

Cambios en la relación fuente/destino: efectos sobre la composición de prolaminas y la calidad del grano en genotipos de trigo pan de distinto grupo de calidad

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

Agustín Francisco Arata
Ingeniero Agrónomo - FAUBA - 2009
Magíster en Producción Vegetal - FAUBA - 2017

Lugar de trabajo: Cátedra de Cereales y Oleaginosas, Laboratorio de Valoración de
Calidad Industrial de Trigo, FA-UNCPBA



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

Dra. Deborah Paola Rondanini

Ingeniera Agrónoma (FAUBA)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (FAUBA)

Co-directora

Dra. Laura Lázaro

Ingeniera Agrónoma (FA-UNCPBA)

Magister Scientiae en Producción Vegetal (FCA-UNMdP)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (FCA-UNMdP)

Consejera de Estudios

Dra. Gabriela Edith Tranquilli

Ingeniera Agrónoma (FAUBA)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (FAUBA)

JURADO DE TESIS

JURADO

Dr. Pablo Eduardo Abbate

Ingeniero Agrónomo (FAUBA)

Magister Scientiae en Producción Vegetal (FCA-UNMdP)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (FCA-UNMdP)

JURADO

Dra. Brenda Laura Gambin

Ingeniera Agrónoma (FAUBA)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (FAUBA)

JURADO

Phd. Daniel Vázquez Peyronel

Químico Farmacéutico (Universidad de la República)

Master of Science (University of Manitoba)

Doctor of Philosophy (University of Manitoba)

Fecha de defensa de la tesis: 27 de abril de 2022

DEDICATORIA

A mi vieja, Ale “Tata”, por dejarme la enseñanza de que la vida, de una forma u otra, siempre repara; y por darme unxs hermanxs de fierro, Luli, Chalo y Benja

A mi compañera de caminos, Yani (La Mona)

A mi viejo, Gusti

A mi madrina, Poliya

AGRADECIMIENTOS

A mis dires, obviamente, Deborah, Laura y Gabriela, por aceptar acompañarme y bancarme en este nuevo proceso de aprendizaje, por sus valiosos aportes, su empatía y, sobre todo, por su calidez humana.

A todas esas excelentes personas que forman parte de mi lugar de trabajo, pero lo más importante, de mi red de apoyo. Porque me enseñan día a día que lo colectivo vale la pena, que hace más simple lo complejo y que así se cosechan los mejores frutos:

- A mis amigxs y compañerxs de nuevos trabajos, Inés y Mauro
- A mis primerxs amigxs en la facu, Adri y Dani
- A mi amiga y vecina de escritorio, Luchi
- A lo pibes: Cris, Ferna, Fede, Peti, Sol, Dai y Sole
- Al equipo del Biolab: Seba, Vir, John, Maxi y Germán
- Al equipo de la Chacra: Gustavo y Ulises y, ahora, Javier y Flavio
- A “los Vassalli”: Manuel, Carlos y Javier
- A lxs tesistas: Nico, Sole, Tomás, Emilio y Gonzalo.
- A Silvia, por abrirme las puertas de la facu

A la Facultad de Agronomía de la UNICEN y al Ministerio de Educación por hacer posible este proyecto de posgrado.

Al Instituto 2 y a la Escuela Agraria de Azul porque también fueron mis lugares de desarrollo profesional y donde conocí muy buenas personas.

A la Educación Pública, “un lugar de encuentro”, que transité desde el nivel inicial y donde sigo trabajando con una gratificación enorme.

A mis amigxs y a mis otras familias: Videla-Aulicino, Domínguez-Coronel, lxs de Lobos; por estar siempre.

A Branca y a Mau.

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. (M. Sc.) Agustín Francisco Arata

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	xvii
ABSTRACT	xviii
CAPÍTULO 1. Introducción general	1
1.1 Antecedentes	1
1.1.1 Importancia y taxonomía del trigo	1
1.1.2 Usos y calidad del grano de trigo	2
1.1.3 Composición del gluten	4
1.1.4 Determinantes de la calidad del trigo	6
1.1.5 Cambios en la relación fuente/destino y calidad de los granos	9
1.2 Objetivos	16
1.2.1 Objetivo general	16
1.2.2 Objetivos específicos	16
1.3 Hipótesis	17
1.4 Estructura de la tesis	17
CAPÍTULO 2. Influencia de la relación fuente/destino sobre el peso unitario del grano y la proteína en trigos de distinto grupo de calidad	19
2.1 Introducción	19
2.2 Objetivo específico	22
2.3 Hipótesis	23
2.4 Materiales y Métodos	23
2.4.1 Descripción de los experimentos	23
2.4.2 Genotipos	25
2.4.3 Tratamientos de fuente/destino	26
2.4.4 Determinaciones	26
2.4.5 Diseño experimental y análisis estadístico	28
2.5 Resultados	29
2.5.1 Condiciones ambientales y fenología	29
2.5.2 Rendimiento en grano y sus componentes	31
2.5.3 Efectividad de los tratamientos de fuente/destino y respuesta del peso unitario del grano y de la proteína en grano	33
2.5.4 Diferencias genotípicas en las respuestas del peso unitario del grano a los cambios en la relación fuente/destino	37
2.5.5 Diferencias genotípicas en las respuestas del contenido de proteína por grano a los cambios en la relación fuente/destino	40
2.5.6 Diferencias genotípicas en las respuestas de la concentración de proteína a los cambios en la relación fuente/destino	42
2.6 Discusión	44
2.7 Conclusiones	51
CAPÍTULO 3. Efectos de la relación fuente/destino durante el llenado del grano sobre su calidad y la composición de prolaminas	53
3.1 Introducción	53
3.2 Objetivo específico	55
3.3 Hipótesis	55
3.4 Materiales y Métodos	56
3.4.1 Evaluación de la calidad del grano	56
3.4.2 Identificación del perfil proteico y cuantificación de subunidades	57
3.4.3 Diseño experimental y análisis estadístico	58

3.5 Resultados	60
3.5.1 Variables alveográficas y su relación con otros indicadores de calidad del grano	60
3.5.2 Respuestas de las variables de calidad del grano a los tratamientos de fuente/destino	62
3.5.3 Relaciones entre variables de calidad del grano y relación fuente/destino en genotipos de diferente grupo de calidad	65
3.5.4 Perfil de prolaminas	67
3.5.5 Diferencias genotípicas en las respuestas de las variables de calidad a los cambios en la relación fuente/destino	69
3.5.6 Respuestas de la composición proteica a los tratamientos de fuente/destino	72
3.5.7 Variaciones en la composición proteica que explican la calidad del grano ante cambios en la relación fuente/destino en genotipos de trigo contrastantes	76
3.6 Discusión	80
3.7 Conclusiones	87
CAPÍTULO 4. Interacción entre la relación fuente/destino y la fertilización nitrógeno-azufrada en trigo	88
4.1 Introducción	88
4.2 Objetivo específico	90
4.3 Hipótesis	90
4.4 Materiales y Métodos	90
4.4.1 Chacra experimental	91
4.4.2 Lotes de producción	93
4.5 Resultados	96
4.5.1 <i>Chacra experimental</i>	96
4.5.1.1 Influencia de la fertilización nitrógeno-azufrada en las respuestas del peso unitario del grano y de la proteína a las variaciones en la relación fuente/destino	96
4.5.1.2 Interacción entre la relación fuente/destino y la fertilización nitrógeno-azufrada sobre variables de calidad y composición del grano	102
4.5.1.3 Fracciones proteicas que explican los cambios en la calidad asociados a la interacción entre relación fuente/destino y fertilización nitrógeno-azufrada	112
4.5.2 <i>Lotes de producción</i>	114
4.6 Discusión	122
4.7 Conclusiones	132
CAPÍTULO 5. Discusión general	134
5.1 Genotipos argentinos de trigo: rendimiento, calidad y relación fuente/destino	134
5.2 La fertilización nitrógeno-azufrada en trigo pan ¿estabiliza la calidad frente a variaciones en la relación fuente/destino durante el llenado de granos?	143
5.3 Relación fuente/destino y calidad de trigo: perspectivas para futuros estudios	147
5.4 Conclusiones generales	151
BIBLIOGRAFÍA	153
ANEXOS	170

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Resultados de los análisis de suelos sobre muestras obtenidas en pre-siembra en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA para el año 1 (A1) y el año 2 (A2).	24
Cuadro 2. Genotipos de trigo pan utilizados en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA, código adoptado en la tesis para cada uno y clasificación por grupo de calidad (GC) según el Comité de Cereales de Invierno asesor de la Comisión Nacional de Semillas del Instituto Nacional de Semillas.	25
Cuadro 3: Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para el rendimiento en grano (REND _T), el número de granos por m ² (NG _T), la biomasa aérea total (BAT _T) y el índice de cosecha (IC _T) de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino).	32
Cuadro 4. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para la relación fuente/destino (FD) y el número de granos por vástago (NG/vástago).	34
Cuadro 5. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) para el peso unitario del grano (PG), la concentración de proteína (%Pro) y el contenido de proteína por grano (PRO/grano).	35
Cuadro 6: Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreo (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo (promedio de 2 años).	35
Cuadro 7. Contenido de proteína por grano (PRO/grano) y concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombreo (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	37
Cuadro 8. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para fuerza (W), tenacidad (P), extensibilidad (L) y relación P/L alveográficas de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino).	61
Cuadro 9. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH).	63
Cuadro 10. Índice de sedimentación (SDSS) y SDSS específico (SDSS/%Pro) para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombreo (So) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	64
Cuadro 11. Porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH) para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombreo (So) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	65
Cuadro 12. Autovectores (a1 y a2) correspondientes a cada variable del biplot de la Figura 14.	66
Cuadro 13. Subunidades de gluteninas de alto peso molecular codificadas por variantes alélicas (HMW: <i>Glu-A1</i> , <i>Glu-B1</i> , <i>Glu-D1</i>), patrones de gluteninas de bajo peso molecular (LMW), tipo de gliadinas (Gli), presencia de introgresión con centeno (Int), puntuación de calidad <i>Glu-1</i> (SC) (Payne, 1987) de los genotipos de trigo (ver códigos en Cuadro 2) de distintos grupos de calidad panadera (GC).	68
Cuadro 14. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para las relaciones entre los contenidos de: gliadinas y gluteninas (GLI/GLU), subunidades de gluteninas de alto peso molecular y bajo peso molecular (HMW/LMW) y ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli).	72

Cuadro 15. Evolución de la clasificación por grupo de calidad (GC) entre 2012 y 2018 para los genotipos de trigo pan utilizados en los distintos experimentos (Exp.).	91
Cuadro 16. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para la relación fuente/destino (FD) y el número de granos por vástago (NG/vástago) de los experimentos NS x FD en la chacra experimental. b) Relación FD y NG/vástago para los tratamientos testigo (T), sombrero (So), raleo (R) y desespiguillado (D) (promedio de los 2 tratamientos de fertilización en 2 años).	97
Cuadro 17. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para el peso unitario del grano (PG), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental. b) PG para los tratamientos sin fertilización (NS0) y con fertilización nitrógeno-azufrada (NS1) en cada año. c) PG para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombrero (So) en cada año.	98
Cuadro 18. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para el contenido de proteína por grano (PRO/grano), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental. b) PRO/grano para los tratamientos sin fertilización (NS0) y con fertilización nitrógeno-azufrada (NS1) en cada año. c) PG para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombrero (So) en cada año.	99
Cuadro 19. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para concentración de proteína (%Pro), índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH)), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental.	103
Cuadro 20. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para las relaciones entre los contenidos de: gliadinas y gluteninas (GLI/GLU), subunidades de gluteninas de alto peso molecular y bajo peso molecular (HMW/LMW) y ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli)), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental.	108
Cuadro 21. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para peso unitario del grano (PG) y concentración de proteína (%Pro), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrogenada, azufrada y relación fuente/destino de los lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015).	115
Cuadro 22. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para índice de sedimentación (SDSS), porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrogenada, azufrada y relación fuente/destino de los lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015).	118
Cuadro 23. Fuerza (W) y relación tenacidad/extensibilidad (P/L) alveográficas para los tratamientos sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada y sin (S0) y con (S1) fertilización azufrada (sólo tratamientos T de FD) en los experimentos de lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015).	121
Cuadro A.1. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombrero (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	170

Cuadro A.2. Relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas (GLI/GLU) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	170
Cuadro A.3. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	171
Cuadro A.4. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	171
Cuadro A.5. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para las relaciones entre los contenidos de diferentes subunidades de gluteninas codificadas por los loci <i>Glu-1</i> respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW, Glu-D1y/HMW).	172
Cuadro A.6. Datos analíticos del perfil típico para el suelo del experimento LP14.	173
Cuadro A.7. Datos analíticos del perfil típico para el suelo del experimento LP15.	174
Cuadro A.8. Nivel de significancia (valor-p) del ANVA para las fuentes de variación (FV) consideradas para las tasas de variación porcentuales de los tratamientos de defoliación (Df) y de raleo (R) respecto al testigo para el peso unitario del grano (PG) y la concentración de proteína (%Pro), en los experimentos de lotes de producción (LP14, LP15).	175
Cuadro A.9. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada en el año 1 y el año 2 en la chacra experimental (CH).	175
Cuadro A.10. Nivel de significancia (valor-p) del ANVA para las fuentes de variación (FV) consideradas para las tasas de variación porcentuales de los tratamientos de defoliación (Df) y de raleo (R) respecto al testigo para el porcentaje de gluten (%GH), el peso hectolítrico (PH) y el índice de sedimentación (SDSS), en los experimentos de lotes de producción (LP14, LP15).	175

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ciclo de un cultivo de trigo, donde se indica la generación de los componentes numéricos del rendimiento, el período crítico y las etapas limitadas por fuente y/o destinos.	10
Figura 2. Nivel de precursores disponibles por semilla para la síntesis de sus diferentes componentes.	12
Figura 3. Relación entre la puntuación de calidad <i>Glu-1</i> (SC) y el grupo de calidad (GC) para 24 genotipos argentinos de ciclo largo (CL: símbolos llenos) y corto (CC: símbolos vacíos) de trigo pan	15
Figura 4. Temperaturas mínimas (Tmin), medias (Tmed) y máximas (Tmax) entre los meses de junio y diciembre para el Año 1 (A1), el Año 2 (A2) y promedios históricos (Hist) para el período 1994-2016 (Estación Azul Centro - FA).	30
Figura 5. Precipitaciones mensuales (Pp) y radiación global (RG) entre los meses de junio y diciembre para el Año 1 (A1), el Año 2 (A2) y promedios históricos para el período 1994-2016 (Estación Azul Centro - FA).	31
Figura 6. Rendimiento en grano de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino, REND _T) para cada genotipo de trigo pan en el año 1 y el año 2.	32
Figura 7. Relaciones entre rendimiento en grano (REND _T) y: a) número de granos m ⁻² (NG _T), b) peso de mil granos (PMG _T), c) biomasa aérea total (BAT _T), d) índice de cosecha (IC _T); para los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino) de todos los genotipos en el año 1 y el año 2.	33
Figura 8. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) promedio de todos los genotipos de trigo pan en cada año.	36
Figura 9. Relaciones entre los cambios relativos al testigo del peso unitario del grano (PG) y de la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	39
Figura 10. Relaciones entre el contenido de proteína por grano (PRO/grano) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	41
Figura 11. Relaciones entre la concentración de proteína (%Pro) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	43
Figura 12. a) Fuerza (W) y b) relación tenacidad/extensibilidad (P/L) alveográficas de los tratamientos testigo (T) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	61
Figura 13. Relaciones entre la fuerza alveográfica (W) y la concentración de proteína (%Pro, a), el índice de sedimentación (SDSS, b), el porcentaje de gluten (%GH, c) y el peso hectolítrico (PH, d); para los tratamientos testigo (T) de todos genotipos en el año 1 y el año 2.	62
Figura 14. Biplot del primer y segundo componente principal para las variables: relación fuente/destino (FD), concentración de proteína (%Pro), índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH), peso hectolítrico (PH), fuerza alveográfica (W), tenacidad alveográfica (P) y extensibilidad alveográfica (L); para los tratamientos testigo (T) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	66
Figura 15. Análisis de conglomerados para las variables: relación fuente/destino (FD), concentración de proteína (%Pro), índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH), peso hectolítrico (PH), fuerza alveográfica (W), tenacidad alveográfica (P) y extensibilidad alveográfica (L); para los tratamientos testigo (T) de cada genotipo en el año 1 y el año 2.	67
Figura 16. Análisis de conglomerados para los perfiles de prolaminas: subunidades de gluteninas de alto peso molecular (HMW: <i>Glu-A1</i> , <i>Glu-B1</i> , <i>Glu-D1</i>), patrones de gluteninas de bajo peso molecular (LMW), tipo de gliadinas (Gli) y presencia de introgresión con centeno (Int).	68

Figura 17. Relaciones entre el porcentaje de gluten (%GH) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	70
Figura 18. Relaciones entre el peso hectolítrico (PH) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	71
Figura 19. Relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas (GLI/GLU) para los tratamientos testigo (T), sombreado (S), raleo (R) y desespiguillado (D) en el año 1 y el año 2 (promedio de todos los genotipos).	73
Figura 20. Relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas (GLI/GLU) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo de trigo pan (promedio de 2 años).	73
Figura 21. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) de cada genotipo en el año 1 y el año 2 (promedio de todos los tratamientos de FD).	74
Figura 22. Relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo (promedio de 2 años).	75
Figura 23. Análisis de conglomerados para los parámetros de calidad: índice de sedimentación (SDSS), concentración de proteína (%Pro) y porcentaje de gluten (%GH); y las relaciones entre las diferentes fracciones proteicas: GLI/GLU, HMW/LMW, ω -gli/ α - β - γ -gli, Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW y Glu-D1y/HMW.	77
Figura 24. Relaciones entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por <i>Glu-A1x</i> respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-A1x/HMW) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	78
Figura 25. Relaciones entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por <i>Glu-D1y</i> respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-D1y/HMW) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2.	79
Figura 26. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada en la chacra experimental (CH) (promedio de 2 años).	98
Figura 27. Contenido de proteína por grano (PRO/grano) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada en la chacra experimental (CH) (promedio de 2 años).	100
Figura 28. Concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 (A1) y el año 2 (A2) en la chacra experimental (CH).	101
Figura 29. a) Relación entre los cambios relativos al testigo de la relación fuente/destino (FD) y del peso unitario del grano (PG). b) Relaciones entre la relación FD y el contenido de proteína por grano (PRO/grano) para los tratamientos sin (NS0: símbolos vacíos, líneas grises) y con (NS1: símbolos llenos, líneas negras) fertilización nitrógeno-azufrada. c) Relaciones entre la relación FD y el %Pro para NS0 y NS1. Datos provenientes de dos años de ensayos en la chacra experimental.	102
Figura 30. Índice de sedimentación (SDSS) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 (A1) y el año 2 (A2) en la chacra experimental (CH).	104
Figura 31. Índice de sedimentación específico (SDSS/%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 (A1) y el año 2 (A2) en la chacra experimental (CH).	105
Figura 32. Porcentaje de gluten (%GH) para: a) los tratamientos sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 y el año 2 (promedio de los 4 tratamientos de FD); y b) los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado	

- (D) del año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización), en la chacra experimental (CH). 106
- Figura 33. Peso hectolítrico (PH) para los tratamientos testigo (T), sombrero (So), raleo (R) y desespiguillado (D) en la chacra experimental (CH): a) en el año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización); y b) para los tratamientos sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada (promedio de 2 años). 107
- Figura 34. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) para los tratamientos testigo (T), sombrero (S), raleo (R) y desespiguillado (D) del año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización), en la chacra experimental (CH). 109
- Figura 35. Relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) para los tratamientos testigo (T), sombrero (S), raleo (R) y desespiguillado (D) en la chacra experimental (CH): a) en el año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización); y b) para los tratamientos sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada (promedio de 2 años). 110
- Figura 36: Relaciones entre la relación fuente/destino (FD) y: a) el índice de sedimentación (SDSS), b) el porcentaje de gluten (%GH), c) el peso hectolítrico (PH) y d) el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por Glu-D1y respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-B1y/HMW); para los tratamientos sin (NS0: símbolos vacíos, líneas grises) y con (NS1: símbolos llenos, líneas negras) fertilización nitrógeno-azufrada. 111
- Figura 37. Relación entre el índice de sedimentación (SDSS) y la concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombrero (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0, símbolos vacíos) y con (NS1, símbolos llenos) fertilización nitrógeno-azufrada. 112
- Figura 38. Relación entre el índice de sedimentación (SDSS) y la relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) para los tratamientos testigo (T), sombrero (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0, símbolos vacíos) y con (NS1, símbolos llenos) fertilización nitrógeno-azufrada. 113
- Figura 39. Asociación entre la relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) y la concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombrero (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0, símbolos vacíos) y con (NS1, símbolos llenos) fertilización nitrógeno-azufrada. 114
- Figura 40. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R), sin (N0) y con (N1) fertilización azufrada (promedio de los 2 niveles de N) del experimento en el lote de producción “La Cautiva 2014” (LP14). 116
- Figura 41. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R); sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada (promedio de los 2 niveles de S) de los experimentos en lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015). 117
- Figura 42. Índice de sedimentación (SDSS) para: a) los tratamientos sin (S0) y con (S1) aplicación de azufre, sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada (promedio de los 4 tratamientos de FD), y b) los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R), sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada (promedio de los 2 niveles de S); del experimento en el lote de producción “Aeroclub 2015” (LP15). 119
- Figura 43. Peso hectolítrico (PH) para los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R) de los experimentos en lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015) (promedio para las 4 combinaciones de fertilización). 121
- Figura 44. Evolución del rendimiento en grano para trigo pan entre 1999 y 2018 a nivel nacional en Argentina y en la Subregión triguera IV. 137
- Figura 45. Evolución de: a) peso de mil granos (PMG), b) peso hectolítrico (PH), c) porcentaje de proteína (%Pro), d) gluten húmedo (%GH), e) fuerza alveográfica (W) y f) relación tenacidad/extensibilidad alveográficas (P/L) para trigo pan entre 1999 y 2018 a nivel nacional en Argentina y en la Subregión triguera IV. 138

- Figura 46. Relaciones entre rendimiento en grano y variables de calidad: fuerza alveográfica (W) y proteína (%Pro); para trigo pan entre 1999 y 2018 a nivel nacional en Argentina (a) y en la Subregión triguera IV (b). 139
- Figura 47. Esquema conceptual para las relaciones funcionales entre la relación fuente/destino en posfloración, peso unitario del grano, contenido de proteína por grano y concentración de proteína en genotipos de trigo pan de diferente grupo de calidad fertilizados con N y S. 140
- Figura 48. Esquema conceptual para las relaciones funcionales entre relación fuente/destino en posfloración, peso unitario y contenido de proteína por grano, concentración de proteína y variables de composición proteica y calidad en un genotipo de trigo pan (B501) bajo condiciones contrastantes de fertilización nitrógeno-azufrada. 145

ABREVIATURAS

%GH: porcentaje de gluten.

%Pro: concentración porcentual de proteína.

%SCE: porcentaje de la suma de cuadrados explicada.

a: ordenada al origen.

b: pendiente de la recta.

c: valor de x a partir del cual y alcanza su máximo.

A: año.

A1: año 1.

A2: año 2.

ACP: análisis de componentes principales.

AREX: cultivar Arex.

B501: cultivar Baguette 501.

BAG9: cultivar Baguette 9.

BAT_T: biomasa aérea total en madurez para los tratamientos testigo.

CH14: ensayo en la chacra experimental en 2014 (FA-UNCPBA).

CH15: ensayo en la chacra experimental en 2015 (FA-UNCPBA).

CNN: tipo de gliadinas semejantes al cultivar Cheyenne.

CP: componente principal.

CSS: tipo de gliadinas semejantes al cultivar Chinese Spring.

D: desespiguillado.

Df: defoliación parcial, remoción de hoja bandera.

FA-UNCPBA: Facultad de Agronomía, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires.

FD: fuente/destino.

FV: fuente de variación del ANVA.

G: genotipo.

GC: grupo de calidad.

GLI/GLU: relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas.

Glu-A1x/HMW: relación entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por el locus *Glu-A1x* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular.

Glu-B1x/HMW: relación entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por el locus *Glu-B1x* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular.

Glu-B1y/HMW: relación entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por el locus *Glu-B1y* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular.

Glu-D1x/HMW: relación entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por el locus *Glu-D1x* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular.

Glu-D1y/HMW: relación entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por el locus *Glu-D1y* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular.

HMW/LMW: relación entre los contenidos de subunidades de gluteninas de alto peso molecular y bajo peso molecular.

HMW: subunidades de gluteninas de alto peso molecular.

ICT: índice de cosecha para los tratamientos T.

L: extensibilidad alveográfica.

LEON: cultivar Klein León.

LMW: subunidades de gluteninas de bajo peso molecular.

LP14: ensayo en lote de producción en 2014 (establecimiento "La Cautiva").

LP15: ensayo en lote de producción en 2015 (Aeroclub de Azul).

METE: cultivar Buck Meteoro .
 N0: dosis testigo de nitrógeno (corresponde a los ensayos LP14 y LP15).
 N1: fertilizado con 200 kg de nitrógeno por ha (corresponde a los ensayos LP14 y LP15).
 NG_T: número de granos por m² para los tratamientos testigo.
 NS0: control sin fertilizar (corresponde a los ensayos CH14 y CH15).
 NS1: fertilizado con nitrógeno y azufre (corresponde a los ensayos CH14 y CH15).
 P/L: relación tenacidad/extensibilidad.
 P: tenacidad alveográfica.
 PG: peso unitario del grano.
 PG_T: peso unitario del grano para los tratamientos testigo.
 PH: peso hectolítrico.
 Pp: precipitaciones.
 PRO/grano: contenido de proteína por grano.
 R: raleo.
 RAYO: cultivar Klein Rayo.
 REND_T: rendimiento en grano para los tratamientos testigo.
 RG: radiación global.
 So: sombreo.
 S0: dosis testigo de azufre (corresponde a los ensayos LP14 y LP15).
 S1: fertilizado con 15 kg de azufre por ha (corresponde a los ensayos LP14 y LP15).
 SC: puntuación de calidad *Glu-1*.
 SDSS/%Pro: SDSS específico (por unidad porcentual de proteína).
 SDSS: índice de sedimentación en dodecil sulfato de sodio.
 T: testigo (sin alteración de la relación fuente/destino).
 Tmax: temperatura máxima.
 Tmed: temperatura media.
 Tmin: temperatura mínima
 W: fuerza alveográfica.
 α - β - γ -gli: α - β - γ -gliadinas.
 ω -gli/ α - β - γ -gli: relación entre los contenidos de ω -gliadinas y la suma de α -, β - y γ -gliadinas.
 ω -gli: ω -gliadinas.

RESUMEN

El trigo es un cultivo de vital importancia para la seguridad alimentaria, siendo relevante su calidad. El efecto de variaciones en la relación fuente/destino (FD) sobre la calidad, y su interacción con el genotipo y nivel de fertilización, han recibido escasa atención. El objetivo de esta tesis fue comparar y analizar la incidencia de cambios en la relación FD en posfloración sobre el peso, la composición y la calidad del grano en genotipos de trigo pan contrastantes en calidad panadera (distinto grupo de calidad -GC-), así como evaluar su interacción con la fertilización nitrógeno-azufrada. Se realizaron ensayos a campo en la Chacra Experimental de la Facultad de Agronomía de Azul (UNCPBA) y en dos lotes de producción del partido de Azul. Se utilizaron ocho genotipos de trigo pan de distinto GC, a los que se aplicaron tratamientos manipulativos de relación FD en posfloración (sombreo, defoliación, raleo, desespiguillado) y diferentes niveles de fertilización con N y S. Las respuestas del peso unitario del grano (PG) oscilaron entre -42 y 31% frente a variaciones en la relación FD entre -81 y +56%, dependiendo del año y del genotipo. Los cambios relativos al testigo del PG y la relación FD (cuantificada mediante el crecimiento por grano en posfloración) se asociaron en forma lineal positiva, mostrando diferencias en la estabilidad (pendiente) entre genotipos. A su vez, la acumulación de proteína en grano aumentó linealmente ante incrementos en la relación FD, sólo cuando se fertilizó con N y S. El balance FD en posfloración afectó en mayor medida a la concentración de proteína (%Pro), el porcentaje de gluten (%GH) y el peso hectolítrico (PH), respecto al índice de sedimentación (SDSS), el cual estima la fuerza del gluten. Las variaciones en la composición del gluten contribuyeron a explicar la calidad del grano, detectando subunidades proteicas con mayor relevancia para el mejoramiento genético (*Glu-A1x*, *Glu-Dy*). Las respuestas del PG y la calidad a la variación en la relación FD no dependieron estrictamente del GC, sino del genotipo en particular, destacándose Buck Meteoro (GC1) por su calidad buena y estable. La fertilización nitrógeno-azufrada no incidió en las respuestas del PG, aunque incrementó la magnitud de las respuestas del %Pro, el %GH, el PH y la composición proteica a las variaciones en la relación FD, mientras que tendió a estabilizar el SDSS. Sin embargo, la interacción entre los niveles de nutrientes y la relación FD fue más notoria en el ambiente con manejo mejorado (manejo fitosanitario en la Chacra Experimental) respecto a los ambientes con menor tecnología (lotes de producción). Esta información resulta relevante ante una variedad de escenarios productivos, entre los que se puede mencionar al mejoramiento genético por alto rendimiento que puede incrementar el nivel de limitación o co-limitación por fuente y a la influencia de adversidades bióticas y abióticas que restringen la capacidad de la fuente en posfloración.

Palabras clave: trigo, fuente/destino, peso unitario del grano, calidad, gluteninas, gliadinas, fertilización, nitrógeno, azufre, rendimiento.

ABSTRACT

Wheat is a crop of vital importance for food security, and its quality being relevant. The effect of variations in the source/sink (SS) relationship on quality, and its interaction with the genotype and fertilization level, have received little attention. The aim of this thesis was to analyze the incidence of SS relationship changes in post-flowering on the weight, composition, and quality of the grain in bread wheat genotypes with contrasting baking quality (different quality group -QG-), as well as to evaluate its interaction with nitrogen-sulfur fertilization. Field trials were carried out in the Experimental Farm of the Faculty of Agronomy of Azul (UNCPBA) and in two production farms in Azul, Buenos Aires. Eight wheat genotypes of different QG were used, to which manipulative SS relationship treatments in post-flowering (shading, defoliation, thinning, trimming) and different levels of fertilization with N and S were applied. The responses of the grain weight (GW) ranged from -42 to 31% compared to variations in the SS relationship from -81 to +56%, depending on the year and genotype. Relative changes to control of GW and SS relationship (quantified by growth per grain in post-flowering) were associated in a positive linear way, showing differences in stability (slope) among genotypes. In turn, the accumulation of protein in grain increased linearly with increases in SS relationship, only when fertilized with N and S. The SS balance in post-flowering affected to a greater extent the protein concentration (Pro%), the gluten percentage (GH%) and the test weight (TW), with respect to the sedimentation test (SDSS), which estimates the gluten strength. The variations in gluten composition contributed to explaining the grain quality, detecting protein subunits with greater relevance for genetic improvement (Glu-A1x, Glu-Dy). The responses of GW and quality to the variation in the SS relationship did not strictly depend on the QG, but on the genotype in particular, standing out Buck Meteoro (QG1) for its good and stable quality. Nitrogen-sulfur fertilization did not affect the responses of GW, although it increased the magnitude of the responses of Pro%, GH%, TW, and protein composition to variations in the SS relationship, while it tended to stabilize the SDSS. However, the interaction between nutrient levels and the SS relationship was more noticeable in the environment with improved management (phytosanitary management in the Experimental Farm) compared to environments with less technology (production farms). This information is relevant to a variety of production scenarios, among which we can mention the genetic improvement for high yield that can increase the level of limitation or co-limitation by source and the influence of biotic and abiotic adversities that restrict the source capacity in post-flowering.

Keywords: wheat, sink/source, grain weight, quality, glutenins, gliadins, fertilization, nitrogen, sulfur, yield.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Antecedentes

1.1.1 Importancia y taxonomía del trigo

Los cereales de invierno, entre los que se encuentra el trigo pan (*Triticum aestivum* L.), son cultivos de vital importancia en los agroecosistemas de la Región Pampeana (Caviglia y Andrade, 2010; Abbate et al., 2017; Serri et al., 2018; Andrade, 2020). La información oficial disponible en Argentina para la campaña 2020/21 indica que la producción total de trigo ascendió a 17 644 277 t con un rendimiento promedio de 2 760 kg ha⁻¹. El diseño de prácticas de manejo del cultivo se orienta a alcanzar diferentes objetivos de producción, incluyendo la obtención de granos con una determinada calidad, compatible con niveles de rendimiento que aseguren la rentabilidad de la actividad (Miralles et al., 2010; Rondanini et al., 2012; Seghezzo, 2015). La calidad del grano puede definir su precio y/o su facilidad de comercialización, dependiendo del contexto económico imperante, y define su aptitud final para diferentes usos industriales.

Actualmente, el trigo pan es uno de los principales cereales cultivados a nivel mundial, constituyendo una fuente de alimento de consumo directo responsable de aportar una cantidad significativa de las calorías y las proteínas en la dieta humana (Shewry y Hey, 2015; Acevedo et al., 2018). Es una especie alohexaploide ($2n=6x=42$) originada por la hibridación espontánea de la especie diploide *Aegilops tauschii* ($2n=2x=14$, genoma DD) con el trigo tetraploide *Triticum turgidum* ($2n=4x=28$, genomas AABB) (Zohary et al., 2012). Debido a la naturaleza poliploide del trigo, hay un gran potencial

para la variación genética y la producción de variedades (Feldman, 1976; Dubcovsky y Dvorak, 2007; Vanzetti et al., 2013). En la actualidad, el Registro Nacional de Cultivares de Argentina presenta 414 cultivares de trigo pan.

