar la fuente (actual o vía reservas) en ambientes tempranos y el NG para ambientes tardíos.

**Respuesta del peso de los granos a manipulaciones en
la relación fuente-destino durante el llenado de granos
en quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.)**

5.1. INTRODUCCIÓN

Existe una extensa bibliografía en relación a las repuestas del PG frente a manipulaciones en la RFD durante post floración en una gran cantidad de cultivos. Sin embargo, en la mayoría de los casos la interpretación de los resultados ha sido de naturaleza cualitativa y en muchos casos las respuestas del PG frente a esas manipulaciones son contradictorias. Aumentos en la fuente a través de tratamientos de remoción de flores, provocan un aumento en el peso de los granos basales de la panoja en arroz (Wang *et al.*, 2007). Asimismo, en sorgo remoción de la mitad de la panoja 15 días post anthesis aumentan el PG en un 35 % (Gambín y Borrás, 2007) y, en soja, la remoción de vainas aumenta el PG (Egli y Bruening, 2001). Por otro lado, tratamientos tendientes a disminuir la RFD a través de sombreos durante el llenado de granos afectaron el PG en maíz, soja y girasol (Andrade y Ferreiro, 1996 y Egli y Bruening, 2001). En coincidencia, defoliaciones completas disminuyeron la D_{LLEG} afectando el PG en maíz (Hunter *et al.*, 1991), soja (Vieira *et al.*, 1992) y sorgo (Rajewski y Francis, 1991).

En la revisión realizada por Borrás *et al.*, (2004) con el objetivo de analizar cuantitativamente la respuesta del PG frente a las manipulaciones en la RFD a través de la metodología propuesta por Slafer y Savin (1994), se analizó una extensa bibliografía en tres cultivos: trigo, soja y maíz. Este trabajo surgió de la necesidad de aclarar incertidumbres que se manifestaron como una aparente contradicción en la respuesta del PG a manipulaciones en la RFD. Basándose en el marco conceptual de Jenner *et al.*, 1991 (Figura 1.3; Capítulo 1, página 8), el trabajo de Borrás *et al.*, (2004) analiza en que rango de disponibilidad de asimilados crecen los granos de cada una de las tres especies en condiciones normales de cultivo. Los granos de trigo crecen muy cerca de la cantidad de asimilados que maximiza su peso seco en la mayoría de las situaciones de cultivo. Los granos de maíz también crecen cerca del nivel de saturación de la respuesta en la mayoría de las situaciones; sin embargo, condiciones de crecimiento que imponen una limitación en la fuente disponible por grano pueden reducir marcadamente la acumulación de fotoasimilados en los granos. Por último, en el cultivo de soja los granos en crecimiento se encontrarían en la fase de respuesta lineal del peso seco del grano a los asimilados disponibles (Figura 1.3; Capítulo 1, página 8). Por otro lado, las hipótesis planteadas para explicar las diferencias en las respuestas a manipulaciones de la relación fuente-destino se basan en: (i) la eficiencia con que los tallos pueden removilizar reservas como respuesta buffer frente a cambios en la fotosíntesis actual para el llenado de los granos, (ii) la duración del período en que se determina el tamaño potencial de la semilla, que condiciona la plasticidad en el tamaño de los granos y (iii) los niveles de radiación que exploran comúnmente previa y posteriormente al llenado de las semillas en cada cultivo.

En base a la hipótesis (i), las reservas de los tallos pueden servir como reguladores entre la provisión de asimilados producidos por la fotosíntesis actual y la demanda generada por los destinos ante situaciones de caída en la fuente de fotoasimilados durante el llenado (*e.g.* maíz (Jones y Simmons, 1983), sorgo (Rajewski y Francis, 1991) y soja (Vieira *et al.*, 1992)). La contribución de los carbohidratos de reserva incrementa su importancia relativa cuando la demanda de fotoasimilados supera la actividad fotosintética.

En los cultivos de grano, ante condiciones adversas que reducen el crecimiento durante el llenado, el incremento en el uso de asimilados provenientes de las reservas almacenadas en los tallos es muy importante (Jones y Simmons, 1983; Uhart y Andrade, 1995 y Andrade y Ferreiro, 1996). Asimismo, en trigo, como en la mayoría de los cereales, el tallo es la principal fuente de carbohidratos solubles (CSA) y, en condiciones de estrés que afecten la fotosíntesis la contribución de éstos puede representar entre el 40 al 90% del peso final de los granos (Wardlaw y Porter, 1967; Austin *et al.*, 1977; Bidinger, 1977; Wardlaw, 1990 y Ehdaie *et al.*, 2006). Por este motivo, el

cultivo de trigo es una especie con una respuesta más plástica del PG frente a disminuciones en la fuente. En quínoa, un experimento realizado con un cultivar (2-Want) en que se manipuló la oferta y demanda de fotoasimilados, a través de defoliaciones parciales y totales de las plantas, demostró que se requiere una la totalidad de remoción de hojas para lograr una caída significativa en el crecimiento durante el llenado y el PG (López, 2008). Con respecto a los CSA, si bien no hubo diferencias significativas en el consumo de los mismos entre los distintos tratamientos, sólo el tratamiento de remoción de la totalidad de las hojas tendió a no presentar acumulación neta de carbohidratos en los tallos. En similitud, varios autores han sugerido que, ante situaciones de estrés durante el llenado de los granos, que puedan reducir gran parte del área foliar, el cultivo es capaz de sostener altos rendimientos relativos (Mujica y Jacobsen, 1999), probablemente vía aumentos en la fotosíntesis del tallo o en la retranslocación de fotoasimilados fijados previamente.

En relación a la hipótesis ii), es ampliamente conocido que tanto el máximo contenido de agua (MCAG) como el máximo volumen son estimadores del peso final de los granos (Borrás y Otegui, 2001; Borrás *et al.*, 2004; Gambín y Borrás, 2005 y Rondanini *et al.*, 2009). El momento de desarrollo del grano en el que se alcanza MCAG tiene implicancias en la capacidad de respuesta de los granos a cambios en la disponibilidad de asimilados durante el llenado. Aumentos en la fuente disponible durante las primeras etapas del llenado pueden afectar MCAG, con el consecuente aumento en PG, vía incrementos en la tasa de llenado en trigo (Martinez-Carrasco *et al.*, 1988), sorgo (Kiniry, 1988) y maíz (Borrás *et al.*, 2003). Aumentos en la fuente posteriores a alcanzar el MCAG, no tienen probabilidad de generar aumentos de PG (Martinez-Carrasco *et al.*, 1988). Siendo así, el momento de desarrollo de los granos en que se fija el MCAG determina la plasticidad del PG frente a mejoras en las ofertas de recursos. Cultivos como soja tienen un comportamiento mucho más plástico frente a mayores disponibilidades de asimilados durante el llenado de los granos, al alcanzar su MCAG con un 60 % de su PG. En cambio, cultivos como trigo y maíz son menos plásticos al alcanzar su MCAG al 30 % (Borrás *et al.*, 2004). El cultivo de quínoa, alcanza su MCAG a valores similares que trigo y maíz (capítulo 4), por lo cual se puede llegar a considerar una respuesta menos plástica del PG frente a aumentos en la fuente disponible durante el llenado de los granos.

En relación a las diferencias ambientales que exploran los tres cultivos analizados por Borrás *et al.*, (2004), trigo, soja y maíz, durante el momento en que se define el tamaño potencial de destinos, comparado con el momento en que se llenan los mismos en regiones templadas, se ha propuesto la hipótesis explicativa (iii). En la misma se analizan las diferencias entre especies en cuanto a las condiciones de fuente exploradas durante los periodos de definición del número y peso de los granos (Egli, 1998 y Egli y Bruening, 2001). En el caso de maíz y soja, el período de definición del NG ocurre frecuentemente con niveles de radiación más altos que los que experimenta el cultivo durante el llenado de los granos. Lo contrario ocurre con trigo, donde los niveles de radiación se incrementan durante todo el ciclo del cultivo (Borrás *et al.*, 2004). Por tal motivo, al ajustarse el número y peso potencial de los granos en condiciones de menor radiación, existen menores posibilidades de que exploren condiciones de limitación por fuente durante el llenado de los granos cuando se los compara con los cultivos de verano (*e.g.* maíz y soja). Quínoa es un cultivo que se siembra en épocas primaverales, con lo cual la radiación que experimenta durante la definición del NG suele ser mayor que en el periodo de crecimiento de los granos. Esta característica lo haría más semejante al cultivo de soja o maíz, en relación planteado anteriormente. El objetivo de este capítulo es analizar la acumulación de biomasa y las relaciones hídricas en granos de quínoa de distinto peso de grano expuestos a diferente oferta ambiental y a cambios en la relación fuente-destino (RFD) aplicados a comienzos del llenado de los granos. Además,

comprobar si existen cambios en el número de granos producto de las manipulaciones en la fuente durante el llenado de los granos.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Introducción

En los ambientes A1 y A3, se sumaron tratamientos tendientes a modificar la RFD post-antesis. Las condiciones generales en que desarrollaron los mismos fueron detalladas en el capítulo 2 y las manipulaciones realizadas se presentan a modo de resumen en el Cuadro 5.1. En cada ambiente los ensayos se realizaron siguiendo un diseño de parcelas divididas, donde la parcela principal correspondió a los genotipos y las sub-parcelas a los tratamientos de manipulación de la RFD (T_{CONTROL} sin manipulación, T_{FLORES} y T_{HOJAS} , en el A1 y A3). El tamaño de las sub-parcelas fue de aproximadamente 6 m^2 (2 metros de largo y 3 de ancho), la densidad de siembra final, la distancia entre surcos y el número de plantas por hilera fue similar a la descrita en los capítulos anteriores.

Cuadro 5.1. Descripción de ambientes y tratamientos de RFD.

Ambiente	Fecha de siembra	Genotipo	T_{RFD}	Descripción de los tratamientos
A1	17-Jul-13	NL-6	T_{FLORES}	Corte longitudinal del 50% de la panoja 5 días post fin de antesis
		Co-407	T_{FLORES}	
		2-Want	T_{FLORES}	
		NL-6	T_{HOJAS}	Defoliado completo de las plantas 5 días post fin de antesis
		Co-407	T_{HOJAS}	
		2-Want	T_{HOJAS}	
A3	02-Nov-12	NL-6	T_{FLORES}	Corte longitudinal del 50% de la panoja 5 días post fin de antesis
		Co-407	T_{FLORES}	
		2-Want	T_{FLORES}	
		NL-6	T_{HOJAS}	Defoliado completo de las plantas 5 días post fin de antesis
		Co-407	T_{HOJAS}	
		2-Want	T_{HOJAS}	

Recordar que los ambientes A1 y A3 se desarrollaron bajo invernáculo abierto

5.2.2. Análisis estadístico

Para estimar los efectos de los factores genotipo, tratamiento RFD y sus interacciones sobre las variables antes descritas (Capítulo 2), se realizó un análisis de la varianza con efectos fijos en InfoStat Profesional 2012 (Di Rienzo *et al.*, 2012). Cada tratamiento fue evaluado basado en su correspondiente fuente de error según el diseño de parcelas divididas. Se utilizó la prueba LSD para detectar diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las medias de los diferentes rasgos. Mediante

el software GraphPad Prism 6.0 (GraphPad Software, San Diego, Estados Unidos) se realizaron análisis de regresión lineal para establecer relaciones entre los rasgos estudiados. Los parámetros de los modelos (la pendiente y la ordenada al origen) se compararon mediante la prueba F de la suma extra de cuadrados ($p < 0,05$) del mismo software.

$$y_{ijk} = \mu + g_i + \varphi_k + a_{ik} + g\varphi_{ij} + (gb)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

donde y_{ijk} es la respuesta fenotípica observada para i-ésimo nivel del factor A (genotipo), j-ésimo nivel del factor B (tratamiento RFD) y el k-ésimo bloque.; μ es la media general; g_i es el efecto del genotipo i, con $i = 1, \dots, g$; φ_k es el efecto del tratamiento k, con $k = 1, \dots, a$; a_{ik} es el error aleatorio de la parcela principal (Error 1), con $k = 1, \dots, k$; $g\varphi_{ij}$ es el efecto de la interacción entre el genotipo i y el tratamiento j; y ε_{ijk} es el efecto residual correspondiente al genotipo i en el bloque k del tratamiento RFD j (error experimental, subparcela) y está \sim NID (0, $\sigma^2\varepsilon$).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Efecto de los tratamientos sobre la biomasa aérea, el rendimiento, sus componentes numéricos y la partición reproductiva.

Los tratamientos impuestos a comienzos del llenado de los granos tuvieron efectos significativos sobre el rendimiento (RGC) y sus componentes numéricos (NG y PG); además de sus componentes fisiológicos, biomasa aérea total (BAT) e IC (Cuadro 5.2 y 5.3). Para estos rasgos, no hubo ninguna interacción significativa entre los distintos factores genotipo y tratamiento de manipulación; a excepción del IC en el A3 (Cuadro 5.3). Debido a que estas variables fueron analizadas en el Capítulo 3, no se analizaron el efecto genotípico sin interacción. El tratamiento de remoción de hojas (T_{HOJAS}) produjo una disminución significativa en el RGC en ambos ambientes explorados. En A1 el T_{HOJAS} produjo una disminución en los RGC de aproximadamente un 56 % (Cuadro 5.2); mientras que en el A3 la disminución fue del 45 % (Cuadro 5.3). Por otro lado, el tratamiento de remoción de flores (T_{FLORES}) no afectó significativamente el RGC respecto del $T_{CONTROL}$ en ninguno de los ambientes (Cuadro 5.2 y 5.3). De los componentes ecofisiológicos, al igual que el RGC, el T_{HOJAS} disminuyó la BAT para todos los genotipos, con un valor en A1 del 36% y en A3 del 25% (en promedio en todos los genotipos). Si bien no fue significativa la diferencia en BAT del T_{FLORES} respecto al $T_{CONTROL}$ la misma tendió a hacia menores valores en el A1 (Cuadro 5.2) y hacia mayores valores en el A3 (Cuadro 5.3).

Respecto a los componentes numéricos del RGC, el T_{HOJAS} impuesto a comienzos del llenado efectivo afectó significativamente el NG en los dos ambientes. En A1, el NG se afectó en promedio un 45% (Cuadro 5.2); mientras que en A3 el NG se afectó en promedio un 37% (Cuadro 5.3). Contrariamente a lo esperado, y en similitud con el efecto sobre el RGC, el T_{FLORES} no afectó el NG final tanto en el A1 (239911 vs 206764, $T_{CONTROL}$ y T_{FLORES} en promedio respectivamente) como en el A3 (403785 vs 408197, $T_{CONTROL}$ y T_{FLORES} en promedio respectivamente). Con respecto al otro componente numérico del RGC, en todas las situaciones el T_{HOJAS} afectó el PG promedio de toda la panoja. En promedio el menor PG respecto del $T_{CONTROL}$ fue del 16% en A1 y del 13% en A3. Por otro lado, el efecto del T_{FLORES} sobre el PG fue significativo en el A1 causando un aumento en promedio de 7% (Cuadro 5.2). Mientras que, en el A3 no fue significativo el efecto de este tratamiento sobre el PG, aunque tendió hacia mayores valores en todas las situaciones a excepción de 2-Want (Cuadro 5.3).

El efecto de los tratamientos manipulativos de la RFD sobre la partición reproductiva solo fue significativo para el T_{HOJAS} en A1 (Cuadro 5.2). El IC siguió el mismo patrón que la partición reproductiva, pero con una disminución mayor y significativa respecto al $T_{CONTROL}$ en ambos ambientes. La mayor diferencia, aunque no significativa, en IC del $T_{CONTROL}$ respecto del T_{FLORES} junto con la no diferencia significativa en partición reproductiva de estos tratamientos podría estar indicando que el aumento en la disponibilidad de fotoasimilados por grano producto del raleo de granos, no se pudieron trasladar a los granos en crecimiento; mientras que si a la biomasa de panoja que no corresponde a grano.

Cuadro 5.2. Biomasa área total (BAT [$g\ m^{-2}$]), rendimiento en grano (RGC [$g\ m^{-2}$]), número de granos (NG [m^{-2}]), peso de granos (PG [$mg\ grano^{-1}$]), partición reproductiva (PR) e índice de cosecha (IC) para los tres genotipos en A1.

Genotipo	T_{RFD}	BAT	E_{RFD}	RGC	E_{RFD}	NG	E_{RFD}	PG	E_{RFD}	PR	E_{RFD}	IC	E_{RFD}
NL-6	$T_{CONTROL}$	915		428		162733		2,63		0,58		0,47	
	T_{FLORES}	991	8	486	14	182593	12	2,70	3	0,62	6	0,48	3
	T_{HOJAS}	567	-38	186	-56	84808	-48	2,24	-15	0,53	-9	0,33	-29
Co-407	$T_{CONTROL}$	1816		804		260711		3,08		0,53		0,44	
	T_{FLORES}	1672	-8	681	-15	214888	-18	3,17	3	0,53	-1	0,41	-8
	T_{HOJAS}	1000	-45	293	-64	117170	-55	2,51	-19	0,43	-19	0,30	-33
2-Want	$T_{CONTROL}$	1803		865		303222		2,85		0,60		0,48	
	T_{FLORES}	1746	-3	725	-16	225519	-26	3,26	14	0,53	-12	0,41	-14
	T_{HOJAS}	1340	-26	443	-49	185307	-39	2,40	-16	0,47	-23	0,33	-32
G		**		**		*		ns		ns		ns	
T_{RFD}		***		****		***		****		***		***	
G x T_{RFD}		ns		ns		ns		ns		ns		ns	

A, ambiente; G, genotipo; A x G, interacción ambiente por genotipo. Símbolos *, **, ***, **** corresponden a diferencias significativas al $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$, $p < 0,0001$ y (ns) no significativo.

Cuadro 5.3. Biomasa área total (BAT [g m^{-2}]), rendimiento en grano (RGC [g m^{-2}]), número de granos (NG [m^{-2}]), peso de granos (PG [mg grano^{-1}]), partición reproductiva (PR) e índice de cosecha (IC) para los tres genotipos en A3.

Genotipo	T _{RFD}	BAT	E _{RFD}	RGC	E _{RFD}	NG	E _{RFD}	PG	E _{RFD}	PR	E _{RFD}	IC	E _{RFD}
NL-6	T _{CONTROL}	1401		751		371691		2,03		0,63		0,54	
	T _{FLORES}	1557	11	672	-11	314755	-15	2,17	7	0,60	-5	0,43	-20
	T _{HOJAS}	963	-31	406	-46	221165	-40	1,81	-11	0,63	0	0,42	-22
Co-407	T _{CONTROL}	2045		897		362281		2,46		0,57		0,44	
	T _{FLORES}	2317	13	1014	13	395843	9	2,62	7	0,56	-1	0,44	-1
	T _{HOJAS}	1481	-28	558	-38	253423	-30	2,20	-11	0,50	-12	0,38	-14
2-Want	T _{CONTROL}	2782		1077		477386		2,25		0,54		0,39	
	T _{FLORES}	2909	5	1114	3	513994	8	2,25	0	0,56	3	0,39	-1
	T _{HOJAS}	2518	-10	529	-51	287662	-40	1,84	-18	0,50	-7,4	0,21	-45
G		**		*		ns		ns		**		**	
T _{RFD}		***		***		**		**		ns		***	
G x T_{RFD}		ns		ns		ns		ns		ns		*	

A, ambiente; G, genotipo; A x G, interacción ambiente por genotipo. Símbolos *, **, ***, **** corresponden a diferencias significativas al $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,001$, $p < 0,0001$ y (ns) no significativo.

5.3.2. Efecto sobre el patrón de llenado de los granos y el PG del tercio medio

Los tratamientos impuestos a comienzos del llenado de los granos tendientes a modificar la RFD afectaron significativamente al PG y todas las variables asociadas al patrón de llenado de los granos (T_{LLEG} y D_{LLEG}) en los dos ambientes explorados (Cuadro 5.3 y Cuadro 5.4). Los efectos sobre el PG de los tratamientos impuestos fueron significativos, sin interacciones entre ningún factor, tanto en el A1 como en A3. El PG aumentó producto del T_{FLORES} y disminuyó en T_{HOJAS} en los dos ambientes. El incremento relativo promedio producto del T_{FLORES} entre todos los genotipos fue de aproximadamente un 7 % en A1 y un 12% en A3; mientras que la disminución relativa promedio consecuencia del T_{HOJAS} fue de un 15 % en A1 y un 13% en A3 (Cuadro 5.3 y Cuadro 5.4). Estos valores se hallan en coincidencia con los anteriormente presentados para el PG promedio de toda la panoja. Sin embargo, la diferencia del PG promedio del T_{FLORES} no resultó significativa respecto del T_{CONTROL}, mientras que si resultó significativa para el PG calculado a partir de los muestreos del tercio medio (Cuadro 5.2 y Cuadro 5.4; Cuadro 5.3 y Cuadro 5.5). El PG siguió la misma tendencia que el PG promedio de toda la panoja ($r^2=0,80$; Figura 5.1), manteniéndose los rankings de los tratamientos para la variación de PG. Sin embargo, todos los puntos estuvieron por debajo de la relación 1:1; indicando, la tendencia hacia mayores PG del sector medio de la panoja respecto del promedio total de la panoja.

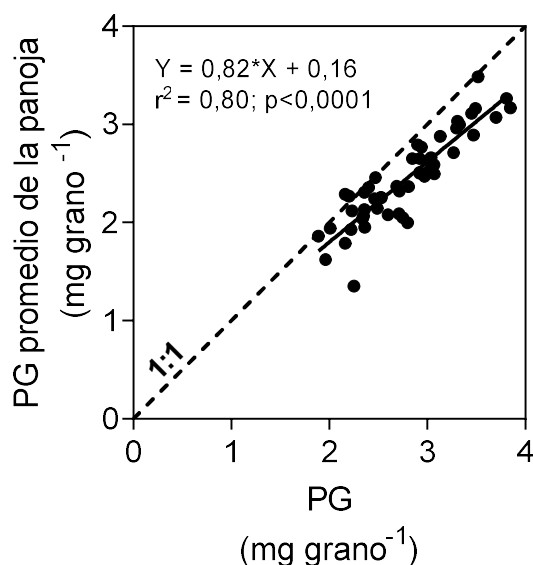


Figura 5.1. Peso promedio de la panoja en función de los pesos estimados a partir del ajuste de modelos bi-lineales a la relación entre PG y tiempo desde antesis para granos correspondientes al tercio medio de la panoja. La línea punteada representa la asociación 1:1. Los puntos corresponden a los datos pertenecientes a todos los tratamientos en los A1 y A3. La ecuación corresponde a la regresión lineal del conjunto de datos.

Cuadro 5.4. Peso de grano final estimados a partir del ajuste de modelos bi-lineales a la relación entre PG y tiempo desde antesis para granos correspondientes al tercio medio de la panoja (PG), tasa de llenado de los granos (T_{LLEG}), duración de llenado efectivo de los granos (D_{LLEG}), máximo contenido de agua alcanzado (MCAG), días desde comienzos de llenado efectivo hasta alcanzar el máximo CAG (D_{MCAG}), tasa de pérdida de agua (TPA), tasa de acumulación de agua (TAA) y relación fuente-destino (RFD) para todos los genotipos en el ambiente A1. Los valores indican el promedio de los parámetros de los modelos bi-lineales (ecs. [2.1 y 2.6]) ajustados a cada repetición.

Genotipo	T_{RFD}	PG (mg g^{-1})	T_{LLEG} ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	D_{LLEG} (d)	MCAG (mg g^{-1})	D_{MCAG} (d)	TPA ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	TAA ($\text{mg g}^{-1} \text{d}^{-1}$)	RFD (mg g^{-1})	CH_{MF}
NL-6	$T_{CONTROL}$	2,94	0,145	20,5	2,79	10,6	-0,088	0,241	2,02	0,43
	T_{FLORES}	3,08	0,141	21,8	3,02	14,9	-0,102	0,088	2,31	0,43
	T_{HOJAS}	2,44	0,115	21,3	2,85	8,1	-0,085	0,339	-0,76	0,48
Co-407	$T_{CONTROL}$	3,41	0,223	15,3	3,39	12,6	-0,115	0,170	3,18	0,45
	T_{FLORES}	3,75	0,138	27,2	3,35	13,7	-0,097	0,134	3,21	0,42
	T_{HOJAS}	3,05	0,124	24,6	3,40	13,1	-0,102	0,162	0,12	0,44
2-Want	$T_{CONTROL}$	3,35	0,146	22,9	2,89	5,9	-0,090	0,376	2,51	0,37
	T_{FLORES}	3,61	0,137	26,6	3,64	13,7	-0,111	0,158	2,88	0,38
	T_{HOJAS}	2,77	0,123	22,7	3	12,2	-0,086	0,127	3	0,43
G		***	**	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
T_{RFD}		****	***	**	**	**	ns	****	*	***
G x T_{RFD}		ns	**	*	ns	ns	ns	****	ns	*

Las variaciones en PG son consecuencia del efecto de los tratamientos sobre ambos componentes T_{LLEG} y D_{LLEG} (Figura 5.2). La respuesta de estos componentes a los tratamientos manipulativos no mostró un patrón consistente (Cuadro 5.4 y Cuadro 5.5). Por ejemplo, la T_{LLEG} del T_{HOJAS} no presentó diferencias significativas respecto al $T_{CONTROL}$ en A3; mientras que, si resultado menor en A1. Por otro lado, la respuesta del T_{FLORES} a la T_{LLEG} fue mayor respecto a su $T_{CONTROL}$ solo en A3. Aumentos en T_{LLEG} se produjeron en el A3 en todos los genotipos, en este ambiente no hubo interacción entre los factores. Mientras que, en A1 hubo disminución en la T_{LLEG} producto del T_{FLORES} . Del otro componente del PG, la D_{LLEG} tendió (con excepciones) a aumentar frente al T_{FLORES} en A1 y a no variar el T_{HOJAS} respecto del $T_{CONTROL}$ en los dos ambientes. En síntesis, a pesar de las diferencias en los componentes del PG afectados por los tratamientos RFD, las variaciones y/o compensaciones de las D_{LLEG} junto con las T_{LLEG} causaron impactos positivos en PG del T_{FLORES} y negativos en el T_{HOJAS} .

Cuadro 5.5. Peso de grano final estimados a partir del ajuste de modelos bi-lineales a la relación entre PG y tiempo desde anthesis para granos correspondientes al tercio medio de la panoja (PG), tasa de llenado de los granos (T_{LLEG}), duración de llenado efectivo de los granos (D_{LLEG}), máximo contenido de agua alcanzado (MCAG), días desde comienzos de llenado efectivo hasta alcanzar el máximo CAG (D_{MCAG}), tasa de pérdida de agua (TPA), tasa de acumulación de agua (TAA) y relación fuente-destino (RFD) para todos los genotipos en el ambiente A3. Los valores indican el promedio de los parámetros de los modelos bi-lineales (ecs. [2.1 y 2.6]) ajustados a cada repetición.

Genotipo	T_{RFD}	PG (mg g ⁻¹)	T_{LLEG} (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	D_{LLEG} (d)	MCAG (mg g ⁻¹)	D_{MCAG} (d)	TPA (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	TAA (mg g ⁻¹ d ⁻¹)	RFD (mg g ⁻¹)	CH _{MF}
NL-6	$T_{CONTROL}$	2,26	0,116	19,5	1,97	8,9	-0,060	0,188	2,07	0,43
	T_{FLORES}	2,62	0,153	17,3	2,31	14,4	-0,087	0,064	2,94	0,41
	T_{HOJAS}	1,95	0,121	16,2	2,02	7,7	-0,050	0,164	1,38	0,45
Co-407	$T_{CONTROL}$	2,83	0,151	18,7	2,25	9,3	-0,057	0,094	2,79	0,41
	T_{FLORES}	2,98	0,160	18,9	2,63	15,3	-0,106	0,082	3,29	0,43
	T_{HOJAS}	2,37	0,133	17,9	2,27	12,8	-0,084	0,066	1,65	0,42
2-Want	$T_{CONTROL}$	2,40	0,097	24,6	2,20	17,4	-0,072	0,091	1,94	0,46
	T_{FLORES}	2,75	0,108	25,5	2,31	16,8	-0,068	0,048	1,94	0,42
	T_{HOJAS}	2,19	0,098	22,6	2,10	11,6	-0,051	0,091	1,31	0,43
G	*	***	*	*	*	**	ns	ns	ns	ns
T_{RFD}	****	**	ns	**	**	**	*	ns	**	ns
G x T_{RFD}	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns

Tanto la T_{LLEG} como la D_{LLEG} explicaron las variaciones en PG producto de los tratamientos RFD. En la asociación del PG con la D_{LLEG} se diferenciaron dos respuestas, dependiendo del tratamiento RDF (Figura 5.3). Las diferencias en estas asociaciones fueron debidas a diferentes ordenadas al origen ($p < 0,0001$); ya que las pendientes de ambas regresiones fueron paralelas. A su vez, en los T_{FLORES} el rango de duración fue más amplio que en los T_{HOJAS} , alcanzando valores de más de 30 días. Respecto a la T_{LLEG} , ésta variable explicó las variaciones en PG producto de los diferentes tratamientos RFD (diferentes ordenadas al origen de las regresiones; Figura 5.3). Sin embargo,

cuando sólo se analizó la T_{LLEG} de los tratamientos RFD con el PG la asociación fue más débil ($r^2=0,14$; $p=0,03$). Por otro lado, la D_{LLEG} no explicó las diferencias en PG de los $T_{CONTROL}$ ($r^2=0,05$; $p=0,38$), mientras que la T_{LLEG} sí lo hace ($r^2=0,60$; $p<0,001$). En conclusión, los patrones de variación en PG y su asociación con sus componentes (T_{LLEG} y D_{LLEG}) se vuelven menos sistemáticos al tratar de explicar el efecto de los tratamientos RFD.

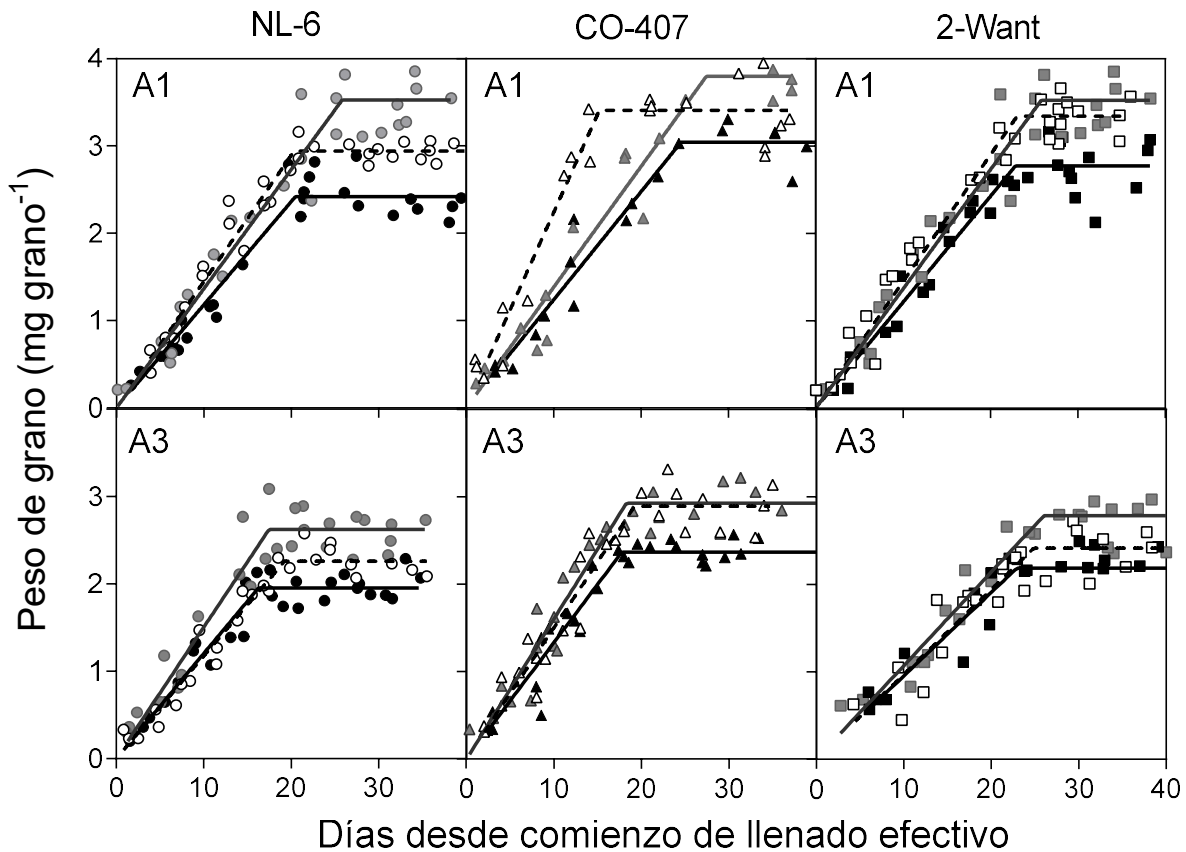


Figura 5.2. Evolución del peso individual de grano durante el llenado efectivo para todos los genotipos. Símbolos vacíos corresponden a granos provenientes de $T_{CONTROL}$, grises a T_{FLORES} , y negros al T_{HOJAS} . Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas corresponden a los modelos bi-lineales (ecs. [2.5-2-6]) ajustados al conjunto de datos. Líneas punteadas al $T_{CONTROL}$, grises a T_{FLORES} y enteras a T_{HOJAS} .

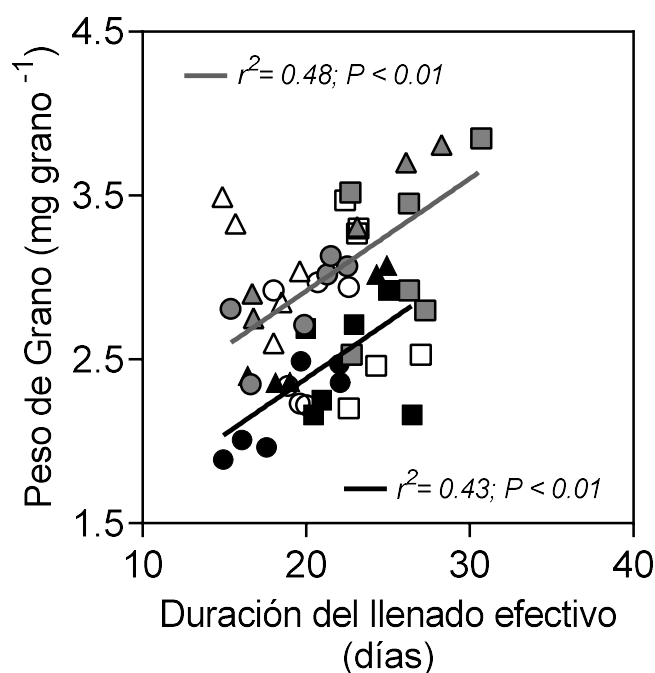


Figura 5.3. Peso de los granos en función de la duración del llenado efectivo. Símbolos vacíos corresponden al $T_{CONTROL}$, grises al T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS} . Círculos al genotipo NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. Las líneas corresponden a las regresiones lineales T_{FLORES} y T_{HOJAS} . La regresión lineal para $T_{CONTROL}$ no fue significativa.