1.1.2 Usos y calidad del grano de trigo

La calidad del trigo se define por el uso final al cual serán destinados los granos, y se valora en las distintas etapas de la comercialización e industrialización. Por lo tanto, se identifican atributos de calidad comercial y atributos de calidad industrial. Los atributos de calidad comercial están reglamentados en las Normas de comercialización de granos de cada país, siendo en Argentina la Norma XX para trigo pan (Res. 1262/2004 SENASA, Argentina). Por lo tanto, las liquidaciones de granos basadas en dichas Normas definen parcialmente su precio de venta.

Los granos de trigo son cariopses formados por tres partes principales: el pericarpio, el embrión y el endosperma. La molienda del grano de trigo permite obtener harina, harina integral, sémola, así como una gran variedad de productos alimenticios derivados de estos, como pan, galletas, pastas, cereales de desayuno, aperitivos, entre otros. El proceso de molienda consiste en el raspado o pulido gradual que se repite varias veces separando los distintos componentes del grano, con objeto de obtener un tamaño de partícula apto para las distintas aplicaciones industriales y culinarias (Cardos et al., 2017). La harina blanca, constituida por partículas de un diámetro entre 100 y 300 micrones que se obtienen al inicio de este proceso, es utilizada para la panificación (León y Rosell, 2007).

La forma idónea de establecer la calidad industrial de una harina o sémola para elaborar un determinado producto de panificación o pasta es elaborar el producto (Peña et al., 2002). Sin embargo, en muchas ocasiones esto no es posible, ya que es necesario tener esta información de manera rápida (para corregir un proceso, por ejemplo) o se cuenta con insuficiente cantidad de muestra. Esto es frecuente en los planes de mejoramiento genético, donde en las primeras generaciones de selección se dispone de pocas espigas de un determinado cultivar y es necesario conocer la calidad para la selección de líneas. También ocurre cuando se comercializan granos para exportación, donde son exigidos ciertos atributos de calidad panadera. Debido a esto, resulta indispensable utilizar pruebas predictivas rápidas que requieran poca muestra y que se correlacionen significativamente con la aptitud de las harinas para elaborar diferentes productos (León y Rosell, 2007). Algunos de los ensayos predictivos más difundidos para predecir la aptitud industrial, que se utilizarán en esta tesis, son el porcentaje de gluten y el índice de sedimentación en dodecil sulfato de sodio (SDSS; método 56-63.01, AACC). Este último correlaciona significativamente con la fuerza del gluten determinada mediante un micromixografo (Dick y Quick, 1983).

Por otro lado, existen otras pruebas y estudios como es el caso de la reología, que es el estudio de cómo se deforma y fluye un material cuando es sometido a una fuerza. Uno de los equipos más comunes para determinar las propiedades reológicas de las masas de harinas y sémolas de trigo es el Alveógrafo de Chopin (método 54-30.02, AACC). El alveógrafo permite ensayar las variables de calidad reológica de la masa relacionados con los procesos de panificación, pastificación, bollería, galletería y de cualquier otro proceso industrial o artesanal que implique el uso de masas de trigos. La tenacidad (P), la extensibilidad (L) y la fuerza (W) de las masas, determinadas mediante los alveogramas,

están directamente relacionadas con el comportamiento de los productos derivados, durante la fermentación y el horneado.

Otras determinaciones complementarias son utilizadas frecuentemente para valorar o estimar la calidad industrial de los granos, por ejemplo: humedad, cenizas, peso hectolítrico (PH), porcentaje de gluten (%GH), gluten index, concentración porcentual de proteínas (%Pro), almidón, fibra, acidez, azúcares, índice de maltosa, color, granulometría de harina y de sémola, vitreosidad.

1.1.3 Composición del gluten

La aptitud panadera del trigo pan, que define su calidad industrial, es un atributo multidimensional determinado por características genotípicas, estructurales del grano y de las reservas que almacena en el endosperma, especialmente almidón y proteínas (Peña et al., 2002). Las proteínas del grano de trigo pueden clasificarse en solubles en soluciones acuosas: albúminas y globulinas, e insolubles: gliadinas y gluteninas. Estas últimas, denominadas prolaminas, representan aproximadamente el 80-85% del total y son las que forman el gluten durante el amasado y confieren las características visco-elásticas a la masa durante la panificación. Las prolaminas sólo están presentes en el trigo, la avena, la cebada y el centeno, grupo de granos denominado TACC. Los diferentes tipos de proteínas se sintetizan con diferente tasa y en diferentes momentos del llenado de grano y algunos de estos patrones han sido modelados con relativo éxito para trigo pan (Martre et al., 2003; Martre et al., 2015; Asseng et al., 2019).

Las gluteninas forman puentes disulfuro intra e intermoleculares y pueden clasificarse en subunidades de alto peso molecular (HMW) y de bajo peso molecular

(LMW). Por su parte, las gliadinas forman únicamente puentes disulfuro intramoleculares y se dividen en cuatro tipos estructurales: α -, β -, γ - y ω -gliadinas (Shewry, 2009; Gil-Humanes et al., 2012). A lo largo de los años se han logrado avances en el estudio de la determinación genética de la composición de prolaminas.

Dentro de las gluteninas, las subunidades de HMW son componentes menores en términos de cantidad, pero cumplen un rol determinante de la calidad, ya que forman grandes polímeros (Tatham et al., 1985). Estas proteínas son codificadas por los loci *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1* localizados en los brazos largos de los cromosomas 1A, 1B y 1D, respectivamente. Cada locus incluye dos genes ligados que codifican dos tipos diferentes de subunidades de HMW, las de tipo y - y x - (Shewry et al., 1992). Los genes de tipo y - codifican subunidades de menor peso molecular que los de tipo x -. A su vez, los genes de tipo y - del genoma A usualmente no se expresan en trigos hexaploides (Payne et al., 1981; Payne, 1987; Shewry et al., 1992). Se han reportado numerosas variantes alélicas para los loci *Glu-1* en distintos germoplasmas alrededor del mundo (Payne y Lawrence, 1983; Liu et al., 2003; McIntosh et al., 2003; Sun et al., 2006) como así también en germoplasmas argentinos (Pflüger et al., 2001; Lerner et al., 2009; Moiraghi et al., 2013). Según la nomenclatura de Payne y Lawrence (1983) actualizada por McIntosh et al. (2003), dichas variantes alélicas, reflejadas por las subunidades que codifican, se identifican con números crecientes asignados a las subunidades proteicas en base a su movilidad electroforética, siendo las más frecuentes para el locus *Glu-A1*: 1, 2*, Nulo; para *Glu-B1*: 6+8, 7+8, 7+8*, 7+9, 17+18 y para *Glu-D1*: 5+10, 2+12, 3+12, 4+12.

Las subunidades de LMW constituyen aproximadamente el 40% de la fracción de prolaminas del trigo y, junto con las subunidades de HMW, forman la estructura de los polímeros de gluteninas (Gras et al., 2001). La mayor parte de las subunidades de LMW

son codificadas por los loci del complejo *Glu-3* (*Glu-A3*, *Glu-B3* y *Glu-D3*) en los brazos cortos de los cromosomas 1A, 1B y 1D (Jackson et al., 1983; Gupta y Shepherd, 1990). Se han reportado numerosas formas alélicas de LMW (Ma et al., 2009) pero la identificación de las mismas es más dificultosa que para el caso de las subunidades de HMW, existiendo discrepancia entre distintos autores (Ikeda et al., 2008; Liu et al., 2010).

Las gliadinas son por lo general cadenas simples de polipéptidos (proteínas monoméricas). Gran parte de las gliadinas son codificadas por seis principales loci localizados en los cromosomas homólogos de los grupos 1 (*Gli-1*) y 6 (*Gli-2*). Por semejanzas en los patrones de γ - y ω - gliadinas se distinguen dos patrones muy diferentes de gliadinas: las semejantes al cultivar Chinese Spring (CSS) y las semejantes al cultivar Cheyenne (CNN) (Masci et al., 1991).

1.1.4 Determinantes de la calidad del trigo

La calidad del grano de trigo es un carácter complejo y poligénico, que varía en función del genotipo, el ambiente y la interacción entre ambos (Vázquez et al., 2012). El genotipo juega un rol clave en la determinación de la calidad potencial del grano, ya que define el perfil o patrón proteico que se almacena en el endosperma. Utilizando el test SDSS como parámetro de calidad, Payne et al. (1980) observaron una fuerte asociación entre la presencia de alelos que codifican para subunidades de HMW y el valor tecnológico de trigo pan. Posteriormente y en base al mismo test, Payne et al. (1987) crearon el sistema de puntuación de calidad *Glu-1* (*Glu-1 quality score*), que asigna un valor a las variantes alélicas de cada locus que codifica para subunidades de HMW,

resultando en un puntaje de calidad potencial (3 a 10) para una determinada variedad. A su vez, otras investigaciones han mostrado que las variaciones alélicas en subunidades de HMW, LMW y gliadinas están conjuntamente asociadas con diferencias en las características tecnológicas de la harina de trigo (Branlard y Dardevet, 1985a, b; Autran et al., 1987; Payne, 1987; Gupta et al., 1989; Khelifi y Branlard, 1992; Nieto-Taladriz et al., 1994; Branlard et al., 2001). Otras variantes como la introgresión con centeno, que sustituye el brazo corto del cromosoma 1B del trigo por el brazo corto del cromosoma 1R del centeno (translocación 1B/1R), y la sobreexpresión de la subunidad de HMW Bx7 (7+8*) afectan la calidad en forma negativa y positiva, respectivamente (Marchylo et al., 1992; Amiour et al., 2002).

La tenacidad de las masas está asociada principalmente con los polímeros de gluteninas, mientras que la extensibilidad es atribuida mayoritariamente a las gliadinas. En relación a esto, Metakovsky et al. (1997) observaron que la composición alélica de gliadinas explicó entre el 23 y el 48% de la variación en la fuerza de la masa (W alveográfico) en ensayos comparativos de cultivares italianos de trigo pan cultivados en diferentes sitios de Italia durante 21 años. A su vez, condiciones ambientales contrastantes de disponibilidad hídrica y nutricional generaron cambios mayoritariamente en la fracción de gliadinas (Saint Pierre et al., 2008a). Así, las proporciones de las diferentes fracciones proteicas, como la relación gliadinas/gluteninas, están fuertemente influenciadas por el genotipo y el ambiente, y determinan el balance entre tenacidad y extensibilidad, estableciendo la calidad de la harina de trigo y sus diferentes usos finales (Zhao et al., 1999).

Los cultivares de trigo pan inscriptos en Argentina se clasifican en tres grupos de calidad (GC) en base a variables de calidad comercial e industrial, es decir a partir de

información fenotípica. El cálculo del índice de calidad se realiza con datos de PH, extracción de harina, cenizas en harina, %Pro, %GH, W alveográfico, estabilidad farinográfica y volumen de pan, ponderados por un coeficiente, donde el W es la variable con mayor incidencia (Abbate, método 2019). Esta categorización la realiza el Comité de Cereales de Invierno (CCI) asesor de la Comisión Nacional de Semillas (CONASE) del Instituto Nacional de Semillas (INASE). El grupo 1 (GC1) corresponde a trigos correctores aptos para panificación industrial, el grupo 2 (GC2) a trigos aptos para panificación tradicional con más de 8 horas de fermentación, y el grupo 3 (GC3) a trigos aptos para panificación directa con menos de 8 horas de fermentación (Abbate et al., 2020). Sin embargo, esta clasificación puede sufrir importantes modificaciones causadas por el ambiente y el manejo agronómico de los cultivos, por lo que pueden encontrarse situaciones en que la calidad de un genotipo resulte diferente a lo esperado. En relación a esto, Abbate et al. (2010) reportaron que la clasificación en GC en cultivares de trigo pan de Argentina fue afectada por la localidad y el efecto de la localidad cambió entre años. Por otro lado, los GC no consideran las variantes alélicas que codifican para subunidades de gliadinas y gluteninas presentes en el genotipo.

En base a lo antes expuesto, la identificación de subunidades de gliadinas y gluteninas cuya acumulación en el grano sea más sensible a factores ambientales y de manejo contribuye a un mejor entendimiento de los procesos involucrados en la determinación de la calidad de los granos de trigo y su consecuente aptitud industrial.

1.1.5 Cambios en la relación fuente/destino y calidad de los granos

El rendimiento y la calidad se forman secuencialmente durante el ciclo del cultivo, a partir de la captura eficiente de los recursos (luz, agua, nutrientes) necesarios para la producción de fotoasimilados, que permiten formar biomasa y particionar parte de ella hacia los granos. En las condiciones de producción extensivas de nuestro país, son frecuentes las restricciones bióticas y/o abióticas que limitan la actividad de la fuente fotosintética y consecuentemente la disponibilidad de asimilados, determinando el crecimiento del cultivo y su partición entre los diferentes órganos. Así, son importantes las variaciones observadas en el rendimiento y la calidad, asociados al genotipo, el ambiente y la interacción entre ambos, las cuales han sido analizadas a escala nacional (Gómez, 2011; Miravalles, 2017) y regional (Vázquez et al., 2012).

En general, las variaciones del rendimiento de los cultivos de grano correlacionan más fuertemente con el número de granos por unidad de superficie que con el peso unitario de los mismos (PG). La mejor comprensión de la respuesta en rendimiento a las alteraciones en la disponibilidad de asimilados durante diferentes fases fenológicas ha sido un avance importante en la ecofisiología de los cultivos (Andrade y Sadras, 2000; Satorre et al., 2003). Así, los períodos críticos, cuando el rendimiento está fuertemente limitado por la actividad de la fuente, han sido razonablemente bien establecidos para la mayoría de los cultivos de grano. Particularmente para trigo, el número de granos por unidad de superficie se relaciona con la tasa de crecimiento del cultivo desde los 20 días previos hasta los 10 días posteriores a la antesis, lo cual determina el período crítico para la generación del rendimiento cuando el cultivo está limitado por fuente (Fischer, 1985) (Figura 1).

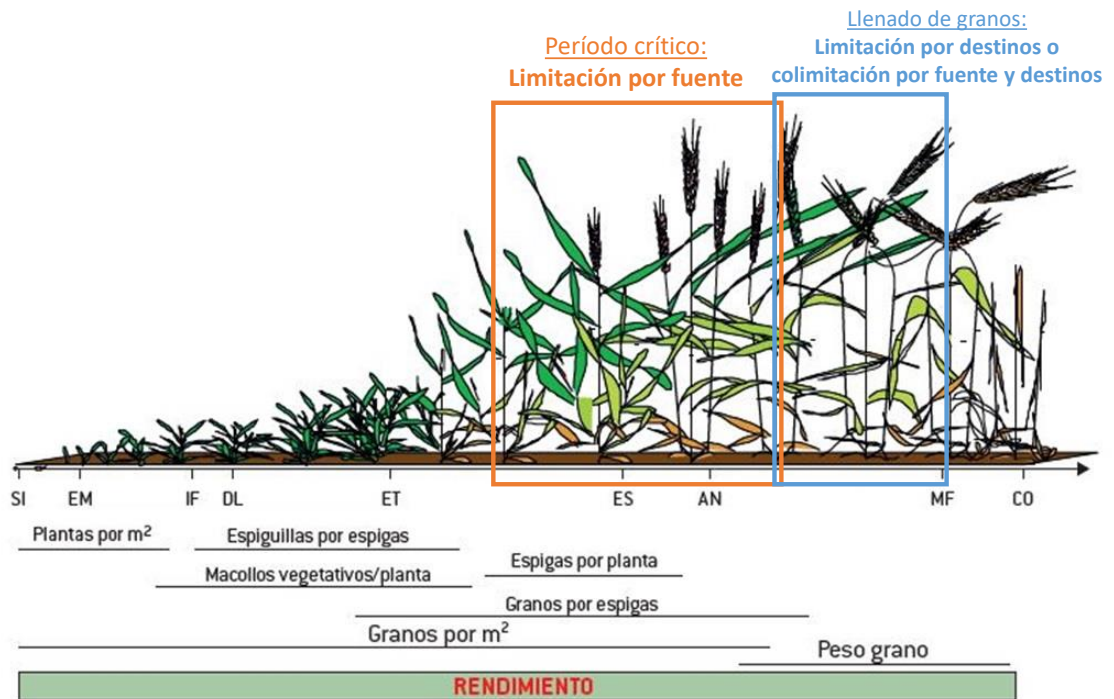


Figura 1. Ciclo de un cultivo de trigo, donde se indica la generación de los componentes numéricos del rendimiento, el período crítico y las etapas limitadas por fuente y/o destinos. SI: siembra, EM: emergencia, IF: iniciación floral, DL: doble lomo, ET: espiguilla terminal, ES: espigazón, AN: anthesis, MF: madurez fisiológica, CO: cosecha. Adaptado de Slafer y Rawson (1994).

El PG es el último componente en ser definido, determinando el rendimiento final alcanzado (Figura 1). Aunque tiene menor importancia en la definición del rendimiento, el peso y tamaño de los granos se relacionan con aspectos claves de la calidad industrial y de semilla, condicionando su utilización final (Calderini et al., 2010; Lázaro et al., 2012). La evidencia acumulada durante varias décadas ha mostrado que tradicionalmente el PG de trigo durante el llenado efectivo no estaba limitado por fuente (Slafer y Savin, 1994; Borrás et al., 2004; Ahmadi et al., 2009; Zhang et al., 2010), mientras que algunos trabajos con genotipos de alto potencial de rendimiento muestran cierto grado de colimitación por fuente y destinos (Abbate y Demotes-Mainard, 2000; Abbate et al., 2005; Acreche y Slafer, 2009; Sandaña et al., 2009; ; González et al., 2014; Asseng et al., 2017; Alonso et al., 2018; Zhang et al., 2019). Sin embargo, se ha demostrado que las

limitaciones por fuente, aunque sean escasas, desmejoran aspectos de la calidad de los granos como, por ejemplo, el PH (Abbate et al., 2001a).

A diferencia del conocimiento acumulado para la determinación del rendimiento, la influencia de los cambios en la relación fuente/destino (FD) sobre la calidad de los granos de trigo se ha investigado con relativamente menor intensidad. Durante el crecimiento del grano, la acumulación de reservas carbonadas depende de la fotosíntesis actual y la removilización de reservas desde otros órganos, siendo preponderante la contribución del tallo (Slafer et al., 2003; Álvaro et al., 2008; Calderini et al., 2010). Además, la acumulación de reservas nitrogenadas depende principalmente de la removilización de nitrógeno (N) desde las hojas, ya que la absorción de N por las raíces suele ser baja luego de antesis en cultivos a campo, dependiendo de la demanda por parte de los granos (Van Sanford y MacKown, 1987; Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Gaju et al., 2014). Si bien la síntesis de reservas carbonadas y nitrogenadas en el grano ocurren a través de vías metabólicas distintas, la cantidad de N foliar y la senescencia son claves para favorecer una vía u otra (Triboi y Triboi-Blondel, 2002).

Centrándose principalmente en referencia al PG y el %Pro, Jenner et al. (1991) desarrollaron un modelo teórico para comprender cómo los cambios en la cantidad de asimilados disponibles por grano pueden afectar su composición. El modelo se basa en la idea de que cada uno de los componentes del grano (almidón, proteínas, etc.) puede ser más o menos afectado ante cambios en la disponibilidad de precursores disponibles para el crecimiento del grano provenientes de la planta madre. La Figura 2 muestra cómo el nivel de asimilados modifica la tasa de acumulación de distintos componentes del grano, sugiriendo que cada componente está explorando un nivel distinto de asimilados en condiciones normales de campo para el cultivo de trigo.

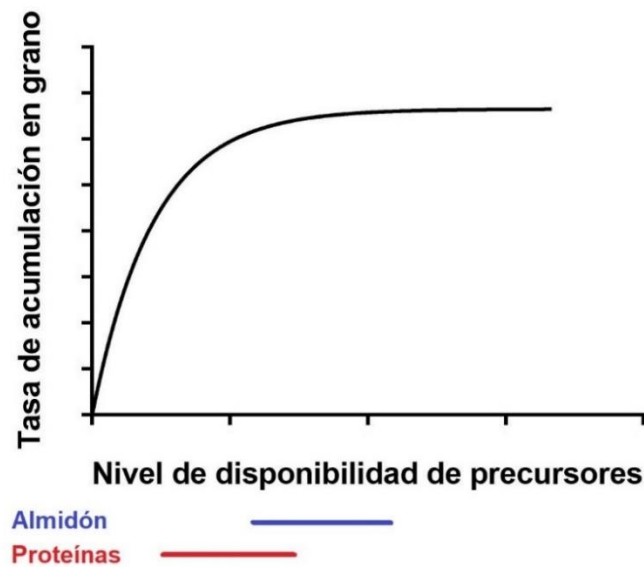


Figura 2. Nivel de precursores disponibles por semilla para la síntesis de sus diferentes componentes. En el eje de las abscisas, se indican los límites normales de precursores para almidón (azul) y proteína (rojo). Adaptado de Jenner et al. (1991).

En cultivos de trigo, existe una respuesta asintótica del rendimiento al agregado de N a la siembra o al macollaje, por lo que la eficiencia de uso del fertilizante tiende a disminuir ante incrementos en la dosis, es decir que se generan menos kg de grano por cada unidad de nutriente aplicado. Esta disminución en la eficiencia de uso debido al mayor riesgo de pérdidas puede atenuarse mediante aplicaciones fraccionadas de N hasta estados avanzados de desarrollo, mejorando la sincronía entre la oferta del nutriente y la demanda por parte del cultivo (Abbate y Andrade, 2015; Divito et al., 2017).

Bajo condiciones de deficiencia severa, el agregado de dosis bajas de N produce un incremento casi lineal del rendimiento. En este rango de dosis, el %Pro no se afecta o disminuye levemente debido a un efecto de dilución (que no suele superar el 1%) ya que el nutriente es utilizado con elevada eficiencia para la fijación de destinos reproductivos. A medida que la dosis se incrementa en el rango de respuesta del rendimiento, se pueden observar incrementos en el %Pro, dependiendo de la eficiencia de recuperación del

nutriente por el cultivo, es decir la proporción del N aplicado que es absorbido por el cultivo (Stone y Savin, 1994; Savin y Sorlino, 2003). De esta manera, para un rendimiento de entre 4 y 6 t ha⁻¹ y 11% de proteína (valor de referencia para la comercialización), el cultivo requiere absorber entre 25 y 26 kg N t⁻¹ de grano (Abbate y Andrade, 2015; Divito et al., 2017). Este requerimiento se incrementa con el nivel de rendimiento y más aún con el nivel de proteína (Abbate y Andrade, 2015). Finalmente, con altas dosis de N, el rendimiento alcanza un plateau, mientras que el %Pro continúa aumentando hasta estabilizarse (Angus y Fischer, 1991; Fischer et al., 1993). Por lo tanto, entre los factores de manejo del cultivo, la fertilización nitrogenada tiene un notable impacto sobre el rendimiento y la calidad del trigo, siendo uno de los principales factores determinantes de la productividad y la sustentabilidad del sistema (Dreccer et al., 2003; Lerner et al., 2013; Abbate y Andrade, 2015; Abadia et al., 2017; Zheng et al., 2018; de Oliveira Silva et al., 2020).

Cuando se manifiestan deficiencias de azufre (S) se reduce el rendimiento y se condiciona la calidad panadera de los granos, especialmente en ambientes con suelos arenosos, prolongada historia agrícola y/o baja materia orgánica (Salvagiotti y Miralles, 2008; Zörb et al., 2009; Steinbach y Alvarez, 2014; Li et al., 2019). La deficiencia de S modifica la composición de prolaminas mediante una reducción en la proporción de las fracciones ricas en S (LMW, α -, β - y γ -gliadinas) y un aumento de las fracciones pobres en S (HMW, ω -gliadinas), generando un desequilibrio en la reología de las masas al incrementar excesivamente la tenacidad (Zhao et al., 1999; Wieser et al., 2004; Flaete et al., 2005). Cabe destacar que la respuesta a la fertilización azufrada, tanto en términos de productividad como de calidad, se expresa con mayor frecuencia cuando la disponibilidad de N es elevada (Godfrey et al., 2010).

Cultivares comerciales de trigo pan creciendo en la región pampeana bajo condiciones contrastantes de fertilización nitrógeno-azufrada mostraron distintos tipos de respuesta en términos de rendimiento, eficiencia de recuperación de S, composición del gluten y calidad del grano (Arata, 2017; Arata et al., 2017; Arata et al., 2021). Esto evidencia que las funciones de respuesta del rendimiento y el %Pro a la dosis de N, previamente descritas, pueden diferir entre genotipos de trigo. A su vez, los cultivares de dicho estudio presentaron distintos perfiles alélicos de HMW, LMW y gliadinas. En la Figura 3 se puede apreciar que la puntuación de calidad *Glu-1* (Payne, 1987), que califica el potencial de calidad según alelos de subunidades de HMW, no coincidió estrictamente con el GC del cultivar asignado en base a atributos fenotípicos de calidad, lo cual es esperable debido a que esta última clasificación se basa en sólo ocho variables (Abbate, método 2019). Esto también muestra la influencia de otras fracciones proteicas del gluten y/o su interacción con el ambiente. A su vez, la expresión del potencial genético atribuido al perfil alélico de gliadinas y gluteninas ha mostrado estar regulada, en parte, por atributos de eficiencia de uso de N que condicionan la acumulación de las distintas fracciones proteicas en el grano (Guarda et al., 2004; Ierna et al., 2016; Lerner et al., 2016; Zörb et al., 2018; Huang et al., 2020).

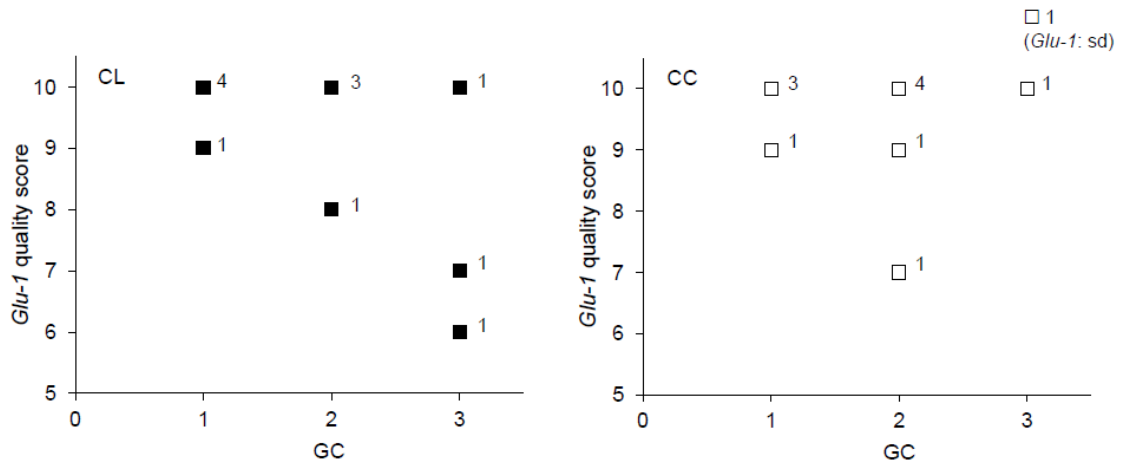


Figura 3. Relación entre la puntuación de calidad *Glu-1* (SC) y el grupo de calidad (GC) para 24 genotipos argentinos de ciclo largo (CL: símbolos llenos) y corto (CC: símbolos vacíos) de trigo pan. Se indica junto a cada punto el número de variedades para cada combinación de SC y GC (sd: sin dato de SC). Tomada de Arata (2017).

A diferencia del conocimiento sobre la generación del rendimiento, la influencia de variaciones en la relación FD sobre la calidad de los granos de trigo ha sido menos investigada y menos aún en estudios comparativos utilizando genotipos modernos con diferente aptitud industrial. Por lo tanto, resulta relevante estudiar el impacto en la calidad de los granos de cambios en la disponibilidad de fotoasimilados durante el llenado de granos en genotipos argentinos de trigo pan de diferente GC. El entendimiento de la incidencia de cambios en la relación FD en posfloración y su interacción con la disponibilidad de nutrientes (particularmente N y S) sobre la composición y la calidad del grano en genotipos de trigo con calidad potencial contrastante sería igualmente importante. Esto amplía el enfoque en la comprensión de la determinación de la calidad del grano, lo cuál sería de utilidad para diseñar estrategias de mejoramiento y de manejo del cultivo que permitan optimizar la relación entre el volumen y la calidad de la producción en ambientes específicos en un marco sustentable.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo general

- Comparar y analizar la incidencia de cambios en la relación FD en posfloración sobre el peso, la composición y la calidad del grano en genotipos de trigo pan contrastantes en calidad panadera (distinto GC), así como evaluar su interacción con la fertilización nitrógeno-azufrada.

1.2.2 Objetivos específicos

- 1) Comparar las respuestas del PG, del contenido de proteína por grano y del %Pro ante variaciones en la disponibilidad de asimilados en posfloración en genotipos de trigo pan de calidad panadera contrastante (diferente GC).
- 2) Identificar el perfil alélico para prolaminas de genotipos de trigo de diferente GC y analizar sus respuestas en composición proteica y calidad del grano (SDSS, %GH, PH) ante cambios en la relación FD en posfloración.
- 3) Analizar la interacción entre los cambios en la relación FD en posfloración y la fertilización nitrógeno-azufrada sobre el PG, la composición de prolaminas y la calidad del grano (%Pro, SDSS, %GH, PH) en trigo pan.

1.3 Hipótesis

Las hipótesis asociadas a los objetivos específicos que se pondrán a prueba en esta tesis son:

- 1) Las variaciones (cuantificadas por las pendientes de funciones lineales) del PG, del contenido de proteína por grano y del %Pro asociadas a la disponibilidad de asimilados en posfloración son de diferente magnitud entre genotipos de trigo pan de mayor calidad panadera (GC1) y genotipos de menor calidad (GC2 y GC3).
- 2) Ante cambios en la relación FD en posfloración, los genotipos de trigo pan clasificados en el grupo de mayor calidad panadera (GC1) presentan mayor estabilidad (bajo valor de pendiente de la función lineal) en composición proteica y calidad del grano (SDSS, %GH, PH) que los genotipos de menor calidad (GC2 y GC3).
- 3) La fertilización nitrógeno-azufrada en prefloración incrementa la magnitud de las respuestas (cuantificadas por la pendiente de la función lineal y la tasa de variación) del PG, mientras que reduce la magnitud para las variables de composición de prolaminas y calidad (%Pro, SDSS, %GH, PH), ante cambios en la relación FD durante el llenado, respecto a condiciones de baja disponibilidad de N y S.

1.4 Estructura de la tesis

En el Capítulo 2 de esta tesis, que aborda el *objetivo específico 1*, se estudian los efectos de tratamientos manipulativos que modifican la relación FD en posfloración (sombreo, raleo y desespiguillado) sobre el PG, el contenido de proteína por grano y el %Pro en genotipos de trigo pan de diferente GC. A continuación, en el Capítulo 3, que

aborda el *objetivo específico 2*, se analizan los efectos de los tratamientos de FD sobre los indicadores de calidad del grano (SDSS, %GH, PH) y las proporciones de fracciones proteicas que definen la composición de prolaminas, estudiando las relaciones entre dichas variables en el mismo grupo de genotipos. Posteriormente, en el Capítulo 4, que aborda el *objetivo específico 3*, se analiza la interacción entre los cambios en la relación FD en posfloración y la fertilización nitrógeno-azufrada sobre el peso y la calidad del grano de trigo pan en distintos ambientes de producción. Por último, en el Capítulo 5 se realiza una *discusión general* sobre la evolución de la productividad y la calidad del trigo en Argentina y las posibles implicancias de los hallazgos de esta tesis en el mejoramiento genético y el manejo del cultivo.

CAPÍTULO 2. Influencia de la relación fuente/destino sobre el peso unitario del grano y la proteína en trigos de distinto grupo de calidad

2.1 Introducción

El efecto de variaciones en la relación FD sobre el peso final del grano ha sido ampliamente estudiado en distintas especies y, particularmente, en trigo (Abbate et al., 1997; Abbate y Demotes-Mainard, 2000; Abbate et al., 2005; Acreche y Slafer, 2009; Ahmadi et al., 2009; Sandaña et al., 2009; Lázaro et al., 2010; Zhang et al., 2010; Cantarero et al., 2016; Asseng et al., 2017; Zhang et al., 2019). La fuente de asimilados para el crecimiento de los granos en el cultivo de trigo proviene de la fotosíntesis de las hojas y la espiga y de la removilización de reservas desde los tallos (Slafer et al., 2003). Slafer y Savin (1994) estudiaron el crecimiento del grano de trigo pan en distintas posiciones de la espiga al modificar la disponibilidad de asimilados durante el llenado de granos, observando estabilidad en los parámetros de crecimiento y del tamaño final alcanzado, independientemente de la posición del grano. Por su parte, Borrás et al. (2004) y Gambín y Borrás (2010) realizaron análisis cuantitativos en base a la revisión de numerosos experimentos en trigo, maíz y soja, donde la relación FD durante el llenado de granos fue manipulada mediante sombreos, reducción de la densidad de plantas, remoción de granos, defoliación y/o aplicación de desecantes después de antesis. Estos autores observaron que, en trigo pan, aunque puede sufrir algún grado de limitación por fuente en algunas condiciones de estrés, el peso seco por grano se mantiene relativamente constante pese a los cambios impuestos en la fuente, revelando un alto grado de homeostasis. En este sentido, Cantarero et al. (2016) calcularon el grado de limitación por destinos, como la relación entre el PG de los tratamientos testigo y con la espiga recortada

(Abbate et al., 2001b); mientras que el grado de limitación por fuente, como el complemento al 100%.

Calderini et al. (2006) compararon la respuesta en el PG de diferentes cereales de invierno ante aumentos en la relación FD (espiga reducida a la mitad del número de granos) durante el llenado de granos. Estos autores encontraron incrementos relativos (al control sin manipular) en el PG en triticales (17%), mientras que en la mayoría de los genotipos de trigo pan y fideo el incremento fue menor al 10%. Del mismo modo, González et al. (2014) evaluaron cultivares argentinos de trigo pan, notando que la mayoría de los genotipos modernos de alto potencial de rendimiento mostraron limitación por destinos y escasa limitación por fuente (menos del 10% de aumento del PG al duplicar la relación FD) durante el llenado del grano, aunque algunos pocos presentaron co-limitación FD (aumentos de hasta el 25% en el PG). Por su parte, Serrago y Miralles (2014) encontraron que las enfermedades foliares (roya de la hoja) pueden causar limitaciones por fuente durante el llenado de granos al afectar la duración del área foliar sana posfloración. En este estudio se encontró que aumentos de la relación FD incrementaron entre 12 y 42% el PG únicamente en el cultivo enfermo.

En un estudio previo realizado en distintos ambientes del partido de Azul (centro de la Provincia de Buenos Aires), que incluyó 24 genotipos modernos de trigo pan contrastantes en longitud del ciclo y calidad del grano, se observaron respuestas diferenciales del peso de mil granos a la fertilización nitrogenada. La mayoría de los genotipos fueron estables entre niveles de N, mientras que sólo algunos respondieron significativamente a la fertilización, generalmente en forma negativa (Arata et al., 2017). Esto podría estar relacionado con diferencias entre genotipos en la respuesta a la variación de la relación FD durante el llenado de granos, debido a los efectos de la fertilización

sobre el número de granos, su peso potencial y/o la jerarquía de los mismos. Estos genotipos también difirieron en la magnitud de las respuestas de la concentración porcentual de proteína en grano (%Pro) a la fertilización (Arata et al., 2021).

Es conocida la relación inversa entre el rendimiento de trigo y el %Pro (Fraschina, 2017). La compensación entre los procesos de fotosíntesis actual y la removilización de N al grano durante el período de llenado (Triboi y Triboi-Blondel, 2002), condiciona el compromiso entre rendimiento y calidad. De esta manera, la expresión del peso potencial requiere del sostenimiento del área foliar verde en posfloración, mientras que la senescencia del canopeo favorecería la removilización de N hacia el grano incrementando el contenido de proteína (Avni et al., 2014). Finalmente, el %Pro es el resultante del balance entre los procesos que determinan el PG (peso seco total) y el contenido de proteína por grano (PRO/grano). Esto permite suponer que genotipos modernos de trigo con diferente aptitud industrial podrían diferir en sus respuestas ante variaciones en la disponibilidad de asimilados para el crecimiento del grano.

Respecto a los efectos de tratamientos manipulativos de relación FD, Zhang et al. (2012) observaron que los tratamientos de sombreado y defoliación luego de antesis disminuyeron el PG y sólo el primero aumentó el %Pro, en tanto que el desespiguillado incrementó ambos parámetros. A su vez, Martre et al. (2003) observaron un aumento en la concentración de N en grano al incrementar la relación FD mediante la remoción de la mitad superior de las espigas en trigos invernales bajo condiciones de secano.

Recientemente, Alonso et al. (2018) analizaron la relación FD en líneas endogámicas recombinantes y en cultivares comerciales de Argentina en un ambiente de alto potencial de rendimiento. Estos autores encontraron que el rendimiento del cultivo estuvo altamente asociado con la capacidad de los destinos (producto del número de

granos por unidad de área y el peso potencial por grano), observando un umbral de rendimiento en grano cercano a los 800 g m⁻² por sobre el cual se manifestaron limitaciones por fuente, particularmente en las líneas endogámicas recombinantes. Esto indicaría que gran parte de la limitación por destinos observada en los cultivares de trigo modernos puede ser el resultado del mejoramiento genético. Por su parte, Reynolds et al. (2017) realizaron cruzamientos estratégicos para complementar caracteres asociados con la capacidad de la fuente (biomasa y/o eficiencia de uso de la radiación) con otros relacionados con la capacidad de los destinos (índice de cosecha, PG y granos por espiga). Esta caracterización de rasgos fisiológicos, según los autores, permitiría aumentar la probabilidad de acumular alelos favorables y optimizar la ganancia genética en el rendimiento de trigo.

En base a estos antecedentes, resulta relevante estudiar las respuestas del PG, del PRO/grano y del %Pro a los cambios en la relación FD en posfloración en genotipos de trigo de aptitud industrial contrastante, en un contexto donde los cambios generados por el mejoramiento genético pudieron incrementar el grado de limitación por fuente. Un mejor entendimiento de la generación de la calidad de los granos aportaría información para un enfoque integral del mejoramiento y el manejo del trigo pan.

2.2 Objetivo específico

1) Comparar las respuestas del PG, del PRO/grano y del %Pro ante variaciones en la disponibilidad de asimilados en posfloración en genotipos de trigo pan de calidad panadera contrastante (diferente GC).

2.3 Hipótesis

1) Las variaciones (cuantificadas por las pendientes de funciones lineales) del PG, del PRO/grano y del %Pro asociadas a la disponibilidad de asimilados en posfloración son de diferente magnitud entre genotipos de trigo pan de mayor calidad panadera (GC1) y genotipos de menor calidad (GC2 y GC3).

2.4 Materiales y Métodos

Se realizaron dos ensayos a campo utilizando seis genotipos de trigo pan de ciclo intermedio-corto y calidad contrastante en la Chacra Experimental de la Facultad de Agronomía de la UNCPBA (latitud: -36,83 y longitud: -59,89), ubicada en el partido de Azul, provincia de Buenos Aires, durante las campañas 2014 (A1) y 2015 (A2); en ambos experimentos se aplicaron cuatro tratamientos de FD en posfloración. El nuevo mapa de Subregiones trigueras argentinas y de otros cereales invernales (Abbate et al., 2021), recientemente adoptado por el CCI, la CONASE y el INASE, ubica al partido de Azul en la Subregión Pampa deprimida (N° 4, PDE); mientras que, en el mapa previo elaborado por el Tribunal de Fiscalización de Semillas en 1952, se ubicaba en la Subregión IV. En esta tesis, se hizo referencia a esta última clasificación para identificar las estadísticas de producción y calidad disponibles hasta el momento.

2.4.1 Descripción de los experimentos

Los experimentos fueron conducidos en secano bajo el sistema de siembra directa. Se realizaron análisis de suelos del sitio experimental sobre muestras compuestas

obtenidas en pre-siembra; los cuales mostraron un pH de moderadamente ácido a neutro, baja a moderada disponibilidad de fósforo (P), bajo contenido de materia orgánica (MO), baja disponibilidad de N y moderada disponibilidad de S, dependiendo del año (Cuadro 1). La calificación para cada determinación fue realizada por el Laboratorio de Análisis de Suelos de la FA-UNCPBA, certificado por el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca bajo el Programa PROINSA.

Cuadro 1. Resultados de los análisis de suelos sobre muestras obtenidas en pre-siembra en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA para el año 1 (A1) y el año 2 (A2).

Prof. (cm)	pH		P (ppm)		MO (%)		N de nitratos (kg N ha ⁻¹)		S de sulfatos (ppm)	
	(1:2.5, en agua)		(Bray & Kurtz I)		(Walkley & Black)		(Reflectometría)		(Turbidimetría)	
	A1	A2	A1	A2	A1	A2	A1	A2	A1	A2
0-20	5,93	6,9	7,43	13,84	3,51	3,51	14,46	18,62	17,9	17
20-60	--	--	--	--	--	--	8,01	16,26	15,4	8,35

Para asegurar suficiencia de los principales nutrientes se fertilizó con superfosfato triple a la siembra (38 kg P ha⁻¹) y al voleo con urea (180 kg N ha⁻¹) en dosis dividida 40% en emergencia y 60% en macollaje y con sulfato de calcio (15 kg S ha⁻¹) en macollaje. Las fechas de siembra fueron 7 de agosto en 2014 y 5 agosto en 2015 y la densidad de siembra objetivo fue de 350 plantas m⁻² en ambos años, el valor se encuentra dentro de los rangos recomendados por los semilleros para ciclos intermedio-cortos en la zona (Subregión triguera IV). A su vez, las fechas de siembra seleccionadas (rango tardío) permiten minimizar la variabilidad en la duración del ciclo a antesis entre genotipos debido a la respuesta al fotoperíodo (Miralles et al., 2007). Durante todo el ciclo del cultivo se controlaron químicamente malezas (MCPA, dicamba, fluroxypyr; según marbete), plagas (clorpirifos, imidacloprid; según marbete) y enfermedades. El control sanitario incluyó el curado de semillas (tebuconazole+tiram; según marbete) y dos

aplicaciones preventivas de fungicida (fluxapyroxad+pyraclostrobin+epoxiconazole, según marbete).

Los registros meteorológicos (temperatura, precipitaciones, radiación) utilizados, fueron obtenidos de los Boletines Agrometeorológicos del Centro Regional de Agrometeorología, Estación Centro, FA-UNCPBA (<http://www1.faa.unicen.edu.ar/centro/centroreg.php>).

2.4.2 Genotipos

Se utilizaron seis genotipos (G) de trigo pan (*Triticum aestivum* L.) de ciclo intermedio-corto pertenecientes a diferentes GC (Abbate et al., 2020; INASE, 2021), cuyas características se detallan en el Cuadro 2. Algunos de estos genotipos (AREX, LEON, METE, RAYO) fueron seleccionados porque habían sido estudiados en trabajos previos (Arata y Lerner, 2012; Lerner et al., 2016) en los que mostraron características diferenciales en su perfil alélico para prolaminas y/o en su respuesta a la fertilización nitrogenada. El genotipo B501 al momento de realizar los experimentos pertenecía al GC2, y posteriormente fue reclasificado como GC3 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Genotipos de trigo pan utilizados en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA, código adoptado en la tesis para cada uno y clasificación por grupo de calidad (GC) según el Comité de Cereales de Invierno asesor de la Comisión Nacional de Semillas del Instituto Nacional de Semillas (Abbate et al., 2020).

Genotipo	Código	Grupo de calidad
Buck Meteoro	METE	1
Klein Rayo	RAYO	1
Baguette 9	BAG9	2
Baguette 501	B501	3
Arex	AREX	3
Klein León	LEON	3

2.4.3 Tratamientos de fuente/destino

Los tratamientos de FD (Fischer y Laing, 1976; Fischer y HilleRisLambers, 1978; Abbate et al., 1997) aplicados en el vástago principal y los macollos fueron:

- Testigo (T)
- Sombreo (So). Se colocaron sobre el canopeo redes negras con estructuras de hierro por encima de las espigas, que filtraron el 75% de la radiación incidente.
- Raleo (R). Se redujo la densidad en un 50% a través de la eliminación de surcos de manera alternada en toda la subparcela.
- Desespiguillado (D). Se eliminó el 50% de las espiguillas superiores de la espiga mediante un corte con tijeras.

El momento de aplicación de los tratamientos de FD fue a los 7 días después de antesis (DC65) (Zadoks et al., 1974) ya que en ese estado queda definido el número de granos (Abbate et al., 1997) y el peso potencial de los mismos (capacidad de los destinos). El tratamiento D se implementó en forma similar a Fischer y HilleRisLambers (1978). Así, la eliminación de todas las espiguillas de la mitad superior de las espigas de todos los vástagos de la subparcela permitieron lograr un tratamiento homogéneo que abarcó el conjunto del canopeo (Acreche y Slafer, 2009), al igual que en los tratamientos restantes.

2.4.4 Determinaciones

Se recolectaron muestras de biomasa aérea total a los 7 días después de antesis (DC69), previo a la aplicación de los tratamientos FD. Los muestreos se realizaron en base a Pietragalla et al. (2012) muestreando una superficie de 0,40 m² en algunos (2 o 3) de los 5 surcos centrales de la parcela. Una vez pesado en fresco el material, se tomaron

alícuotas de 20 vástagos al azar (vástago principal y macollos) que luego de pesarlas en fresco fueron llevadas a estufa para determinar la materia seca.

En madurez (DC99) se cosecharon manualmente muestras de espigas sobre una superficie de 0,40 m² de cada subparcela que fueron trilladas mecánicamente. A su vez, se tomaron muestras de 20 vástagos consecutivos (vástago principal y macollos) de algunos (2 o 3) de los 5 surcos centrales de la subparcela para obtener el número de granos por vástago. Sobre las muestras de granos se determinó el PG, realizando conteos de alícuotas de 400 granos. Las muestras de biomasa aérea y de grano se secaron en estufa a 50 °C durante 48-72 hs para obtener el peso seco.

En base a las muestras de 20 vástagos obtenidas en madurez (DC99) para cada subparcela (T, So, R, D) y la realizada antes de la aplicación de los tratamientos de FD (DC69), se cuantificó la relación FD en posfloración relacionando el crecimiento del cultivo en posfloración y el número de granos, mediante la adaptación de la fórmula utilizada para maíz por Gambín et al. (2006) y Hisse et al. (2019) de la siguiente forma:

$$\text{Relación FD} \left(\frac{\text{mg}}{\text{grano}} \right) = \frac{\text{peso seco total en DC99} - \text{peso seco total en DC69}}{\text{número de granos}}$$

Cabe aclarar que, para el tratamiento D, se corrigió el cálculo descontando la remoción del 50% de la espiga en el peso seco total en DC69.

En las subparcelas T (sin alteración de la relación FD), se determinó el rendimiento en grano (REND_T), el índice de cosecha (IC_T) y posteriormente se calculó la biomasa aérea total (BAT_T=REND_T/IC_T). Además, se calculó el número de granos por m² (NG_T=REND_T/PG_T).

Se determinó el %Pro en muestras de grano entero de cada subparcela mediante espectroscopía de transmisión de infrarrojo cercano (Analizador NIT, AgriCheck®, Bruins Instruments). Luego se calculó el contenido de proteína por grano (PRO/grano)

como el producto entre el PG y el porcentaje de proteína expresado en base seca. A lo largo de la tesis, se utiliza como referencia el valor de 11% de proteína sobre base 13,5% de humedad según el estándar de comercialización (Norma XX, Res. 1262/2004 SENASA, Argentina).

2.4.5 Diseño experimental y análisis estadístico

Se implementó un diseño en parcelas divididas con parcelas distribuidas en bloques completos aleatorizados y tres repeticiones. En las parcelas principales (9-12 m x 1,4 m o 7 surcos distanciados a 20 cm) se aleatorizaron los seis genotipos (ver sección 2.4.3) y en las subparcelas los cuatro tratamientos de FD (ver sección 2.4.4). Los datos de las principales variables se describieron mediante el rango, la media y el CV general. Los efectos del año, el genotipo, el tratamiento de FD y sus interacciones sobre la relación FD, el NG/vástago, el PG, el %Pro y el PRO/grano y los efectos del año, el genotipo y su interacción sobre el $REND_T$ y sus componentes se analizaron mediante ANVA y prueba de Duncan ($\alpha=0,05$). Para cada variable se calculó el porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de cada fuente de variación del ANVA (FV), dividiendo la suma de cuadrados de la FV sobre la suma de cuadrados del modelo (Robert y Denis, 1996). Las asociaciones entre variables de rendimiento se analizaron mediante Análisis de Regresión simple ($\alpha=0,05$) sobre los datos individuales de cada parcela. Los supuestos estadísticos fueron verificados sobre los valores residuales y predichos, según correspondió a los modelos aplicados. Para lo anteriormente descrito, se utilizó el paquete estadístico Infostat v.2020p (Di Rienzo et al., 2020).

La asociación entre el PG y la relación FD se analizó mediante sus cambios porcentuales relativos al testigo, en forma similar a Borrás et al. (2004). Así, las relaciones

entre el PG y la relación FD relativos, el PRO/grano y la relación FD y el %Pro y la relación FD se estudiaron mediante modelos de regresión lineal simple sobre las medias de los tratamientos [$y=a+b*x$], donde y es la variable dependiente (PG, PRO/grano, %Pro), x la variable independiente (relación FD), a la ordenada al origen y b la pendiente. En primer lugar, se comparó un modelo ajustado para el conjunto de datos de todos los genotipos en ambos años con los modelos individuales ajustados para cada genotipo en particular y para cada año, mediante la Prueba F de suma de cuadrados extra ($\alpha=0,05$). Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizaron los análisis de regresión lineal simple para cada genotipo y/o año en forma individual ($\alpha=0,05$). Posteriormente, las estimaciones de los parámetros de la función lineal (b y a) entre aquellas regresiones que resultaron significativas fueron comparados mediante Pruebas F ($\alpha=0,05$). Se utilizó el software GraphPad Prism® v7. De esta manera, la significancia y las diferencias entre pendientes (b) se utilizaron para comparar las variaciones del PG, del PRO/grano y del %Pro frente a cambios en la relación FD en los distintos genotipos.

2.5 Resultados

2.5.1 Condiciones ambientales y fenología

Las temperaturas medias diarias en el año 1 fueron superiores al promedio histórico durante todo el ciclo del cultivo, debido mayormente a un incremento en las temperaturas mínimas. A su vez, las temperaturas medias en el año 2 fueron similares al año 1, excepto durante los meses de septiembre y octubre donde se observó una disminución por debajo del promedio histórico debido a cambios en las temperaturas mínimas y máximas (Figura 4).

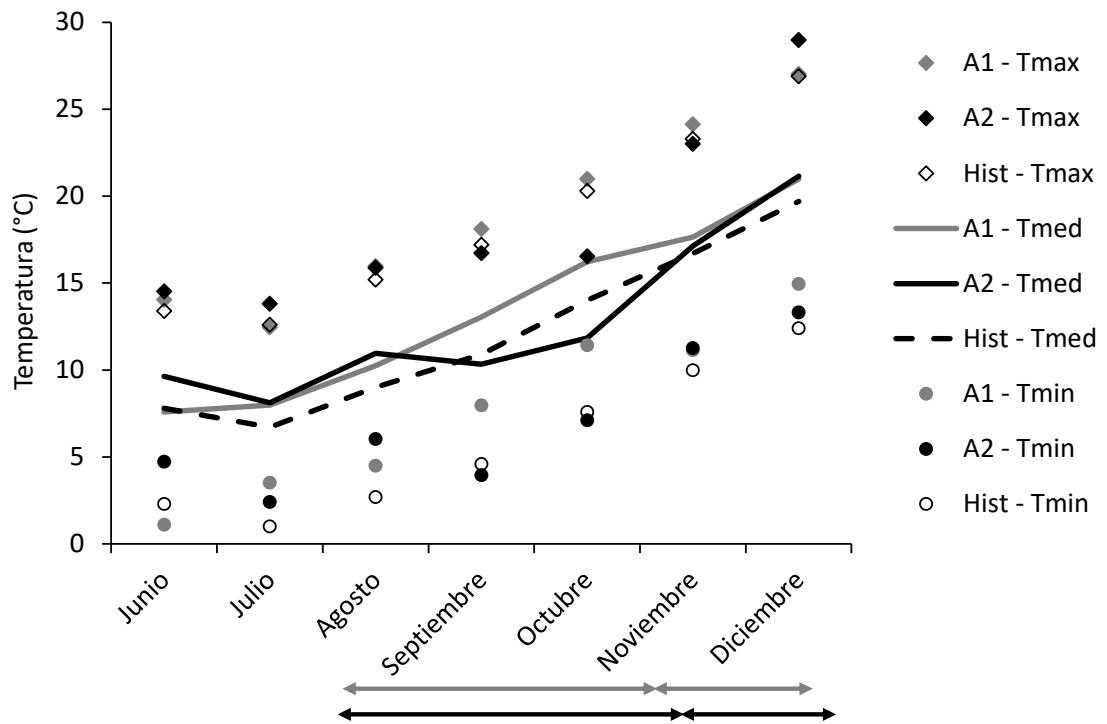


Figura 4. Temperaturas mínimas (Tmin), medias (Tmed) y máximas (Tmax) entre los meses de junio y diciembre para el Año 1 (A1), el Año 2 (A2) y promedios históricos (Hist) para el período 1994-2016 (Estación Azul Centro - FA). Las líneas con flechas en el eje de las abscisas indican la duración de las fases siembra-antesis y antesis-madurez para cada año (A1: gris, A2: negro). Datos tomados del Centro Regional de Agrometeorología, FA-UNCPBA.

Las precipitaciones acumuladas durante el ciclo del cultivo en el año 1 fueron levemente superiores al promedio histórico (390 vs. 378 mm), debido a un incremento en las precipitaciones de agosto, septiembre y noviembre. Por su parte, las precipitaciones acumuladas en el año 2 fueron levemente inferiores al promedio histórico (344 vs. 378 mm), aunque las precipitaciones de agosto superaron en un 156% al histórico (Figura 5).

La radiación global fue similar al promedio histórico durante las primeras etapas del ciclo del cultivo (agosto y septiembre) en ambos años. En octubre, se observó una reducción en la radiación, principalmente en el año 2; mientras que durante noviembre y diciembre los valores medios mensuales superaron al histórico en ambos años (Figura 5).

La fecha de antesis (DC65) de los distintos genotipos fue relativamente similar, siendo el 06/11/2014 \pm 2 días el primer año y el segundo año el 13/11/2015 \pm 2 días, lo

cual redundó en duraciones de la fase siembra-antesis de 92 y 101 días en promedio para el año 1 y el año 2, respectivamente.

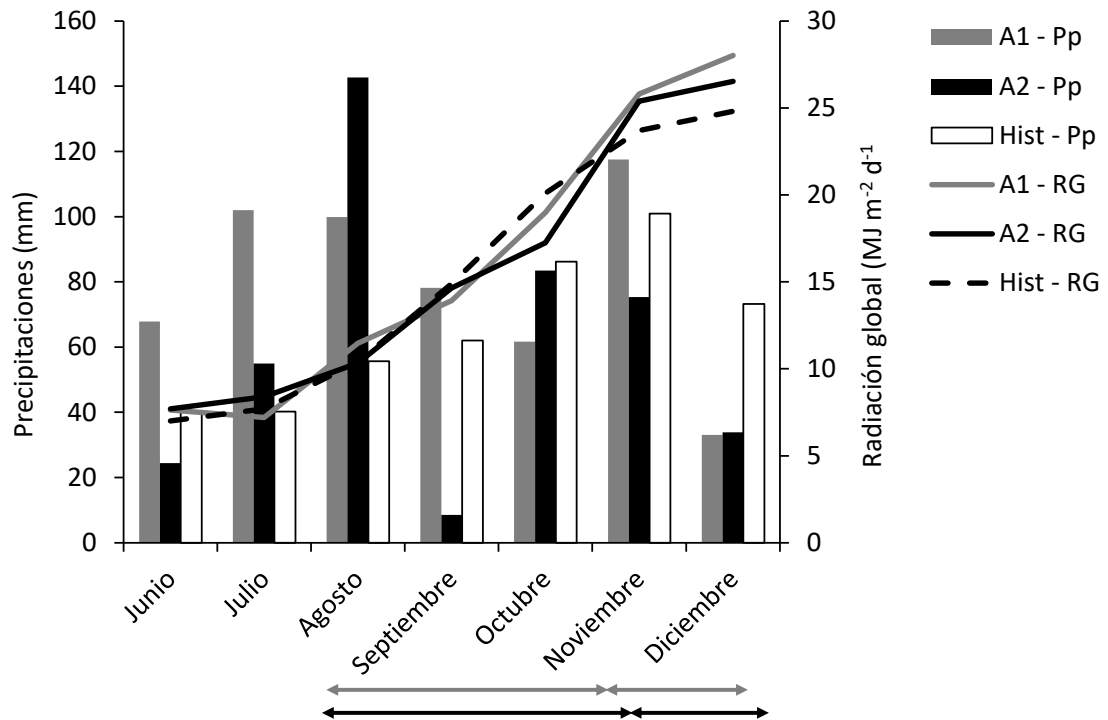


Figura 5. Precipitaciones mensuales (Pp) y radiación global (RG) entre los meses de junio y diciembre para el Año 1 (A1), el Año 2 (A2) y promedios históricos para el período 1994-2016 (Estación Azul Centro - FA). Las líneas con flechas en el eje de las abscisas indican la duración de las fases siembra-antesis y antesis-madurez para cada año (A1: gris, A2: negro). Datos tomados del Centro Regional de Agrometeorología, FA-UNCPBA.

2.5.2 Rendimiento en grano y sus componentes

El $REND_T$ en el año 1 fue un 7% superior respecto al año 2 (673 vs. 629 g m⁻²). A su vez, el efecto genotípico dependió del año (Cuadro 3). En el año 1 METE (GC1), B501 (GC3) y LEON (GC3) superaron a la media del experimento; mientras que en el año 2 lo hicieron RAYO (GC1), B501, AREX (GC3) y LEON (Figura 6).

Cuadro 3: Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para el rendimiento en grano ($REND_T$), el número de granos por m^2 (NG_T), la biomasa aérea total (BAT_T) y el índice de cosecha (IC_T) de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

F.V.	$REND_T$		NG_T		BAT_T		IC_T	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
A	0,0493	8,2	0,9696	0,0	0,0347	16,6	0,1102	2,5
G	0,0021	51,8	0,9329	3,7	0,0654	40,2	<0,0001	75
A*G	0,0437	26,3	0,002	80,6	0,0936	35,7	0,0456	12,3

A: año, G: genotipo.

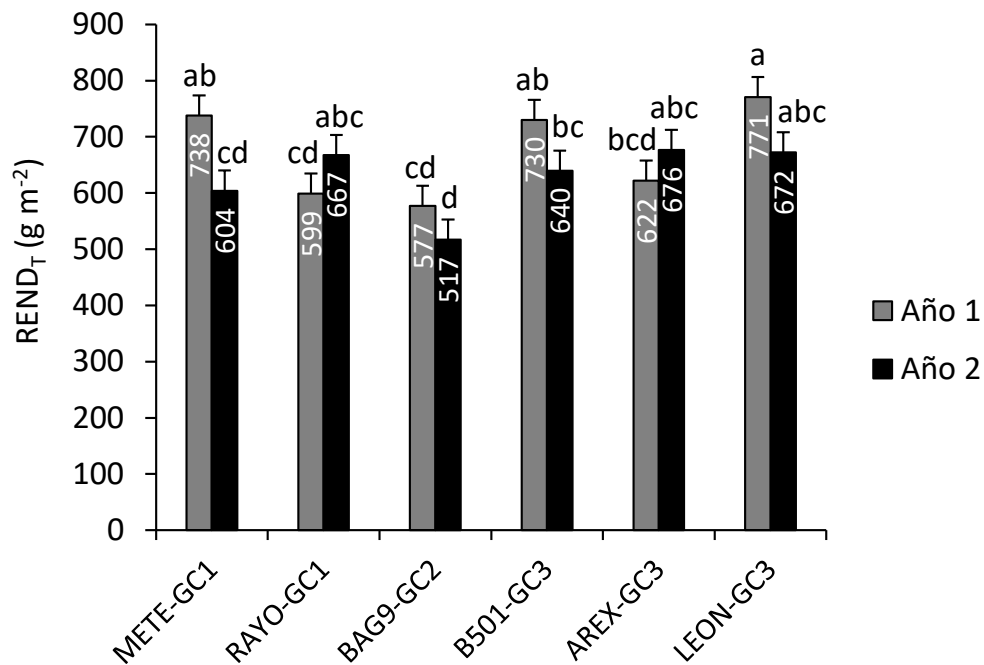


Figura 6. Rendimiento en grano de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino, $REND_T$) para cada genotipo de trigo pan en el año 1 y el año 2. Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

La interacción A*G fue la única FV significativa para el NG_T (Cuadro 3). Este componente numérico explicó el 44% de la variación en el $REND_T$ asociada a los efectos del año y del genotipo (Figura 7 a), mientras que el PG_T explicó el 31% de dicha variación (Figura 7 b). A su vez, la relación entre el PG_T y el NG_T no fue significativa ($R^2=0,06$; $p=0,1459$).

Si bien el año resultó la única FV significativa para la BAT_T (Cuadro 3), esta variable explicó el 70% de la variación en el $REND_T$ (Figura 7 c). Por su parte, la interacción A*G fue significativa para el IC_T (Cuadro 3), aunque el $REND_T$ no se asoció significativamente con dicha variable (Figura 7 d).

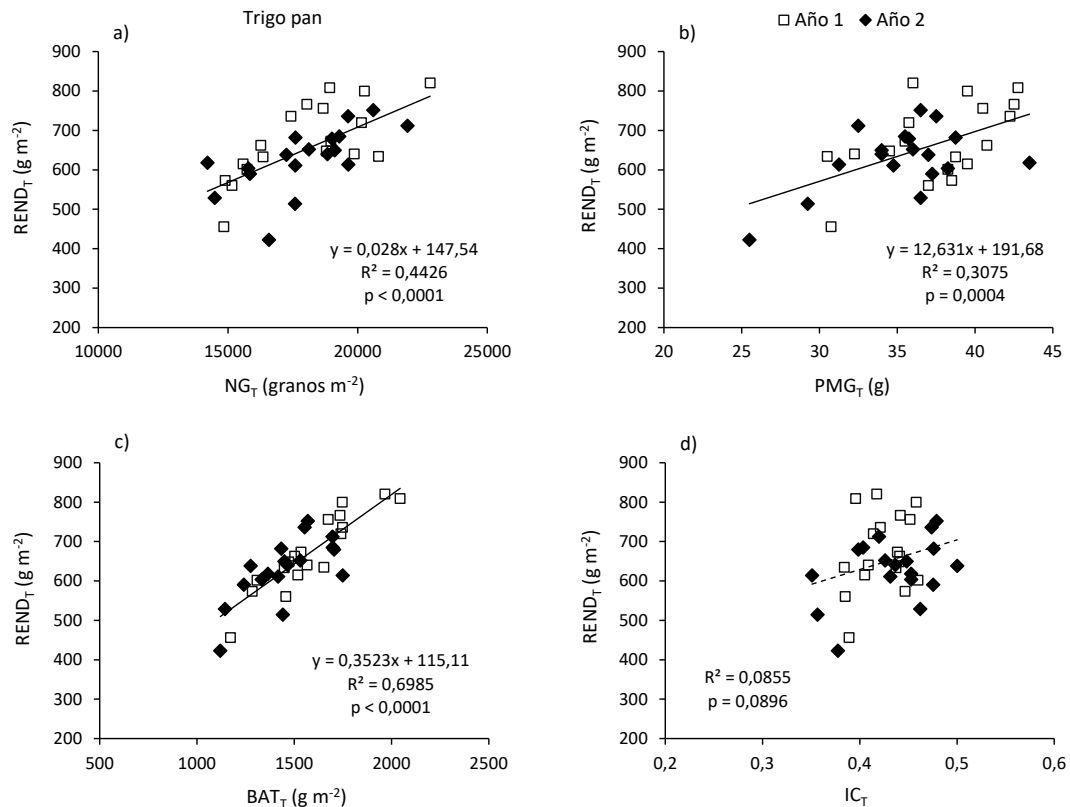


Figura 7. Relaciones entre rendimiento en grano ($REND_T$) y: a) número de granos m^{-2} (NG_T), b) peso de mil granos (PMG_T), c) biomasa aérea total (BAT_T), d) índice de cosecha (IC_T); para los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino) de todos los genotipos en el año 1 y el año 2. Cada punto corresponde a una repetición.

2.5.3 Efectividad de los tratamientos de fuente/destino y respuestas del peso unitario del grano y de la proteína

El tratamiento de FD resultó la principal FV para la relación FD, mientras que la interacción A*G resultó significativa, pero con un reducido %SCE (Cuadro 4 a). De esta manera, el tratamiento So redujo un 57% la relación FD en promedio respecto al T,

mientras que el R y el D produjeron incrementos significativos del 13% y 20%, respectivamente (Cuadro 4 b). Con respecto al NG/vástago, el tratamiento de FD resultó la única FV significativa (Cuadro 4 a). Así, el tratamiento D redujo un 32% el NG/vástago en promedio respecto al T, mientras que el So provocó una merma del 18% (Cuadro 4 b).

Cuadro 4. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para la relación fuente/destino (FD) y el número de granos por vástago (NG/vástago). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE. b) Relación FD y NG/vástago para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) (promedio de todos los genotipos en 2 años). Valores resaltados indican diferencias significativas respecto al T.

a)	F.V.	Relación FD (mg grano ⁻¹)		NG/vástago	
		valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
	A	0,6226	0,1	0,6214	0,1
	G	0,1913	11,0	0,056	8,3
	FD	<0,0001	59,9	<0,0001	64,5
	A*G	0,0003	6,0	0,1524	3,6
	A*FD	0,1083	1,4	0,3094	1,6
	G*FD	0,3374	3,9	0,0999	10,2
	A*G*FD	0,8807	2,0	0,7069	5,0
b)	T	32,37	b	35,7	a
	So	13,82	c	29,26	b
	R	36,48	a	34,73	a
	D	38,96	a	24,21	c

A: año, G: genotipo, FD: tratamiento de fuente/destino.

El PG para todos los tratamientos de FD en ambos años fluctuó entre 18,8 y 47 mg, con una media de 35,4 mg y un CV general de 20,9%. El tratamiento de FD resultó la principal FV para el PG, aunque se detectaron interacciones dobles significativas (Cuadro 5). De esta manera, la respuesta promedio del PG al tratamiento So difirió entre años (A1: -36%; A2: -31%). A su vez, el PG respondió positivamente a incrementos de FD por desespiguillado (D) y raleo (R) en ambos años, aunque la magnitud del efecto de cada tratamiento dependió del año (Figura 8). Con respecto a la interacción G*FD, el tratamiento So (que disminuyó un 75% la radiación incidente durante el llenado) redujo

significativamente el PG en los seis genotipos de trigo pan evaluados, difiriendo la magnitud de las respuestas entre 28 y 40%. Por otro lado, los tratamientos R y D incrementaron significativamente el PG en la mayoría de los genotipos, con respuestas que variaron entre 9 y 23% (Cuadro 6), excepto en el cultivar METE (GC1). A su vez, no se observaron agrupamientos por GC en la magnitud de las respuestas. Si bien la interacción A*G*FD no fue significativa, en el Anexo al documento de tesis (Cuadro A.1) pueden consultarse las medias para cada combinación de tratamientos.