5.3.3. Efecto de los tratamientos sobre el MCAG, DMCAG, TAA y TPA

El MCAG alcanzado fue superior para el T_{FLORES} , pero no fue significativamente diferente entre T_{HOJAS} y $T_{CONTROL}$. Este patrón fue consistente en ambos ambientes explorados. El aumento relativo promedio para el rasgo MCAG del T_{FLORES} fue de un 9,5 % en el A1 y un 13% en A3 estos valores se hallaron en coincidencia con el aumento relativo del PG producto del mismo tratamiento (7% y 12%; Cuadro 5.4 y cuadro 5.5, respectivamente). Por su parte el T_{HOJAS} no modificó el MCAG en ningún ambiente, lo que indica que el efecto del tratamiento ocurrió para procesos posteriores a que se determinara el MCAG y PG potencial. El PG estuvo fuertemente asociado al MCAG y, dependiendo del tratamiento impuesto, dos asociaciones fueron descriptas. Por un lado, el $T_{CONTROL}$ y T_{FLORES} ($r^2=0,84$; $p<0,0001$; Figura 5.4; símbolos vacíos y grises); y por otro el T_{HOJAS} ($r^2=0,73$; $p<0,0001$; Figura 5.4; símbolos negros). Las diferencias entre ambas regresiones estuvieron dadas por la ordenada al origen ($p<0,0001$) y no por la pendiente ($p=0,12$). Los cambios en PG fueron proporcionales a los cambios en MCAG del T_{FLORES} (Figura 5.4) y se mantuvieron en la misma regresión que los $T_{CONTROL}$. La diferencia en la ordenada al origen del T_{HOJAS} , indicaría que el peso de granos se modificó como consecuencia de procesos ocurridos luego de alcanzar MCAG. La disminución del PG en T_{HOJAS} (Cuadro 5.3) no fue debido al efecto sobre el MCAG; y dos explicaciones pueden ser posibles desde el enfoque hídrico. La primera es que los tratamientos RFD hayan afectado la TPA, pudiendo acortar el período de llenado de los granos hasta el porcentaje de humedad a madurez fisiológica. La segunda opción, es que los granos de los

tratamientos RFD alcancen un contenido hídrico crítico a un porcentaje mayor de humedad. Ambas posibilidades se analizan más adelante.

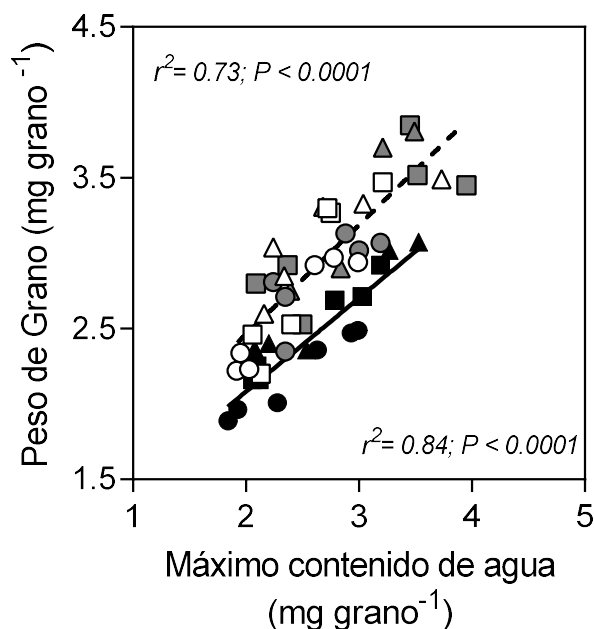


Figura 5.4. Relación entre el peso individual de los granos y su máximo contenido de agua. Símbolos vacíos corresponden a los tratamientos $T_{CONTROL}$, grises a T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS} . Cada punto corresponde a una repetición. La línea punteada corresponde a la asociación lineal de los $T_{CONTROL}$ y T_{FLORES} ($r^2=0,69$; $p<0,0001$) y la línea entera corresponde a la asociación lineal del T_{HOJAS} ($r^2=0,69$; $p<0,0001$). Las diferencias en la ordenada al origen entre ambas regresiones lineales fueron altamente significativas ($p<0,0001$), no así entre las pendientes ($p=0,12$).

En promedio, el efecto de los tratamientos T_{FLORES} produjo un aumento en los días hasta alcanzar el MCAG (D_{MCAG}) (Cuadro 5.4 y Cuadro 5.5). Sin embargo, cambios en esta variable no se asociaron a las diferencias en MCAG ($r^2=0,004$; datos no mostrados). Por otro lado, las variaciones en las TAA sí explicaron los diferentes MCAG en el T_{FLORES} ($r^2=0,63$; $p<0,001$; datos no mostrados), parcialmente en $T_{CONTROL}$ ($r^2=0,23$; $p<0,05$; datos no mostrados) y no así en T_{HOJAS} ($r^2=0,08$; NS; datos no mostrados). En conclusión, las distintas combinaciones entre ambos parámetros TAA y D_{MCAG} parecen explicar los diferentes MCAG, con variaciones en el grado de asociación según el tipo de tratamiento. Una vez alcanzado el MCAG, se procedió a calcular las diferentes TPA. Las mismas fueron variables dependiendo el genotipo y el tratamiento impuesto a comienzos del llenado de los granos. En A3, la TPA fue mayor en el T_{FLORES} (Cuadro 5.5). No hubo diferencias entre el T_{HOJAS} y $T_{CONTROL}$ en ninguno de los dos ambientes; indicando que las diferencias en la asociación PG-MCAG del T_{HOJAS} vs $T_{CONTROL}$ (Figura 5.5) no fueron debidas a una mayor TPA de los granos, como se había pensado anteriormente. En similitud con el Capítulo 4, aquellos granos que alcanzaron mayores MCAG fueron los que tendieron a presentar mayores TPA ($r^2=0,48$; datos no mostrados). A modo de ejemplo, en la Figura 5.5 se muestra la evolución del contenido hídrico del genotipo 2-Want en A1 para los diferentes tratamientos RFD, en que se visualiza la mayor TPA en el T_{FLORES} correspondiente al mayor MCAG.

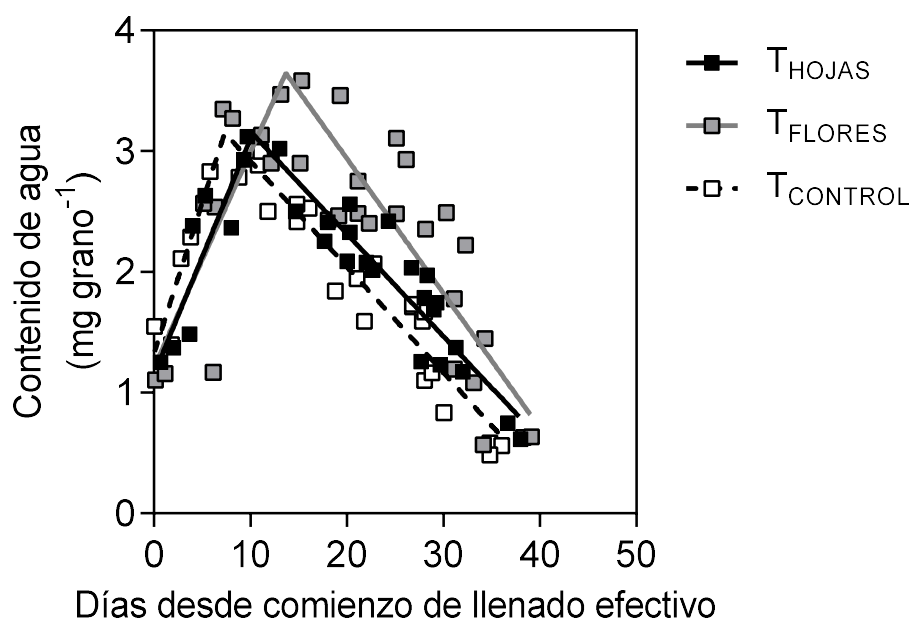


Figura 5.5. Evolución del contenido de agua de los granos en función de los días desde comienzo de llenado efectivo para el genotipo 2-Want en A1. Símbolos vacíos corresponden a los tratamientos controles, grises a T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS} . Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas representan los modelos bi-lineales ajustados a cada tratamiento (ecs. [2.3-2.4]). La línea entera corresponde a T_{CONTROL} , punteada a T_{HOJAS} y gris a T_{FLORES} .

5.3.4. Efecto de los tratamientos sobre la humedad del grano a madurez fisiológica

La humedad del grano a madurez fisiológica presentó interacciones entre el factor genotípico y el factor tratamiento RDF en el A1 (Cuadro 5.4). Mientras que, en el A3, las diferencias no llegaron a ser significativas en este análisis (Cuadro 5.5). Sin embargo, cuando se analizaron todos los datos en conjunto y se ajustaron los modelos bilineales a los tres tratamientos RDF entre los pesos de grano relativos y el contenido de humedad relativa; la humedad del grano con que se alcanza el plateau de los modelos (correspondiente a madurez fisiológica) fueron diferentes dependiendo el tratamiento RFD. No se encontraron variaciones en la humedad de grano a madurez fisiológica entre los tratamientos T_{CONTROL} y T_{FLORES} (0,42 y 0,41, respectivamente; Figura 5.6), pero si hubo diferencias respecto del T_{HOJAS} , que alcanzó la estabilización de su PG final a una humedad de grano mayor para todos los genotipos analizados (*i.e.* 0,44; $p < 0,05$). La menor cantidad de fuente disponible durante el llenado de los granos, producto del T_{HOJAS} , estaría afectando el porcentaje de humedad a MF. El que se produzca el cese anticipado del llenado vía el aumento en la humedad de grano a MF afectó el PG final en este tratamiento.

En el análisis de la relación entre contenido de agua y el peso relativo de los granos de los dos ambientes y todos los genotipos no se encontraron diferencias entre los tratamientos RFD ($p = 0,47$). El máximo valor relativo de CAG se alcanza con un 34% del peso final del grano para el ajuste conjunto de los datos, un valor semejante al estimado en el Capítulo anterior.

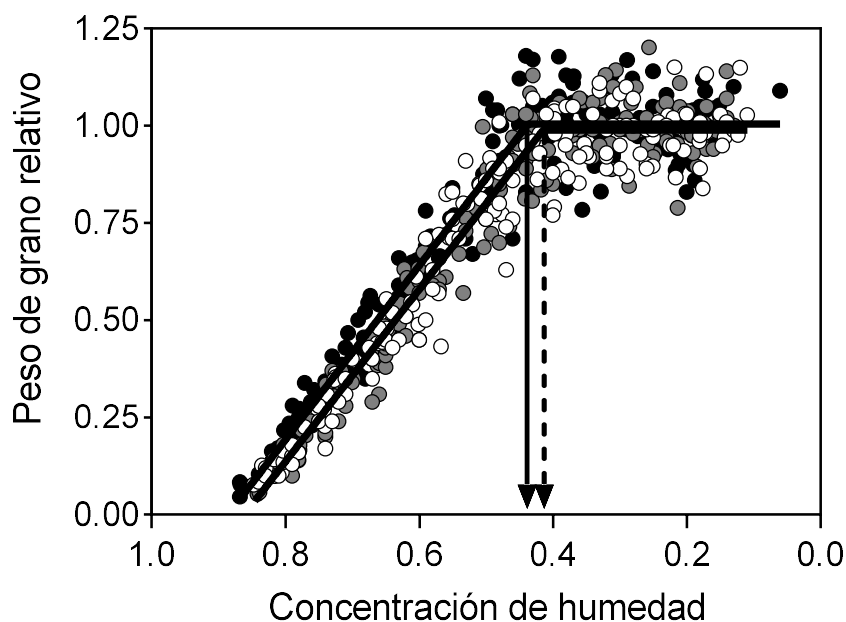


Figura 5.6. Evolución del peso individual de los granos relativo y el contenido de agua de los granos durante el llenado efectivo para todos los genotipos y tratamientos. Símbolos vacíos corresponden a los tratamientos controles, grises T_{FLORES} y negros a T_{HOJAS} . Cada punto corresponde a una repetición. Las líneas indican los modelos bi-lineales (ecs. [2.3-2.6]) ajustados al conjunto de datos. Las flechas indican la humedad de grano a madurez fisiológica (estabilización del peso de grano). Flecha punteada corresponde al conjunto de datos de T_{CONTROL} y T_{FLORES} , flecha entera al conjunto de datos correspondiente al T_{HOJAS} .

5.3.5. Impacto de las modificaciones en las relaciones fuente-destino sobre el PG

La disponibilidad de asimilados por grano (RFD) fue calculada, al igual que en los capítulos anteriores, como la relación entre la diferencia de biomasa a cosecha y fin de antesis, dividido por el número de granos fijados. La RFD fue significativamente diferente para el T_{HOJAS} , no así para el T_{FLORES} respecto del T_{CONTROL} tanto en A1 como en A3 (Cuadro 5.4 y Cuadro 5.5; página 74 y 75, respectivamente). Las respuestas relativas del PG frente a las modificaciones en las RFD se mantuvieron dentro del rango de $\pm 20\%$ (Figura 5.7). En el rango de variación explorado aumentos en el orden del 42% en la RFD incrementaron el PG en un 15%, mientras que disminuciones de un 137% de asimilados disponibles por grano disminuyeron PG solo en un 17%. La variación en la disponibilidad de asimilados por grano, producto de los diferentes tratamientos impuestos, no siempre fue de la manera esperada. Hubo una situación en donde T_{HOJAS} además de afectar la fuente disponible, afectó en mayor proporción el NG fijado (Cuadro 5.2). En este caso, el T_{HOJAS} provocó un leve aumento y/o no disminución en la RFD respecto al control en esa combinación de genotipo y manejo (*i.e.* símbolo gris, valores positivos en el eje x y valores negativos en el eje y ; Figura 5.7). A pesar de esta excepción en RFD, las respuestas del PG frente a T_{HOJAS} fueron siempre negativas, con puntos por debajo del cero en el eje y . Como ya fue mencionado, el T_{FLORES} no produjo aumentos significativos en la RFD. Sin embargo, el promedio de las variaciones relativas en RFD fueron siempre positivas. El rango de variación fue de $+0,38$

a +42, correspondiente a 2-Want y NL-6 del A3, respectivamente. Asimismo, las variaciones relativas en PG también fueron positivas en todas las situaciones del T_{FLORES}.

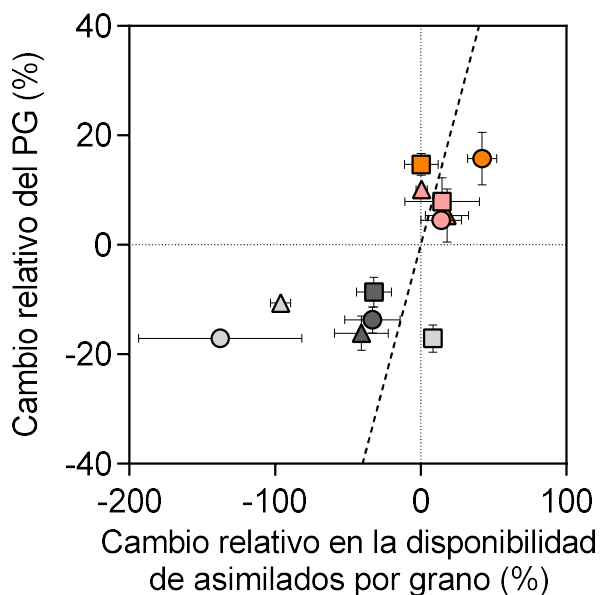


Figura 5.7. Cambio relativo promedio de los pesos de grano respecto al T_{CONTROL} en función del cambio relativo promedio en la disponibilidad de asimilados por grano durante el llenado de los granos (RFD post antesis). Símbolos grises claro corresponden a T_{HOJAS} del A1, grises oscuros a T_{HOJAS} del A3, rosas a T_{FLORES} del A1, naranjas a T_{FLORES} del A3. Círculos corresponden a NL-6, triángulos a Co-407 y cuadrados a 2-Want. La línea punteada indica la relación 1:1 entre ambas variables.

5.3.6. Consumo aparente de carbohidratos solubles en el tallo

La diferencia en contenido de carbohidratos solubles en los tallos (CSA) entre fin de antesis/comienzos de llenado efectivo y madurez fisiológica, indica el consumo de reservas por parte del cultivo durante el llenado de sus granos. El consumo total de CSA en A1, en valores absolutos, difirió estadísticamente entre los genotipos ($p=0,04$), los distintos tratamientos RFD ($p<0,001$) y presentó interacción significativa entre ambos ($p<0,01$). Las diferencias genotípicas estuvieron dadas por el menor consumo en NL-6 y el mayor consumo en 2-Want (en promedio 22,84 y 70,5 g m⁻², respectivamente). Referido a los tratamientos, en ningún genotipo hubo diferencias de consumo entre el T_{CONTROL} y el T_{HOJAS}, aunque, siempre el T_{HOJAS} tendió hacia mayores valores. El T_{FLORES} consumió menos en todos los genotipos; a excepción de NL-6, donde no hubo diferencias entre el consumo de los 3 tratamientos RFD. En el A3, el consumo de CSA presentó diferencias solo por el factor tratamiento RFD ($p<0,01$). Esta diferencia estuvo dada por el menor consumo del T_{FLORES}; sin diferencias significativas entre el T_{HOJAS} y T_{CONTROL}. A pesar de no encontrar diferencias significativas entre los genotipos, siempre el genotipo 2-Want lideró el ranking de consumo de CSA. A pesar de no poder analizar estadísticamente en forma conjunta los ambientes, se pudo observar que el consumo de CSA en el A1 resultó un 40% mayor respecto del consumo en A3 (*i.e.* 50 y 19 g m⁻², promedios respectivamente). Además, el consumo de CSA en el A1 representó, en la mayoría de las situaciones, casi el 90 % de los CSA disponibles a principios del llenado de los granos; mientras que en A3 fue del 66 %. Como excepción, el genotipo Co-407 en A3 mostró una acumulación neta de CSA a cosecha (datos no mostrados).

Cuando el consumo de CSA se relativizó en relación a la cantidad de granos fijados, el consumo de CSA por grano difirió solo por el factor tratamiento en ambos ambientes ($p < 0,001$ y $p < 0,01$, en A1 y A3, respectivamente). En ambos ambientes el consumo por grano fue mayor en el T_{HOJAS} (i.e. el doble y el triple respecto de su T_{CONTROL} en A1 y A3, respectivamente; Figura 5.8). Los valores de CSA por grano promedio de este tratamiento fueron 0,39 g grano⁻¹ para el A1 y 0,09 g grano⁻¹ para el A3. No hubo diferencias entre T_{CONTROL} y T_{FLORES} en ningún ambiente (Figura 5.8). Si bien el efecto genotípico no fue significativo en ningún ambiente, pudo vislumbrarse las mayores diferencias entre los genotipos 2-Want y NL-6 (valores promedio de 0,33 y 0,20 g grano⁻¹, respectivamente) en A1; mientras que en A3 estas diferencias en promedio fueron 0,09 y 0,03 g grano⁻¹, respectivamente. Los valores de consumo de CSA por grano para Co-407 se encontraron en valores intermedios a los antes mencionados. Las mayores diferencias respecto del T_{CONTROL} estuvieron dadas en el A1, alcanzando valores de más de 0,29 g grano⁻¹ (Co-407 en A1; Figura 5.8), mientras que en A3 las mayores diferencias no alcanzaron los 0,06 g grano⁻¹ (2-Want en A3). Se observó un único caso en donde se acumularon reservas (valores negativos de la diferencia), correspondiente al genotipo Co-407 del T_{FLORES} en A3, posiblemente debido a un error experimental.

Para cada condición, se estimó qué porcentaje del peso final de los granos podría representar el consumo de CSA hacia los granos. En el A1, el porcentaje de PG explicado por el consumo de CSA fue en promedio del 9,1%; mientras que en el A3 sólo fue del 2,4%. Para esta variable, el factor tratamiento resultó significativo en A1 como en A3 ($p < 0,0001$ y $p < 0,01$, respectivamente). Las diferencias estuvieron dadas por el T_{HOJAS}, sin diferencias significativas entre T_{CONTROL} y T_{FLORES}, en ambos ambientes. En ambientes tempranos (i.e. A1), o ante situaciones donde la fuente se ve afectada (e.g. T_{HOJAS}), el consumo de CSA puede llegar a ser muy importante; alcanzando valores del 16,4% del PG (Barras negras del A1; Figura 5.9). En el A3, el mayor porcentaje de PG explicado por el CSA alcanzó el 5% (Barras negras del A3; Figura 5.9).

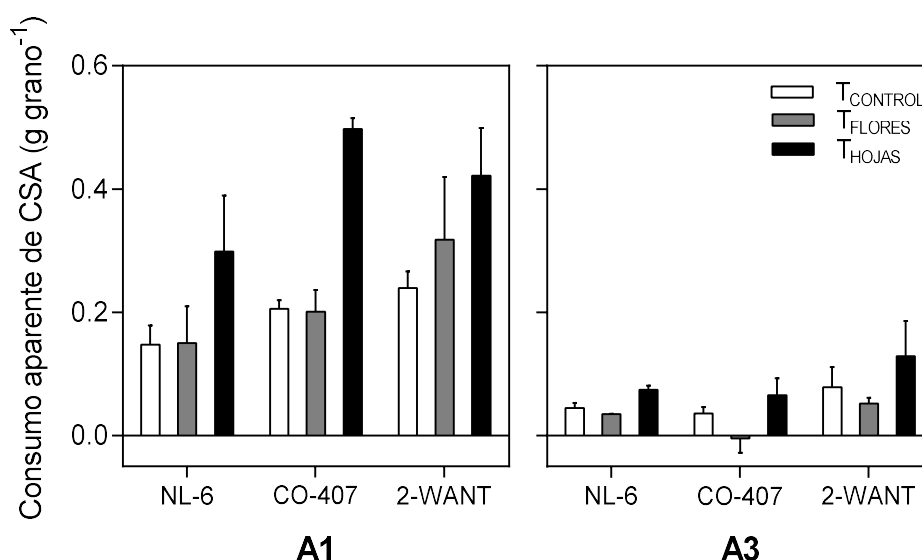


Figura 5.9. Consumo aparente de CSA (carbohidratos solubles en agua de los tallos) en mg por grano fijado, para los distintos genotipos, en los ambientes A1 y A3. Barras vacías indican los T_{CONTROL}, grises los T_{FLORES} y negras los T_{HOJAS}. Las líneas indican el error estándar de cada tratamiento.

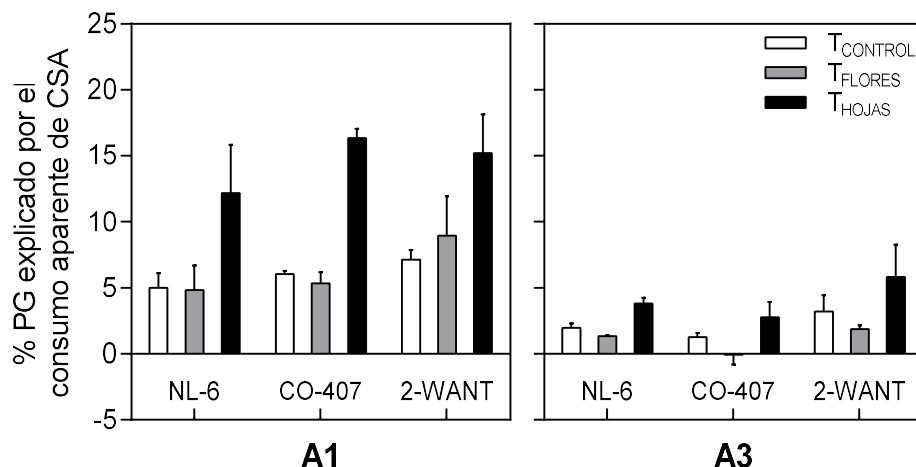


Figura 5.9. Porcentaje de peso seco de los granos proveniente del consumo aparente de carbohidratos solubles en agua de los tallos (CSA) para los distintos genotipos, en los ambientes A1 y A3. Barras vacías indican los T_{CONTROL}, grises los T_{FLORES} y negras los T_{HOJAS}. Las líneas indican el error estándar de cada tratamiento.

5.4. DISCUSIÓN

Una de las hipótesis planteadas en este capítulo hace referencia a que la sensibilidad del NG se extiende más allá de iniciada la etapa de llenado de los granos. En base a lo propuesto y a los resultados obtenidos esta hipótesis es aceptada. Las manipulaciones impuestas a comienzos del llenado de los granos afectaron el NG establecidos, indicando que esta variable aún es sensible a cambios en la oferta de recursos en esta etapa (Cuadro 5.2 y Cuadro 5.3). A pesar de haber diferencias en el NG fijados en cada genotipo, las disminuciones porcentuales en el NG no difirieron entre estos, y fueron de aproximadamente 40 % como producto de T_{HOJAS}. En este mismo tratamiento el efecto sobre el PG fue significativo (Cuadro 5.2) y, en promedio resultó afectado en un 20 %. Al modificarse el NG en estadios avanzados, resultó interesante la capacidad del cultivo de acumular más del 50 % del RGC del T_{CONTROL} y, esto puede atribuirse a la fotosíntesis de los tallos, inflorescencia y la retranslocación de fotoasimilados almacenados previamente (la contribución de las escasas hojas y brácteas remanentes se asumieron irrelevantes). En cultivos como maíz, defoliaciones severas de un 80 % aplicadas durante el llenado de los granos impactaron en un 16 % sobre el NG fijados respecto de sus tratamientos controles (Sala *et al.*, 2007). En el mismo trabajo, estas defoliaciones impactaron marcadamente el PG final, en promedio en un 52 %. En cebada, hay evidencias de que defoliaciones parciales no afectaron el NG ni el PG (Dreccer *et al.*, 1997). Por otro lado, en ningún caso en esta tesis los tratamientos de remoción del 50 % de la inflorescencia (T_{FLORES}) lograron reducir los destinos al 50 % relativo a sus controles (Cuadro 5.2 y Cuadro 5.3). La menor reducción del NG en relación a los esperado luego de la aplicación del T_{FLORES} podría provenir de cambios en el cuaje de los granos en la panoja principal y/o ramificaciones, asumiendo que el número de flores estaría determinado al momento de aplicación de los tratamientos. Esta evidencia destaca la fuerte plasticidad del NG en quínoa aún en etapas iniciales del llenado de los granos. En quínoa, esta sensibilidad del NG a las variaciones en la RFD en fases tardías del desarrollo, posteriores a la determinación del número de flores, permitiría a las plantas ajustar el NG establecido a cambios en la oferta de fotoasimilados durante esta etapa y, de esta manera, resultar en una mayor estabilidad del PG.

En general, la respuesta de los componentes del PG a los tratamientos tendientes a modificar la RFD va a depender de la capacidad de estos tratamientos de modificar efectivamente la RFD, como así también de la capacidad de los granos de responder frente a esos cambios (control por la semilla) (Egli, 2004). Esto último se discute más adelante en relación al enfoque hídrico. En relación a la capacidad de modificar la RFD, como ya se mencionó, quínoa tiene una gran plasticidad en el NG en estadios avanzados lo que puede amortiguar el impacto de los tratamientos sobre ésta. La RFD se redujo producto del T_{HOJAS}, pero no así del T_{FLORES}, donde no hubo diferencias significativas respecto al T_{CONTROL}. Aun así, al analizar las respuestas relativas del PG a las modificaciones en la RFD, quínoa presentó una escasa respuesta frente a disminuciones en la fuente; y ninguna (PG promedio de toda la panoja en A3) y/o escasa respuesta (PG del tercio medio en ambos ambientes) frente a leves aumentos (no significativos) en la fuente (Figura 5.7). Esta respuesta del PG, es semejante a aquella de trigo y girasol (Borrás *et al.*, 2004; Ruiz y Maddonni, 2006).

Cultivos que experimentan estreses que afecten la fotosíntesis durante el llenado de los granos han evidenciado aumentos en la utilización de reservas como son los CSA de los tallos en trigo (Bidinger, 1977; Kiniry, 1993 y Dreccer *et al.*, 2009) cebada (Bonnett e Incoll, 1993) y maíz (Borrás *et al.*, 2004). Parte de la estabilidad del PG observada en quínoa, podría provenir de un mayor consumo de CSA frente a una disminución de la superficie fotosintética causada por los T_{HOJAS}. Respecto al consumo de CSA (g m^{-2}), se encontraron diferencias significativas debidas a los tratamientos. El T_{HOJAS} consumió mayores valores de CSA (g m^{-2}) respecto del T_{CONTROL}; explicada por una modificación en la provisión de reservas consecuencia de una caída en la fuente. Al analizarlo a la escala de consumo por grano fijado, la mayor contribución del consumo de CSA por grano en los T_{HOJAS} (Figura 5.8), fue en mayor medida producto de una menor caída en NG en comparación a aquella en la fuente (Cuadro 5.2 y 5.3). En el análisis de los cambios relativos en el consumo de CSA totales (g m^{-2}) respecto del T_{CONTROL}, estos fueron de un +4,3 y +0,6 para los T_{HOJAS} de los A1 y A3, respectivamente. Mientras que los CSA a escala grano (mg grano^{-1}) producto del T_{HOJAS} se incrementaron en valores porcentuales un +100 y +68 % en A1 y A3, respectivamente. En comparación, los cambios relativos respecto al T_{CONTROL} fueron mayores al analizarlos a la escala de los CSA por grano que en los CSA totales, explicado en mayor medida por el menor NG fijados en T_{HOJAS}. Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas en el consumo de CSA por grano y/o en el porcentaje del PG explicado por el consumo de CSA entre los T_{CONTROL} y T_{FLORES}; en coherencia con la falta de cambios en la fuente por grano en el T_{FLORES}. Sin embargo, los valores de ambas variables calculadas (consumo de CSA por grano y en el porcentaje del PG) siempre tendieron a ser menores respecto del T_{CONTROL}. El consumo de CSA en el T_{FLORES}, además de ir a los granos en crecimiento, podría estar ayudando a aumentar el cuaje y así el NG. Más aún, teniendo en cuenta que el cultivo de quínoa tiene un crecimiento indeterminado, con superposición importante de las etapas de definición del NG y PG. Estas evidencias muestran la capacidad del cultivo de quínoa de modificar la fijación de granos en etapas tardías, moderando los cambios en el peso de los mismos.

Se pueden visualizar diferencias entre las respuestas a los tratamientos entre los ambientes explorados. Las mejores condiciones de radiación del A3 (comparado con A1, ver Capítulo 4 y 5) pudieron haber independizado la fijación de granos y/o el menor efecto del raleo del 50 % de la panoja del consumo de CSA total en T_{FLORES} respecto de T_{CONTROL} (Cuadro 5.2). Más aún, que haya una situación de acumulación neta de CSA en A3 en T_{FLORES} (*i.e.* Co-407 T_{FLORES} en A3) podría ser una evidencia de esta suposición.

En A3, la escasa respuesta del PG a aumentos en la RFD implica que el cultivo se encuentra en una situación de limitación por destinos resultante de una restricción a la capacidad de traducir más crecimiento en más granos fijados (Capítulo 3). Ante esta situación, más fuente implicaría una mayor capacidad de sostener la demanda de los granos y una menor necesidad de compensar una caída en la fuente con una mayor removilización. Esto último se vio reflejado en una menor diferencia en el consumo de CSA entre T_{HOJAS} y $T_{CONTROL}$ del A3, tanto a escala de consumo total como por grano (Figuras 5.9). El mayor valor de consumo total (g m^{-2}) de 2-Want puede responder a la mayor biomasa y NG generados por este genotipo. Existen evidencias que la biomasa de tallos puede predecir la cantidad de CSA en los tallos (Ehdaie *et al.*, 2006 y Ehdaie *et al.*, 2008). Esta variable podría ser una herramienta buffer frente a variaciones en la RFD producto de diferentes estreses, con mayor relevancia en siembras tempranas. Por otro lado, en los tratamientos de disminución de la fuente, la provisión de CSA de los tallos puede llegar a ser importante, amortiguando la caída en el PG en un 15 % (Figura 5.9). Además, si bien no fue significativa la diferencia, se destaca la variabilidad genotípica en el consumo de CSA por grano, aún en los $T_{CONTROL}$. La variabilidad sobre este rasgo puede servir en programas de mejoramiento que favorezcan la eficiencia de removilización de CSA en ambientes de baja fuente o frente a situaciones de estrés.

Los granos en crecimiento dependen de los asimilados provistos por la planta madre y cualquier alteración en estos últimos pueden afectar el PG vía la D_{LLEG} y/o la T_{LLEG} (Egli, 2004). De los componentes del PG, ambos T_{LLEG} y D_{LLEG} se vieron modificados por el T_{HOJAS} y T_{FLORES} (Figura 5.3 y 5.4). Los efectos sobre estas variables no fueron consistentes (Cuadro 5.4 y Cuadro 5.5) aunque, en general, el efecto sobre el PG se asoció más a D_{LLEG} que a la T_{LLEG} (Figura 5.3). La mayor asociación del PG con la D_{LLEG} coincide con la reportada anteriormente por López, 2008; en un experimento donde se exploraron distintos tratamientos manipulativos de la RFD. Evidencias en otros cultivos, demuestran que defoliaciones completas acortan la D_{LLEG} en maíz (Hunter *et al.*, 1991), sorgo (Rajewski y Francis, 1991) y soja (Vieira *et al.*, 1992). Sin embargo, tratamientos de sombreos que reducen la irradiancia entre un 45 a 63 %, no tuvieron efectos sobre la D_{LLEG} en soja (Egli, 1998). En maíz, tratamientos de defoliación del 85 % afectaron tanto la D_{LLEG} como la T_{LLEG} de granos en un 37 y 40 %, respectivamente (Sala *et al.*, 2007). Por otro lado, tratamientos tendientes a aumentar la fuente, como la polinización restringida, provocaron aumentos y disminuciones en la T_{LLEG} dependiendo del híbrido de maíz analizado (Sala *et al.*, 2007).