Cuadro 5. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) para el peso unitario del grano (PG), la concentración de proteína (%Pro) y el contenido de proteína por grano (PRO/grano). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

F.V.	PG		PRO/grano		%Pro	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	p-valor	%SC
A	0,6553	0,0	0,0455	0,2	0,0039	0,9
G	<0,0001	9,4	<0,0001	33,8	<0,0001	38,8
FD	<0,0001	83,2	<0,0001	53,7	<0,0001	50,0
A*G	<0,0001	2,2	<0,0001	2,3	0,1901	0,8
A*FD	<0,0001	1,7	<0,0001	3,0	0,033	0,9
G*FD	<0,0001	2,0	<0,0001	3,8	0,0012	4,2
A*G*FD	0,0738	0,8	0,0179	1,9	0,0085	3,4

A: año, G: genotipo, FD: tratamiento de fuente/destino.

Cuadro 6: Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo (promedio de 2 años). Grupo de calidad (GC). (%) cambio porcentual relativo al T. Valores resaltados indican diferencias significativas respecto al T.

Genotipo	GC	PG (mg)							
		T	So	%	R	%	D	%	
METE	1	37,7	25,0	-34	39,2	+4	39,4	+4	
RAYO	1	36,1	26,1	-28	40,5	+12	40,4	+12	
BAG9	2	29,9	20,9	-30	34,9	+17	36,8	+23	
B501	3	38,1	26,0	-32	41,4	+9	42,3	+11	
AREX	3	37,2	24,1	-35	41,4	+11	42,2	+13	
LEON	3	39,1	23,5	-40	42,8	+9	44,0	+13	

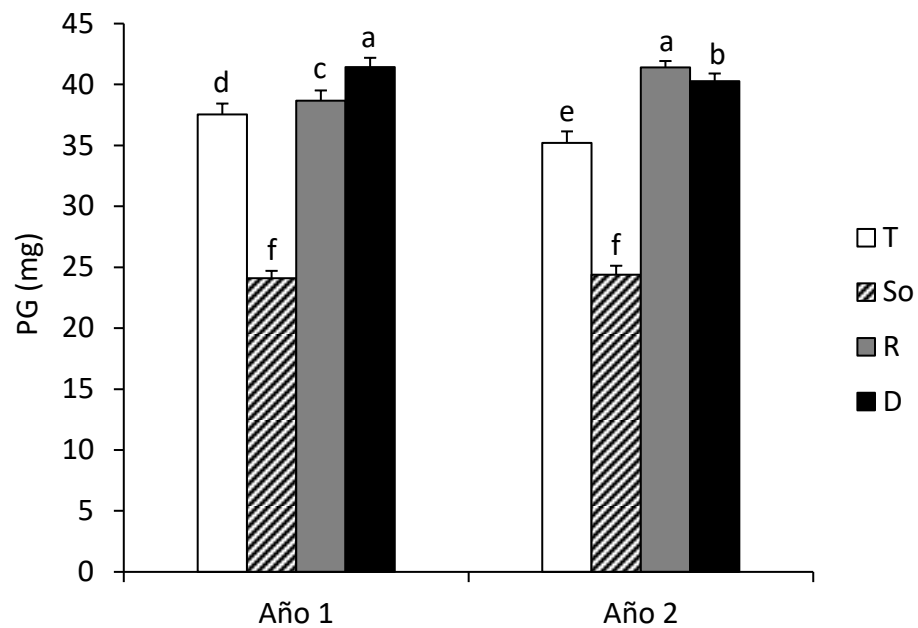


Figura 8. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) promedio de todos los genotipos de trigo pan en cada año. Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

El PRO/grano varió entre 3,2 y 7,7 mg, con una media de 5,4 mg y un CV general de 20,5%. El tratamiento de FD y el genotipo resultaron las principales FV para el PRO/grano, aunque la interacción A*G*FD resultó significativa (Cuadro 5). Así, el tratamiento D incrementó significativamente el PRO/grano en todas las combinaciones de año y genotipo, mientras que el R aumentó dicha variable en todos los genotipos sólo en el año 2. Por su parte, el tratamiento So redujo significativamente el PRO/grano en el 58% de los casos, mientras que los restantes mostraron estabilidad respecto al T (Cuadro 7).

Cuadro 7. Contenido de proteína por grano (PRO/grano) y concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Grupo de calidad (GC). Valores resaltados indican diferencias significativas respecto al T.

Genotipo	GC	Año	PRO/grano (mg)				%Pro (%)			
			T	So	R	D	T	So	R	D
METE	1	1	5,6	4,3	6,2	6,5	13,6	17,0	14,3	14,8
		2	6,3	5,0	7,1	7,1	13,7	15,6	14,8	15,1
RAYO	1	1	5,9	4,8	6,3	7,5	13,3	15,4	13,5	15,7
		2	5,2	5,0	6,5	6,7	13,3	17,4	13,9	14,7
BAG9	2	1	3,7	3,6	3,8	4,9	10,4	14,5	10,1	11,2
		2	3,8	3,5	5,0	4,8	11,5	15,2	11,5	11,5
B501	3	1	5,3	4,4	5,6	6,4	11,5	14,6	11,9	13,2
		2	5,0	4,5	5,9	6,2	11,9	15,0	12,1	12,5
AREX	3	1	4,8	3,7	5,4	6,9	11,1	13,9	12,0	13,8
		2	5,0	4,4	6,0	6,1	11,6	15,3	12,0	12,9
LEON	3	1	5,6	4,1	5,2	6,8	11,5	14,3	10,7	12,8
		2	4,7	3,7	6,0	6,6	11,3	14,3	12,0	13,4

El %Pro para todos los tratamientos de FD de los genotipos evaluados en ambos años fluctuó entre 9,8 y 18,4%, con una media de 13,3% y un CV general de 13,6%. El tratamiento de FD y el genotipo resultaron las principales FV para el %Pro, aunque la interacción A*G*FD resultó significativa (Cuadro 5). El tratamiento So incrementó significativamente el %Pro en todas las combinaciones de año y genotipo. A su vez, el tratamiento R no modificó el %Pro en ningún caso, mientras que el D aumentó dicho parámetro en el 67% de los casos (Cuadro 7). Por otro lado, el promedio de %Pro fue mayor para el año 2 respecto al año 1 (13,44 vs. 13,12).

2.5.4 Diferencias genotípicas en las respuestas del peso unitario del grano a los cambios en la relación fuente/destino

Los términos de la función lineal para la relación entre el PG y la relación FD relativos no difirieron significativamente entre años ($p_b=0,8539$; $p_a=0,8564$). Sin

embargo, la relación entre dichas variables presentó un mejor ajuste con modelos de regresión lineal para cada genotipo por separado respecto al modelo de respuesta general de todos los genotipos ($p=0,0025$), siendo las regresiones significativas en todos los casos. Así, el valor de b para la relación entre el PG y la relación FD relativos mostró diferencias significativas entre genotipos ($p_b=0,0010$) (Figura 9). Vale destacar que, el cultivar METE (GC1) mostró el menor valor de b , mientras que BAG9 (GC2) mostró el mayor valor, más cercano a la relación 1:1. Los cultivares restantes, pertenecientes al GC1 y al GC3, mostraron comportamientos intermedios.

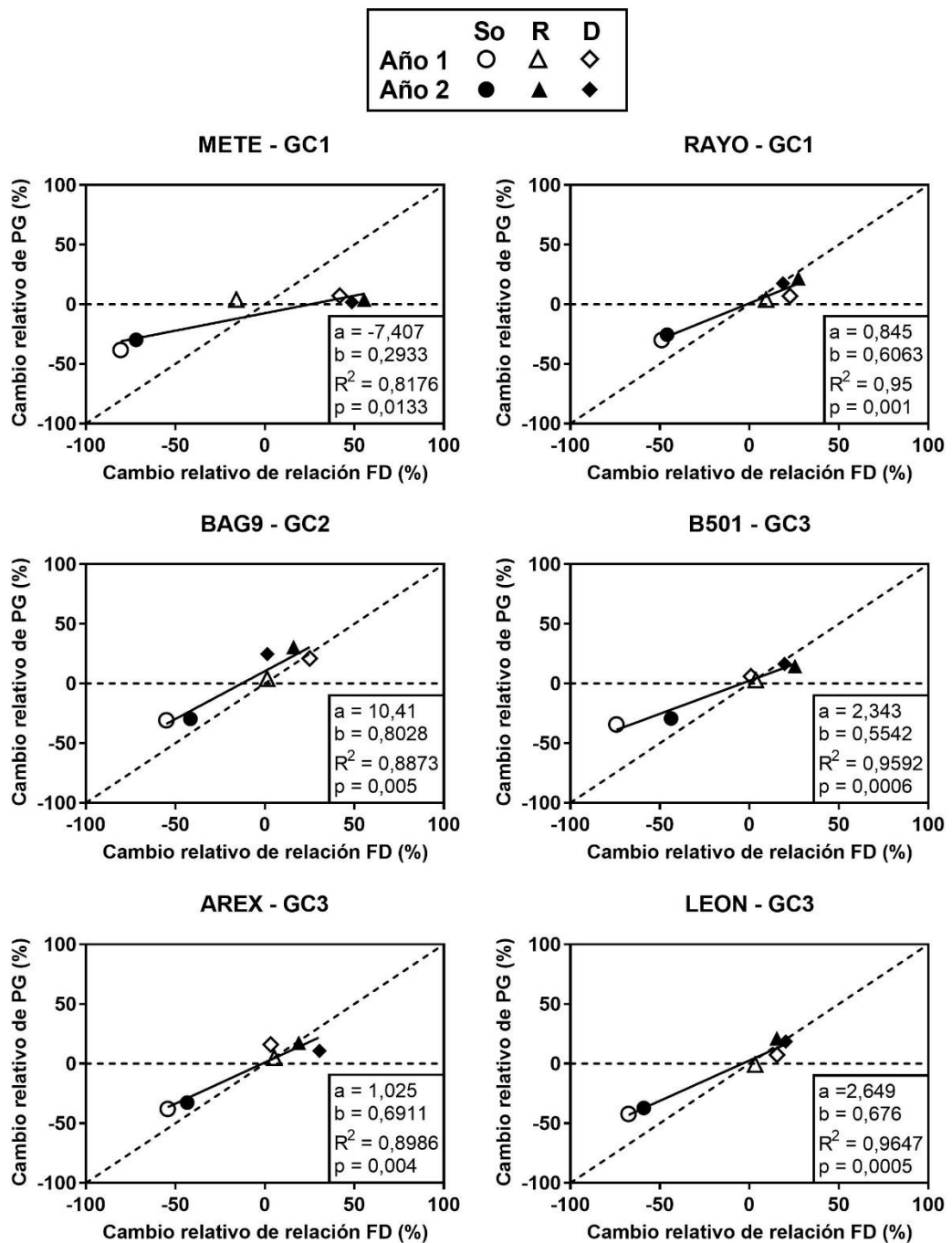


Figura 9. Relaciones entre los cambios relativos al testigo del peso unitario del grano (PG) y de la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. a: ordenada al origen, b: pendiente. Las líneas discontinuas representan las pendientes teóricas de 1 (limitación total por fuente) y 0 (limitación total por destinos) (Borrás et al., 2004). So: sombrote, R: raleo, D: desespiguillado. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

2.5.5 Diferencias genotípicas en las respuestas del contenido de proteína por grano a los cambios en la relación fuente/destino

Los términos de la función lineal para la relación entre el PRO/grano y la relación FD no mostraron diferencias significativas entre años ($p_b=0,7357$; $p_a=0,7689$). No obstante, la relación entre dichas variables presentó un mejor ajuste para cada genotipo por separado respecto al modelo de respuesta general ($p<0,0001$), siendo las regresiones significativas para todos los genotipos, excepto para BAG9 (GC2). A su vez, los valores de b para la relación entre el PRO/grano y la relación FD no difirieron significativamente entre los genotipos restantes ($p_b=0,9676$), mientras que los valores de a mostraron diferencias significativas ($p_a<0,0001$) (Figura 10). Así, el cultivar METE (GC1) presentó el máximo valor de a, seguido de RAYO (GC1) y de B501 (GC3).

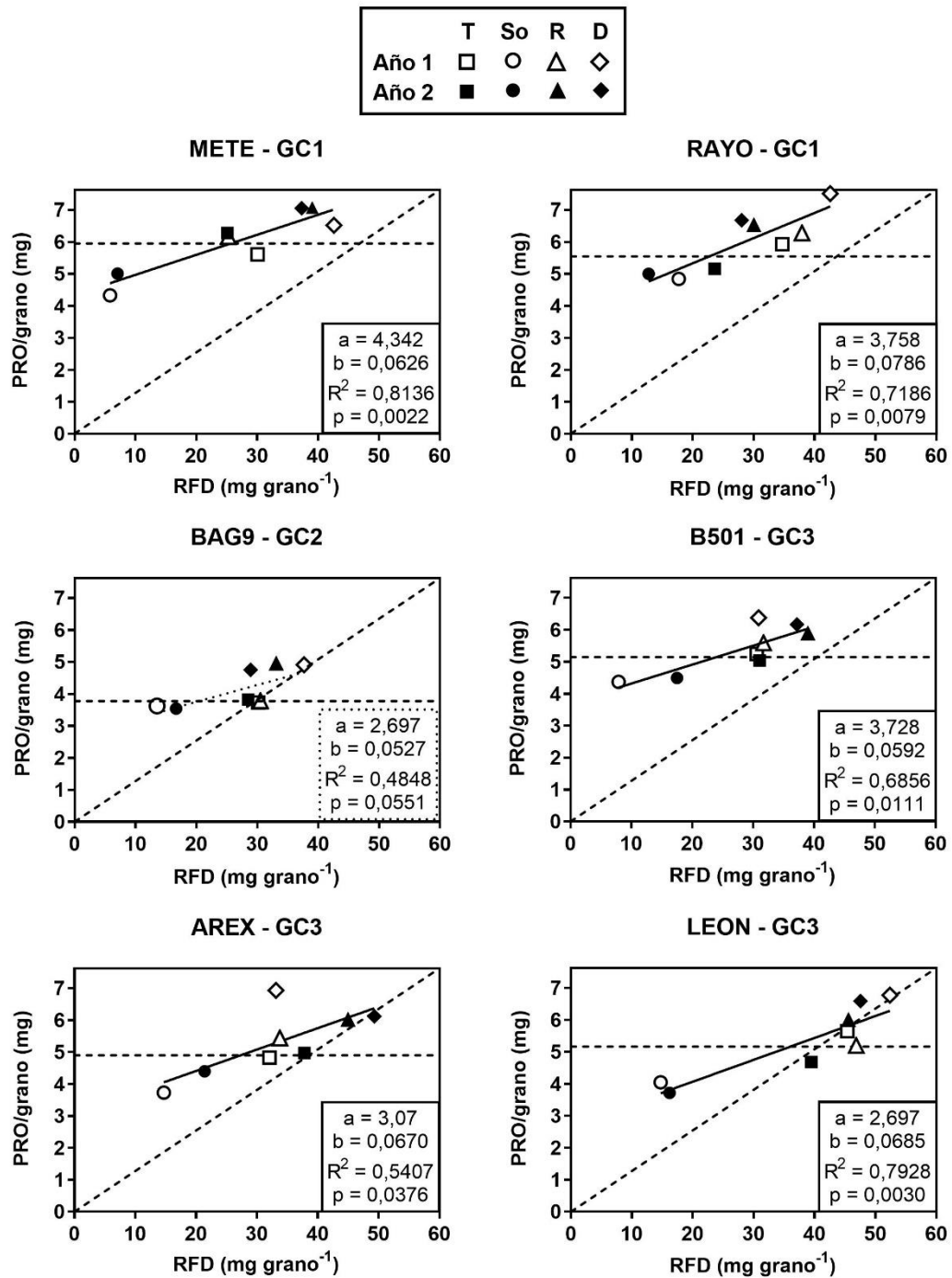


Figura 10. Relaciones entre el contenido de proteína por grano (PRO/grano) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. a: ordenada al origen, b: pendiente. La línea discontinua diagonal representa la relación para un PRO/grano correspondiente a un peso unitario del grano con limitación total por fuente que mantiene una concentración de proteína constante de 11 % sobre base 13,5% de humedad (relación 7,9:1) y la horizontal indica el PRO/grano promedio de los tratamientos testigo. T: testigo, So: sombreado, R: raleo, D: desespiguillado. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

2.5.6 Diferencias genóticas en las respuestas de la concentración de proteína a los cambios en la relación fuente/destino

Los términos de la función lineal para la relación entre el %Pro y la relación FD no mostraron diferencias significativas entre años ($p_b=0,6348$; $p_a=0,3883$). Sin embargo, la relación entre dichas variables presentó un mejor ajuste para cada genotipo por separado respecto al modelo de respuesta general ($p=0,0003$), siendo las regresiones significativas sólo para los genotipos BAG9 (GC2) y B501 (GC3) (Figura 11). A su vez, los valores de b ($p_b=0,1023$) y de a ($p_a=0,0759$) para la relación entre el %Pro y la relación FD no difirieron significativamente entre estos genotipos.

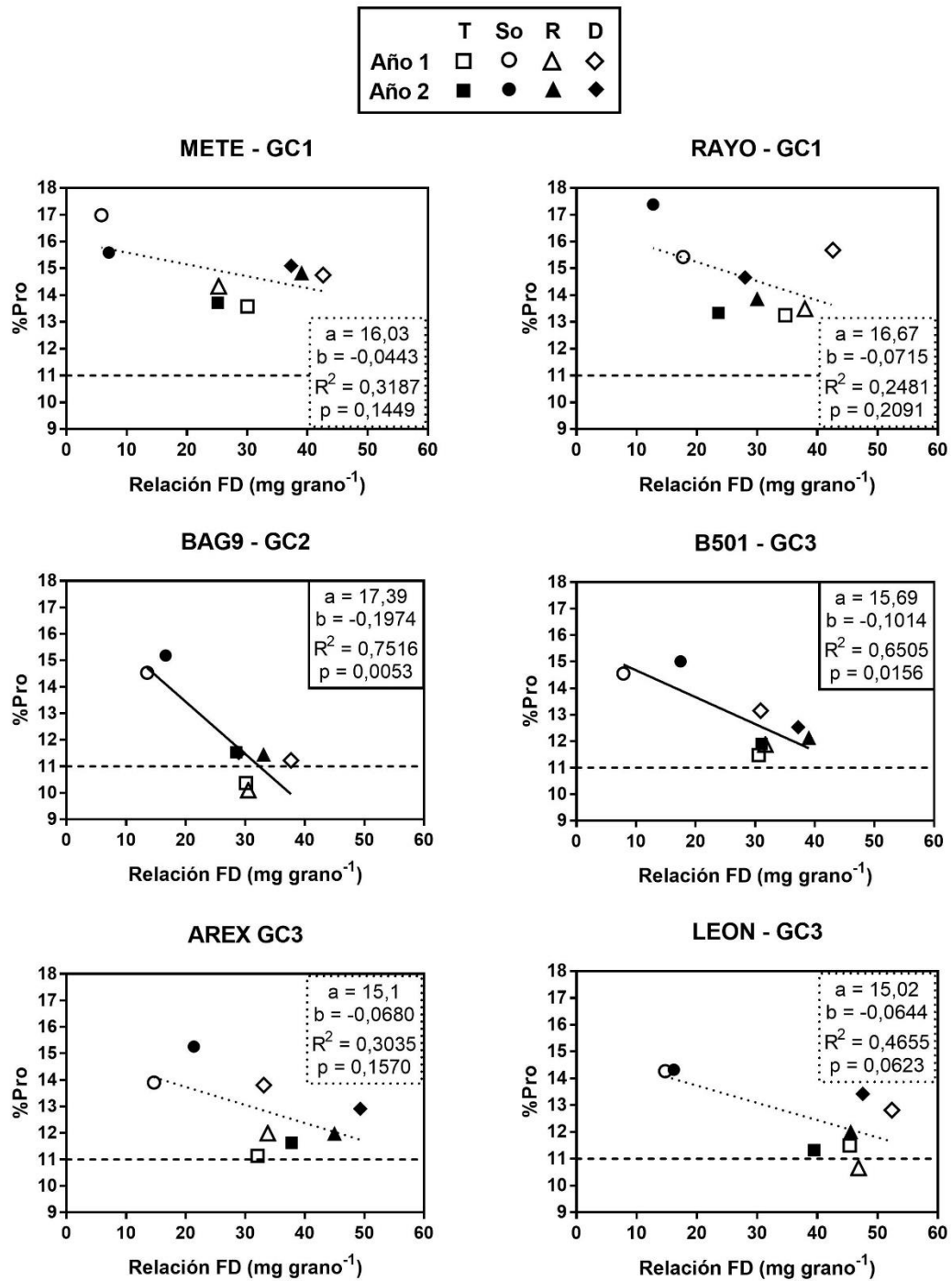


Figura 11. Relaciones entre la concentración de proteína (%Pro) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. a: ordenada al origen, b: pendiente. La línea discontinua indica un valor constante de %Pro de 11%. T: testigo, So: sombreado, R: raleo, D: desespiguillado. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

2.6 Discusión

La fenología de los genotipos fue relativamente similar, con fechas de antesis concentradas en un lapso de alrededor de 4 días, lo cual favorece el análisis comparativo de las respuestas estudiadas. Por otro lado, se encontró una mayor duración de la etapa siembra-antesis en el año 2 respecto al año 1 (101 vs. 92 días), producto de un retraso de 7 días en la fecha promedio de antesis. Esto pudo deberse al descenso en las temperaturas durante el mes de octubre en el año 2 (Figura 4), lo cual reduce la tasa de desarrollo y consecuentemente incrementa la duración de la etapa (Slafer et al., 2003).

En condiciones experimentales, el promedio de $REND_T$ en el año 1 fue un 83% superior al promedio para el partido de Azul en la misma campaña (673 vs. 368 g m⁻²), mientras que en el año 2 fue un 54% superior (629 vs. 409 g m⁻²). Esto evidencia, en parte, el efecto de la intensificación en el planteo productivo de secano realizado en la Chacra Experimental, relacionado principalmente con el manejo sanitario y la fertilización. Sin embargo, los promedios de productividad del partido incluyen lotes con limitaciones que no pueden mejorarse con prácticas de manejo convencionales (e.g. suelos someros, alcalinidad, erosión, etc.), como así también inadecuado manejo agronómico en cuanto a fechas de siembra, control de malezas, calidad de semilla y densidad, nutrición mineral, control de enfermedades, etc. En cambio, al comparar los rendimientos alcanzados en esta tesis (promedio de 6 genotipos) con los promedios de los genotipos de ciclo corto-intermedio y corto (33 genotipos en 2014/15 y 35 en 2015/16) de los ensayos con fungicida pertenecientes a la Red de Ensayos Comparativos de Variedades de Trigo (RET) ubicados en Balcarce (subregión IV), las brechas porcentuales de rendimiento fueron menores (2014/15: 673 vs. 470 g m⁻², +43%; 2015/16: 629 vs. 518 g m⁻², +21%).

Por otro lado, los menores $REND_T$ alcanzados en el año 2 pudieron deberse, en parte, al volumen y distribución de las precipitaciones, ya que en agosto (implantación) se concentró el 41% del total acumulado durante el ciclo (Figura 5). En esta etapa la demanda hídrica y nutricional es reducida debido a la baja tasa de crecimiento del cultivo. Esta excesiva concentración de lluvias al inicio del ciclo puede provocar la pérdida de nutrientes por lixiviación, coincidiendo con lo reportado por Lerner et al. (2013) para la zona. Esto se suma a la menor radiación global registrada en octubre del año 2 (Figura 5), que disminuyó el cociente fototermal durante el período crítico de determinación del número de granos por m^2 y consecuentemente redujo el rendimiento en grano (Slafer et al., 2003; Lázaro y Abbate, 2012). Variaciones en la nubosidad, polución y lluvias generan cambios en la cantidad de radiación solar que incide sobre los cultivos. Tendencias de largo plazo del fenómeno “atenuación solar” (*solar dimming*) se han cuantificado para Sudamérica, en el rango de $0,59 W m^{-2} año^{-1}$ durante el periodo 1960-1990 (Stanhill y Cohen, 2001).

El rango de $REND_T$ observado para los trigos evaluados fluctuó entre 423 y 821 $g m^{-2}$ entre años y genotipos. Por lo tanto, sólo en algunos pocos casos se superó el umbral de $800 g m^{-2}$, reportado por Alonso et al. (2018) a partir del cual es más factible observar en genotipos modernos algún grado de limitación por fuente. Por otro lado, los genotipos que superaron a la media de $REND_T$ en cada año no se asociaron al GC (Figura 6). Esta ausencia de agrupamientos por GC cuando se evalúa el rendimiento en grano concuerda con lo reportado por Arata et al. (2017) en 24 genotipos modernos de trigo pan y por Abbate (2015) para un grupo mayor de genotipos argentinos; pudiéndose así combinar buen rendimiento y buena calidad al momento de elegir un genotipo para su siembra.

Si bien el número de granos por unidad de superficie es el componente que mejor explica la variación en el rendimiento debida a efectos ambientales y de manejo (Fischer, 2011), esta relación puede no cumplirse en algunos casos donde la variación se debe a efectos genotípicos (Abbate et al., 1998). En los experimentos de esta tesis, se observó que tanto el NG_T como el PG_T explicaron proporciones significativas de la variación del $REND_T$ asociada a los efectos del año y del genotipo (Figura 7), sin detectar efectos de compensación entre ambos componentes numéricos. Esto difiere de lo observado por Terrile et al. (2017) en tres genotipos argentinos de trigo pan seleccionados por su fertilidad de la espiga contrastante (González et al., 2011), en los cuáles el rendimiento se asoció sólo con el número de granos por m^2 , ya que se detectaron compensaciones (*trade off*) entre PG y fertilidad de la espiga en los genotipos evaluados. Cabe destacar que ninguno de los genotipos evaluados por Terrile et al. (2017) pertenecía al grupo de trigos correctores (GC1), siendo Baguette Premium 11 (GC2) y Baguette 19 (GC3) los de alta fertilidad y BioINTA 2002 (GC2) el de baja fertilidad. Por otro lado, la acumulación de biomasa durante el ciclo explicó gran parte de la variación en el $REND_T$ de los genotipos evaluados en esta tesis, pero no su partición a granos, lo cual es esperable dada la elevada interacción año x genotipo (Figura 7).

Los tratamientos de FD fueron efectivos ya que todos alteraron significativamente la relación FD (Cuadro 4). Sin embargo, el tratamiento D redujo significativamente el $NG/vástago$, aunque no en la magnitud esperada (32% vs. 50%); mientras que, como se preveía, el R no afectó dicha variable. Además, el tratamiento So redujo levemente, aunque en forma significativa, el $NG/vástago$. Esto puede ser explicado por la metodología adoptada debido a que, al momento de aplicación de los tratamientos (7 días después de DC65), algunos vástagos de menor jerarquía pudieron no haber definido su

número final de granos. Se debe considerar también que, los granos con menor jerarquía dentro de la espiga pudieron haber abortado debido al estrés generado por el tratamiento So y/o compensado el NG/vástago en el D. Por lo tanto, el análisis de las variables mediante su asociación con la relación FD mejora la precisión del estudio.

Respecto al efecto de los tratamientos de FD en posfloración sobre el PG, se observó que, tanto el año como el genotipo modificaron significativamente las respuestas (interacciones dobles), en forma similar a lo observado por González et al. (2014) en trigos argentinos modernos de alto rendimiento con diferente eficiencia de fructificación de la espiga. La Figura 9 (relación entre los cambios relativos al tratamiento T del PG y de la relación FD) demuestra que ninguno de los genotipos sufrió una completa limitación por fuente durante el llenado de granos (Borrás et al., 2004). Sin embargo, los diferentes valores de las pendientes para dicha relación funcional mostraron diferentes grados de co-limitación por fuente y destinos. En los extremos se pueden identificar al cultivar METE del GC1 ($b=0,2933$) con mayor grado de limitación por destinos y al cultivar BAG9 del GC2 ($b=0,8028$) con mayor grado de limitación por fuente, mientras que los cultivares restantes mostraron comportamientos intermedios. De esta manera, algunos genotipos fueron más susceptibles al estrés por baja radiación (BAG9, AREX, LEON), mostrando respuestas similares a la del cultivo de maíz (Borrás et al., 2004; Gambín y Borrás, 2010).

Los rangos de respuestas observados en el PG fueron similares a los registrados por Serrago et al. (2013) al aplicar un sombreo que filtró el 75% de la radiación durante el llenado efectivo de los granos (-15 a -45%) y un recorte de espigas que redujo un 45% el NG (+10 a +20%) en un trigo adaptado al NE de España, cuyos tratamientos control rindieron entre 542 y 958 g m⁻². Coincidentemente, González et al. (2014) reportaron

variaciones del PG que oscilaron entre 0 y +25% ante incrementos en la relación FD por desespiguillado para genotipos argentinos de ciclo corto en ensayos con riego complementario, aunque en este caso la interacción año x genotipo x FD (espiga recortada) fue significativa. Los rendimientos alcanzados por los tratamientos control en este último trabajo variaron en un rango de 300 a 700 g m⁻² (González et al., 2011). A su vez, en ensayos realizados en la Subregión IV, se han reportado casos de limitación por fuente en trigos de alto potencial que alcanzaron niveles de rendimiento superiores a los de esta tesis (Abbate et al., 2005; Alonso et al., 2018). En ensayos conducidos en Balcarce, se observaron incrementos del grado de limitación por fuente (i.e. 100 - DSL, DSL: degree of sink limitation) del 5% al 12%, en promedio, bajo condiciones de secano respecto a cultivos regados (Cantarero et al., 2016). Por su parte, Collin et al. (2018) encontraron un aumento relativo máximo del 33% en el PG al remover la mitad superior de las espigas a los 13 días después de antesis, en seis genotipos derivados de una población de doble-haploides contrastantes en rendimiento potencial y tolerancia a mancha por *Septoria tritici*. Por otro lado, en estudios previos más lejanos en el tiempo, se han reportado menores y/o nulas respuestas del PG ante cambios en la relación FD en posfloración (Slafer y Savin, 1994; Borrás et al., 2004; Calderini et al., 2006). Estos antecedentes evidencian que, se observaría una tendencia hacia incrementos en el grado de limitación por fuente durante el llenado de granos (co-limitación por fuente y destinos) según la época de liberación al mercado de los genotipos, lo que podría estar causado por un incremento en el potencial de rendimiento de los cultivares más modernos.

Este posible incremento en el grado de co-limitación por fuente y destinos durante el llenado en genotipos modernos fue señalado en ensayos donde se modificó la relación FD (defoliación total y desespiguillado del 50% a los 10 días posantesis) en tres grupos

de cultivares argentinos: antiguos (liberados al mercado previo a 1940), intermedios (1941-1998) y modernos (posteriores a 1999). Las respuestas del PG fueron cercanas al 20% tanto en los tratamientos de incremento como de disminución de la relación FD en los genotipos modernos, con variaciones menores en los cultivares intermedios (menor al 15%) y mucho menores aún en los antiguos (menor al 10%) (Lo Valvo, 2017; Abeledo et al., 2018).

La reducción en la disponibilidad de asimilados incrementó significativamente el %Pro en todos los genotipos en ambos años (Cuadro 7). A su vez, los rendimientos de los genotipos de mayor calidad panadera (GC1) fueron relativamente similares al resto de los evaluados en esta tesis, bajo condiciones de suficiencia de nutrientes (Figura 6), por lo que la diferencia de costo energético para la síntesis de proteína adicional en el primer grupo de genotipos resultaría poco relevante en términos de productividad. En trigo, está bien documentado que la traslocación de reservas desde el tallo y la fotosíntesis de la espiga (que permanece verde durante la mayor parte del tiempo posfloración y senesce tardíamente) son fuentes alternativas de carbono que amortiguan (e incluso anulan) la limitación por fuente. En este sentido, caracteres genéticos y ambientales, como la senescencia de la hoja bandera (Nehe et al., 2018), y prácticas de manejo, como la fertilización con nutrientes deficientes que mejoran la actividad fotosintética y la traslocación en posfloración, permiten aminorar los efectos del sombreado sobre el rendimiento de trigo (Wang et al., 2020). Dado que la relación entre síntesis de reservas carbonadas y nitrogenadas en el grano, estarían reguladas por la senescencia foliar (Wei et al., 2018), Triboi et al. (2006) proponen como desafío para el mejoramiento futuro del trigo un aumento en la acumulación de N sin disminuir la acumulación de carbono (C), basando su factibilidad en que los procesos que contribuyen a la deposición de almidón

y proteína en el grano son realizados por vías metabólicas relativamente independientes y, *a priori*, podrían mejorarse en forma separada.

Sumado a lo anterior, los niveles de %Pro alcanzados en los tratamientos testigo evidencian la elevada disponibilidad de nutrientes debida al manejo de la fertilización, para las condiciones de estos experimentos. Por su parte, el incremento de la relación FD debida a una reducción de la competencia entre plantas (R) no modificó significativamente el %Pro en ningún genotipo, mientras que la reducción del número de destinos (D) incrementó el %Pro sólo en algunos casos (Cuadro 10), lo cual sugiere que estos tratamientos aumentaron la fuente de N por grano. En este sentido, Martre et al. (2003) y Triboi et al. (2006) confirman que la síntesis de almidón en los granos es más limitante que la síntesis proteica, debido a que la reducción del número de destinos, ya sea por un déficit hídrico temprano o por recorte de las espigas, muestra una mejor compensación del almacenamiento de N que del C. Por lo tanto, existiría una variabilidad genética potencialmente mayor en las fuentes de N que de C (Bancal, 2009; Nehe et al., 2018; Liu et al., 2020) y su coordinación permitiría mejorar el rendimiento y la calidad conjuntamente (Huang et al., 2020). Esto debería complementarse con una mayor eficiencia de recuperación del fertilizante nitrogenado para asegurar una agricultura sostenible de bajo impacto ambiental (Guarda et al., 2004).