En quínoa, el efecto de algún estrés durante el llenado sobre la dinámica de agua en los granos ha sido pobremente explorado. Desde este enfoque hídrico, la hipótesis que se planteó fue que las manipulaciones en la RFD al comienzo de llenado afectaban el PG vía cambios en MCAG sin afectar la forma de la relación entre estas variables. En esta tesis, el MCAG no se vio modificado por el T_{HOJAS} , pero sí en el T_{FLORES} (Cuadro 5.4 y 5.5). En concordancia con lo mostrado en el capítulo anterior, el MCAG resultó un buen estimador del PG final, aún en los tratamientos impuestos (Figura 5.4). Sin embargo, el T_{HOJAS} se asoció con otra ordenada al origen que en los $T_{CONTROL}$ y T_{FLORES} , pese a que la pendiente no difirió significativamente ($p=0,12$). Por un lado, el T_{HOJAS} modificó la relación entre el MCAG-PG y, a su vez, hubo diferencias significativas en los PG alcanzados que no presentaron diferentes MCAG. Por otro lado, el T_{FLORES} modificó el MCAG en forma proporcional al PG sin afectarse la relación entre ambas variables. Con respecto al T_{HOJAS} , los MCAG no se asociaron a los PG alcanzados en estos tratamientos. Con estas evidencias, la hipótesis planteada anteriormente queda parcialmente aceptada ya que aumentos en el MCAG se asociaron a mayores PG del T_{FLORES} , sin alterar la relación entre ambos respecto de $T_{CONTROL}$; sin

embargo, no se mantuvo para el T_{HOJAS} . En otros trabajos, cuando la fuente disponible durante el llenado de los granos es reducida vía defoliaciones, el MCAG de los granos no se afecta de manera importante en comparación a su efecto sobre el PG (Sala *et al.*, 2007). En maíz, defoliaciones severas (85 %) a comienzos del llenado afectan sólo un 16 % el MCAG mientras que el PG lo hace en un 55 % (Sala *et al.*, 2007). En el mismo cultivo, tratamientos de polinización restringida afectan los PG, con variaciones similares en los MCAG alcanzados (Borrás *et al.*, 2003). En sorgo, tratamientos tendientes a aumentar la fuente durante el llenado provocan variaciones en el MCAG que no son proporcionales a cambios en PG (Gambín *et al.*, 2007). Luego de alcanzar el MCAG, el contenido hídrico disminuye paulatinamente, hasta el valor crítico de humedad en que cesa el crecimiento de los granos. Los menores PG del T_{HOJAS} , ante semejantes MCAG, no se explicaron con diferentes TPA. Las mismas presentaron valores semejantes a los $T_{CONTROL}$ (Cuadro 5.4 y 5.5). Por tal motivo, desde el enfoque hídrico los diferentes PG del T_{HOJAS} podrían explicarse por el diferente a MF, discutido en el párrafo siguiente.

El valor de humedad a madurez fisiológica fue diferente para T_{HOJAS} respecto de $T_{CONTROL}$ y T_{FLORES} , 44 vs 42 y 41 %, respectivamente (Figura 5.6), y esto podría explicar al menos parcialmente la modificación de la relación PG-MCAG. En coincidencia, estreses hídricos durante el llenado de los granos en trigo provocaron que la madurez fisiológica se alcance con una mayor humedad de los granos (Ahmadi y Baker, 2001 y Altenbach *et al.*, 2003). En Girasol, estreses térmicos aumentan el porcentaje de humedad a MF vía impactos en la duración de llenado; sin estar acompañados de una mayor tasa de pérdida de humedad (TPA) de los granos (Rondanini *et al.*, 2006).

Otra de las razones por las cuales el PG tiene una menor sensibilidad frente a estreses severos como las defoliaciones enteras de las plantas, podría provenir de la escasa mejora genética en esta especie. La mejora genética favoreció el aumento en los rendimientos sin modificaciones importantes en la biomasa en cultivos como trigo, maíz y soja y, en consecuencia, posicionó al llenado de los granos más cerca de una situación de limitación por fuente para llenar los granos fijados previamente (Borrás *et al.*, 2004). Asimismo, disminuciones en la RFD post floración afecta marcadamente el PG en cultivos de maíz (Borrás *et al.*, 2004). En comparación a estos cultivos, en los que el mejoramiento favoreció la partición de asimilados hacia estructuras reproductivas a través de mejoras en el componente NG (Luque *et al.*, 2006), quínoa es una especie con escaso mejoramiento convencional y partición reproductiva (Jacobsen, 2003 y Gómez *et al.*, 2011). En quínoa, existe evidencia de que mejoras en el IC y rendimiento son posibles vía aumentos en el NG (Gómez *et al.*, 2011). Si bien, en los ensayos de esta tesis los IC fueron altos en comparación con otros trabajos (Bertero *et al.*, 2004 y Bertero y Ruiz, 2008) estos alcanzaron valores en promedio de 0,41. Podemos suponer que parte de la escasa mejora en el NG vía incrementos en el IC (la aparente limitación por destinos al rendimiento (Miralles y Slafer, 2007)) podría estar mitigando el efecto de variaciones en el PG frente a aumentos en la RFD.

5.5. CONCLUSIONES

El PG presenta poca variabilidad ante modificaciones en la fuente solamente, ya que la cantidad de destinos (NG) es justamente la variable de ajuste ante cambios en la RFD. El cultivo de quínoa tiene la capacidad de ajustar el NG aun en fases avanzadas del ciclo, esto tiene implicancias prácticas a la hora de definir el período crítico en esta especie. Uno de los objetivos agronómicos más importantes en las decisiones de manejo es ubicarlo en las mejores condiciones ambientales. A raíz de esta capacidad de ajuste del NG, el PG en quínoa presenta poca sensibilidad frente a modificaciones en la fuente o los destinos, ya que los cambios en NG moderan el impacto

sobre la RFD. El PG muestra capacidad de responder tanto a aumentos como a disminuciones de la RFD, aunque los cambios observados en este rasgo son menores en relación a aquellos en la RFD y dependen a su vez del ambiente explorado; la cual determina una mayor limitación por fuente en ambientes tempranos y por destinos en ambientes tardíos. En los tratamientos destinados a incrementar la fuente por grano (T_{FLORES}) el aumento de PG se asoció a uno equivalente en MCAG; pero en el caso de aquellos destinados a disminuirla (T_{HOJAS}) no modificó significativamente el MCAG sino la relación entre el PG y MCAG, indicando que eventos posteriores a la determinación del MCAG afectaron el PG en este tratamiento. Entre los factores analizados, la interrupción del llenado a un mayor porcentaje de agua en los granos de T_{HOJAS} aparece como una posible explicación. Por último, el uso de carbohidratos de reservas puede ser modificado frente a variaciones en la fuente disponible para llenar los granos en crecimiento.

CAPÍTULO 6

Discusión general

6.1. INTRODUCCION

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 aceptar 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.

6.2. CONTEXTO DE LA PROBLEMÁTICA ABORDADA

Quínoa es un cultivo que ha llamado notablemente la atención debido a sus características nutricionales y bajos requerimientos de insumos. A raíz del incremento de la población mundial es necesario identificar plantas tolerantes a estreses abióticos y con alto valor nutricional. En este contexto, el cultivo de quínoa aparece como un posible protagonista en orden a mantener la seguridad alimentaria. Sin embargo, la ecofisiología de quínoa, relevante para aumentar la productividad o aumentar su estabilidad frente a cambios en las condiciones ambientales y calidad de los granos, aún está lejos de comprenderse. En el caso de nuestro país, además de la producción tradicional en el noroeste (Curti *et al.*, 2012) y con la meta de abastecer la demanda internacional de esta especie, cultivares provenientes del grupo genético de nivel de mar (centro y sur de Chile) pueden ser una opción en sistemas de diversificación productiva de la región pampeana, especialmente en zonas más marginales. No obstante, los genotipos del grupo del nivel del mar se caracterizan por presentar un bajo PG, atributo de calidad comercial importante para este cultivo. En este contexto, el objetivo general de la tesis fue “*Estudiar los determinantes fisiológicos del rendimiento en el cultivo de quínoa (Chenopodium quínoa Willd.) y sus componentes fisiológicos con especial énfasis en la determinación del PG*”.

6.3. ESQUEMA GENERAL Y CONTRASTE DE LAS HIPOTESIS

Hasta el momento, no existían estudios sobre la dinámica de crecimiento y dinámica hídrica de los granos en quínoa, además de como impactaban diferentes ambientes sobre estos. El trabajo desarrollado en esta tesis permitió avanzar en el conocimiento de varios aspectos de la fisiología del llenado de granos en quínoa hasta ahora no abordados. La falta de conocimiento sobre este tema dificulta el entendimiento de las bases ecofisiológicas subyacentes a la determinación del peso de grano y rendimiento del cultivo; e impide desarrollar estrategias de manejo tendientes a favorecerlo.

A lo largo de la tesis se plantearon 4 objetivos específicos que guiaron los tres capítulos de resultados que la componen. El primer objetivo específico (A) fue: “analizar la determinación del rendimiento y sus componentes numéricos (número y peso de granos) en genotipos contrastantes de quínoa del grupo del nivel del mar expuestos a diferente oferta ambiental de radiación y temperatura”. De los componentes ecofisiológicos, la BAT generada por el cultivo explicó los diferentes RGC alcanzados (Figura 3.2.a). Las TCC experimentadas en cada ambiente describieron las variaciones en la BAT de cada tratamiento (Figura 3.7.a); mostrando una estrecha asociación con la RFA_{INT} promedio diaria (Figura 3.8.a) y, en menor proporción, con la EUR (Figura 3.8.b). La EUR apareció como un factor importante en determinar la producción de biomasa, no considerada al plantear los objetivos de esta tesis. Asimismo, las variaciones en EUR fueron importantes entre los ambientes explorados y una posible explicación de esta variación fue el efecto de la temperatura sobre las mismas (Figura 3.6). Las duraciones del ciclo de los cultivos no

explicaron las distintas BAT cuando se analizaron todos los ambientes y genotipos en forma conjunta. Sin embargo, cuando se analiza el A1 en forma separada de los demás ambientes, dos asociaciones son descriptas entre biomasa y duración de ciclo. Las diferencias entre estas regresiones fueron explicadas por la variación en la TCC en los distintos ambientes, la cual fue dependiente de la temperatura (Figura 3.9). Estos resultados nos permiten aceptar la primera hipótesis propuesta asociada al objetivo específico A: *“Las distintas condiciones de radiación y temperatura afectarán la duración del ciclo y la capacidad de capturar la RFA, y consecuentemente la producción de biomasa”*.

La segunda hipótesis derivada del objetivo específico A indica que *“Aumentos en la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) y/o crecimiento durante el período de fijación de granos, se trasladan en aumentos en el NG fijados. La relación entre ambas variables se reflejará como una asociación lineal, ya que el cultivo de quínoa no posee restricciones morfológicas para fijar más granos debido a la posibilidad de ramificaciones. Los cambios en acumulación de biomasa llevarán al establecimiento de una distinta cantidad de $NG\ m^{-2}$, el componente más importante en la determinación del RGC”*. Al igual que en experimentos previos con este cultivo, el NG fue el componente numérico que mejor explicó las variaciones en el RGC (Figura 3.2.b). En relación al análisis de la asociación entre el crecimiento durante los distintos períodos analizados y el NG; la asociación entre el crecimiento durante el llenado de los granos y el NG fue la más estrecha (Figura 3.10). Cuando se agregaron datos provenientes de otros ensayos (Bertero y Ruiz, 2008), el ajuste común de todos los datos mostró una relación bi-lineal (línea punteada de la Figura 3.10) entre el crecimiento durante el llenado (FA-MF) y el NG. Este modelo ajustado sugirió que los cultivos en los experimentos de esta tesis podrían haber explorado el rango de saturación de respuesta del NG al crecimiento. Esta limitación en la capacidad de producir más destinos ante aumentos en la producción de biomasa, también se ve reflejada con la asociación negativa entre el IC y la biomasa de tallos (Figura 3.3.a). Estos resultados dan evidencias para aceptar parcialmente la segunda hipótesis, asociada al primer objetivo específico (A).

La segunda parte de la tesis se ocupó del estudio de los determinantes del PG. Por lo tanto, el objetivo específico B de esta tesis fue: *“Analizar la determinación del PG (i.e., T_{LLEG} y D_{LLEG}) de diferentes genotipos de quínoa adaptados a climas templados bajo diferentes ambientes”*. De los componentes del PG, el factor más importante en explicar las variaciones observadas fue la T_{LLEG} (Figura 4.1.a). Con respecto a la D_{LLEG} , este parámetro no explicó las variaciones en el PG (Figura 4.1.b). Al igual que el PG promedio de toda la panoja (Capítulo 3), variaciones en NG no se asociaron a los diferentes PG estimados en el capítulo 4. Por un lado, estos resultados indicarían que mejoras en un componente no afectarían al otro y, por otro lado, que detrás de las variaciones en PG se hallan cuestiones que afectan a la potencialidad de los granos en crecimiento (i.e. temperatura).

En el análisis del impacto de los factores ambientales sobre la determinación del PG, la temperatura fue la variable con más incidencia. A mayores temperaturas el PG disminuyó en todos los genotipos analizados (Figura 4.2.a). Sin embargo, la manera en que el PG es afectado por el efecto de la temperatura difiere de otros cultivos; ante aumentos de temperatura la T_{LLEG} disminuye y la D_{LLEG} no se afecta. El rango de temperaturas entendidas como óptimas para el llenado de los granos varía dependiendo de la especie en estudio. En quínoa, al no conocerse la respuesta del PG a un rango amplio de temperaturas no se conocen los umbrales (o rangos de valores) en los que el PG es afectado. Esta incertidumbre resalta la necesidad de manipular en forma independiente la temperatura durante el llenado de los granos en quínoa. Por lo tanto, la tercera hipótesis relacionada al objetivo específico B: *“Las diferencias en PG están relacionadas a la temperatura media*

durante el llenado efectivo. La temperatura reducirá la duración del llenado de granos sin efectos compensatorios sobre la tasa de llenado de los granos”, es aceptada parcialmente.

Evidencias anteriores utilizando estos genotipos sugerían una aparente retranslocación de asimilados durante el llenado en el genotipo NL-6 (Mignone y Bertero, 2006) y una asociación negativa para Co-407 entre el NG y PG (Bertero y Ruiz, 2008), que sugerían limitaciones por fuente durante el llenado de los granos. Experimentos con 2-Want señalaban que el PG en este genotipo podría estar limitado por destinos (López, 2008). En esta tesis, no hubo asociación entre la fuente inmediata (crecimiento FA-MF) por grano y el PG (Figura 4.3). Se visualizó que por lo menos en dos condiciones (A3 y A4) 2-Want se encontró por debajo de la relación 1:1 (indicando una limitación por destinos) al analizar la asociación entre PG y RFD (Figura 4.3). Mientras que para NL-6 y Co-407 sólo un ambiente (A4) se encontró claramente por debajo de la relación 1:1. La falta de asociación entre la fuente inmediata por grano y el PG fue explicada en parte por la mayor contribución de reservas (CSA) ante la caída de la fuente y una no-respuesta del PG al aumento de la fuente inmediata ante mayores valores de esta. Estas evidencias indicaron que la cuarta hipótesis relacionada con el objetivo específico B es aceptada: *“No existe asociación entre PG y cambios en la fuente por grano durante el llenado efectivo. Esta falta de asociación se explicará por aumentos en la retranslocación de CSA en condiciones de baja fuente inmediata e incrementos en la partición a estructuras no grano durante el llenado en condiciones de mayor fuente”.*

Desde el punto de vista del enfoque hídrico, el tercer objetivo específico C consistió en *“Estudiar las relaciones hídricas de los granos como variables explicativas del peso de grano final frente a ambientes, genotipos variables y cambios en la relación fuente-destino (RFD)”.* Los resultados del capítulo 4 mostraron que el PG está determinado principalmente por modificaciones en la T_{LLEG} , las que están asociadas a los diferentes MCAG alcanzados. Todos los genotipos y ambientes se asociaron a una única relación PG-MCAG (Figura 4.6.a), indicando que el MCAG es un estimador temprano de la capacidad para incorporar asimilados y en consecuencia del PG final. Existió un equilibrio entre las relaciones hídricas y la acumulación de biomasa en granos. Cuando el PG fue normalizado respecto del máximo valor alcanzado para cada ambiente y genotipo, no se hallaron diferencias entre los mismos en la relación de acumulación de biomasa y contenido de agua de los granos (Figura.4.10). En el Capítulo 5, los diferentes tratamientos de manipulación de la RFD, tuvieron efectos distintos sobre el MCAG. Por un lado, el T_{FLORES} produjo un leve aumento significativo del MCAG, que se trasladó al PG final y; por otro lado, el T_{HOJAS} no afectó significativamente el MCAG. Además, la asociación entre variables PG y MCAG no se mantuvo en los T_{HOJAS} ajustándose otra regresión diferente a la de $T_{CONTROL}$ Y T_{FLORES} . Por consiguiente, la quinta hipótesis planteada asociada al objetivo específico C es aceptada: *“El máximo contenido hídrico alcanzado en estadios tempranos del desarrollo de los granos se correlaciona con diferencias en el PG final producto de los diferentes ambientes y genotipos”.*

Asimismo, no se modificó la relación entre la humedad de grano y el peso relativo de los granos para los diferentes genotipos y posiciones de la panoja, permitiendo la identificación de un valor de humedad de grano (42 %) en el grano como un robusto indicador del cese del llenado de los granos. Sin embargo, estos resultados son válidos bajo condiciones potenciales como fueron los ambientes explorados. Bajo limitaciones en la fuente durante el llenado (T_{HOJAS} , Figura 5.7) se evidenció un aumento del contenido de humedad a madurez fisiológica alcanzando el valor de 44% (Figura 5.6). Esta evidencia indica que un estrés severo que afecte la fuente durante el llenado de los granos, puede afectar el PG vía su efecto sobre las relaciones hídricas de los granos en crecimiento, provocando un cese anticipado del llenado, a través de la modificación en el valor

crítico de humedad a MF. Por lo expuesto anteriormente, la sexta hipótesis es aceptada parcialmente: *“Existe una relación robusta entre las dinámicas de acumulación de biomasa del grano y su contenido hídrico, tal que resulta posible identificar un contenido hídrico que coincida con la madurez fisiológica del grano. El cual es independiente del ambiente explorado y del genotipo”*. *“A su vez, este contenido hídrico no se verá afectado por las diferentes manipulaciones en la relación fuente-destino aplicadas durante el llenado de los granos”*.