El PRO/grano aumentó linealmente ante incrementos en la relación FD, coincidiendo con el modelo general planteado por Jenner et al. (1991). A diferencia de lo observado para PG, los genotipos mostraron similares variaciones del PRO/grano, dado que las pendientes de las relaciones entre estas variables no difirieron significativamente (Figura 10). Dado que la estabilidad fue similar pero sí difirió significativamente la ordenada al origen, el cultivar METE (GC1) mostró una mayor

capacidad de acumular proteína en el grano para una determinada relación FD. Resulta interesante que el comportamiento del PRO/grano para el cultivar B501 (GC3) fue similar al de RAYO (GC1), y superior al de los demás cultivares del GC2 y GC3.

Finalmente, el %Pro decreció en forma lineal al aumentar la relación FD sólo en los cultivares BAG9 (GC2) y B501 (GC3) (Figura 11). Para los genotipos restantes, de calidad panadera contrastante (GC1 y GC3), la relación FD tuvo una menor influencia en la determinación del %Pro. Considerando las dinámicas diferenciales de acumulación de C y N en el grano (Halvorson et al., 1976; Stone y Savin, 1994; Uhart, 1998; Triboi y Triboi-Blondel, 2002), para las condiciones de este estudio donde se estudió el %Pro cómo el resultante del PG y el PRO/grano, las distintas respuestas de esta variable de calidad comercial se relacionaron con diferencias genotípicas en la estabilidad del PG frente a variaciones en la relación FD durante el llenado de granos.

2.7 Conclusiones

Hipótesis puesta a prueba: 1) Las variaciones (cuantificadas por las pendientes de funciones lineales) del PG, del PRO/grano y del %Pro asociadas a la disponibilidad de asimilados en posfloración son de diferente magnitud entre genotipos de trigo pan de mayor calidad panadera (i.e. GC1) y genotipos de menor calidad (i.e. GC2 y GC3).

En base a los resultados encontrados se refutó la **hipótesis 1**, concluyendo que las variaciones (cuantificadas por las pendientes de las funciones lineales) del PG ante cambios en la relación FD difirieron entre genotipos, incluso dentro del mismo GC; mientras que la estabilidad del PRO/grano no difirió significativamente. Uno de los genotipos de trigo pan de buena calidad (METE del GC1) mostró mayor estabilidad del

PG frente a variaciones en el balance FD en posfloración y una mayor capacidad para acumular proteína en el grano (mayor valor de ordenada al origen para PRO/grano). Se observó una disminución lineal del %Pro al aumentar la relación FD sólo en dos genotipos, uno del GC2 (BAG9) y otro del GC3 (B501). Finalmente, para las condiciones de este estudio, las distintas respuestas del %Pro se debieron a diferencias genotípicas en la estabilidad del PG frente a variaciones en la relación FD durante el llenado de granos, mientras que la estabilidad del PRO/grano fue similar.

CAPÍTULO 3. Efectos de la relación fuente/destino durante el llenado del grano sobre su calidad y la composición de prolaminas

3.1 Introducción

La influencia de las variaciones en la relación FD en posfloración sobre la calidad de los granos de trigo ha sido poco estudiada en comparación con el PG, menos aún en aspectos tales como la composición y la calidad del gluten. Entre los antecedentes, Abbate et al. (2001a) reportaron efectos de la relación FD sobre el peso de mil granos y el peso hectolítrico en ensayos de trigo conducidos en Balcarce y Azul. En un trabajo sobre tres variedades de trigo pan, que rindieron entre 484 y 578 g m⁻² en Italia, Borghi et al. (1986) observaron que reducciones en el número de destinos a la mitad de las espiguillas incrementaron alrededor del 40% el %Pro, mientras que las propiedades tecnológicas de la harina evaluadas mediante los test de Zeleny y Pelshenke no mostraron modificaciones notables. Los reportes respecto a la influencia de la relación FD sobre el %Pro en particular, fueron abordados en el Capítulo 2.

Por otro lado, las bases genéticas de la calidad del gluten de trigo han sido ampliamente estudiadas en el país (Pflüger et al., 2001; Rogers et al., 2001; Lerner et al., 2009; Moiraghi et al., 2013) y en el mundo (Payne et al., 1980, 1984, 1987; Carrillo et al., 1990; Branlard et al., 2001; Martre et al., 2003; Shewry et al., 2003a; b; Ma et al., 2009; Khan, 2019), principalmente a través de los polimorfismos para las prolaminas presentes en el grano (gliadinas y gluteninas). Sin embargo, su interacción con factores del ambiente ha recibido menos atención y resulta más compleja de estudiar. En relación a esto, se han realizado estudios de la interacción genotipo x ambiente sobre la calidad de trigo a nivel internacional (Saint Pierre et al., 2008a, b; Hristov et al., 2010; Vázquez

et al., 2012; Babay et al., 2015; Labuschagne et al., 2016), mientras que en Argentina, se ha analizado dicha interacción considerando también el GC de los cultivares (Fraschina et al., 2007; Abbate et al., 2010; Gómez, 2011; Molfese, 2016). A su vez, se han observado variaciones en la respuesta de la calidad industrial de genotipos de trigo al modificar el nivel de fertilización nitrogenada y azufrada (Pechanek et al., 1997; Zhu et al., 1999; Luo et al., 2000; Guarda et al., 2004; Lerner et al., 2006, 2013; Arata y Lerner, 2012; Alzueta, 2014), y en su sensibilidad o tolerancia al estrés térmico (Wrigley et al., 1994; Gaido y Dubois, 2008; Naeem et al., 2012). Parte de dichas interacciones se asociaron a distintas variantes alélicas que codifican para subunidades de gluteninas HMW, encontrándose para trigo pan, que los genotipos que poseen la variante alélica 5+10 (gluten fuerte) comienzan a acumular grandes polímeros en los granos varios días antes que las que poseen la variante 2+12 (gluten débil) y mantienen dichos valores elevados hasta la madurez. Esto puede ser explicado por una polimerización más rápida, resultado de una mayor concentración de residuos de cisteína en las subunidades tipo x - (Naeem et al., 2012).

Recientemente, trabajos con cultivares comerciales de alto potencial de rendimiento creciendo en condiciones contrastantes de fertilización nitrógeno-azufrada en la región pampeana mostraron distintos tipos de respuesta en términos de rendimiento, composición y calidad del grano (Arata, 2017; Arata et al., 2021). Dichos cultivares presentaron distintos perfiles alélicos para HMW, LMW y gliadinas; y los cambios en las proporciones de subunidades proteicas explicaron parcialmente los cambios en la calidad panadera. Sin embargo, los procesos que explican la estabilidad de la calidad de algunos genotipos aún no se conocen con claridad.

Considerando que en trigo pan el progreso genético del rendimiento ha alterado la relación FD, resulta relevante estudiar el efecto de los cambios en la disponibilidad de asimilados durante el llenado sobre la calidad del grano, relacionando las respuestas con la composición proteica de cada genotipo. Esto sumaría otro enfoque en el entendimiento de la determinación de la calidad del grano, lo cuál sería de utilidad para diseñar estrategias de mejoramiento y de manejo del cultivo que permitan optimizar la relación entre el volumen y la calidad de la producción.

3.2 Objetivo específico

2) Identificar el perfil alélico para prolaminas de genotipos de trigo de diferente GC y analizar sus respuestas en composición proteica y calidad del grano (SDSS, %GH, PH) ante cambios en la relación FD en posfloración.

3.3 Hipótesis

2) Ante cambios en la relación FD en posfloración, los genotipos de trigo pan clasificados en el grupo de mayor calidad panadera (GC1) presentan mayor estabilidad (bajo valor de pendiente de la función lineal) en composición proteica y calidad del grano (SDSS, %GH, PH) que los genotipos de menor calidad (GC2 y GC3).

3.4 Materiales y Métodos

Para llevar a cabo las determinaciones de composición proteica y calidad se utilizaron muestras de granos provenientes de los ensayos descritos en el Capítulo 2 (ver sección 2.4), realizados en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA.

3.4.1 Evaluación de la calidad del grano

En las muestras de grano entero obtenidas de las subparcelas (con tratamientos de diferentes relaciones FD), se determinó el porcentaje de gluten (%GH) mediante espectroscopía de transmisión de infrarrojo cercano (NIT) (AgriCheck®, Bruins Instruments, Puchheim Alemania). Luego se realizó un cuarteo de la muestra, aproximadamente 50 g fueron molidos (molinillo de cuchillas horizontales) y tamizados (1 mm) para realizar el índice de sedimentación en dodecil sulfato de sodio (SDSS) (Dick y Quick, 1983; Método 56-63.01, AACC 2020). Esta prueba utiliza 1 g de muestra molida, la cual se realizó por duplicado. Posteriormente, se calculó el índice de sedimentación específico por unidad porcentual de proteína (SDSS/%Pro).

En el tratamiento testigo (sin alteraciones de la relación FD), se cosecharon manualmente muestras de espigas que se trillaron mecánicamente. Los granos obtenidos fueron acondicionados y posteriormente molidos, utilizando un molino de rodillos a escala laboratorio que entrega una fracción de harina y una de salvado. En las muestras de harina blanca, se realizaron alveogramas para determinar variables reológicas de calidad industrial: fuerza (W), tenacidad (P), extensibilidad (L) y relación P/L; utilizando un Alveógrafo de Chopin® (Método 54-30.02), AACC 2020). Cabe aclarar que los alveogramas no fueron realizados para los tratamientos So, R y D, debido a que el tamaño

de muestra de granos necesario para obtener la cantidad mínima de harina blanca requerida por el ensayo (255 g) resultó difícil de alcanzar cuando se aplican dichos tratamientos manipulativos de FD.

Además de lo descrito anteriormente, en las muestras obtenidas de las subparcelas, se determinó el peso hectolítrico (PH), dejando caer los granos enteros hasta completar el volumen de una probeta de 125 cm³ desde un embudo con corte y procediendo posteriormente a su pesaje. Luego, este dato fue corregido mediante una regresión lineal entre los datos obtenidos con la probeta y con el analizador NIT AgriCheck en las muestras de grano destinadas a los alveogramas ($R^2=0,91$; $p<0,0001$).

3.4.2 Identificación del perfil proteico y cuantificación de subunidades

En las muestras obtenidas de las subparcelas, previamente molidas, se realizó electroforesis en geles de poliacrilamida (SDS-PAGE, unidimensionales, T=13,5%), con extracción secuencial de gliadinas y gluteninas según la metodología de Gupta y MacRitchie (1991). Luego se calificó la calidad de los distintos cultivares según la puntuación de calidad *Glu-1* (Payne, 1987), que considera el perfil o patrón de subunidades de HMW y la corrección por translocación 1B/1R. A su vez, se compararon patrones electroforéticos de prolaminas de masa molecular menor a 66 000 Da (LMW y gliadinas). La identificación de subunidades de HMW se realizó mediante las nomenclaturas utilizadas por Lerner et al. (2009). De esta manera, se determinó el perfil proteico que define la composición cualitativa del gluten de cada genotipo.

Las distintas fracciones de proteínas, que definen la composición cuantitativa del gluten, se cuantificaron por densitometría utilizando la intensidad de píxeles como un

indicador de abundancia. Con este fin, los proteinogramas fueron escaneados y analizados con el programa informático TotalLab v1.10. Se aplicó sustracción de fondo y la cantidad de proteína de cada subunidad o fracción se expresó en términos relativos a un total o como relación entre fracciones, neutralizando así la variabilidad asociada a diferencias de tinción entre geles. Las variables resultantes fueron: relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas (GLI/GLU), relación entre los contenidos de subunidades de gluteninas de alto peso molecular y bajo peso molecular (HMW/LMW), relaciones entre los contenidos de diferentes subunidades de gluteninas codificadas por los loci *Glu-1* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW, Glu-D1y/HMW) y relación entre los contenidos de ω -gliadinas y la suma de α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli).

3.4.3 Diseño experimental y análisis estadístico

Se utilizó el diseño experimental previamente descrito en la sección 2.4.1. Los datos de las principales variables se describieron mediante el rango, la media y el CV general. Los efectos del año, el genotipo, el tratamiento de FD y sus interacciones sobre las variables de calidad del grano y composición de prolaminas y los efectos del año, el genotipo y su interacción sobre las variables alveográficas se analizaron mediante ANVA y prueba de Duncan ($\alpha=0,05$). Para cada variable se calculó el porcentaje de variabilidad explicada (%SCE) de cada fuente de variación del ANVA (FV), dividiendo la suma de cuadrados de la FV sobre la suma de cuadrados del modelo (Robert y Denis, 1996).

Con el objetivo de estudiar las asociaciones entre las variables de calidad del grano y la relación FD y detectar patrones de agrupamiento entre genotipos, los efectos

conjuntos del año y del genotipo se estudiaron mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) (criterio para conformación de CP: autovector $> 2/3$ del máximo) y Análisis de Conglomerados (dendrogramas) utilizando el método promedio (Average linkage) y la distancia euclídea sobre los datos estandarizados.

El agrupamiento de los genotipos según su perfil alélico para prolaminas se realizó por Análisis de Conglomerados (dendrogramas) utilizando el método del promedio (Average linkage) y la distancia de Jaccard.

El agrupamiento según el tratamiento de FD para los distintos genotipos se realizó por Análisis de Conglomerados (dendrogramas) utilizando el método promedio (Average linkage) y la distancia euclídea sobre los datos estandarizados de calidad del grano y de composición cuantitativa total de prolaminas.

Para los análisis previos, se utilizó el paquete estadístico Infostat v.2020p (Di Rienzo et al., 2020).

Las relaciones entre las variables de calidad y la relación FD se estudiaron mediante modelos de regresión lineal simple sobre las medias de los tratamientos [$y=a+b*x$], donde y es la variable dependiente (SDSS, %GH, SDSS/%Pro, PH), x la variable independiente (relación FD), a la ordenada al origen y b la pendiente. En primer lugar, se comparó un modelo ajustado para el conjunto de datos de todos los genotipos en ambos años con los modelos individuales ajustados para cada genotipo en particular y para cada año, mediante la Prueba F de suma de cuadrados extra ($\alpha=0,05$). Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizaron los análisis de regresión lineal simple para cada genotipo y/o año en forma individual ($\alpha=0,05$). Posteriormente, los términos de la función lineal (b y a) entre aquellas regresiones que resultaron significativas fueron comparados mediante Pruebas F ($\alpha=0,05$). Las relaciones entre las variables de

composición de prolaminas y la relación FD también se estudiaron mediante modelos de regresión lineal simple sobre las medias de los tratamientos [$y=a+b*x$], donde y es la variable dependiente (GLI/GLU, HMW/LMW, ω -gli/ α - β - γ -gli, Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW, Glu-D1y/HMW), x la variable independiente (relación FD), a la ordenada al origen y b la pendiente. Se utilizó el software GraphPad Prism® v7. De esta manera, la significancia y las diferencias entre pendientes (b) se utilizaron para comparar la estabilidad de los distintos genotipos frente a cambios en la relación FD.

3.5 Resultados

3.5.1 Variables alveográficas y su relación con otros indicadores de calidad del grano

El genotipo resultó la principal FV para las variables alveográficas, aunque la interacción A*G fue significativa para W y relación P/L (Cuadro 8). El W para los tratamientos testigo de los genotipos evaluados fluctuó entre 106 y 530 J 10⁻⁴, con una media de 302 J 10⁻⁴ y un CV general de 37,6%; mientras que P/L fluctuó entre 0,4 y 5,8; con una media de 1,8 y un CV general de 63,2%. Sólo los genotipos del GC1 (METE y RAYO) mostraron valores de W mayores a 300 J 10⁻⁴ en ambos años, mientras que B501 (GC3) sólo lo superó en el año 2. A su vez, en cada año, el W de los genotipos del GC1 superó significativamente al de BAG9 (GC2), B501 (GC3) y AREX (GC3) y estos últimos superaron al de LEON (GC3). Por otro lado, únicamente el cultivar LEON presentó una relación P/L menor a 1 en ambos años, aunque en el año 1 no difirió significativamente respecto a METE (Figura 12).

Cuadro 8. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para fuerza (W), tenacidad (P), extensibilidad (L) y relación P/L alveográficas de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación fuente/destino). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

FV	W		P		L		P/L	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
A	0,009	2,5	0,0001	3,6	<0,0001	17,5	<0,0001	14,8
G	<0,0001	91,9	<0,0001	95,6	<0,0001	77,7	<0,0001	78,1
A*G	0,0254	4,9	0,7178	0,5	0,0738	4,8	0,0111	6,43

A: año, G: genotipo.

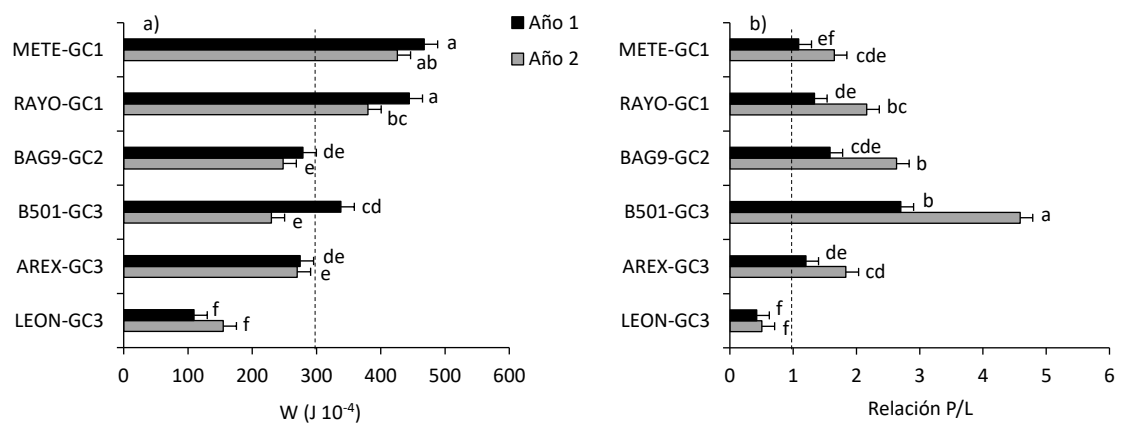


Figura 12. a) Fuerza (W) y b) relación tenacidad/extensibilidad (P/L) alveográficas de los tratamientos testigo (T) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. La línea punteada vertical indica en: a) el umbral de W por encima del cual una harina se considera fuerte (300 J 10⁻⁴; de la O-Olán et al., 2006) y b) el valor de P/L para una harina equilibrada (1). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

Al analizar los genotipos y años en conjunto, se encontraron relaciones significativas entre W y el %Pro (Figura 13 a), el SDSS y el %GH (Figura 13 b, c), mientras que el W no mostró asociación con el PH (Figura 13 d).

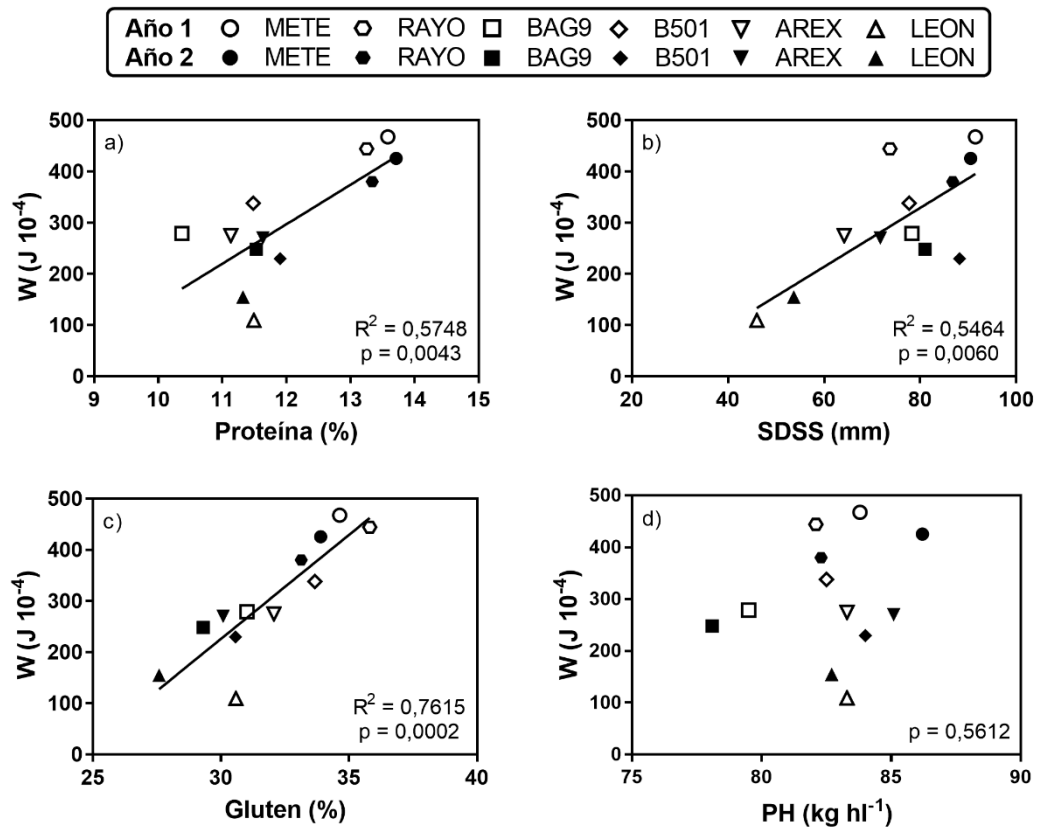


Figura 13. Relaciones entre la fuerza alveográfica (W) y la concentración de proteína (%Pro, a), el índice de sedimentación (SDSS, b), el porcentaje de gluten (%GH, c) y el peso hectolítrico (PH, d); para los tratamientos testigo (T) de todos genotipos en el año 1 y el año 2. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

3.5.2 Respuestas de las variables de calidad del grano a los tratamientos de fuente/destino

El SDSS varió entre 37 y 93 mm, con una media de 75 mm y un CV general de 18,9%. El genotipo resultó el principal factor determinante del SDSS, aunque se observaron efectos significativos de los tratamientos de FD que dependieron del año y del genotipo (Cuadro 9). Los cultivares METE (GC1) y BAG9 (GC2) fueron los únicos que no presentaron ninguna variación significativa del SDSS respecto al tratamiento T (Cuadro 10). Cabe destacar que los dos genotipos del GC1 tuvieron comportamientos muy diferentes, METE mostró valores medios significativamente superiores respecto a

los demás cultivares y menores CV entre tratamientos de FD, mientras que RAYO (GC1) exhibió un comportamiento similar a los genotipos del GC2 y del GC3.

Cuadro 9. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

FV	SDSS		SDSS/%Pro		%GH		PH	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	p-valor	%SCE	valor-p	%SCE
A	<0,0001	3,2	0,0002	0,9	0,0001	2	<0,0001	5,9
G	<0,0001	88,8	<0,0001	65,5	<0,0001	39,9	<0,0001	15,4
FD	0,0164	0,4	<0,0001	22,2	<0,0001	38,4	<0,0001	63,4
A*G	<0,0001	2,3	<0,0001	3,2	0,001	2,8	<0,0001	2,9
A*FD	0,1475	0,2	0,0261	0,6	<0,0001	4	<0,0001	3,9
G*FD	0,0003	1,7	0,0005	2,8	<0,0001	7,4	<0,0001	3,7
A*G*FD	0,0003	1,7	<0,0001	3,4	0,046	3,3	0,0003	2,9

A: año, G: genotipo, FD: tratamiento de fuente/destino.

El SDSS específico (SDSS/%Pro) fluctuó entre 2,5 y 8,1; con una media de 5,7 y un CV general de 20,5%. El genotipo y el tratamiento de FD resultaron las principales FV para el SDSS/%Pro, aunque la interacción A*G*FD resultó significativa (Cuadro 9). El tratamiento So redujo significativamente el SDSS/%Pro respecto al T en todos los genotipos, a excepción del cultivar RAYO (GC1) en el año 1. A su vez, el tratamiento D redujo el SDSS/%Pro en el 58% de los casos, mientras que el R sólo disminuyó esta variable en B501 (GC3) en el año 2 y lo incrementó en LEON (GC3) en el año 1 (Cuadro 10).

Los promedios para cada año de SDSS (77 vs. 72 mm) y SDS/%Pro (5,80 vs. 5,58) fueron mayores en el año 2 respecto al año 1.

Cuadro 10. Índice de sedimentación (SDSS) y SDSS específico (SDSS/%Pro) para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombreo (So) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se indica el grupo de calidad (GC). Valores resaltados indican diferencias significativas respecto al T. Se indica el coeficiente de variación (CV) del SDSS para cada combinación de genotipo y año.

Genotipo	GC	Año	SDSS (mm)				CV (%)	SDSS/%Pro			
			T	So	R	D		T	So	R	D
METE	1	1	91,5	89,5	91,0	88,8	1,9	6,7	5,3	6,4	6,1
		2	90,5	89,0	90,3	91,5	1,6	6,6	5,7	6,1	6,1
RAYO	1	1	73,7	78,0	73,0	65,3	8,3	5,6	5,1	5,4	4,2
		2	86,8	78,2	87,3	81,8	5,6	6,5	4,5	6,3	5,6
BAG9	2	1	78,3	82,5	78,5	81,3	3,5	7,6	5,7	7,8	7,3
		2	81,0	83,0	79,8	78,3	6,1	7,0	5,5	7,0	6,8
B501	3	1	77,7	82,0	79,5	79,0	2,7	6,8	5,6	6,7	6,0
		2	88,2	84,5	79,8	80,2	4,8	7,4	5,6	6,6	6,4
AREX	3	1	64,2	65,0	67,0	60,5	7,2	5,8	4,7	5,6	4,4
		2	71,7	73,3	78,2	72,7	7,2	6,2	4,8	6,5	5,6
LEON	3	1	46,0	40,0	50,8	49,8	10,8	4,0	2,8	4,8	3,9
		2	53,7	49,8	50,8	50,8	9,4	4,7	3,5	4,2	3,8

El %GH varió entre 25,2 y 41,2%, con una media de 33,7% y un CV general de 8,9%. Las principales FV fueron el genotipo y el tratamiento de FD, aunque la interacción A*G*FD fue significativa (Cuadro 9). El tratamiento So incrementó significativamente el %GH en la mayoría de las combinaciones de año y genotipo, a excepción de los cultivares del GC1 (METE y RAYO) en el año 1, los cuales mostraron estabilidad entre tratamientos en dicho año. Además, el tratamiento D aumentó el %GH en el 50% de los casos, mientras que el R sólo mejoró significativamente esta variable en METE en el año 2 (Cuadro 11).

El PH fluctuó entre 65,1 y 87,3 kg hl⁻¹, con una media de 80,8 kg hl⁻¹ y un CV general de 5,6%. El tratamiento de FD resultó la principal FV para el PH, aunque la interacción A*G*FD fue significativa (Cuadro 9). El tratamiento So redujo esta variable en todos los genotipos en ambos años, mientras que los tratamientos R y D tuvieron efectos significativos en distinto sentido sólo en algunos casos (Cuadro 11).

Cuadro 11. Porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH) para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombrero (So) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se indica el grupo de calidad (GC). Valores resaltados indican diferencias significativas respecto al T.

Genotipo	GC	Año	%GH (%)				PH (kg hl ⁻¹)			
			T	So	R	D	T	So	R	D
METE	1	1	34,6	36,9	34,8	35,1	83,8	74,5	82,7	80,3
		2	33,9	36,9	36,6	37,0	86,2	81,5	87,1	86,3
RAYO	1	1	35,8	36,4	35,3	37,8	82,1	77,2	82,2	80,3
		2	33,1	39,5	35,1	36,8	82,3	76,8	84,4	83,8
BAG9	2	1	31,0	35,9	30,5	32,4	79,5	71,8	77,1	79,3
		2	29,3	36,9	29,1	29,1	78,1	67,0	83,1	82,1
B501	3	1	33,7	37,2	33,6	35,6	82,5	73,9	80,1	80,0
		2	30,7	36,2	31,5	32,4	84,0	74,4	84,7	85,4
AREX	3	1	32,1	34,7	32,9	36,1	83,2	74,7	82,7	81,7
		2	30,1	36,8	31,7	33,1	85,1	74,9	86,2	85,0
LEON	3	1	30,6	35,1	29,1	32,4	83,3	76,0	82,9	81,8
		2	27,6	35,0	29,8	32,1	82,7	74,5	85,1	84,5

3.5.3 Relaciones entre variables de calidad del grano y relación fuente/destino en genotipos de diferente grupo de calidad

El Cuadro 12 y la Figura 14 muestran los resultados del ACP que incluyó variables de calidad del grano y la relación FD para los tratamientos T de los genotipos en cada año. En orden decreciente de importancia, el eje X (CP1) indicó un aumento de SDSS, P, W, SDSS/%Pro, %GH y %Pro asociado a una disminución de relación FD y L; mientras que el eje Y (CP2) indicó un aumento de L, %Pro, PH y %GH asociado a una disminución de SDSS/%Pro. A su vez, el Análisis de Conglomerados de la Figura 15 corroboró los agrupamientos del ACP, donde los genotipos del GC1 (METE y RAYO) alcanzaron mejores resultados de calidad, mientras que los de GC2 y GC3 tuvieron un comportamiento más variable. En este sentido, B501, BAG9 y AREX presentaron calidades intermedias, mientras que LEON mostró una menor calidad panadera asociada a una elevada relación FD.

Cuadro 12. Autovectores (a1 y a2) correspondientes a cada variable del biplot de la Figura 14. Valores en negrita indican la conformación de los componentes principales (CP) en base al criterio: autovector > 2/3 valor máximo.

Variables	a1	a2
Relación FD	-0,40	0,11
%Pro	0,26	0,46
SDSS	0,43	-0,06
SDSS/%Pro	0,36	-0,33
%GH	0,29	0,39
PH	0,03	0,40
W	0,37	0,30
P	0,42	-0,15
L	-0,22	0,49

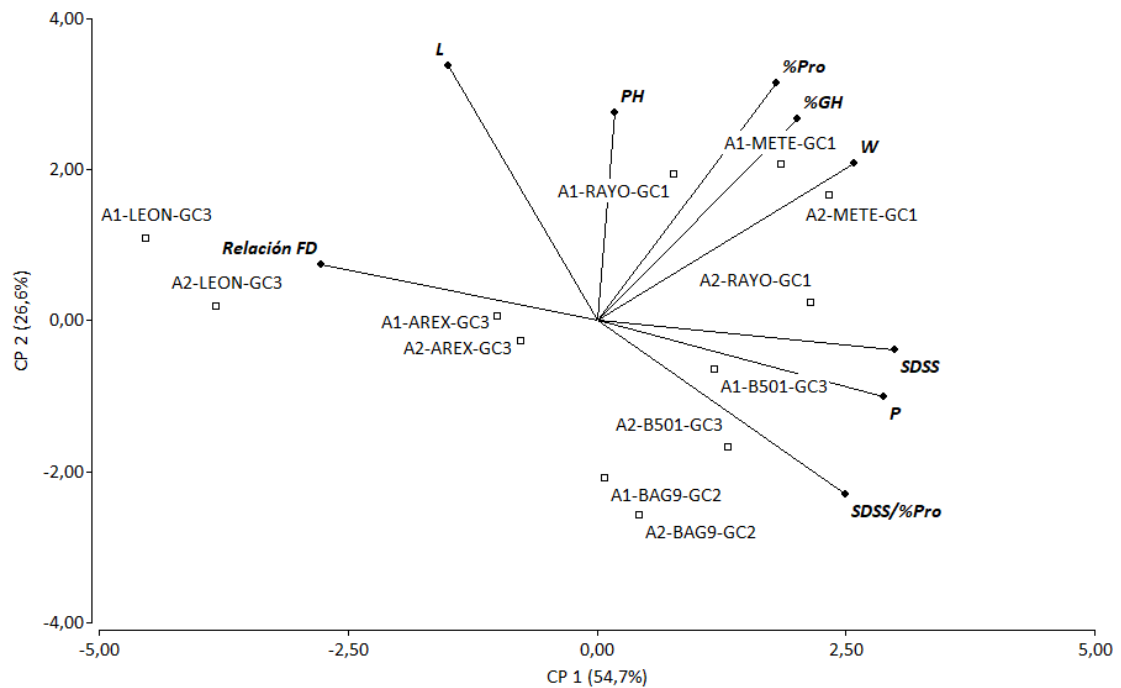


Figura 14. Biplot del primer y segundo componente principal para las variables: relación fuente/destino (FD), concentración de proteína (%Pro), índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH), peso hectolítrico (PH), fuerza alveográfica (W), tenacidad alveográfica (P) y extensibilidad alveográfica (L); para los tratamientos testigo (T) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se muestra la proporción de los autovalores en cada uno de los ejes y los autovectores en el Cuadro 13. Se indica el año (A) y el grupo de calidad (GC) para cada genotipo (ver códigos en Cuadro 2).