La tercera parte de esta tesis consistió en analizar el PG frente a condiciones ambientales contrastantes y modificaciones en la RFD. El cuarto objetivo específico D de esta tesis fue: *“Analizar la acumulación de biomasa en granos de quínoa expuestos a diferente oferta ambiental y a cambios en la relación fuente-destino (RFD) aplicados a comienzos del llenado de los granos. Además, comprobar si existen cambios en el número de granos producto de las manipulaciones en la fuente durante el llenado de los granos.”*. Los tratamientos impuestos a comienzos del llenado de los granos tuvieron efectos significativos sobre el rendimiento (RGC) y sus componentes numéricos. El RGC, fue menor en el genotipo de ciclo más precoz (NL-6) y para el tratamiento de remoción de hojas (T_{HOJAS}). Por otro lado, el tratamiento de remoción de flores (T_{FLORES}) no afectó significativamente el RGC respecto del T_{CONTROL} en ninguno de los genotipos y ambientes (A1 y A3). En relación a la capacidad de modificar la RFD, como se mencionó, quínoa tiene una gran plasticidad en el NG en estadios avanzados, esto actuó como amortiguador en la modificación de la RFD generada por los tratamientos. La RFD se afectó producto del T_{HOJAS}, pero no así del T_{FLORES}, donde no hubo diferencias significativas respecto al T_{CONTROL}. Por lo tanto, la séptima hipótesis asociada objetivo específico D es aceptada: *“Las manipulaciones impuestas luego de FA causan impactos en el NG fijados que amortiguan el efecto de la disminución y/o aumentos de la fuente disponible por grano provocada por los tratamientos. La sensibilidad del período de determinación del NG se extiende más allá de iniciada la etapa del llenado de los granos”*.

6.4. CONTRIBUCION AL AVANCE DEL CONOCIMIENTO

6.4.1. Generación del rendimiento.

El conocimiento de los factores y mecanismos que determinan el crecimiento y el rendimiento de un cultivo es crucial para producir de una manera eficiente y sustentable (Andrade *et al.*, 2005). Este conocimiento sirve de guía para decidir sobre prácticas de manejo, provee herramientas a los mejoradores para aumentar la eficiencia de selección de genotipos con mayor potencial de rendimiento y para la selección de genotipos a un ambiente determinado; por otro lado, constituye la base para poder generar modelos de simulación. Desde el enfoque de los componentes ecofisiológicos del rendimiento, diferencias en las BAT explicaron los diferentes RGC (Figura 3.2.a). Las variaciones entre los ambientes analizados generaron diferencias en las BAT producto de mayores aumentos relativos en TCC que caídas en la duración del ciclo. Las diferencias en TCC se explicaron en mayor proporción por la RFA_{INT} (Figura 3.8.a), y en menor medida por la EUR (Figura 3.8.b). Las EUR fueron incrementándose con aumentos de la temperatura promedio (Figura 3.6), indicando que este componente ecofisiológico puede verse afectado en quínoa por bajas temperaturas como las registradas en A1. Las EUR estimadas fueron similares entre los distintos genotipos, a excepción de las calculadas en A1 para NL-6 y 2-Want. No existen muchas estimaciones de la EUR en quínoa, sin embargo, los valores registraron en esta tesis se hallan en concordancia con los reportados anteriormente por Ruiz y Bertero, 2008.

De los componentes del RGC, el crecimiento durante el período comprendido entre FA y MF es el que mejor explicó las variaciones en NG de los genotipos analizados. Sin embargo, en esta tesis se exploraron rangos de NG y crecimiento durante el llenado muy superiores a los reportados previamente. La relación entre ambos rasgos a través de un ajuste común (función bi-lineal; Figura 3.10) a los datos de los experimentos de esta tesis y otros conducidos a menores densidades (sector izquierdo en Figura 3.10) sugiere una respuesta de saturación al crecimiento durante el llenado (FA-MF). Esta incapacidad de producir más destinos ante aumentos en la producción de biomasa sugiere la necesidad de mejorar la partición reproductiva en estos ambientes (*i.e.* A2, A3). Esto ya ha sido reportado por Gómez *et al.*, 2011, donde aumentos en la partición reproductiva vía manipulaciones en la síntesis de giberelinas generaron aumentos en los RGC de dos genotipos explorados en esta tesis (NL-6 y 2-Want). Por otro lado, las manipulaciones en la RFD impuestas a comienzos del llenado de los granos afectaron el NG establecidos, indicando que esta variable aún es sensible a cambios en la oferta de recursos en esta etapa. Esto trae implicancias prácticas a la hora de definir el periodo crítico en esta especie, y demuestra que el mismo se extiende más allá de iniciado el llenado de los granos.

6.4.2. Control ambiental del crecimiento de los granos.

De las variables ambientales, la temperatura demostró ser la variable con mayor incidencia sobre los PG alcanzados (Figura 4.2.a). La asociación negativa de la temperatura con el PG hallada en esta tesis fue similar a la respuesta observada en otros cultivos de grano, pero diferente a la hallada en base al conocimiento preexistente respecto de los procesos que la determinan; la D_{LLEG} no mostró asociación con la temperatura. Puede interpretarse como un efecto de temperaturas supraóptimas sobre la tasa de desarrollo, o como consecuencia de un efecto de días largos sobre la D_{LLEG} . Genotipos andinos de quínoa muestran mayores D_{LLEG} ante días largos (Bertero *et al.*, 1999), y se han observado efectos sobre la duración de llenado aún en genotipos de origen chileno insensibles al fotoperíodo para tiempo a floración (Christiansen *et al.*, 2010). Asimismo, el efecto negativo de la temperatura sobre el PG observado en esta tesis, podría provenir de efectos de la misma sobre el crecimiento de órganos reproductivos. Temperaturas altas previas al llenado de los granos pueden afectar el crecimiento del ovario y las estructuras reproductivas, provocando limitaciones físicas al crecimiento de los granos (Scott *et al.*, 1983; Millet y Pinthus, 1984; Calderini *et al.*, 1999a; Savin *et al.*, 1999; Ugarte *et al.*, 2007; Prasad *et al.*, 2008 y Yang *et al.*, 2009). Por último, la contradicción entre los resultados de esta tesis y otros cultivos en relación a los mecanismos que determinan menores PG a mayores temperaturas sugiere la necesidad de manipular en forma independiente esta variable ambiental durante el llenado de los granos en quínoa (ver nuevos interrogantes y futuras líneas de investigación).

6.4.3. Control interno del crecimiento de los granos.

Se observó una fuerte asociación entre el MCAG, su componente TAA y el peso seco final de los granos bajo ambientes y genotipos variables. Esto señala, al igual que en otros cultivos de grano, que el MCAG predice el PG en quínoa. Las TAA fueron responsables de los MCAG alcanzados por los distintos genotipos en los diferentes ambientes. Este rasgo ha sido poco analizado en antecedentes previos en cultivos de grano. La principal causa de los menores PG alcanzados al retrasar los ambientes explorados no correspondió a una menor fuente disponible por grano; sino que se explicó por un menor tamaño potencial de los granos (medido como el MCAG). El MCAG se alcanzó temprano en el desarrollo de los granos en crecimiento (31 % del

PG), y es similar al reportado en otros cultivos, como soja (Swank *et al.*, 1987), trigo (Calderini *et al.*, 2000) y maíz (Borrás *et al.*, 2003 y Borrás *et al.*, 2004). La menor duración relativa del periodo hasta alcanzar el MCAG sugiere que este factor podría contribuir a la menor plasticidad del PG frente a posibles aumentos de disponibilidad de asimilados posteriores a alcanzar el MCAG.

Los resultados obtenidos en esta tesis (Capítulo 4) muestran que las diferentes tasas de secado de los granos, medidas como TPA (*e.g.* 0,04 a 0,11 mg d⁻¹) en distintos genotipos y ambientes no parecen estar asociadas a las condiciones ambientales, sino que parecen relacionarse más con el MCAG durante el desarrollo (Figura 4.8.b). Esto señala la importancia del contenido de agua del grano en la determinación del tamaño del grano y su velocidad de secado.

Los datos obtenidos en el Capítulo 4 de esta tesis mostraron que la dinámica de agua y la acumulación de materia seca en el grano están consistentemente relacionadas durante el período de llenado en quínoa, lo que permitió establecer un modelo de crecimiento de granos en función de la humedad de los granos en quínoa (Figura 4.11), en el cual la madurez fisiológica se alcanza con 42 % de humedad, supone, además de un aporte original para la especie, una importante herramienta de uso tecnológico. Sin embargo, situaciones de estrés durante el llenado, como las causadas por el T_{HOJAS}, provocaron un cese anticipado del crecimiento del grano que elevó la humedad de grano a madurez fisiológica (*e.i.* 44 %; Capítulo 5). Estos hallazgos representan, en su conjunto, un aporte de esta tesis al conocimiento de la fisiología del llenado de granos en quínoa con una importante aplicación tecnológica para la cosecha del cultivo.

6.4.4. Variabilidad genotípica encontrada.

Además de la identificación de mecanismos asociados a la respuesta a variaciones ambientales y tratamientos manipulativos en la RFD sobre NG, PG, RGC y variables hídricas de los granos en crecimiento, esta tesis ha demostrado que existe variabilidad genotípica para dichos mecanismos, o asociaciones entre las variables. Esto resulta de suma importancia para poder utilizar esta variabilidad encontrada en programas de mejoramiento y/o con fines productivos, seleccionando genotipos para determinados ambientes.

A continuación, la Figura 6.1 resume los hallazgos más destacados de esta tesis, los cuales amplían el conocimiento actual acerca de la fisiología del llenado de granos en quínoa.

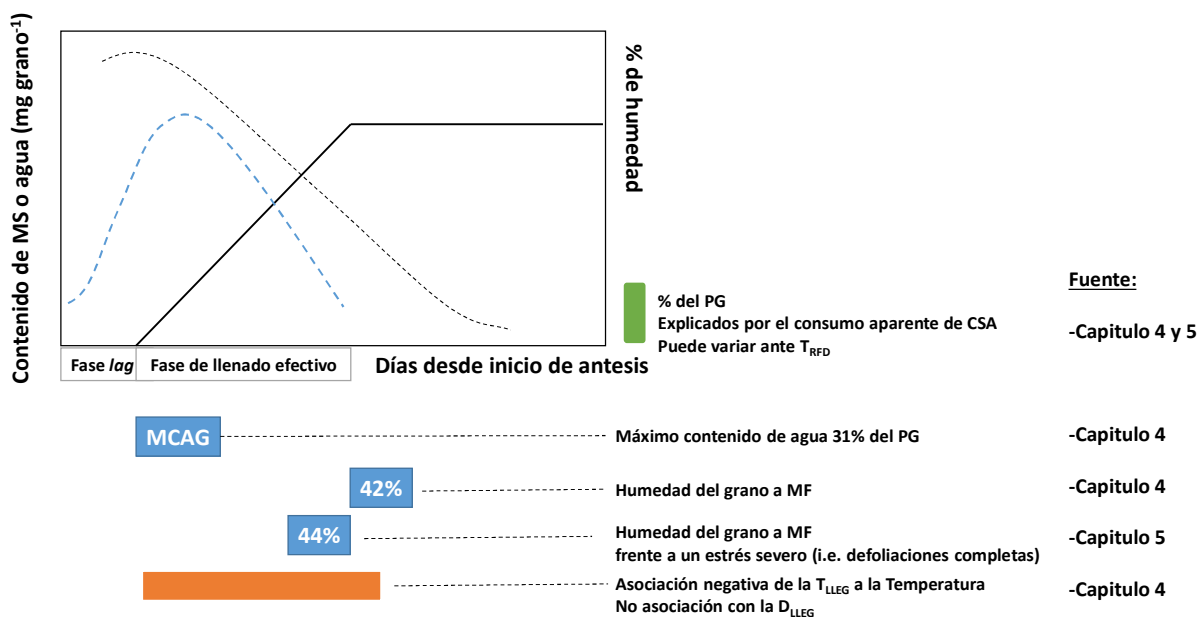


Figura 6.1. Resumen de los hallazgos más destacados de esta tesis, los cuales amplían el conocimiento actual acerca de la fisiología del llenado de granos en quínoa.

6.5. APLICACION

6.5.1. Avances en manejo del cultivo.

En todo sistema productivo el principal objetivo de manejo es asegurar que el cultivo maximice la interceptación de radiación, TCC y partición reproductiva durante el período de establecimiento del número de granos. Esta tesis ha demostrado que es posible asegurar, en la mayoría de las situaciones, la máxima captura de radiación en un rango de genotipos y ambientes durante el período de determinación del NG (Capítulo 3). Densidades como las utilizadas en esta tesis (50 pl m^{-2}) serían adecuadas en los distintos ambientes explorados, sin limitaciones hídricas ni nutricionales.

En términos de lograr altos rendimientos los ambientes propicios corresponderían a mediados de la primavera. Sin embargo, estos ambientes no son las que favorecerían el PG, atributo comercial de importancia para el cultivo de quínoa. Por tal motivo, existe un compromiso en la decisión de manejo, ya sea orientada a lograr mayores rendimientos o un mayor PG, sobre todo en genotipos precoces. La implicancia práctica de estos resultados, radica en la decisión y elección del ambiente explorado (como puede ser la fecha de siembra) evitando las altas temperaturas durante el llenado de los granos en aquellas situaciones donde se priorice el tamaño de los granos como atributo de calidad comercial.

Un aporte para la especie derivada de esta tesis es la generación de un modelo que asocia el crecimiento de los granos y la humedad de grano, bajo condiciones potenciales, en el cual la madurez fisiológica se alcanza con 42 % de agua en los granos. Este modelo bi-lineal ajustado, fue consistente para diferentes ambientes, 3 genotipos (de ciclo y PG contrastante) y, además, en dos posiciones de la panoja. Este valor es el primero en ser reportado para el cultivo de quínoa, ya que hasta el momento no hay antecedentes del estudio de la dinámica hídrica en este cultivo. El valor de humedad a MF supone una importante herramienta de uso tecnológico. Este modelo,

validado en condiciones a campo, permitiría determinar MF en forma rápida, fácil y objetiva, utilizando humidímetros comunes, evitando el trabajo de los muestreos sucesivos con el secado y pesado de las semillas, y superando el uso de indicadores visuales como el cambio de color de las panojas los cuales, a pesar de su amplia utilización, son más subjetivos.

6.5.2. Mejoramiento del cultivo.

En un conjunto de ambientes y genotipos el PG no se asoció con el RGC. Esta evidencia ya ha sido hallada en un amplio estudio de ambientes y genotipos (Bertero *et al.*, 2004 y Curti *et al.*, 2014). El objetivo de cualquier programa de mejoramiento es aumentar el rendimiento de los cultivos o su estabilidad frente a cambios en las condiciones ambientales (Andrade *et al.*, 2005). Al no asociarse el RGC con los PG alcanzados, estos resultados concuerdan con los mencionados anteriormente sobre la posibilidad de mejoras en ambos rasgos en forma simultánea. Otro aspecto es que los programas deberían enfocarse en incrementar la fuente (actual o vía reservas) en situaciones que ameriten la elección de fechas de siembra tempranas favoreciendo la calidad comercial y rendimiento de estos genotipos del grupo del nivel del mar caracterizados por tener menores PG; y el NG para fechas tardías favoreciendo la partición (Gómez *et al.*, 2011). Si bien las diferencias entre los PG de los genotipos utilizados disminuyeron en ambientes con mayores temperaturas, encontrar genotipos con una menor sensibilidad a la temperatura podría ayudar a disminuir la sensibilidad de este atributo frente a ambientes con temperaturas elevadas.

6.6. NUEVOS INTERROGANTES Y FUTURAS LINEAS DE INVESTIGACION

Más allá del conocimiento logrado acerca de la respuesta del peso y de la generación de biomasa y RGC, restan aún por dilucidar aspectos de interés no abordados en esta tesis. Algunos de estos aspectos se plantean a continuación.

6.6.1. Validación a campo de las relaciones funcionales encontradas

Una objeción válida a estas aproximaciones es el hecho que estos experimentos no fueron realizados en condiciones de campo. Queda para el futuro realizar una validación a campo de las relaciones funcionales encontradas en esta tesis, por ejemplo, a través de una evaluación de un conjunto de genotipos sembrados en distintas zonas y en distintas fechas de siembra. Para realizar esto, se podrían sembrar varios genotipos en zonas de producción contrastantes, *e.g.* Norte y Centro de la Región pampeana, utilizar dos fechas de siembra contrastantes dentro de cada localidad. Así, las distintas zonas y fechas de siembra experimentarían condiciones ambientales muy distintas durante el llenado de los granos, principalmente de radiación y temperatura.

6.6.2. Efecto de la temperatura nocturna y/o diurna. Rango de temperatura.

La temperatura afecta la tasa de desarrollo de los cultivos, convirtiéndose en una de las variables ambientales más importantes en modificar los RGC. En quínoa, al no conocerse la respuesta del PG a un rango amplio de temperatura no se conocen los umbrales (o rangos de valores) en los cuales el PG es afectado en este cultivo. Esta incertidumbre resalta la necesidad de manipular en forma independiente la temperatura durante el llenado de los granos en quínoa. Para poder contestar ¿qué rango de temperaturas favorecen el PG en quínoa? es necesario evaluar experimentalmente distintos regímenes de temperaturas constantes o alternadas día/noche,

explorando un rango mayor que el registrado en esta tesis. Solo existen unas evidencias en quínoa, donde Isobe *et al.* (2012) analizaron el efecto de las temperaturas diurnas en un rango de 20 a 30 °C y hallaron que los mayores PG se correspondían con las menores temperaturas. Por otro lado, en un ensayo de manipulación de las temperaturas nocturnas durante el llenado de los granos, aumentos de 4 °C (de 15 a 19 °C), no afectaron al PG en cultivares de quínoa del grupo del nivel de mar (Lesjak, 2014).

6.6.3. Validación a campo del porcentaje de humedad a madurez fisiológica.

Un aspecto de fuerte impacto tecnológico que podría realizarse a corto plazo sería la confirmación del valor de 42% de humedad de los granos a madurez fisiológica (determinado en el Capítulo 4 de esta tesis) en genotipos de quínoa creciendo a campo en condiciones reales de cultivo, que permitan verificar y/o ajustar el modelo a nivel de cultivo realizado en esta tesis.

Bibliografía

- Acreche M.M., Briceño-Félix G., Martín Sánchez J.A., Slafer G.A. (2009) Radiation interception and use efficiency as affected by breeding in Mediterranean wheat. *Field Crops Research* 110:91-97.
- Ahmadi A., Baker D.A. (2001) The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regulation* 35:81-91.
- Altenbach S.B., DuPont F.M., Kothari K.M., Chan R., Johnson E.L., Lieu D. (2003) Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. *Journal of Cereal Science* 37:9-20.
- 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. *Fields Crops Research* 144: 28-33.
- Andrade F.H. (1995) Analysis of growth and yield of maize, sunflower and soybean grown at Balcarce, Argentina. *Field Crops Research* 41:1-12.
- Andrade F.H., Cirilo A., Uhart S.A., Otegui M.E. (1996) *Ecofisiología del cultivo de maíz* Editorial La Barrosa, INTA Balcarce, FCA UNMP, Dekalbpress, Buenos Aires, Argentina.
- Andrade F.H., Ferreiro M.A. (1996) Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source level during grain filling. *Fields Crops Research* 48:155-165.
- Andrade F.H., Vega C., Uhart S., Cirilo A., Cantarero M., Valentinuz O. (1999). Kernel number determination in maize. *Crop Science* 39:453-459
- Andrade F.H., Otegui M.E., Vega C.R.C. (2000) Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize. *Agronomy Journal* 92:92-97.
- Andrade F.H., Sadras V.O., Vega C.R.C., Echarte L. (2005) Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. Their application to crop management, modeling and breeding. *Journal of Crop Improvement* 14:51-101.
- Andrade F.H., Uhart S.A., Cirilo A. (1993) Temperature affects radiation use efficiency in maize. *Field Crops Research* 32:17-25.
- Arisnabarreta S., Miralles D.J. (2008) Radiation effects on potential number of grains per spike and biomass partitioning in two- and six-rowed near isogenic barley lines. *Field Crops Research* 107:203-210.
- Austin R.B., Edrich J.A., Ford M.A., Blackwell R.D. (1977) The fate of the dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Annals of Botany* 41:1309-1321.
- Bazile D. (2013). Développement territorial : le quinoa, un catalyseur d'innovations. Montpellier :CIRAD, Francia. 4 p. http://www.cirad.fr/content/download/7608/80510/version/2/file/Perspective20_Bazile_ES.pdf
- Bertero H.D., King R.W., Hall A.J. (1999) Photoperiod-sensitive development phases in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Field Crops Research* 60:231-243.
- Bertero H.D. (2003) Response of developmental processes to temperature and photoperiod in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). *Food Reviews International* 19:87-97.
- Bertero H.D., De La Vega A.J., Correa G., Jacobsen S.E., Mujica A. (2004) Genotype and genotype-by-environment interaction effects for grain yield and grain size of quinoa

- (*Chenopodium quinoa* Willd.) as revealed by pattern analysis of international multi-environment trials. *Field Crops Research* 89:299-318.
- Bertero H.D., Ruiz R.A. (2008) Determination of seed number in sea level quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *European Journal of Agronomy* 28:186-194.
- Bertero H.D., Ruiz R.A. (2010) Reproductive partitioning in sea level quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *Field Crops Research* 118:94-101.
- Bewley J.D. y Black M. (1994) *Seeds: physiology of development and germination*. Springer US (Eds). New York, US. 445 p.
- Bhargava A., Shukla S., Ohri D. (2006) *Chenopodium quinoa* an Indian perspective. *Industrial Crops and Products* 23:73-87.
- Bhargava A., Shukla S., Ohri D. (2007) Effect of sowing dates and row spacings on yield and quality components of quinoa (*Chenopodium quinoa*) leaves. *Indian Journal of Agricultural Sciences* 77:748-751.
- Bidinger F. (1977) Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature* 270:431-433.
- Bois J.F, Winkel T., Lhomme J.P., Raffaillac J.P., Rocheteau A. (2006) Response to some Andean cultivars of quinoa (*Chenopodium quinoa* Wild) to temperature: Effects of germination, phenology, growth and freezing. *European Journal of Agronomy* 25:299-308.
- Bonnett G., Incoll L. (1993) Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain-filling I. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *Journal of Experimental Botany* 44:75-82.
- Borrás L., Otegui M.E. (2001) Maize kernel weight response to postflowering source–sink ratio. *Crop Science* 49:1816-1822.
- 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 Research* 86:131-146.
- Borrás L., Westgate M.E. (2006) Predicting maize kernel sink capacity early in development. *Field Crops Research* 95:223-233.
- Borrás L., Westgate M.E., Otegui M.E. (2003) Control of kernel weight and kernel water relations by post-flowering source-silk ratio in maize. *Annals of Botany* 91:857-867.
- Borrás L., Zinselmeier C., Lynn Senior M., Westgate M.E., Muszynski M.G. (2009) Characterization of grain-filling patterns in diverse maize germoplasm. *Crop Science* 49:99-1009.
- Borrel A.K., Incoll L.D., Simpson R.J., Dalling M.J. (1989) Partitioning of dry matter and the deposition and use of stem reserves in a semi-dwarf wheat crop. *Annals of Botany* 63:527-539.
- Cabrera F.J., Baille A., López J.C., González-Real M.M., Pérez-Parra J. (2009) Effects of cover diffusive properties on the components of greenhouse solar radiation. *Biosystems Engineering* 103:344-356.
- Calderini D.F., Reynolds M.P., Slafer G.A. (2006). Source-sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat and triticale at different locations. *Australian Journal of Agricultural Research* 57: 227-233
- Calderini D., Abeledo L., Savin R., Slafer G.A. (1999a) Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *The Journal of Agricultural Science* 132:453-459.

- Calderini D.F., Abeledo L.G., Slafer G.A. (2000) Physiological maturity in wheat based on kernel water and dry matter. *Agronomy Journal* 92:895-901.
- Calderini D.F., Reynolds M.P., Slafer G.A. (1999b) Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century, in: E. H. Satorre y G. A. Slafer (Eds.), *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*, Food Products Press, New York. 351-377.
- Carter T.E., Boerma H.R. (1979) Implications of genotype x planting date and row spacing interactions in double-cropped soybean cultivar development. *Crop Science* 19:607-610.
- Charles-Edwards D. A., Lawn R. J. (1984) Light interception by grain legume row crops. *Plant cell and Environment* 7: 241-251.
- Ciag. FAUBA (2018) www.agro.uba.ar
- Cirilo A., Andrade F.H. (1994) Sowing date and maize productivity: I. Crop growth and dry matter partitioning. *Crop Science* 34:1039-1043.
- Cirilo A.G. y Andrade F.H. (1996) Sowing date and kernel weight in maize. *Crop Science* 36:325-331.
- Cliquet J.-B., Deléens E., Mariotti A. (1990) C and N mobilization from stalk and leaves during kernel filling by ¹³C and ¹⁵N tracing in *Zea mays* L. *Plant Physiology* 94:1547-1553.
- Cochrane M.P., Duffus C.M. (1983). Endosperm cell number in cultivars of barley differing in grain weight. *Annals Applied of Biology*. 102: 177-181.
- Cochrane M.P. (1985). Assimilate uptake and water loss in maturing barley grains. *Jornal of Experimental Botany* 36: 770-782
- Connor D.J., Sadras V.O. (1992) Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crops Research* 30:333-389.
- Curti R.N., Andrade A.J., Bramardi S., Velásquez B., Bertero H.D. (2012) Ecogeographic structure of phenotypic diversity in cultivated populations of quínoa from Northwest Argentina. *Annals of Applied Biology* 160:114-125.
- Curti R.N., de la Vega A.J., Andrade A.J., Bramardi S.J., Bertero H.D. (2014) Multi-environmental evaluation for grain yield and its physiological determinants of quínoa genotypes across Northwest Argentina. *Field Crops Research* 166:46-57.
- Curti R.N., Sanahuja M., Vidueiros S., Bertero H.D. (2018) Trade-off between seed yield components and seed composition traits in sea level quínoa in response to sowing dates. *Cereal Chemistry* 95:734-741.
- Chimenti C.A., Hall A.J., Sol López M. (2001) Embryo-growth rate and duration in sunflower as affected by temperature. *Field Crops Research* 69:81-88.
- Chowdhury S., Wardlaw I. (1978) The effect of temperature on kernel development in cereals. *Australian Journal of Agricultural Research* 29:205-223.
- Christiansen J.L., Jacobsen S.E., Jørgensen S.T. (2010) Photoperiodic effect on flowering and seed development in quínoa (*Chenopodium quínoa* willd.). *Acta Agriculturae Scandinavica Section B: Soil and Plant Science* 60:539-544.
- Dardanelli J.L., Balzarini M., Martínez M.J., Cuniberti M., Resnik S., Ramunda S.F., Herrero R., Baigorri H. (2006) Soybean maturity groups, environments, and their interaction define mega-environments for seed composition in Argentina. *Crop Science* 46:1939-1947.
- Daynard T., Tanner J., Hume D. (1969) Contribution of stalk soluble carbohydrates to grain yield in corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* 9:831-834.
- De la Vega A.J., Hall A.J. (2002) Effects of planting date, genotype, and their interactions on sunflower yield. *Crop Science* 42:1202-1210.

- Denyer K., Hylton C., Smith A. (1994) The effect of high temperature on starch synthesis and the activity of starch synthase. *Functional Plant Biology* 21:783-789.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L.A., Tablada E.M., Robledo C.W., (2012). InfoStat version 2018. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. www.infostat.com.ar.
- Donald C.M., Hamblin J. (1976) The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria, in: N. C. Brady (Ed.), *Advances in Agronomy*, Academic Press. 361-405.
- Dreccer M.F., Grashoff C., Rabbinge R. (1997) Source-sink ratio in barley (*Hordeum vulgare* L.) during grain filling: effects on senescence and grain protein concentration. *Field Crops Research* 49:269-277.
- 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 Research* 112:43-54.
- Duncan W.G. and Hesketh J.D. (1968). Net photosynthetic rates, relative leaf growth rates and leaf numbers of 22 races of maize grown at eight temperatures. *Crop Science* 8: 670-674.
- Egli D., Bruening W. (2001) Source-sink relationships, seed sucrose levels and seed growth rates in soybean. *Annals of Botany* 88:235-242.
- Egli D., Duncan W., Crafts-Brandner S. (1987) Effect of physical restraint on seed growth in soybean. *Crop Science* 27:289-294.
- Egli D. y TeKrony D. (1997) Species differences in seed water status during seed maturation and germination. *Seed Science Research* 7:3-12.
- Egli D., Wardlaw I. (1980) Temperature response of seed growth characteristics of soybeans. *Agronomy Journal* 72:560-564.
- Egli D.B. (1990) Seed water relations and the regulation of the duration of seed growth in soybean. *Journal of Experimental Botany* 41:243-248.
- Egli D.B. (1998) Seed biology and the yield of grain crops CAB international. 219 p.
- Egli D.B. (2004) Seed- fill duration and yield of grain crops, *Advances in Agronomy*, Academic Press. 243-279.
- Ehdaie B., Alloush G.A., Madore M.A., Waines J.G. (2006) Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat. *Crop Science* 46:2093-2103.
- 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 Research* 106:34-43.
- Evans L.T. (1993). *Crop evolution, adaptation and Yield*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 500 p.
- FAOc. FAO, WFP and IFAD. (2012). The state of food insecurity in the world 2012. <http://www.fao.org/docrep/016/i3027e/i3027e.pdf>
- Faostat (2016). Food and agricultural organization of the United Nations. <http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/Q/QC/E>
- Fischer R. (1975) Yield potential in a dwarf spring wheat and the effect of shading. *Crop Science* 15:607-613.
- Fraser J., Egli D., Leggett J. (1982) Pod and seed development in soybean cultivars with differences in seed size. *Agronomy Journal* 74:81-85.
- Gambín B.L. y Borrás L. (2005) Sorghum kernel weight. *Crop Science* 45:553-561.
- Gambín B.L. y Borrás L. (2007) Plasticity of sorghum kernel weight to increased assimilate availability. *Field Crops Research* 100:272-284.

- Gambín B.L., Borrás L., Otegui M.E. (2006) Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 95:316-326.
- Gambín B.L., Borrás L., Otegui M.E. (2007) Kernel water relations and duration of grain filling in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 101:1-9.
- Gebbing T., Schnyder H., Kühbauch W. (1998) Carbon mobilization in shoot parts and roots of wheat during grain filling: assessment by $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ steady-state labelling, growth analysis and balance sheets of reserves. *Plant, Cell & Environment* 21:301-313.
- Gómez M.B., Aguirre Castro P., Mignone C., Bertero H.D. (2011) Can yield potencial be increased by manipulation of reproductive partitioning in quínoa (*Chenopodium quínoa*)? Evidence from gibberellic acid synthesis inhibition using Paclobutrazol *Functional Plant Biology* 38:420-430.
- Hall A.J., Whitfield D.M., Connor D.J. (1990). Contribution of pre-anthesis assimilates to grain-filling in irrigated and water-stressed sunflower crops. I. Estimates from a carbon budget. *Field Crops Research* 24: 273-294
- Halloran G.M., Pennell A.L. (1982) Duration and rate of development phases in wheat in two Environments. *Annals of Botany* 49:115-121.
- Haro R.J., Otegui M.E., Collino D.J., Dardanelli J.L. (2007) Environmental effects on seed yield determination of irrigated peanut crops: Links with radiation use efficiency and crop growth rate. *Field Crops Research* 103:217-228.
- Healey K., Hammer G., Rickert K., Bange M. (1998) Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Crop and Pasture Science* 49:665-672.
- Hellewell K.B., Stuthman D., Markhart A., Erwin J. (1996) Day and night temperature effects during grain-filling in oat. *Crop Science* 36:624-628.
- Hesketh J.D., Myhre D.L., Willey C.R. (1973) Temperature control of time intervals between vegetative and reproductive events in soybeans. *Crop Science* 13:250-254.
- Hofstra, G., y Hesketh, J.D. (1975). The effect of temperatura and CO_2 enrichment on photosynthesis in soybean. Pp. 71-80 en R. Marcelle (Ed.) *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*. Springer, Dordrecht.
- Hunter J., TeKrony D., Miles D., Egli D. (1991) Corn seed maturity indicators and their relationship to uptake of carbon-14 assimilate. *Crop Science* 31:1309-1313.
- Isobe K., Ujiie K., Hitomi S., Furuya Y., Ishii R. (2012) Agronomic studies on Quínoa (*Chenopodium quínoa*-Willd.) cultivation in Japan—Effects of day and night temperature after flowering time on seed thickening. *Japanese Journal of Crop Science* 81:167-172.
- Jacobsen S.E. (1997). Adaptation of quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.) to Northern European agriculture: studies on developmental pattern. *Euphytica* 96:41–48
- Jacobsen S.E. (2003) The worldwide potential for quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.). *Food Reviews International* 19:167-177.
- Jacobsen S.E., Monteros C., Corcuera L.J. Bravo L.A. Christiansen J.L. Mujica A. (2007) Frost resistance mechanisms in quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.). *European Journal of Agronomy* 26:471-475.
- Jenner C., Rathjen A. (1977) Supply of sucrose and its metabolism in developing grains of wheat. *Functional Plant Biology* 4:691-701.
- Jenner C.F., Ugalde T.D., Aspinall D. (1991) The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology* 18:211-226.