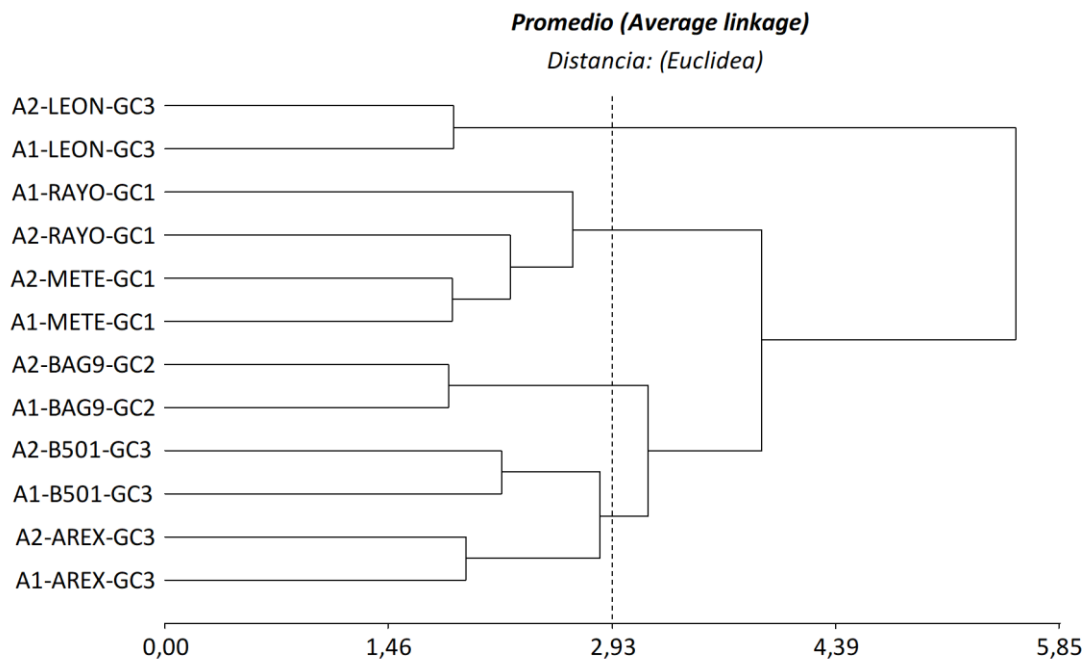


Figura 15. Análisis de conglomerados para las variables: relación fuente/destino (FD), concentración de proteína (%Pro), índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH), peso hectolítrico (PH), fuerza alveográfica (W), tenacidad alveográfica (P) y extensibilidad alveográfica (L); para los tratamientos testigo (T) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se utilizaron como criterios de clasificación el grupo de calidad (GC) asociado al genotipo (ver códigos en Cuadro 2) y el año (A1, A2).

3.5.4 Perfil de prolaminas

En los genotipos evaluados, los loci que codifican HMW, presentaron 3, 2 y 2 variantes alélicas en *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1*, respectivamente (Cuadro 13). A su vez, todos los genotipos difirieron entre sí en su patrón de LMW, mientras que presentaron el mismo tipo de gliadinas (CSS). Sólo se identificó la presencia de introgresión con centeno en el cultivar RAYO. Los valores de SC fueron entre 7 y 10 y no se asociaron con el GC de los genotipos (Cuadro 13). A su vez, el agrupamiento por similitud del perfil proteico completo de los genotipos mostró cruces entre GC (Figura 16).

Cuadro 13. Subunidades de gluteninas de alto peso molecular codificadas por variantes alélicas (HMW: *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*), patrones de gluteninas de bajo peso molecular (LMW), tipo de gliadinas (Gli), presencia de introgresión con centeno (Int), puntuación de calidad *Glu-1* (SC) (Payne, 1987) de los genotipos de trigo (ver códigos en Cuadro 2) de distintos grupos de calidad panadera (GC).

Genotipo	GC	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	LMW	Gli	Int	SC
METE	1	1	7+8	5+10	A	CSS	-	10
RAYO	1	2*	7+8	5+10	B	CSS	X	7
BAG9	2	2*	7+8	5+10	C	CSS	-	10
B501	3	N	7+8	5+10	D	CSS	-	8
AREX	3	2*	7+9	5+10	E	CSS	-	9
LEON	3	2*	7+9	2+12	F	CSS	-	7

N: nulo

Promedio (Average linkage)

Distancia: (Jaccard ($\sqrt{1-S}$))

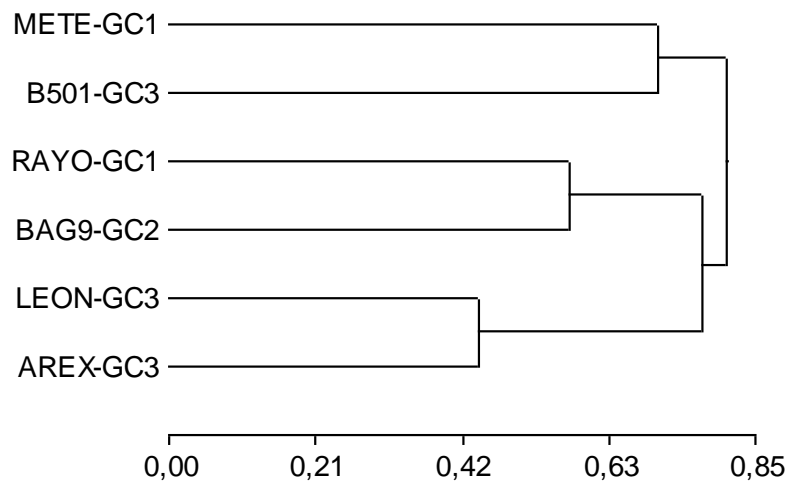


Figura 16. Análisis de conglomerados para los perfiles de prolaminas: subunidades de gluteninas de alto peso molecular (HMW: *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*), patrones de gluteninas de bajo peso molecular (LMW), tipo de gliadinas (Gli) y presencia de introgresión con centeno (Int). Se utilizó como criterio de clasificación el grupo de calidad (GC) asociado al genotipo (ver códigos en Cuadro 2).

3.5.5 Diferencias genotípicas en las respuestas de las variables de calidad a los cambios en la relación fuente/destino

Las regresiones lineales entre el SDSS y la relación FD para cada año y cada genotipo no fueron significativas en ningún caso. Por otro lado, la relación entre el SDSS/%Pro sólo fue significativa para el genotipo BAG9 [$y=4,431+0,0873*x$; $R^2=0,7345$; $p=0,0065$].

Los términos de la función lineal para la relación entre el %GH y la relación FD no mostraron diferencias significativas entre años ($p_b=0,3032$; $p_a=0,3026$). Sin embargo, la relación entre dichas variables presentó un mejor ajuste para cada genotipo por separado respecto al modelo de respuesta general ($p=0,0006$), siendo las regresiones significativas sólo para los genotipos BAG9 (GC2) y B501 (GC3) (Figura 17). Además, los valores de b para la relación entre el %GH y la relación FD no difirieron significativamente entre estos genotipos ($p_b=0,3571$), mientras que los valores de a mostraron diferencias significativas ($p_a=0,0291$).

Los valores de b de la función lineal para la relación entre el PH y la relación FD no difirieron significativamente entre años ($p_b=0,2791$), aunque el valor promedio de a fue mayor en el año 2 respecto al año 1 ($0,3004$ vs. $0,2171$; $p_a=0,0309$). Por su parte, la relación entre dichas variables presentó un mejor ajuste para cada genotipo por separado respecto al modelo de respuesta general ($p=0,0020$) (Figura 18). De esta manera, las regresiones fueron significativas para los genotipos del GC2 (BAG9) y GC3 (AREX, B501, LEON), no siendo así para los del GC1 (METE y RAYO). A su vez, los valores de b para la relación entre el PH y la relación FD no difirieron significativamente entre los genotipos del GC2 y GC3 ($p_b=0,1000$), mientras que los valores de a mostraron diferencias significativas ($p_a=0,0405$).

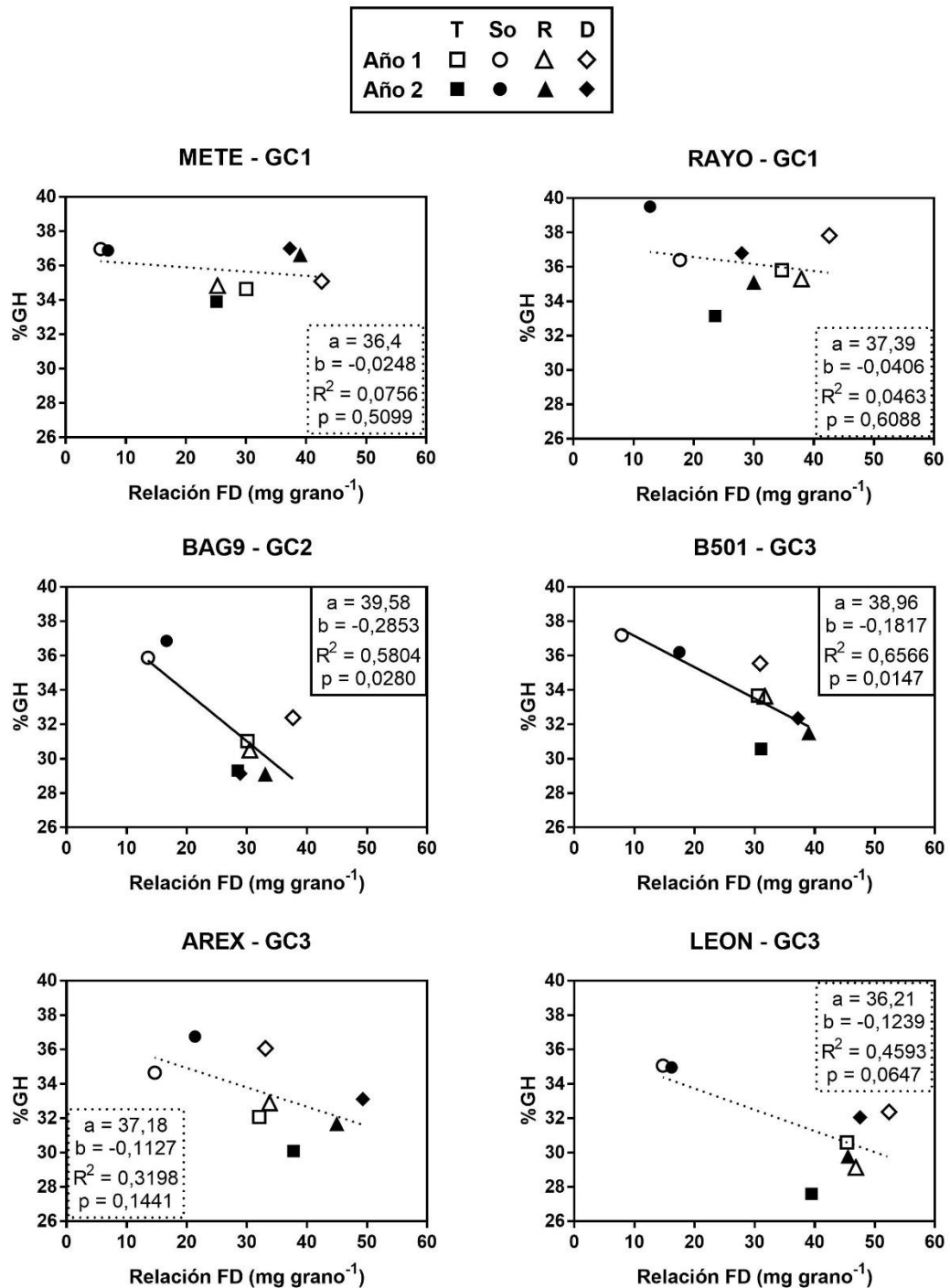


Figura 17. Relaciones entre el porcentaje de gluten (%GH) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. a: ordenada al origen, b: pendiente. T: testigo, So: sombreado, R: raleo, D: desesguillado. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

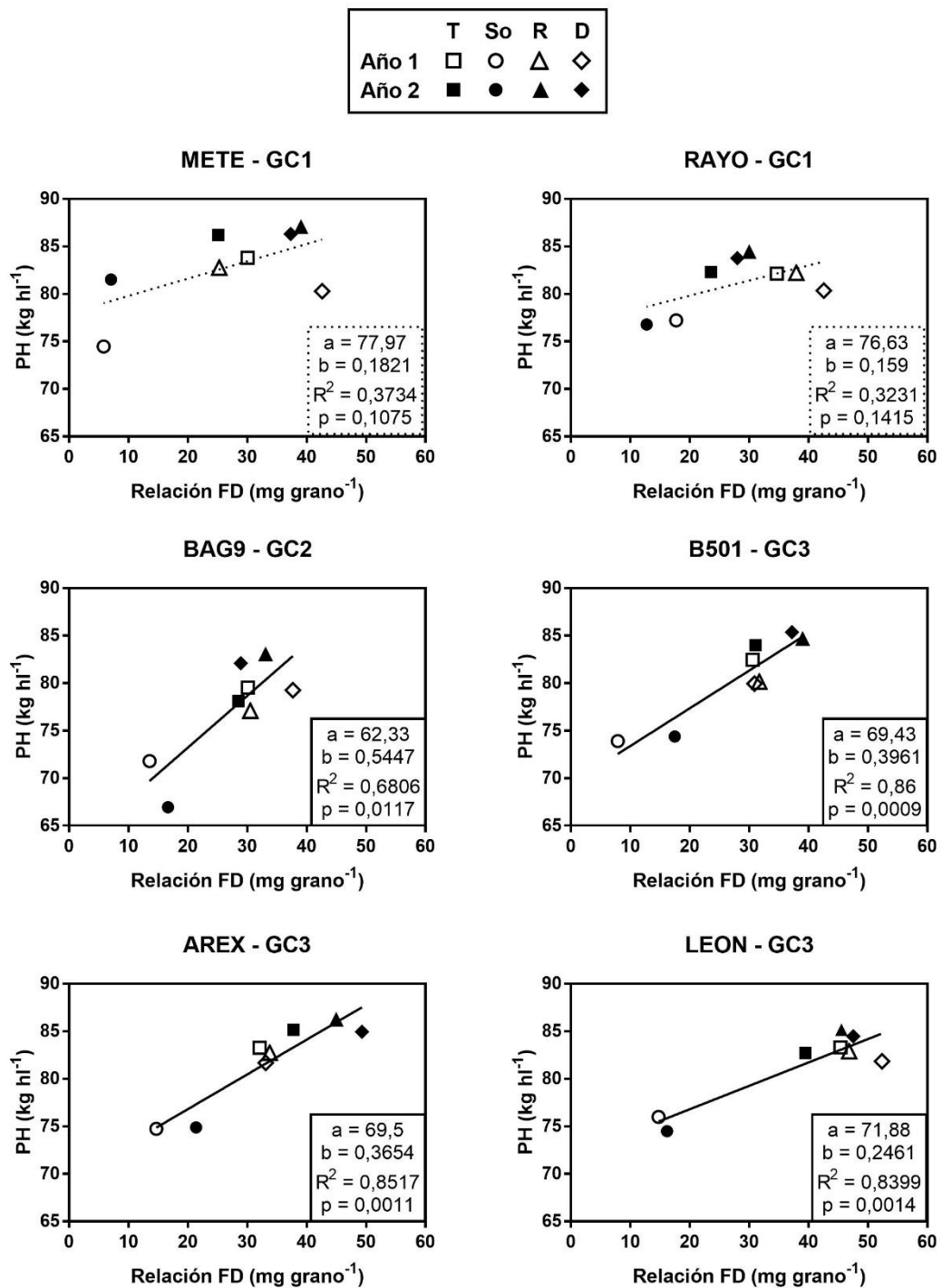


Figura 18. Relaciones entre el peso hectolítrico (PH) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. a: ordenada al origen, b: pendiente. T: testigo, So: sombreado, R: raleo, D: desespiguillado. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

3.5.6 Respuestas de la composición proteica a los tratamientos de fuente/destino

La relación GLI/GLU para todos los tratamientos de FD de los genotipos evaluados en ambos años varió entre 0,62 y 2,97; con una media de 1,37 y un CV general de 36,7 %. El genotipo y el año resultaron las principales FV, aunque las interacciones dobles fueron significativas (Cuadro 14). Los valores de GLI/GLU fueron inferiores en el año 1 respecto al año 2 y el efecto de los tratamientos de FD sólo fue significativo en este último (Figura 19). Los genotipos pertenecientes al GC1 (METE y RAYO) presentaron mayores valores de GLI/GLU que los restantes (Figura 20). A su vez, los tratamientos de FD incrementaron significativamente dicha variable sólo en el cultivar METE. Aunque la interacción A*G*FD no fue significativa, en el Cuadro A.2 se pueden consultar las medias para cada combinación de tratamientos.

Cuadro 14. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para las relaciones entre los contenidos de: gliadinas y gluteninas (GLI/GLU), subunidades de gluteninas de alto peso molecular y bajo peso molecular (HMW/LMW) y ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

FV	GLI/GLU		HMW/LMW		ω -gli/ α - β - γ -gli	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
A	<0,0001	22,5	<0,0001	9,5	<0,0001	7,7
G	<0,0001	58,9	<0,0001	82,9	<0,0001	78,9
FD	0,1637	0,8	0,7568	0,1	0,0003	1,6
A*G	0,0113	2,5	<0,0001	3,5	<0,0001	4,2
A*FD	0,0108	1,9	0,9772	0,0	0,2189	0,3
G*FD	0,0037	6,1	0,0729	1,7	0,0002	4,2
A*G*FD	0,1904	3,2	0,7181	0,8	0,0585	2,2

A: año, G: genotipo, FD: tratamiento de fuente/destino.

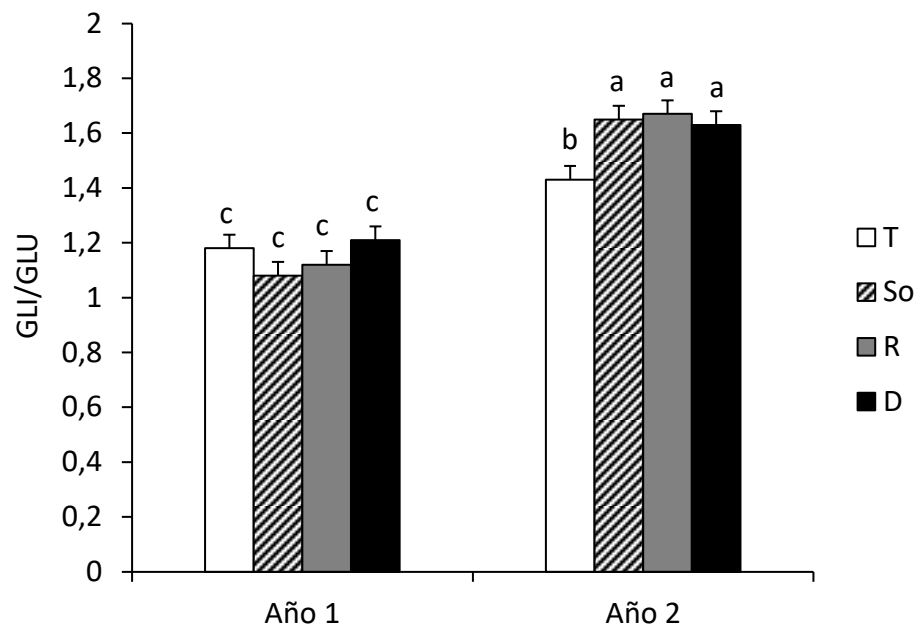


Figura 19. Relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas (GLI/GLU) para los tratamientos testigo (T), sombreado (S), raleo (R) y desespiguillado (D) en el año 1 y el año 2 (promedio de todos los genotipos). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

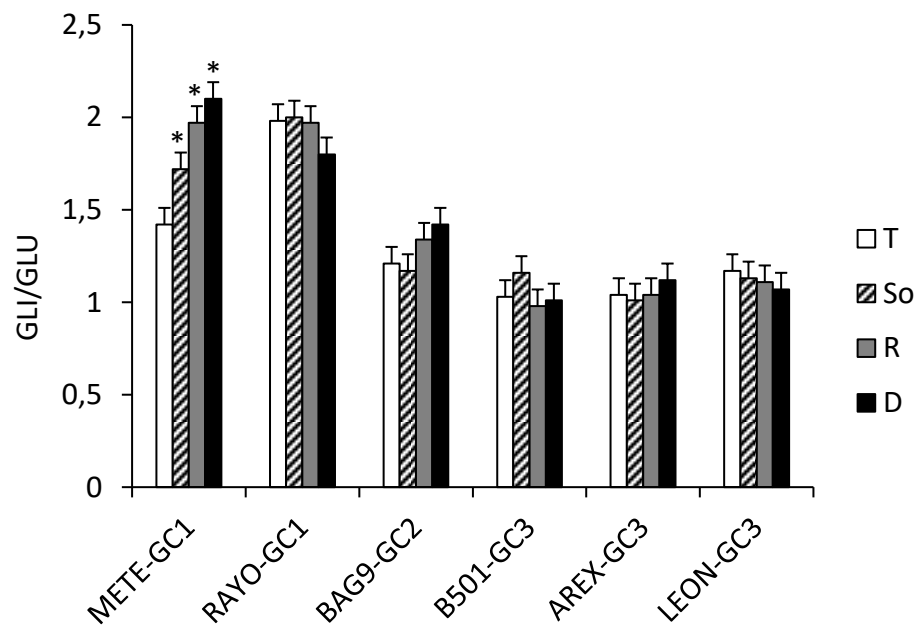


Figura 20. Relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas (GLI/GLU) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo de trigo pan (promedio de 2 años). Se indica el grupo de calidad (GC). Las barras indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas respecto al T.

La relación HMW/LMW fluctuó entre 0,25 y 1,43; con una media de 0,6 y un CV general de 46,5%. El genotipo resultó la principal FV, aunque su efecto dependió del año (Cuadro 14). Todos los genotipos presentaron mayores valores de HMW/LMW en el año 2 respecto del año 1, a excepción de B501. A su vez, el cultivar RAYO (GC1) mostró los mayores valores para dicha variable, seguido de METE (GC1) (Figura 21). En el Cuadro A.3 se muestran las medias para todas las combinaciones de tratamientos.

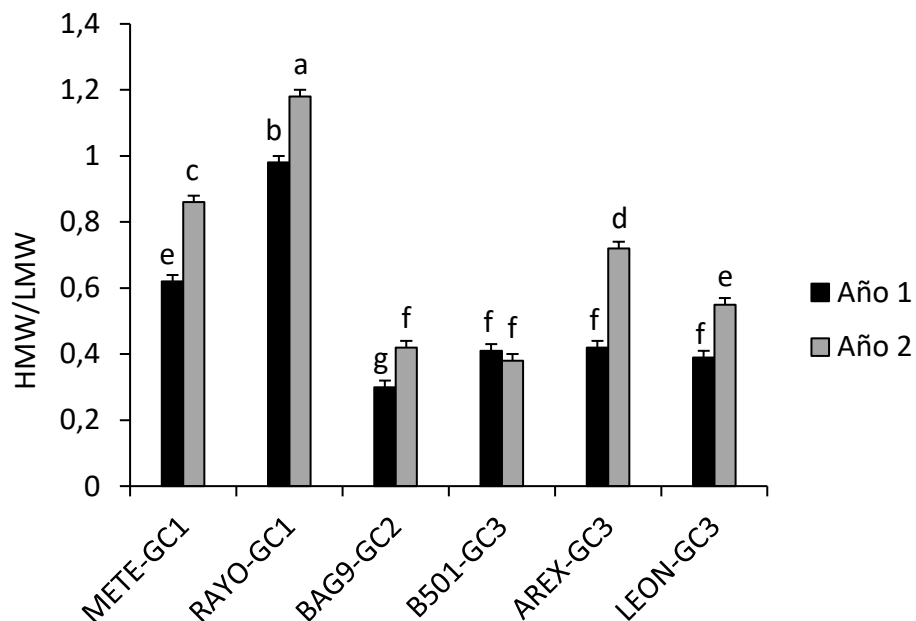


Figura 21. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) de cada genotipo en el año 1 y el año 2 (promedio de todos los tratamientos de FD). Se indica el grupo de calidad (GC). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

La relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) varió entre 0,43 y 1,02; con una media de 0,66 y un CV general de 23,3%. El genotipo fue la principal FV (Cuadro 14). El tratamiento D incrementó significativamente dicha variable sólo en los cultivares METE (GC1) y B501 (GC3), mientras que los restantes presentaron estabilidad entre tratamientos (Figura 22). A su vez, los genotipos

difierieron en los valores de ω -gli/ α - β - γ -gli, incluso dentro del mismo GC. En el Cuadro A.4 se presentan las medias para todas las combinaciones de tratamientos.

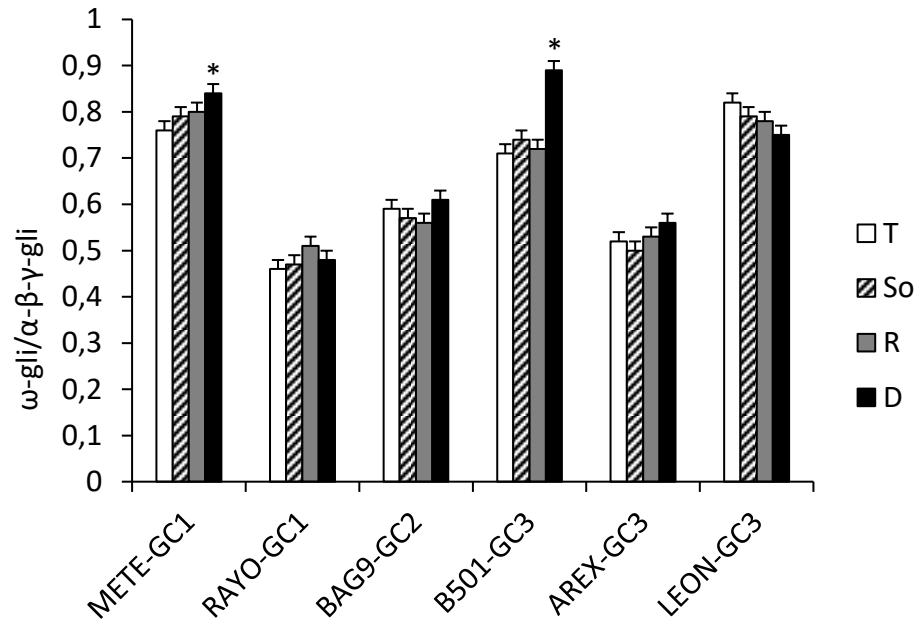


Figura 22. Relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo (promedio de 2 años). Se indica el grupo de calidad (GC). Las barras indican el error estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas respecto a T.

Todas las relaciones entre los contenidos de diferentes subunidades de gluteninas codificadas por los loci *Glu-1* respecto al total de HMW (Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW, Glu-D1y/HMW) presentaron un efecto significativo de la interacción A*G (Cuadro A.5). El tratamiento FD modificó significativamente sólo las relaciones Glu-A1x/HMW y Glu-D1y/HMW, dependiendo del genotipo en el primer caso.

3.5.7 Variaciones en la composición proteica que explican la calidad del grano ante cambios en la relación fuente/destino en genotipos de trigo contrastantes

Con el fin de analizar simultáneamente los cambios en la calidad y en la composición cuantitativa del gluten, se realizaron dendrogramas agrupando por combinaciones de genotipo y tratamiento de FD. Se tomaron como variables de calidad: SDSS, %Pro, %GH; y las relaciones entre las diferentes fracciones proteicas: GLI/GLU, HMW/LMW, ω -gli/ α - β - γ -gli, Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW, Glu-D1y/HMW. Dado que los dendrogramas para cada año por separado tuvieron un elevado grado de correlación entre las matrices para las distancias euclídeas ($r=0,85$; $p<0,0001$) y cofenéticas ($r=0,95$; $p<0,0001$), se procedió a analizar los 2 años conjuntamente en un único dendrograma (Figura 23).

Se conformaron 7 grupos integrados por todos los tratamientos FD para cada genotipo, a excepción de BAG9 en el que So se diferenció de los restantes, para la distancia de corte establecida (Figura 21). A su vez, los genotipos tendieron a agruparse por su GC. Sin embargo, se observaron patrones de agrupamiento por FD similares entre algunos genotipos de distinto GC (AREX, LEON y RAYO).

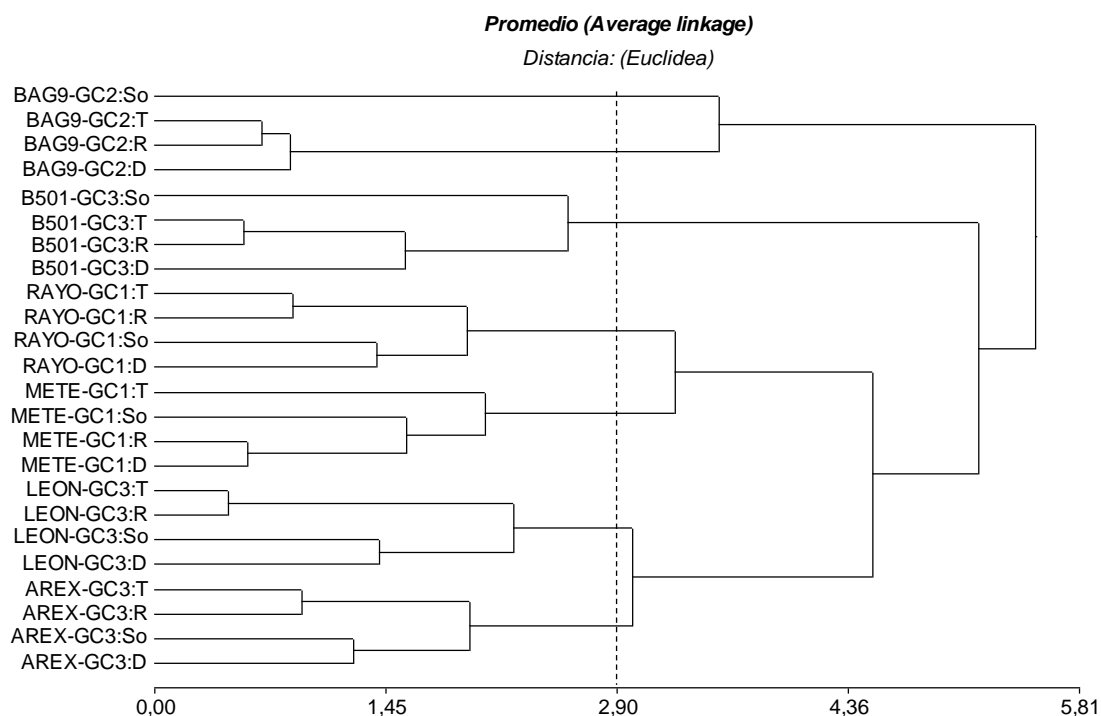


Figura 23. Análisis de conglomerados para los parámetros de calidad: índice de sedimentación (SDSS), concentración de proteína (%Pro) y porcentaje de gluten (%GH); y las relaciones entre las diferentes fracciones proteicas: GLI/GLU, HMW/LMW, ω -gli/ α - β - γ -gli, Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW y Glu-D1y/HMW. Se utilizaron como criterios de clasificación el grupo de calidad (GC) asociado al genotipo (ver códigos en Cuadro 2) y los tratamientos de FD (T: testigo, So: sombreado, D: desespiguillado, R: raleo). Se analizaron los 2 años en conjunto. La línea punteada indica la distancia de corte establecida para los agrupamientos (1/2 de la distancia máxima).

Las regresiones lineales entre GLI/GLU y la relación FD y entre ω -gli/ α - β - γ -gli y la relación FD, para cada año y cada genotipo, no fueron significativas en ningún caso. Sin embargo, la proporción GLU-A1x/HMW disminuyó linealmente al aumentar la relación FD, sólo en el cultivar BAG9 (GC2) (Figura 24). Cabe destacar que, no se presentó la regresión para el cultivar B501 dado que no expresó dicha subunidad (Cuadro 13: alelo nulo para *Glu-A1x*). Por otro lado, la proporción Glu-D1y/HMW aumentó linealmente al incrementar la relación FD, sólo en el cultivar B501 (GC3) (Figura 25).

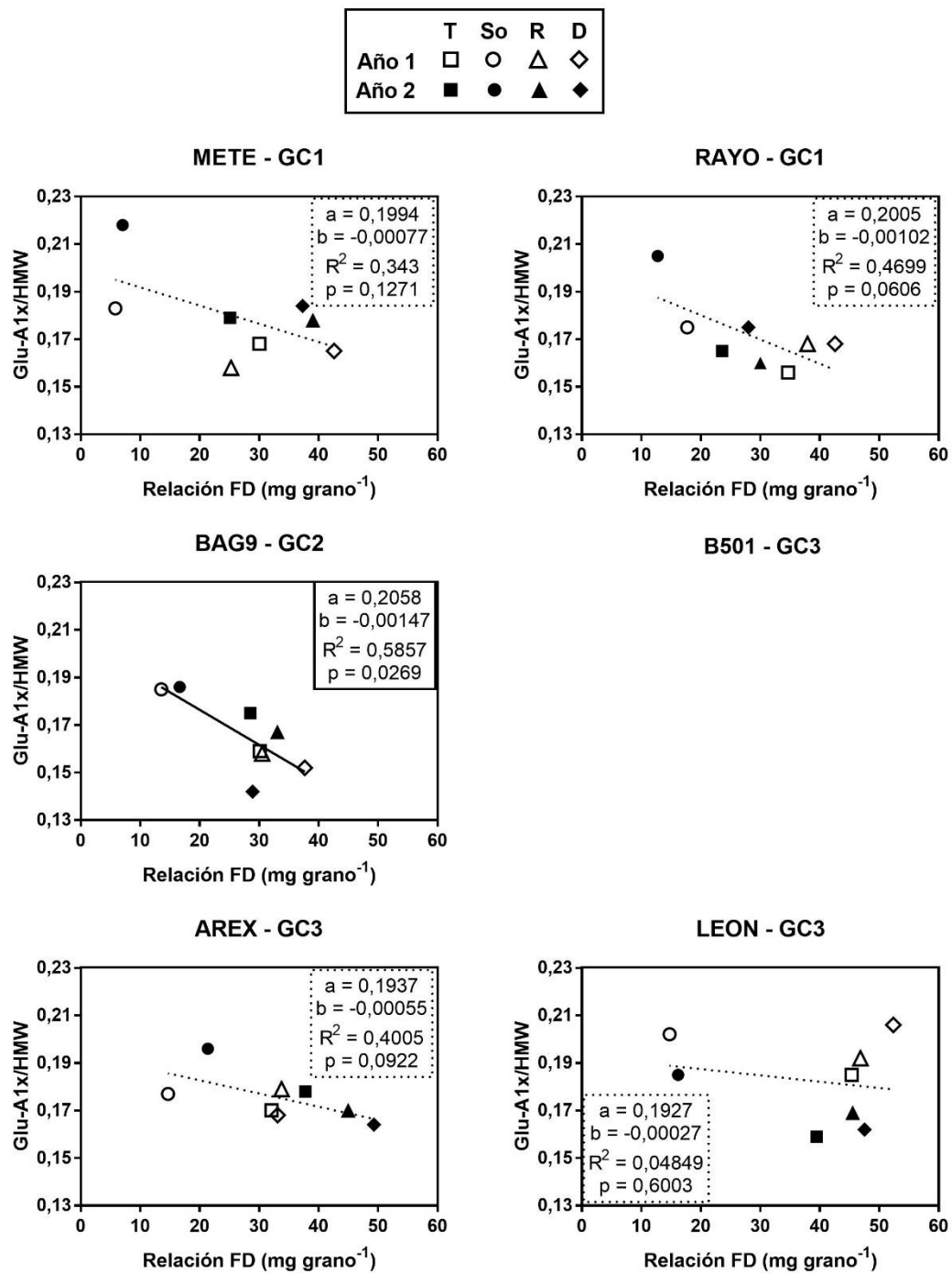


Figura 24. Relaciones entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por *Glu-A1x* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-A1x/HMW) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. a: ordenada al origen, b: pendiente. T: testigo, So: sombrero, R: raleo, D: desespiguillado. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones. No se presenta la regresión para el cultivar B501 porque no expresa dicha subunidad (alelo nulo).

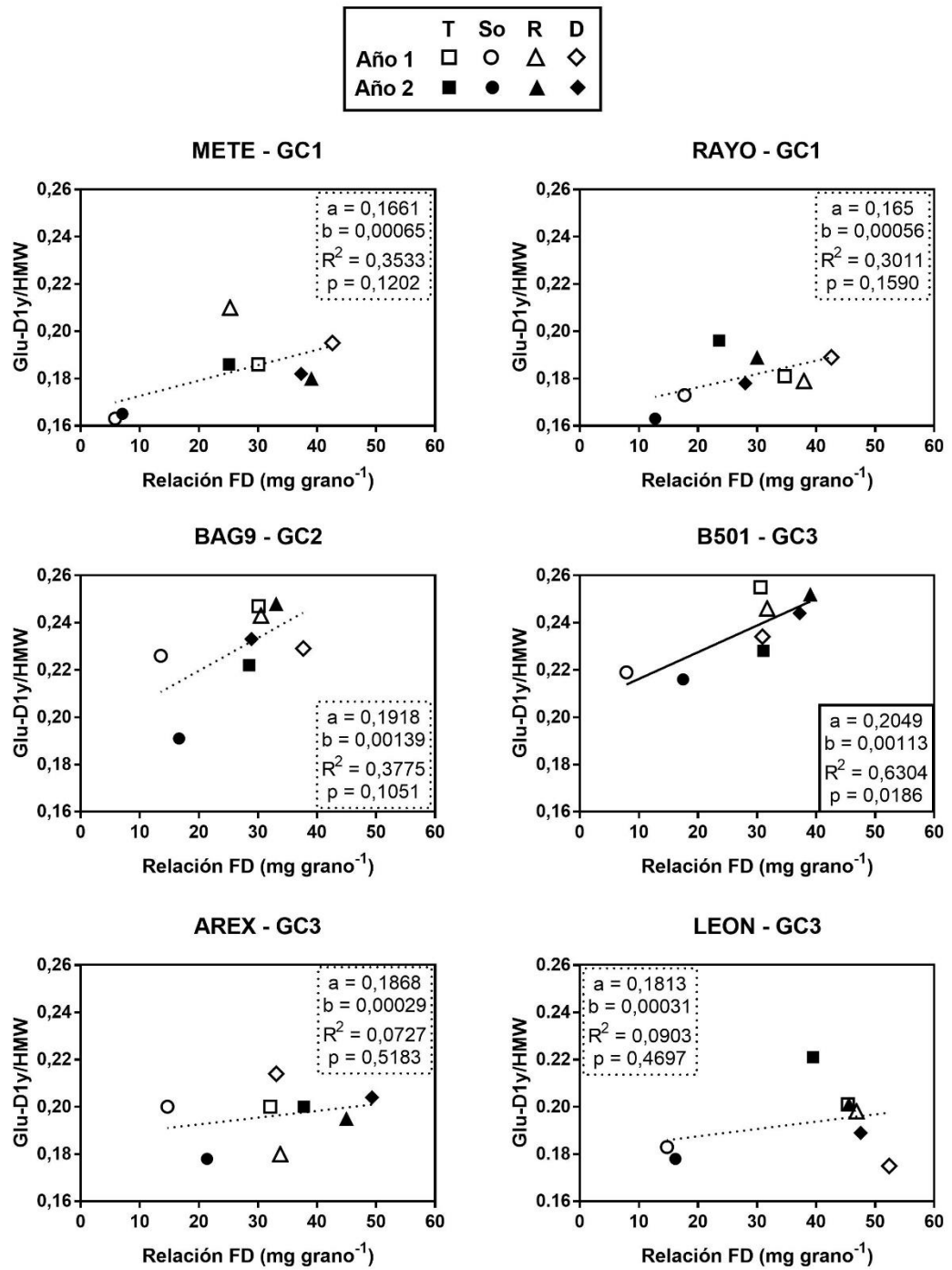


Figura 25. Relaciones entre el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por *Glu-D1y* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-D1y/HMW) y la relación fuente/destino (FD) para cada genotipo en el año 1 y el año 2. a: ordenada al origen, b: pendiente. T: testigo, So: sombreo, R: raleo, D: desespiguillado. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

3.6 Discusión

Los genotipos pertenecientes al GC1 (METE y RAYO) fueron los únicos que superaron los $300 \text{ J } 10^{-4}$ de W alveográfico en ambos años, mientras que B501 (GC3) sólo lo superó en el año 1 (Figura 12). Por encima de este valor umbral las harinas son consideradas fuertes (de la O-Olán et al., 2006), por lo que dichos lotes de granos podrían obtener un precio diferencial si se comercializan como trigos correctores para molinos harineros, y también superan el valor mínimo requerido por Brasil para trigos de Tipo 1 (Abbate, 2017a). Sumado a lo anterior, en la mayoría de los genotipos estudiados se obtuvieron harinas tenaces en ambos años, con una relación P/L superior a 1, mientras que sólo en LEON (GC3) se obtuvieron masas más extensibles. Este tipo de interacción genotipo x ambiente coincide con lo reportado previamente por varios autores para cultivares argentinos (Abbate et al., 2010; Gómez, 2011; Lerner et al., 2013, 2016) y del mundo (Hristov et al., 2010; Vázquez et al., 2012). Tal como se mencionó en la sección 3.4, los alveogramas no fueron realizados para los tratamientos So, R y D debido a limitaciones metodológicas. El efecto principal sobre el W del alveograma se relacionó con variables asociadas a la concentración y calidad de proteínas que explicaron los efectos del año y del genotipo (Figura 13).

Los tratamientos de FD durante el llenado de granos afectaron en mayor medida al %GH que al SDSS (Cuadros 10 y 12). Sin embargo, el genotipo METE, perteneciente al GC1, se destacó por su elevado SDSS y su nula respuesta a los tratamientos de FD. A su vez, el cultivar RAYO, también del GC1, mostró valores medios semejantes a los del GC2 y una variabilidad entre tratamientos de FD similar a la del GC3. Esto evidencia cierta heterogeneidad dentro de los GC de trigos argentinos en cuanto a la respuesta de

esta variable que se relaciona con la fuerza del gluten ante modificaciones en la disponibilidad de asimilados en posfloración, lo cual también ha sido reportado para las respuestas de la calidad industrial a la fertilización nitrogenada (Lerner et al., 2013, 2016) y para la eficiencia de recuperación de N y S (Arata et al., 2017).

En el análisis multivariado para los efectos del año y el genotipo (Figuras 14 y 15), los cultivares del GC1 mostraron buena calidad panadera (cuadrante de arriba a la derecha en el ACP), mientras que los del GC2 y GC3 tuvieron mayor variabilidad en su desempeño. El SDSS, un estimador de la calidad del gluten, se asoció positivamente con distintas variables de calidad, mientras que su relación con la relación FD fue negativa en este caso. En cambio, Arata (2017) encontró una asociación negativa entre el SDSS y la relación P/L al analizar los efectos genotípicos y ambientales en un grupo de 24 cultivares de trigo argentinos con calidad contrastante en ambientes con distintas disponibilidades de N y S. También se observó que las deficiencias de S, en condiciones de suficiencia de N, provocaron un incremento excesivo de la tenacidad en relación con la extensibilidad, lo cual se asoció con un impacto negativo en el SDSS pese a que el %Pro se incrementó. En los experimentos aquí presentados no se esperaría este tipo de comportamiento ya que fueron fertilizados balanceadamente con N y S.

La tasa y la duración de la deposición de proteínas, al igual que para el almidón, se determinan por el balance entre fuente y destinos; a diferencia del almidón, la proteína, es influenciada en mayor medida y más directamente por factores de la fuente en ausencia de estrés hídrico u otro estrés distinto al de N que reduzcan el número de granos (Jenner et al., 1991; Rondanini et al., 2012). La proteína depositada en el grano proviene, en gran parte, del reciclado de proteína foliar, como la RuP2 carboxilasa encargada de fijar el CO₂ para producir el sustrato de la síntesis de almidón. A su vez, el carbono fijado por la

fotosíntesis actual proporciona el esqueleto carbonado de la proteína y la energía requerida para la síntesis proteica (Jenner et al., 1991). Si bien con limitación por fuente los carbohidratos son proporcionalmente escasos, se encontró que el %GH aumentó (Cuadro 11), el cual se encuentra estrechamente relacionado con el %Pro. A su vez, se identificaron dos genotipos (BAG9 del GC2 y B501 del GC3), en los que el incremento de la relación FD produjo una disminución lineal del %GH (Figura 17), que podría estar relacionada con una limitación de los destinos para acumular N en grano (Bancal, 2009).

En coincidencia con lo reportado por Abbate et al. (2001a), el PH se asoció directamente con la relación FD. Sin embargo, los genotipos de mayor calidad panadera (GC1) mostraron una menor influencia de la disponibilidad de asimilados por grano en la determinación del PH que los genotipos de menor calidad (GC2 y GC3) (Figura 18), pese a que la sensibilidad del PG fue diferente entre METE y RAYO (Capítulo 2: Figura 9).

El perfil proteico de los cultivares que define la composición cualitativa del gluten mostró mayor variabilidad para las gluteninas que para las gliadinas (Cuadro 13). Tal como se ha reportado previamente para genotipos argentinos de trigo pan (Lerner et al., 2016; Arata, 2017), la valoración de los alelos de HMW en base a la puntuación de calidad *Glu-1* (Payne et al., 1987) no coincidió con el GC definido en base a atributos fenotípicos. Por su parte, el análisis de conglomerados por similaridad del perfil completo de prolaminas (Figura 16) no mostró agrupamientos coincidentes con el GC. Es de destacar el caso de RAYO, que presentó un buen desempeño en las variables alveográficas en ambos años, con valores de W superiores a $300 \text{ J } 10^{-4}$, pese a la presencia de introgresión con centeno que impactaría negativamente en la calidad del grano (Graybosch et al., 1993; Martínez Cruz et al., 2011). Vale mencionar que algunos cultivares mostraron una calidad panadera superior a la esperada, lo cual evidencia la interacción del genotipo con

el manejo del cultivo. Por ejemplo, la fertilización con N y S en estos ensayos pudo incidir en los resultados, tal como fue observado por Abbate et al. (2010) y Alzueta (2014).

Una de las variables estudiadas que determinan la composición cuantitativa del gluten fue la relación GLI/GLU, cuya respuesta a los tratamientos de FD dependieron del año y del genotipo (Figuras 19 y 20), aunque no se encontraron asociaciones lineales significativas con la relación FD. El menor registro de precipitaciones durante el llenado de granos en el año 2 respecto al año 1 (Figura 5) pudo haber incidido en la obtención de una mayor proporción de GLI respecto a GLU y potenciar a su vez el efecto de las variaciones en la disponibilidad de asimilados, ya que tanto su incremento como su disminución tendieron a incrementar la relación GLI/GLU. En acuerdo con esto, Saint Pierre et al. (2008a) reportaron que el incremento en el nivel de riego no afectó la fracción de proteínas poliméricas, mientras que redujo la fracción monomérica, disminuyendo así su relación; aunque dicho efecto mostró interacción con el ambiente. Con respecto a la interacción G x FD, se observó que METE (GC1), el cual mostró mayor estabilidad en otras variables, tuvo las respuestas de mayor magnitud, incrementando significativamente la relación GLI/GLU en todos los tratamientos de FD respecto al testigo. A su vez, los genotipos de mayor calidad panadera (GC1) exhibieron mayores relaciones GLI/GLU que los pertenecientes al GC2 y al GC3. Similarmente, Borghi et al. (1986) reportaron que el aumento de la relación FD por desespiguillado incrementó el porcentaje de gliadinas en mayor proporción que el de gluteninas, dependiendo la respuesta del genotipo sólo para las primeras. Cabe destacar que, en la mayoría de los genotipos, la relación FD no influyó en el balance GLI/GLU, en concordancia con el modelo validado por Martre et al. (2003), donde el coeficiente de partición (i.e. proporción) entre ambas fracciones proteicas fue constante durante el desarrollo del grano y no fue modificado por

las condiciones de crecimiento. Sin embargo, los mecanismos subyacentes a la respuesta particular del cultivar METE merecen ser estudiados con más detalle.

A diferencia de GLI/GLU, la composición de gluteninas definida por la relación HMW/LMW no fue afectada por los tratamientos de FD, dependiendo mayormente del efecto genotípico y su interacción con el año (Figura 21). En la mayoría de los cultivares la HMW/LMW fue significativamente superior en el año 2 respecto al año 1, mientras que los genotipos del GC1 mostraron un mayor grado de polimerización de las gluteninas (mayor HMW/LMW) que los pertenecientes al GC2 y GC3, aun cuando la mayor parte de los genotipos presentaron alelos de HMW relacionados con elevada fuerza panadera (*Glu-A1*: 1, 2*; *Glu-B1*: 7+8; *Glu-D1*: 5+10) (Payne, 1987; Shewry et al., 2003a, b). La mayor fuerza del gluten en estas subunidades se relacionaría con una polimerización más temprana durante el llenado y una mayor distribución de pesos moleculares en la madurez (Naeem et al., 2012; Igrejas et al., 2020). Además, dado que el S es indispensable para la formación de los enlaces disulfuro intra e intermoleculares de las gluteninas (Shewry et al. 2003b) y que su disponibilidad relativa al N influye en la composición y calidad del gluten (Zhao et al., 1999; Wieser et al., 2004; Lerner et al., 2006; Wrigley et al., 1982; Luo et al., 2000; Arata et al. 2021), adquiere relevancia el estudio de otras características genotípicas como las dinámicas de dichos nutrientes en la planta y/o en el cultivo que podrían estar explicando las diferencias observadas en el grado de polimerización entre genotipos con similar perfil proteico. Es decir que, la expresión del potencial genético atribuido al perfil de HMW podría estar regulado por la capacidad de la fuente para proveer precursores de la síntesis proteica.

El genotipo fue el principal determinante de la composición de las gliadinas, modificando los efectos del año y del tratamiento de FD sobre la relación ω -gli/ α - β - γ -gli.

Las respuestas a los cambios en la disponibilidad de asimilados variaron dentro de un mismo GC, siendo los genotipos METE (GC1) y B501 (GC3) los que más aumentaron la fracción de gliadinas pobres en S (mayor ω -gli/ α - β - γ -gli) (DuPont et al., 2006; Rogers et al., 2006) al incrementar la relación FD por desespiguillado (Figura 22).

Al analizar en forma conjunta el efecto de los tratamientos de FD sobre las variables de calidad del grano y de composición cuantitativa de prolaminas mediante un único dendrograma para ambos años (Figura 23), los genotipos de calidad contrastante tendieron a agruparse por GC, a excepción de BAG9 (GC2) y B501 (GC3) que se diferenciaron del resto. Sin embargo, al observar los patrones de agrupamiento entre tratamientos dentro de cada GC, RAYO (GC1) se asemejó a AREX y LEON del GC3. Nuevamente, esto evidencia que la presencia de introgresión con centeno (Graybosch et al., 1993; Martínez Cruz et al., 2011) modifica tanto la composición cualitativa como cuantitativa de prolaminas, aunque en el caso de RAYO esto no se vio reflejado en la mayor parte de las variables de calidad del grano. Surge entonces el interrogante sobre las causas de los atributos fenotípicos que explican el desempeño de este genotipo.

Sumado a esto, la influencia de la relación FD sobre las demás variables de calidad del grano dependió del genotipo en particular, pero no del GC; excepto para el PH. De esta manera, la capacidad de los destinos para acumular N en grano pudo haber resultado limitante en algunos genotipos, dado que el incremento en la disponibilidad de asimilados por grano redujo el %Pro (Capítulo 2: Figura 11) y el %GH (Figura 17), mientras que el SDSS mostró una menor incidencia de la relación FD. En consecuencia, la respuesta de la calidad proteica, valorada mediante el SDSS/%Pro, a los tratamientos FD dependió del genotipo (Cuadro 10). Con relación a esto, Borghi et al. (1986) reportaron que el aumento del contenido de N en grano debido a la reducción de los destinos por desespiguillado

requirió de una síntesis y acumulación de proteínas adicionales, aunque esto no condujo a una mejora significativa de las características cualitativas de la harina; lo cual podría explicarse por una disminución de la calidad proteica, como lo sugiere la reducción del índice de sedimentación específico, en este caso para el test de Zeleny (Zeleny/%Pro). Recientemente, mediante un análisis del proteoma, Xue et al. (2019) destacaron la importancia relativa de ciertas proteínas al aplicar N en dosis dividida, especialmente en cultivares cuya calidad panadera es menos dependiente de la concentración de proteína en grano, destacando la relevancia de la composición proteica.

Aunque los tratamientos de FD afectaron significativamente la composición del gluten en algunos genotipos en particular, las asociaciones de las relaciones entre las principales fracciones proteicas con la relación FD no fueron significativas. Sin embargo, resulta interesante que, las proporciones de subunidades individuales de HMW se asociaron con la disponibilidad de asimilados por grano en algunos genotipos. De esta manera, el incremento en la relación FD generó una disminución en la proporción de la subunidad codificada por *Glu-A1x* en el cultivar BAG 9 (GC2) (Figura 24), mientras que produjo un aumento en la proporción de la subunidad codificada por *Glu-D1y* en B501 (GC3) (Figura 25). Recientemente, Tóth et al. (2019) destacaron la relevancia de las subunidades de HMW *tipo-y* para los programas de mejoramiento de la calidad de trigo, en base a estudios bajo diferentes niveles de fertilización nitrogenada. A su vez, en estudios previos a esta tesis (Arata, 2017; Arata et al., 2021), se detectaron subunidades con mayor relevancia (e.g. *Glu-D1x* y *Glu-D1y*) para la interacción entre el genotipo y la fertilización con N y S. Según lo anterior, el estudio riguroso de los loci que codifican las subunidades más sensibles a los cambios en la disponibilidad de asimilados por grano adquiere relevancia para el mejoramiento genético del trigo.

3.7 Conclusiones

Hipótesis puesta a prueba: 2) Ante cambios en la relación FD en posfloración, los genotipos de trigo pan clasificados en el grupo de mayor calidad panadera (GC1) presentan mayor estabilidad (bajo valor de pendiente de la función lineal) en composición proteica y calidad del grano (SDSS, %GH, PH) que los genotipos de menor calidad (GC2 y GC3).

En base a los resultados encontrados se rechazó la **hipótesis 2**, concluyendo que la estabilidad (pendiente de la función lineal) de la composición proteica y la calidad del grano ante variaciones en la relación FD dependió mayormente de cada genotipo en particular, y no del GC. Sin embargo, cabe señalar que el cultivar METE, del GC1, se destacó por la menor incidencia de la relación FD en las variables de calidad estudiadas. El incremento del balance FD se asoció con una merma del %GH, sólo en dos genotipos (BAG9 del GC2 y B501 del GC3); mientras que se relacionó directamente con una mejora del PH, sólo en los genotipos de menor calidad panadera (GC2 y GC3). Por último, las fracciones proteicas que respondieron a los cambios en la disponibilidad de asimilados por grano dependieron del genotipo. En este sentido se identificaron subunidades de HMW con mayor relevancia, cómo las codificadas por los loci *Glu-A1x* y *Glu-D1y*.

CAPÍTULO 4. Interacción entre la relación fuente/destino y la fertilización nitrógeno-azufrada en trigo

4.1 Introducción

En los cultivos de trigo, la disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno (N) y el azufre (S) afecta los procesos que regulan el crecimiento, la generación del rendimiento y la calidad del producto. A medida que avanza el desarrollo se producen cambios en la demanda de estos nutrientes, que de no ser satisfecha, puede resultar determinante en la definición del rendimiento al reducir la tasa de crecimiento, especialmente en las etapas críticas, y en la calidad de los granos (Abbate et al., 1995; Dreccer et al., 2003; Lerner et al., 2006; Salvagiotti y Miralles, 2008; Barraco et al., 2009; Ercoli et al., 2011; Alvarez et al., 2012; Steinbach y Alvarez, 2014; Echeverría y Garcia, 2015; Lerner et al., 2016; Abadia et al., 2017; Arata, 2017; Arata et al., 2021).

Tanto el tamaño como la actividad de la fuente, considerada como un tejido productor neto de fotoasimilados (Ho, 1988; Sonnewald y Fernie, 2018), determinan la capacidad del cultivo para acumular biomasa, regulando los procesos de intercepción de radiación y su eficiencia de conversión (Dreccer et al., 2003). Por su parte, los destinos son considerados tejidos importadores netos de productos fotosintéticos (Ho, 1988; Sonnewald y Fernie, 2018). De esta manera, para un cultivo productor de granos como el trigo, se ha considerado cómo destinos al número de granos (Fischer, 1985, 2011; Slafer et al., 2003; Acreche y Slafer, 2009; Miralles et al., 2014). A su vez, en otros trabajos se desarrolló el concepto de capacidad de los destinos, el que incluye además el peso potencial de los granos o un estimador de este último (Evans et al., 1975; Fischer y HilleRisLambers, 1978; Abbate et al., 2005; Alonso et al., 2018).

Estos componentes que determinan el rendimiento del cultivo se incrementan con la absorción de macronutrientes limitantes, tales como el N y en menor medida el S (Dreccer et al., 2003; Salvagiotti et al., 2009; Lerner et al., 2013; Arata et al., 2017). De esta manera, cuando se incrementa la disponibilidad de estos nutrientes para el cultivo, el mayor rendimiento esperado debido a una mayor capacidad de los destinos podría comprometer la capacidad de la fuente durante el llenado de granos, mientras que el nivel de precursores para la síntesis proteica, que influye sobre la composición y calidad de los granos, resultaría menos limitante (Jenner et al., 1991; Triboi y Triboi-Blondel, 2002). Vale agregar que, bajo condiciones de suficiencia de N, el número de granos por superficie se encuentra limitado por la disponibilidad de asimilados durante una etapa crítica, que en general se establece entre los 20 días antes y 10 días después de anthesis (Abbate et al., 1997); mientras que, bajo deficiencia, este componente responde directamente al suministro de N a la espiga, probablemente debido a una menor supervivencia de las flores diferenciadas (Abbate et al., 1995).

Recientemente, de Oliveira Silva et al. (2020) realizaron un riguroso meta-análisis a escala mundial de las tendencias en la eficiencia de la utilización del N (i.e. rendimiento en grano por unidad de N absorbido en madurez) en trigo. Para estos autores, los principales desafíos que emergen para el mejoramiento genético y la selección por rendimiento en grano o por eficiencia de uso del N son sus características de múltiples caracteres (*multi-trait*) y las compensaciones (*trade off*) entre los mecanismos involucrados en estos caracteres o rasgos. Por lo tanto, la selección de genotipos con la capacidad de acumular mayores cantidades de N absorbido a madurez, mientras que aumentan o mantienen el rendimiento con niveles elevados de absorción de N (i.e. mayor eficiencia de uso), podría atenuar la relación negativa entre rendimiento y proteína.

En base a lo antes expuesto, resulta relevante estudiar los efectos de interacción entre la variación de la relación FD en posfloración y la fertilización nitrógeno-azufrada sobre el peso, la composición y la calidad del grano en trigo pan, bajo diferentes contextos productivos.

4.2 Objetivo específico

3) Analizar la interacción entre los cambios en la relación FD en posfloración y la fertilización nitrógeno-azufrada sobre el PG, la composición de prolaminas y la calidad del grano (%Pro, SDSS, %GH, PH) en trigo pan.

4.3 Hipótesis

3) La fertilización nitrógeno-azufrada en prefloración incrementa la magnitud de las respuestas (cuantificadas por la pendiente de la función lineal y la tasa de variación) del PG, mientras que reduce la magnitud para las variables de composición de prolaminas y calidad (%Pro, SDSS, %GH, PH), ante cambios en la relación FD durante el llenado, respecto a condiciones de baja disponibilidad de N y S.

4.4 Materiales y Métodos

Se realizaron cuatro experimentos a campo, dos en la campaña 2014/15 y otros dos en la campaña 2015/16. En el primer año los sitios experimentales fueron: la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA (latitud: -36,83 y longitud: -59,89) (CH) y un lote de producción del establecimiento “La Cautiva” (LP14) ubicado sobre la Ruta N° 80 del

partido de Azul (latitud: -36,98 y longitud: -59,77). En el segundo año se realizó un segundo experimento en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA y otro en un lote de producción ubicado en el Aeroclub de Azul (LP15) sobre la Ruta N° 3 (latitud: -36,84 y longitud: -59,88).

4.4.1 Chacra experimental

Estos experimentos surgen de la inclusión de un tratamiento sin fertilizar en uno de los genotipos utilizados en el Capítulo 2 de esta tesis, por lo que las características del lote y de las campañas fueron comentadas previamente (ver sección 2.4.1 y 2.5.1).

Se implementó un diseño en parcelas divididas con parcelas distribuidas en bloques completos aleatorizados y tres repeticiones. El genotipo seleccionado fue Baguette 501 (Cuadro 15). En las parcelas principales (9-12 m x 1,4 m) se aleatorizaron los dos tratamientos de fertilización (NS0: control sin fertilizar, NS1: fertilizado con 180 kg N ha⁻¹ y 15 kg S ha⁻¹) y en las subparcelas los cuatro tratamientos de FD (T, So, D, R), según lo descrito en la sección 2.4.

Cuadro 15. Evolución de la clasificación por grupo de calidad (GC) entre 2012 y 2018 para los genotipos de trigo pan utilizados en los distintos experimentos (Exp.). Elaborado en base a datos de la Red de Ensayos Comparativos de Variedades de Trigo (INASE, 2021).

Genotipo	Código	Exp.	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
Baguette 501	B501	CH14-CH15	GC2	GC2	GC2	GC2	GC3	GC3	GC3
Buck SY 200	--	LP14	GC2	GC2	GC2	GC2	GC2	GC2	GC2
ACA 303*	--	LP15	GC3	GC3	GC1	GC1	GC1	GC1	GC2

CH14: chacra experimental en 2014; CH15: chacra experimental en 2015; LP14: lote de producción en 2014; LP15: lote de producción en 2015; *ACA 303 (GC3) fue reemplazado por ACA 303 PLUS (GC1, luego GC2) que proviene del primero e incorpora genes provenientes del cultivar de origen chino Sumai 3 que confieren un comportamiento diferencial frente a la fusariosis de la espiga (Ortiz, 2014).

Se realizaron las siguientes determinaciones sobre las muestras cosechadas:

- En todos los subtratamientos: NG/vástago, relación FD, PG, PRO/grano, %Pro, SDSS, SDSS/%Pro, %GH, PH, GLI/GLU, HMW/LMW, ω -gli/ α - β - γ -gli, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y, Glu-D1x/HMW, Glu-D1y/HMW.
- En los subtratamientos testigo: REND_T, NG_T, BAT_T, IC_T, W y P/L (ver sección 3.4.1).

Las metodologías para realizar los muestreos y las determinaciones fueron descritas en las secciones 2.4 y 3.4.

Los efectos del año, la fertilización con N y S, el tratamiento de FD y sus interacciones sobre el peso, la calidad y la composición del grano y los efectos del año y la fertilización con N y S sobre el rendimiento y sus componentes y las variables alveográficas se analizaron mediante ANVA y prueba de Duncan ($\alpha=0,05$). Para cada variable se calculó el porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de cada fuente de variación del ANVA (FV), dividiendo la suma de cuadrados de la FV sobre la suma de cuadrados del modelo (Robert y Denis, 1996). Se utilizó el paquete estadístico Infostat v.2020p (Di Rienzo et al., 2020).

La asociación entre el PG y la relación FD se analizó mediante sus cambios porcentuales relativos al testigo, en forma similar a Borrás et al. (2004). En este caso, para la relación entre el PG y la relación FD relativos se lograron ajustar modelos bilineales con plateau [$y=a(b*x)^*(x<c)+(b*c)^*(x>=c)$], donde y fue el PG, x la relación FD, a la ordenada al origen, b la pendiente en la parte de respuesta creciente de la curva y c el valor de x a partir del cual y alcanza su máximo. Las relaciones entre las variables de calidad y la relación FD se estudiaron mediante modelos de regresión lineal simple sobre las medias de los tratamientos [$y=a+b*x$], donde y es la variable dependiente

(PRO/grano, %Pro, SDSS, %GH, SDSS/%Pro, PH), x la variable independiente (relación FD), a la ordenada al origen y b la pendiente. Los términos de la función lineal (b y a) entre aquellas regresiones que resultaron significativas fueron comparados mediante Pruebas F ($\alpha=0,05$). Se utilizó el software GraphPad Prism® v7. De esta manera, la significancia y las diferencias entre pendientes (b) se utilizaron para comparar la estabilidad frente a cambios en la relación FD bajo distintas condiciones de fertilización.

Las asociaciones entre variables de calidad del grano y composición proteica se estudiaron mediante Análisis de Regresión simple ($\alpha=0,05$) sobre los datos individuales, ajustando modelos exponenciales de segundo orden. Posteriormente se obtuvieron los valores óptimos (i.e. valor de x donde la pendiente fue nula), igualando a cero la primera derivada de la función de ajuste y despejando.

4.4.2 Lotes de producción

Los experimentos en los lotes de producción (LP14 y LP15) correspondieron a un diseño en bloques completos aleatorizados con parcelas divididas y tres repeticiones, que involucraron una estructura factorial para los tratamientos de N y S. De esta manera, en las parcelas principales (LP14: 6 x 1,9 m; LP15: 15 x 1,4 m) se aleatorizaron cuatro tratamientos de fertilización (combinaciones NxS) y en las subparcelas tres tratamientos de FD. En ambos lotes de producción se demarcó el ensayo con el cultivo ya implantado por el productor. Los cuatro tratamientos de fertilización consistieron en combinaciones de dos niveles de N (N0: manejo del productor, N1: 200 kg N ha⁻¹ adicionales a la fertilización del productor) y dos de S (S0: manejo del productor, S1: 15 kg S ha⁻¹ adicionales a la fertilización del productor), siendo urea y sulfato de calcio las fuentes

utilizadas, respectivamente. Por su parte, los tratamientos de FD fueron: testigo (T), defoliación parcial (Df: remoción de hoja bandera) y raleo (R: surco por medio); aplicados a los 7 días después de anthesis (DC65). El tratamiento Df fue aplicado en dos surcos centrales de 1 m de longitud cada uno, reemplazando al tratamiento de sombreado debido a su factibilidad de implementación y seguimiento en los lotes de producción. A continuación, se presentan las características más relevantes del sitio y del manejo implementado por el productor en cada experimento.

LP14: El suelo de este lote es un Argiudol típico, bien drenado, con textura franco arcillo limosa, que presenta una capacidad de uso IIIes y un índice de productividad de 69, según el método paramétrico multiplicativo desarrollado por Riquier et al. (1970) y modificado por el Instituto de Suelos del INTA-CIRN (GeoINTA, 2020). Los datos analíticos del perfil típico se presentan en el Cuadro A.6. El sistema de labranza fue siembra directa y el antecesor fue soja. Se utilizó el genotipo de trigo pan Buck SY 200 (ciclo intermedio, Cuadro 15), en los rangos de fecha de siembra (30/07/2014) y densidad recomendados para la región. Se aplicaron 100 kg ha^{-1} de fosfato diamónico (18 kg N ha^{-1} , 20 kg P ha^{-1}) incorporado a la siembra y 100 kg ha^{-1} de urea (46 kg N ha^{-1}) al voleo en posemergencia. Se realizó control químico de malezas y no se aplicaron fungicidas. Cabe destacar que este cultivo sufrió un severo ataque tardío de roya negra o del tallo del trigo (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*). Por lo tanto, las limitaciones en el alcance de los datos obtenidos de este experimento se comentan en la sección de Discusión.

LP15: El suelo de este lote es un Argiudol típico, bien drenado, con textura franco arcillo limosa, que presenta una capacidad de uso IIIs y un índice de productividad de 57 (GeoINTA, 2020). Los datos analíticos del perfil típico se presentan en el Cuadro A.7. El sistema de labranza fue siembra directa y la rotación fue soja de 1°/cereal invernal-soja

de 2°. Se utilizó el genotipo de trigo pan ACA 303 (ciclo largo a intermedio, Cuadro 15), en los rangos de fecha de siembra (01/07/2015) y densidad recomendados para la región. Con respecto a la fertilización, se aplicaron 120 kg ha⁻¹ de superfosfato triple de calcio (24 kg P ha⁻¹) incorporado a la siembra y 110 kg ha⁻¹ de urea (50,6 kg N ha⁻¹) al voleo en posemergencia. Se realizó control químico de malezas y no se aplicaron fungicidas ya que el genotipo utilizado normalmente presenta buen comportamiento sanitario. Además, no se observaron niveles de enfermedad durante el ciclo del cultivo que justifiquen la aplicación de fungicidas por parte del productor.