- Jones R.J., Simmons S.R. (1983) Effect of altered source-sink ratio on growth of maize kernels. *Crop Science* 23:129-134.
- Jones R.J., Roessler J., Ouattar S. (1985). Thermal environment during endosperm cell division in maize: effects on the number of endosperm cells and starch granules. *Crop Science* 25: 830-834.
- Kafi M., Stewart W., Borland A. (2003) Carbohydrate and proline contents in leaves, roots, and apices of salt-tolerant and salt-sensitive wheat cultivars. *Russian Journal of Plant Physiology* 50:155-162.
- Kantolic A.G., Slafer G.A. (2001) Photoperiod sensitivity after flowering and seed number determination in indeterminate soybean cultivars. *Field Crops Research* 72:109-118.
- Kemarian A.R., Stöckle C.O., Huggins D.R. (2004) Variability of barley radiation-use efficiency. *Crop Science* 44:1662-1672.
- Kermode A.R. (2003) Seed development. Physiology of maturation, en: T. Editor-in-Chief: Brian (Ed.), *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, Elsevier, Oxford. 1261-1279.
- Kermode A.R. y Bewley J.D. (1985) The role of maturation drying in the transition from seed development to germination. *Journal of Experimental Botany* 36:1906-1915.
- Kiniry J.R. (1988) Kernel weight increase in response to decreased kernel number in sorghum. *Agronomy Journal* 80:221-226.
- Kiniry J.R. (1993) Nonstructural carbohydrate utilization by wheat shaded during grain growth. *Agronomy Journal* 85:844-849.
- Kiniry J.R., Musser R.L. (1988) Response of kernel weight of sorghum to environment early and late in grain filling. *Agronomy Journal* 80:606-610.
- Larcher W., 1980. *Physiological Plant Ecology*, 2nd edición. Springer (Eds), Berlin, 303 pp.
- Larcher W., Bauer H. (1981) Ecological significance of resistance to low temperature, *Physiological plant ecology I*, Springer. 403-437.
- Lesjak J. (2014) Effect of increased temperature and reduced source-sink ratio on grain yield of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.), Facultad de ciencias agrarias, Universidad Austral de Chile. 87 p.
- Li Y., Jones L., McQueen-Mason S. (2003) Expansins and cell growth. *Current Opinion in Plant Biology* 6:603-610.
- Lindström L., Pellegrini C., Aguirrezábal L., Hernández L. (2006) Growth and development of sunflower fruits under shade during pre and early post-anthesis period. *Field Crops Research* 96:151-159.
- Liu Y., Liu D., Zhang H., Gao H., Guo X., Wang D., Zhang X., Zhang A. (2007) The α - and β -expansin and xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase gene families of wheat: Molecular cloning, gene expression, and EST data mining. *Genomics* 90:516-529.
- Lizana X.C., Riegel R., Gomez L.D., Herrera J., Isla A., McQueen-Mason S.J., Calderini D.F. (2010) Expansins expression is associated with grain size dynamics in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Experimental Botany* 61:1147-1157.
- López C. (2008). Efecto de la manipulación de las relaciones fuente-destino al comienzo del llenado sobre el peso de las semillas y variables asociadas en quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.). Tesis de grado. Facultad de Agronomía, UBA. 57 p.
- Lothrop J., Atkins R., Smith O. (1985) Variability for yield and yield components in IAP1R grain sorghum random-mating population. I. Means, variance components, and heritabilities. *Crop Science* 25:235-240.

- Louarn G., Chenu K., Fournier C., Andrieu B., Giauffret C. (2008) Relative contributions of light interception and radiation use efficiency to the reduction of maize productivity under cold temperatures. *Functional Plant Biology* 35:885-899.
- Luque S.F., Cirilo A.G., Otegui M.E. (2006) Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *Field Crops Research* 95:383-397.
- Marcellos H., Single W.V. (1972) The influence of cultivar, temperature and photoperiod on post-flowering development of wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 23:533-540.
- Martinez-Carrasco R., Perez P., del Molino I.M., Ulloa M., Rojo B. (1988) Regulation of grain weight by supply of assimilates and starch granule development in three winter wheat varieties. *Journal of Experimental Botany* 39:1723-1733.
- Melchiori R., Caviglia O. (2008) Maize kernel growth and kernel water relations as affected by nitrogen supply. *Field Crops Research* 108:198-205.
- Menendez Y.C., Botto J.F., Gomez N.V., Miralles D.J., Rondanini D.P. (2019) Physiological maturity as a function of seed and pod water concentration in spring rapeseed (*Brassica napus* L.). *Field Crops Research* 231:1-9.
- Mignone C. y Bertero D. (2008) Relación entre la tasa de crecimiento, el número y peso de granos en el cultivo de quínoa (*Chenopodium quínoa*). XIII Reunión Latinoamericana y XXVII Reunión Argentina de Fisiología Vegetal. 21 al 24 de septiembre de 2008, Rosario, Argentina. Poster.
- Mignone C., Bertero H.D. (2006). Identificación del período crítico de determinación del número de granos en quínoa. XXXVI Reunión Argentina de Fisiología Vegetal, Chascomús, Buenos Aires. 4-6 de octubre de 2006. Poster.
- Milroy S., Bange M. (2013) Reduction in radiation use efficiency of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under repeated transient waterlogging in the field. *Field Crops Research* 140:51-58.
- Millet E., Pinthus M. (1984) The association between grain volume and grain weight in wheat. *Journal of Cereal Science* 2:31-35.
- Miralles D.J., Dominguez C.F., Slafer G.A. (1996) Relationship between grain growth and postanthesis leaf area duration in dwarf, semidwarf and tall isogenic lines of wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 177:115-122.
- Miralles D.J., Slafer G.A. (2007) Paper presented at International workshop on increasing wheat yield potential, CIMMYT, Obregon, Mexico, 20-24 March 2006. Sink limitations to yield in wheat: How could it be reduced? *Journal of Agricultural Science* 145:139-149.
- Monteith J.L. (1965) Radiation and crops. *Experimental Agriculture* 1:241-251.
- Monteith J.L., Moss C. (1977) Climate and the efficiency of crop production in Britain [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281:277-294.
- Muchow R.C. (1990) Effect of high temperature on grain-growth in field-grown maize. *Field Crops Research* 23:145-158.
- Mujica, A. (1992). Granos y leguminosas andinas. En: Hernandez J., Bermejo J., Leon J. (Eds). En: Cultivos marginados: otra perspectiva de 1492. Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Roma. 129-146.
- Mujica A., Jacobsen S. (1999) Resistencia de la quinua a la sequía y otros factores abióticos adversos y su mejoramiento. I Curso Internacional sobre Fisiología de la Resistencia a Sequía en Quinoa:25-38.
- Munir H. (2011). Introduction and assessment of quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.) as a potential climate proof grain crop. University of Agriculture, Faisalabad, Pakistan. 233 p.

- Nicolas M.E., Gleadow R.M., Dalling M.J. (1984). Effects of drought and high temperature on grain growth in wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*. 11: 553-566.
- Nix H. (1976) Climate and crop productivity in Australia. *Climate and rice*. IRRI, Los Baños, The Philippines:495-507.
- Ortiz-Monasterio J.I., Dhillon S.S., Fischer R.A. (1994) Date of sowing effects on grain yield and yield components of irrigated spring wheat cultivars and relationships with radiation and temperature in Ludhiana, India. *Field Crops Research* 37:169-184.
- Otegui M.E., Andrade F.H., Suero E.E. (1995a) Growth, water use, and kernel abortion of maize subjected to drought at silking. *Field Crops Research* 40:87-94.
- Otegui M.E., Nicolini M.G., Ruiz R.A., Dodds P. (1995b) Sowing date effects on grain yield components for different maize genotypes. *Agronomy Journal* 87:29-33.
- Otegui M.E., Bonhomme R. (1998) Grain yield components in maize I. Ear growth and kernel set. *Field Crops Research* 56:247-256.
- Passioura J.B., Angus J.F. (2010) Improving productivity of crops in water-limited environments, in: L. S. Donald (Ed.), *Advances in Agronomy*, Academic Press. 37-75.
- Pepler S., Ellis R.H., Gooding M.J. (2006) Modelling simultaneously water content and dry matter dynamics of wheat grains. *Fields Crops Research* 95:49-63.
- Ploschuk E.L., Hall A.J. (1995) Capitulum position in sunflower affects grain temperature and duration of grain filling. *Field Crops Research* 44:111-117.
- Porter J.R., Gawith M. (1999). Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy* 10: 23-26
- Prasad P.V., Pisipati S., Mutava R., Tuinstra M. (2008) Sensitivity of grain sorghum to high temperature stress during reproductive development. *Crop Science* 48:1911-1917.
- Prego I., Maldonado S., Otegui M. (1998) Seed structure and localization of reserves in *Chenopodium quinoa*. *Annals of Botany* 82:481-488.
- Rajewski J., Francis C. (1991) Defoliation effects on grain fill, stalk rot, and lodging of grain sorghum. *Crop Science* 31:353-359.
- Rattalino Edreira J.I., Mayer L.I., Otegui M.E. (2014) Heat stress in temperate and tropical maize hybrids: Kernel growth, water relations and assimilate availability for grain filling. *Field Crops Research* 166:162-172.
- Rebetzke G., Van Herwaarden A., Jenkins C., Weiss M., Lewis D., Ruuska S., Tabe L., Fettell N., Richards R. (2008) Quantitative trait loci for water-soluble carbohydrates and associations with agronomic traits in wheat. *Crop and Pasture Science* 59:891-905.
- Risi J.C. y Galwey N.W. (1984). The *Chenopodium* grains of the Andes: Inca crops for modern agriculture. *Advances in Applied Biology* 10:145-216.
- Risi J. y Galwey N. (1991) Genotype \times environment interaction in the Andean grain crop quinoa (*Chenopodium quinoa*) in temperate environments. *Plant Breeding* 107:141-147.
- Rojas W. (1998). Análisis de la diversidad genética del germoplasma de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.) de Bolivia, mediante métodos multivariados. Tesis M.Sc., Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias. Valdivia, Chile. 209 p.
- Rojas W., Pinto M., Soto J.L., Alcocer E. (2010) Valor nutricional, agroindustrial y funcional de los granos andinos, en: Rojas W., *et al.* (Eds.), *Granos Andinos: avances, logros y experiencias desarrolladas en quinua, cañahua, y amaranto en Bolivia*. Bioersity Internacional, Roma, Italia. 11-23.

- Rondanini D.P., Mantese A.I., Savin R., Hall A.J. (2009) Water content dynamics of achene, pericarp and embryo in sunflower: Associations with achene potential size and dry-down. *European Journal of Agronomy* 30:53-62.
- Rondanini D.P., Savin R., Hall A.J. (2007) Estimation of physiological maturity in sunflower as a function of fruit water concentration. *European Journal of Agronomy* 26:295-309.
- Rondanini D., Mantese A., Savin R., Hall A.J. (2006). Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night temperature regimes during grain filling: effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Res.* 96: 48-62.
- Ruales J. y Nair B.M. (1992) Nutritional quality of the protein in quínoa (*Chenopodium quínoa*, Willd) seeds. *Plant Foods for Human Nutrition* 42:1-11.
- Ruiz R., Bertero H. (2008) Light interception and radiation use efficiency in temperate quínoa (*Chenopodium quínoa* Willd.) cultivars. *European Journal of Agronomy* 29:144-152.
- Ruiz R.A., Maddonni G.A. (2006) Sunflower seed weight and oil concentration under different post-flowering source-sink ratios. *Crop Science* 46:671-680.
- Sadras V.O. (2007) Evolutionary aspects of the trade-off between seed size and number in crops. *Field Crops Research* 100:125-138.
- Saini H.S. y Westgate M.E. (2000) Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68:59-96.
- Sala R.G., Westgate M.E., Andrade F.H. (2007) Source/sink ratio and the relationship between maximum water content, maximum volume, and final dry weight of maize kernels. *Field Crops Research* 101:19-25.
- Savin R., Calderini D.F., Slafer G.A., Abeledo L.G. (1999) Final grain weight in wheat as affected by short periods of high temperature during pre-and post-anthesis under field conditions. *Functional Plant Biology* 26:453-458.
- Scott W., Appleyard M., Fellowes G., Kirby E. (1983) Effect of genotype and position in the ear on carpel and grain growth and mature grain weight of spring barley. *The Journal of Agricultural Science* 100:383-391.
- Schnyder H., Baum U. (1992) Growth of the grain of wheat (*Triticum aestivum* L.). The relationship between water content and dry matter accumulation. *European Journal of Agronomy* 1:51-57.
- 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 Research* 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.). *European Journal of Agronomy* 31:195-203.
- Sinclair T.R., Horie T. (1989) Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Science* 29:90-98.
- Sinclair T.R., Muchow R.C. (1999a) Occam's Razor, radiation-use efficiency, and vapor pressure deficit. *Field Crops Research* 62:239-243.
- Sinclair T.R., Muchow R.C. (1999b) Radiation use efficiency, in: L. S. Donald (Ed.), *Advances in Agronomy*, Academic Press. pp. 215-265.
- Singletary G.W., Banisadr R., Keeling P.L. (1994). Heat stress during grain filling in maize: effects on carbohydrate storage and metabolism. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 829-841.

- Slafer G.A., Savin R. (1994) Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Research* 37:39-49.
- Sofield I., Evans L., Cook M., Wardlaw I.F. (1977) Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Functional Plant Biology* 4:785-797.
- Spehar C.R., Santos R.L.d.B. (2006) Agronomic performance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) under two moisture regimes in a Brazilian Savannah soil. *Bioscience Journal* 22:61-66.
- Stone P.J. (2001). The effects of heat stress on cereal yield and quality. In: Crop responses and adaptations to temperature stress. A.S. Basra (Ed). Food Product Press, NY. 243-291.
- Swank J., Egli D., Pfeiffer T. (1987) Seed growth characteristics of soybean genotypes differing in duration of seed fill. *Crop Science* 27:85-89.
- Tapia M., (1979). Historia y distribución geográfica. En M.E. Tapia (ed.). Quinoa y Kaniwa. Cultivos Andinos, Tapia M., Gandarillas H., Alandia S., Cardozo A., Mujica A., Ortiz R., Otazu V., Rea J., Salas B. y Zanabria E. Centro Internacional para el Desarrollo. Bogotá, Colombia. 11-19.
- Tapia M., Mujica A., Canahua A. (1980) Origen, distribución geográfica y sistemas de producción de quinoa. Primera reunión sobre genética y fitomejoramiento de quinoa. Puno, Perú. A1-A8.
- Tashiro T., Wardlaw I.F. (1989) A comparison of the effect of high temperature on grain development in wheat and rice. *Annals of Botany* 64:59-65.
- Thompson L.M. (1986) Climatic change, weather variability, and corn production. *Agronomy Journal* 78:649-653.
- Tollenaar M., Bruulsema T. (1988) Effects of temperature on rate and duration of kernel dry matter accumulation of maize. *Canadian Journal of Plant Science* 68:935-940.
- Tollenaar M., Daynard T.B., Hunter R.B. (1979) Effect of temperature on rate of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Science* 19:363-366.
- Trápani N., Hall A.J., Sadras V.O., Vilella F. (1992). Ontogenic changes in radiation use efficiency of sunflower (*Helianthus annuus* L.) crops. *Field Crops Research* 29: 301-316.
- Trognitz B.R. (2003) Prospects of breeding quinoa for tolerance to abiotic stress. *Foods Reviews International* 19:129-137.
- Ugarte C., Calderini D.F., Slafer G.A. (2007) Grain weight and grain number responsiveness to pre-anthesis temperature in wheat, barley and triticale. *Field Crops Research* 100:240-248.
- Uhart S.A. y Andrade F.H. (1995) Nitrogen and carbon accumulation and remobilization during grain filling in maize under different source/sink ratios. *Crop Science* 35:183-190.
- Vallejos A.M., Rondanini D.P., Wassner D.F. (2011). Water relationships of castor bean (*Ricinus communis* L.) seeds related to final seed dry weight and physiological maturity. *European Journal of Agronomy* 35:93-101.
- Van Oosterom E.J., Hammer G.L. (2008) Determination of grain number in sorghum. *Field Crops Research* 108: 259-268.
- Vieira R.D., Tekrony D., Egli D. (1992) Effect of drought and defoliation stress in the field on soybean seed germination and vigor. *Crop Science* 32:471-475.
- Wang F., Chen S., Cheng F., Liu Y., Zhang G. (2007) The differences in grain weight and quality within a rice (*Oryza sativa* L.) panicle as affected by panicle type and source-sink relation. *Journal of Agronomy and Crop Science* 193:63-73.
- Wardlaw I.F. (1970). The early stages of grain development in wheat: response to light and temperature in a single variety. *Australian Journal of Biology Science*. 23: 765-774.

- Wardlaw I.F., Moncur L. (1995) The Response of Wheat to High Temperature Following Anthesis. I. The Rate and Duration of Kernel Filling. *Functional Plant Biology* 22:391-397.
- Wardlaw I.F. (1990) The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116:341-381.
- Wardlaw I.F., Porter H.K. (1967) The redistribution of stem sugars in wheat during grain development. *Australian Journal of Biological Sciences* 20:309-318.
- Weaver D.B., Akridge R.L., Thomas C.A. (1991) Growth habit, planting date, and row-spacing effects on late-planted soybean. *Crop Science* 31:805-810.
- Westgate M.E. y Boyer J.S. (1986) Silk and pollen water potentials in maize. *Crop Science* 26:947-951.
- Wilson H.D. (1990) Quínoa and relatives (*Chenopodium* section *Chenopodium* subsection *Cellulata*). *Economic Botany* 44:92-110.
- Yang Z., Van Oosterom E.J., Jordan D.R., Hammer G.L. (2009) Pre-anthesis ovary development determines genotypic differences in potential kernel weight in sorghum. *Journal of Experimental Botany* 60:1399-1408..
- Yemm E.W., Willis A.J. (1954) The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *Biochemical Journal* 57:508-514.
- Youssefian S., Kirby E.J.M., Gale M.D. (1992). Pleiotropic effects of the GA-insensitive Rht dwarfing genes in wheat. Effects on leaf, stem, ear and floretgrowth. *Field Crop Research* 28:191-210
- Zar J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. Pearson Education India. 663 p.