En LP14, los tratamientos de fertilización se aplicaron en fin de macollaje; mientras que en LP15, se aplicó la urea en dosis dividida 40 % en emergencia y 60 % en macollaje y el sulfato de calcio en macollaje.

Se utilizaron los registros agrometeorológicos mencionados en el Capítulo 2.

En base a los descrito en las secciones 2.4 y 3.4, se realizaron las siguientes determinaciones sobre los granos cosechados:

- En todos los subtratamientos: PG, %Pro, SDSS, %GH, PH.
- En los subtratamientos testigo: REND_T, NG_T, W y P/L (ver sección 3.4.1).

Los datos de las principales variables se describieron mediante el rango, la media y el CV general. Los efectos de la fertilización con N y con S, el tratamiento de FD y sus interacciones sobre el peso y la calidad del grano y los efectos de la fertilización con N y con S sobre el rendimiento y los parámetros alveográficos en cada lote de producción se analizaron mediante ANVA y prueba de Duncan ($\alpha=0,05$). Para cada variable se calculó el porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de cada fuente de variación del ANVA (FV), dividiendo la suma de cuadrados de la FV sobre la suma de cuadrados del modelo (Robert y Denis, 1996). Para comparar la magnitud de las respuestas entre

tratamientos de fertilización en cada lote de producción, se calculó la tasa de variación porcentual de las variables analizadas para los subtratamientos Df y R respecto al testigo. Posteriormente, se realizó ANVA sobre las tasas de variación considerando los efectos del N, del S y su interacción.

Se utilizó el paquete estadístico Infostat v.2020p (Di Rienzo et al., 2020).

4.5 Resultados

4.5.1 Chacra experimental

Para contextualizar la interacción entre los cambios en la relación FD en posfloración y la disponibilidad de N y S se describen las respuestas del rendimiento y algunos de sus componentes a la fertilización nitrógeno-azufrada en ambos años para los tratamientos testigo (sin alteración de la relación FD). El agregado de N y S incrementó el $REND_T$ un 39% en promedio (494 vs. 685 g m⁻²), asociado a un aumento del 44% en el NG_T (12446 vs. 17933 granos m⁻²). Por su parte, la fertilización combinada incrementó la BAT_T un 38% en promedio (1074 vs. 1477 g m⁻²), mientras que su efecto sobre el IC_T dependió del año (A1-NS0=0,47 a; A1-NS1=0,45 b; A2-NS0=0,45 b; A2-NS1=0,48 a).

4.5.1.1 Influencia de la fertilización nitrógeno-azufrada en las respuestas del peso unitario del grano y de la proteína a las variaciones en la relación fuente/destino

El tratamiento de FD resultó la principal FV para la relación FD y el NG/vástago. (Cuadro 16 a). El tratamiento So redujo un 45% la relación FD en promedio respecto al T; mientras que el R y el D tendieron a incrementar dicha variable, aunque no en forma

significativa (Cuadro 16 b). Por otro lado, el tratamiento D disminuyó un 32% el NG/vástago en promedio respecto al T, mientras que el So provocó una merma del 19% (Cuadro 16 b). Además, la fertilización nitrógeno-azufrada incrementó un 22% el NG/vástago en promedio (27,6 vs. 33,8) (Cuadro 16 a).

Cuadro 16. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para la relación fuente/destino (FD) y el número de granos por vástago (NG/vástago) de los experimentos NS x FD en la chacra experimental. El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE. b) Relación FD y NG/vástago para los tratamientos testigo (T), sombrero (So), raleo (R) y desespiguillado (D) (promedio de los 2 tratamientos de fertilización en 2 años). Valores resaltados indican diferencias significativas respecto al T.

a)	F.V.	Relación FD		NG/vástago	
		valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
	A	0,0573	4,4	0,508	0,4
	NS	0,3417	10,8	0,0199	25,7
	FD	<0,0001	52,0	<0,0001	60,0
	A*NS	0,5239	0,5	0,7362	0,1
	A*FD	0,3375	3,9	0,3105	3,6
	NS*FD	0,3886	3,5	0,1196	6,2
	A*NS*FD	0,2669	4,6	0,8931	0,6
b)	T	34,0	a	35,5	a
	S	18,7	b	28,6	b
	R	35,9	a	34,7	a
	D	38,4	a	24,0	c

A: año, NS: fertilización nitrógeno-azufrada, FD: tratamiento de fuente/destino.

El tratamiento de FD resultó la principal FV para el PG, aunque se detectaron interacciones dobles significativas (Cuadro 17 a). La fertilización nitrógeno-azufrada sólo redujo un 12% dicho componente en el año 2 (Cuadro 17 b). A su vez, el tratamiento D incrementó significativamente el PG en ambos años, mientras que el R sólo lo hizo en el año 2. Por su parte, el tratamiento So redujo el PG en mayor magnitud en el año 1 (Cuadro 17 c). Con respecto a la interacción NS*FD la fertilización incrementó el efecto de los tratamientos de FD sobre el PG (Figura 26).

Cuadro 17. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para el peso unitario del grano (PG), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental. El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE. b) PG para los tratamientos sin fertilización (NS0) y con fertilización nitrógeno-azufrada (NS1) en cada año. c) PG para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombreado (So) en cada año.

a) FV	PG		b) Año			c) Año		
	valor-p	%SCE	Año	Fert	PG (mg)	Año	FD	PG (mg)
A	<0,0001	5,7	1	NS0	36,2	1	T	39,0
NS	0,0012	3,4		NS1	37,1		So	28,3
FD	<0,0001	71,8	2	NS0	42,0	2	R	38,4
A*NS	<0,0001	6,9					D	40,8
A*FD	0,0009	2,5					T	38,8
NS*FD	<0,0001	8,7					So	31,4
A*NS*FD	0,939	0,0		NS1	36,8		R	43,0
							D	44,4

A: año, NS: fertilización nitrógeno-azufrada, FD: tratamiento de fuente/destino.

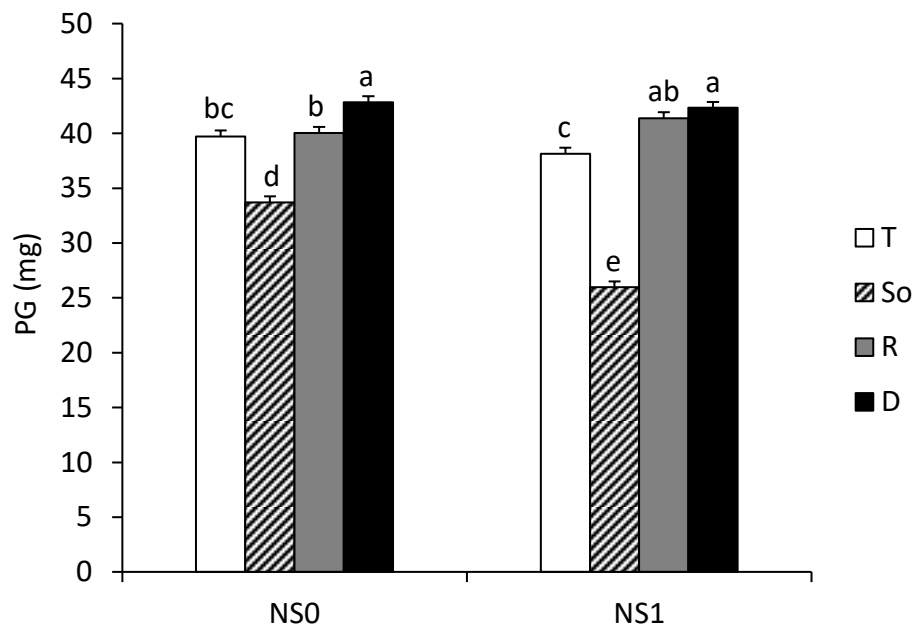


Figura 26. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada en la chacra experimental (CH) (promedio de 2 años). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

La fertilización con N y S y el tratamiento de FD fueron las principales FV para el PRO/grano, aunque se detectaron interacciones dobles significativas (Cuadro 18 a).

Así, el aumento promedio del PRO/grano debido a la fertilización fue de mayor magnitud en el año 1 respecto al año 2 (+32% vs. +20%) (Cuadro 18 b). Además, se observó un incremento significativo de dicha variable debido al tratamiento D en ambos años y debido al R sólo en el año 2, mientras que el So produjo una merma significativa sólo en el año 1 (Cuadro 18 c). Con respecto a la interacción NS*FD, cuando no se fertilizó, sólo se encontró un efecto significativo del tratamiento D; mientras que cuando se aplicó N y S, todos los tratamientos de FD mostraron efectos significativos sobre el PRO/grano (Figura 27). Aunque la interacción A*G*FD no fue significativa, en el Cuadro A.9 se pueden consultar las medias para cada combinación de tratamientos.

Cuadro 18. a) Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para el contenido de proteína por grano (PRO/grano), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental. El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE. b) PRO/grano para los tratamientos sin fertilización (NS0) y con fertilización nitrógeno-azufrada (NS1) en cada año. c) PG para los tratamientos testigo (T), raleo (R), desespiguillado (D) y sombreo (So) en cada año.

a) F.V.	PRO/grano		b) Año Fert PRO/grano (mg)				c) Año FD PRO/grano (mg)			
	valor-p	%SCE								
				NS0	4,1	c		T	4,7	c
A	0,0102	1,5	1				1	So	4,2	d
NS	0,0003	43,9						R	4,7	c
FD	<0,0001	39,1		NS1	5,4	a		D	5,5	a
A*NS	0,0114	1,5						T	4,5	c
A*FD	0,0187	2,3	2				2	So	4,4	cd
NS*FD	<0,0001	9,1			NS0	4,5		b		R
A*NS*FD	0,1201	1,3		NS1	5,4	a		D	5,8	a

A: año, NS: fertilización nitrógeno-azufrada, FD: tratamiento de fuente/destino.

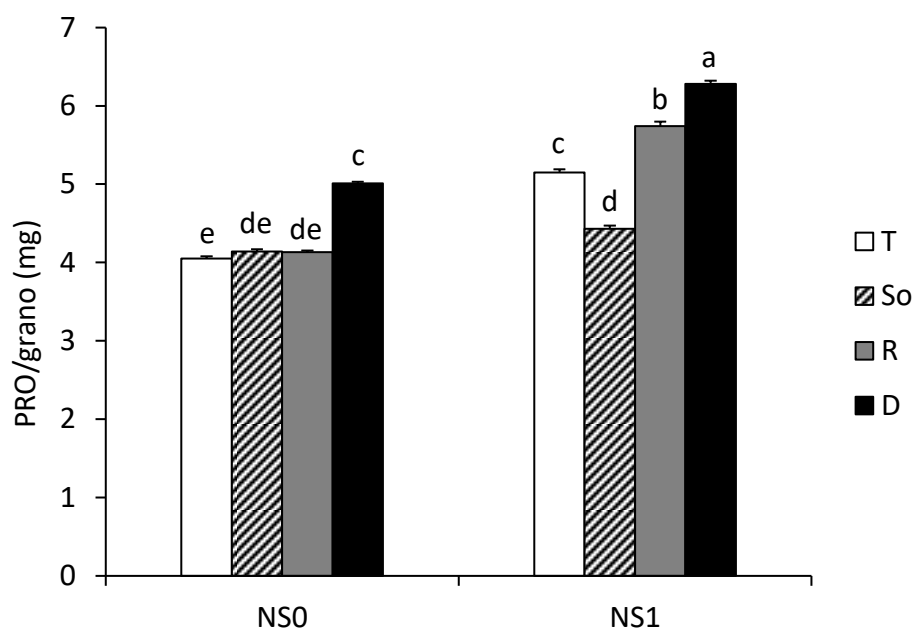


Figura 27. Contenido de proteína por grano (PRO/grano) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada en la chacra experimental (CH) (promedio de 2 años). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

La fertilización nitrógeno-azufrada resultó la principal FV para el %Pro, aunque la interacción A*NS*FD fue significativa, pero con un reducido %SCE (Cuadro 19). De esta manera, las respuestas a los tratamientos de FD con bajo nivel de nutrientes fueron similares entre años. Por su parte, con alto nivel de nutrientes, tanto el tratamiento So como el D incrementaron significativamente el %Pro en el año 1, mientras que sólo el So aumentó dicha variable en el año 2 (Figura 28). A su vez, la fertilización acentuó el efecto del tratamiento So (A1: NS0=+20%, NS1=+27%; A2: NS0=+22%, NS1=+26%).

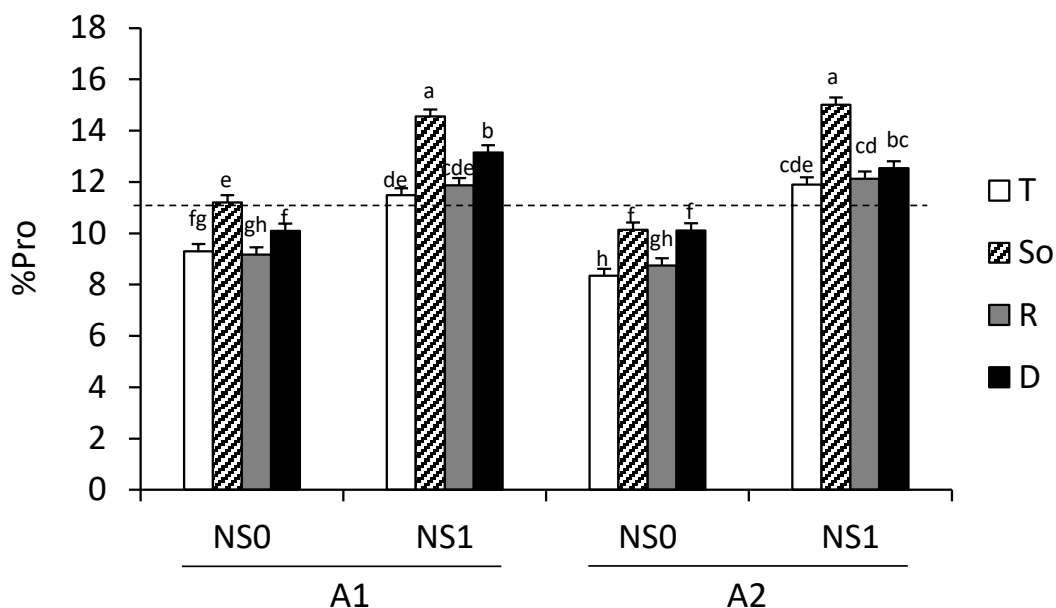


Figura 28. Concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombro (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 (A1) y el año 2 (A2) en la chacra experimental (CH). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias. La línea punteada indica el valor de 11% de %Pro.

La asociación entre los cambios relativos al testigo de la relación FD y el PG ajustó en un único modelo bilineal con plateau para los tratamientos sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada (Figura 29 a). Además, los términos para la fase lineal de respuesta de la curva no difirieron significativamente entre niveles de fertilización ($p_b=0,7195$; $p_a=0,5619$). Sin embargo, el PRO/grano se incrementó (Figura 29 b) y el %Pro se redujo linealmente (Figura 29 c) al aumentar la relación FD sólo cuando se aplicó fertilización (NS1), mientras que la asociación no fue significativa con baja disponibilidad de nutrientes (NS0).

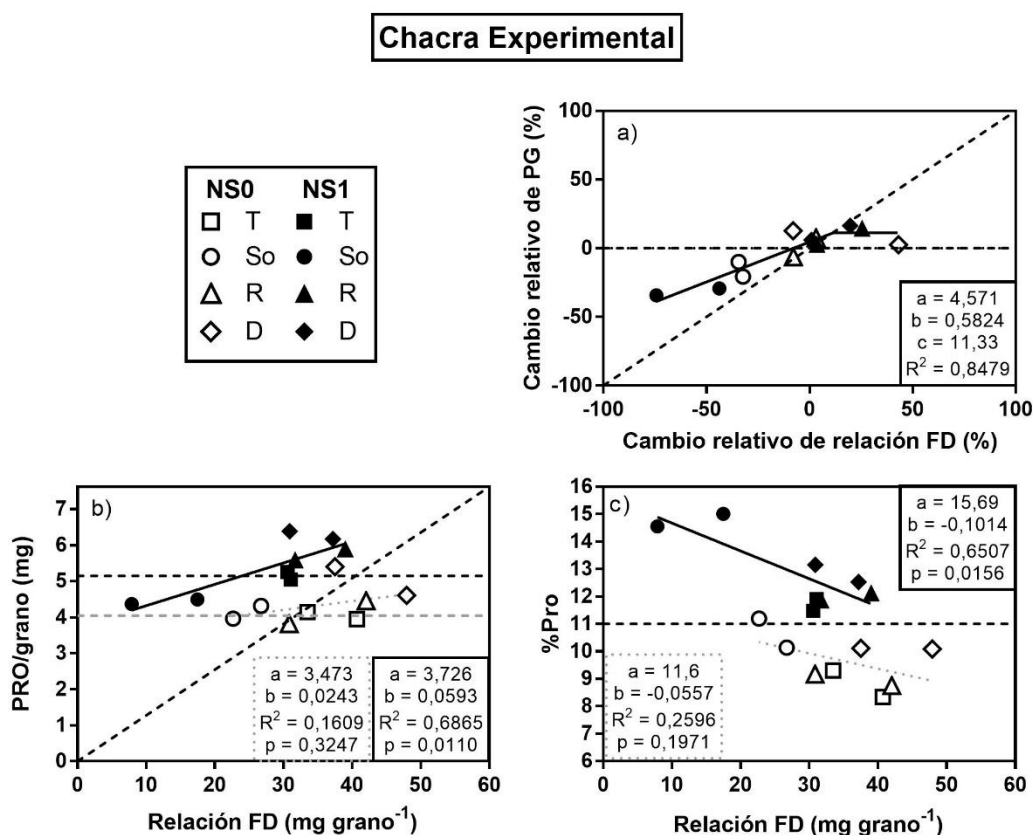


Figura 29. a) Relación entre los cambios relativos al testigo del peso unitario del grano (PG) y de la relación fuente/destino (FD); las líneas discontinuas representan las pendientes teóricas de 1 (limitación total por fuente) y 0 (limitación total por destinos) (Borrás et al., 2004); a: ordenada al origen, b: pendiente en la parte de respuesta de la curva y c: valor de X a partir del cual Y alcanza su máximo. b) Relaciones entre el contenido de proteína por grano (PRO/grano) y la relación FD para los tratamientos sin (NS0: símbolos vacíos, líneas grises) y con (NS1: símbolos llenos, líneas negras) fertilización nitrógeno-azufrada; la línea discontinua diagonal representa la relación para un PRO/grano correspondiente a un PG con limitación total por fuente que mantiene una concentración de proteína constante de 11% sobre base 13,5% de humedad (relación 7,9:1) y la horizontal indica el PRO/grano promedio de los tratamientos testigo para NS0 y NS1; a: ordenada al origen, b: pendiente. c) Relaciones entre el %Pro y la relación FD para NS0 y NS1; la línea discontinua indica un valor constante de %Pro de 11%; a: ordenada al origen, b: pendiente. T: testigo, So: sombreado, R: raleo, D: desespiguillado. Datos provenientes de dos años de ensayos en la chacra experimental. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

4.5.1.2 Interacción entre la relación fuente/destino y la fertilización nitrógeno-azufrada sobre variables de calidad y composición del grano

Al igual que para %Pro, la fertilización nitrógeno-azufrada resultó la principal FV para el SDSS, aunque la interacción A*NS*FD fue significativa (Cuadro 19). Así, cuando la disponibilidad de N y S fue baja, el SDSS respondió positivamente al tratamiento So

en el año 1 y al So y al D en el año 2; mientras que cuando la disponibilidad de nutrientes fue alta, dicha variable presentó estabilidad entre tratamientos en el año 1 y respondió negativamente a los tratamientos de R y D en el año 2 (Figura 30).

Cuadro 19. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para concentración de proteína (%Pro), índice de sedimentación (SDSS), SDSS específico (SDSS/%Pro), porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental. El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

FV	%Pro		SDSS		SDSS/%Pro		%GH		PH	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
A	0,0997	0,4	<0,0001	3,6	0,0003	7,0	<0,0001	29,2	<0,0001	19,7
NS	0,0014	69,3	0,0007	50,8	0,0433	5,8	0,0011	47,6	0,215	0,7
FD	<0,0001	25,9	<0,0001	13,3	0,0315	4,3	<0,0001	11,8	<0,0001	50,8
A*NS	0,0141	0,9	<0,0001	12,0	<0,0001	20,6	<0,0001	7,0	0,6721	0,0
A*FD	0,9282	0,1	0,0003	3,4	0,0002	11,7	0,02	2,0	0,0006	4,1
NS*FD	0,0065	2,0	<0,0001	11,2	<0,0001	43,6	0,0738	1,3	<0,0001	19,2
A*NS*FD	0,0427	1,2	<0,0001	5,5	0,0055	6,5	0,1981	0,9	0,0719	1,4

A: año, NS: fertilización nitrógeno-azufrada, FD: tratamiento de fuente/destino.

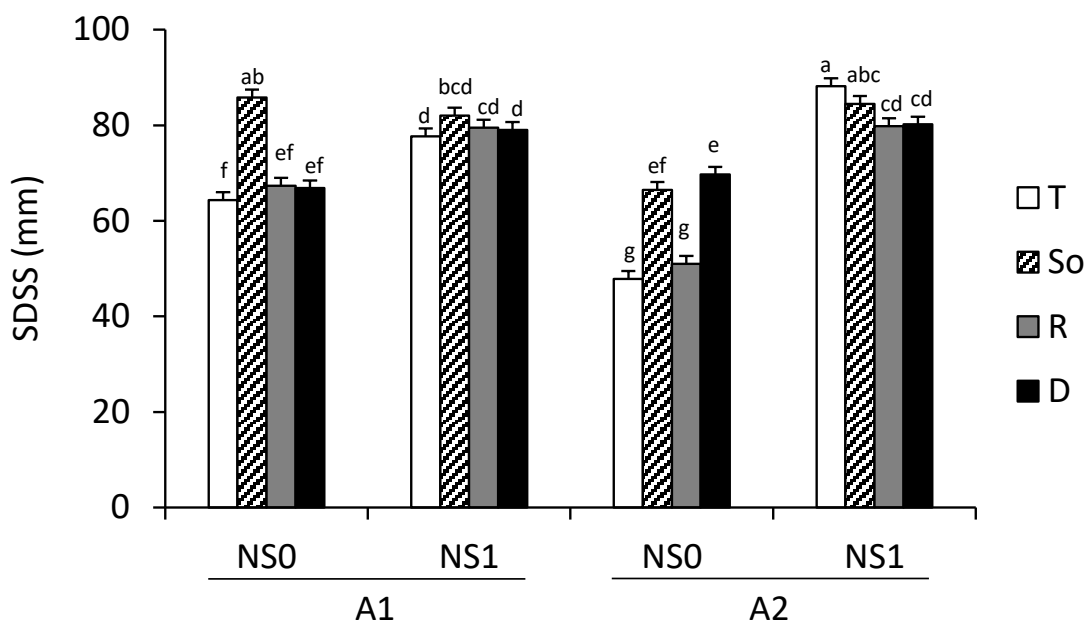


Figura 30. Índice de sedimentación (SDSS) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 (A1) y el año 2 (A2) en la chacra experimental (CH). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

Los efectos del tratamiento de FD sobre el SDSS específico (SDSS/%Pro) dependieron del año y de la fertilización con N y S (Cuadro 19). Sin embargo, en ambos años, el tratamiento So incrementó significativamente el SDSS/%Pro cuando la disponibilidad de N y S fue baja, mientras que redujo dicha variable cuando la disponibilidad fue alta (Figura 31).

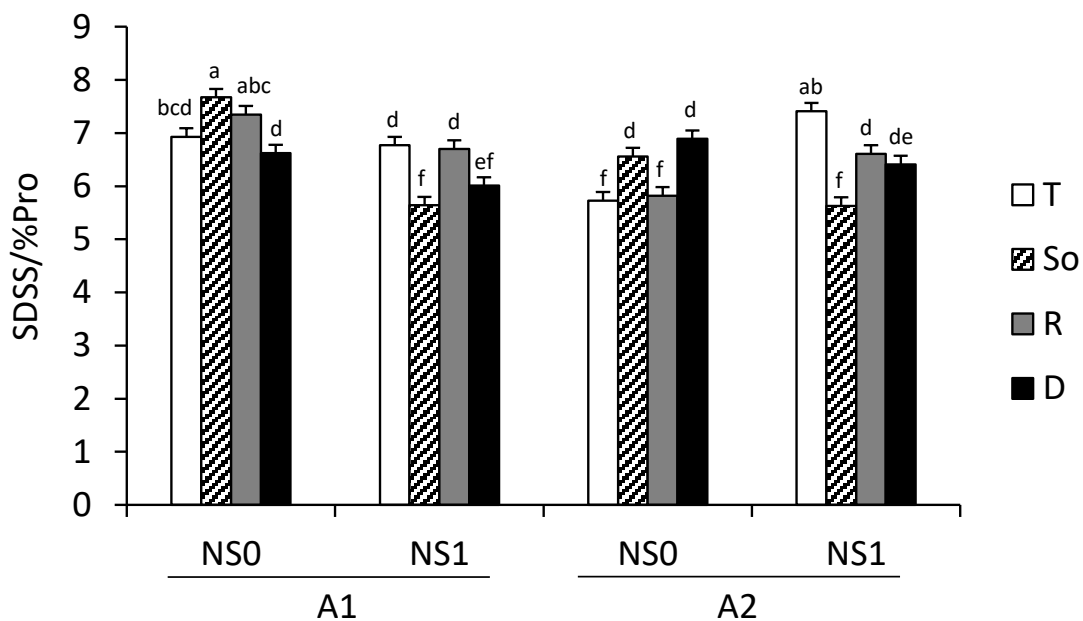


Figura 31. Índice de sedimentación específico (SDSS/%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 (A1) y el año 2 (A2) en la chacra experimental (CH). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

La fertilización nitrógeno-azufrada y el año resultaron las principales FV para el %GH, aunque las interacciones A*NS y A*FD fueron significativas (Cuadro 19). Las respuestas, tanto a la fertilización, como a los tratamientos de FD fueron de mayor magnitud en el año 2 respecto al año 1 (Figura 32).

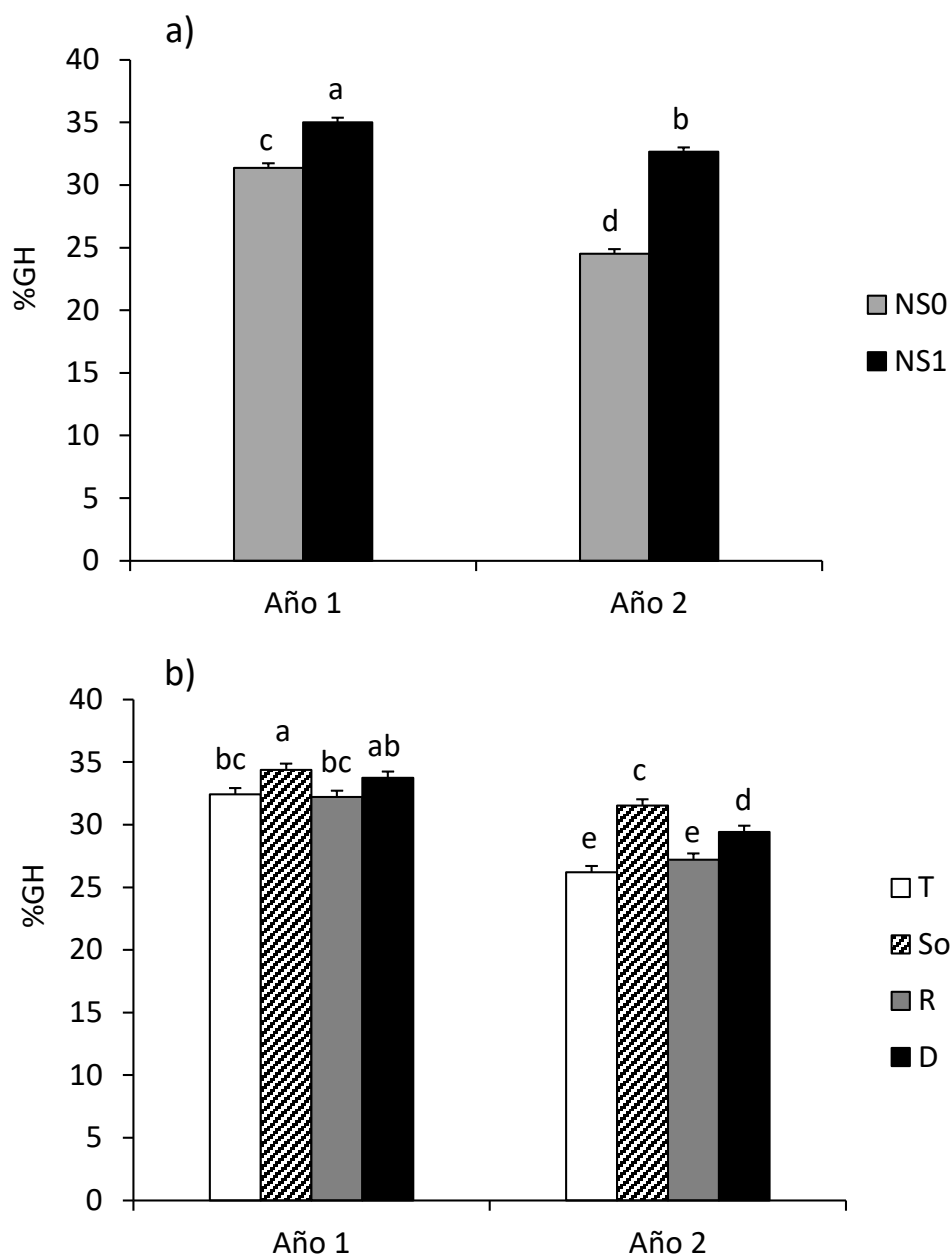


Figura 32. Porcentaje de gluten (%GH) para: a) los tratamientos sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada del año 1 y el año 2 (promedio de los 4 tratamientos de FD); y b) los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) del año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización), en la chacra experimental (CH). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

El tratamiento de FD resultó el principal determinante del PH, aunque su efecto dependió del año y de la fertilización (Cuadro 19). El tratamiento So redujo significativamente el PH en ambos años, mientras que R y D también produjeron una

merma en el año 1. A su vez, la fertilización con N y S incrementó la magnitud del efecto del tratamiento So sobre esta variable (Figura 33).

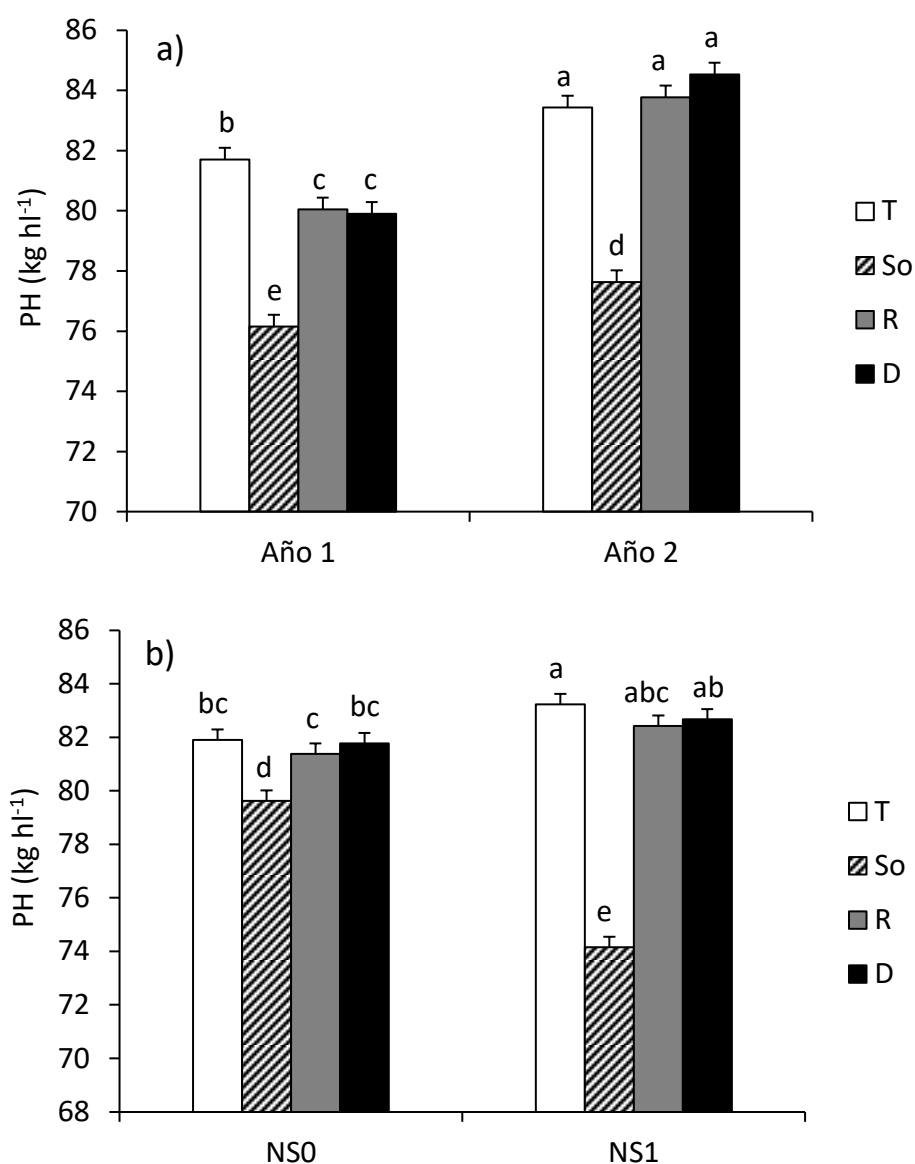


Figura 33. Peso hectolítrico (PH) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) en la chacra experimental (CH): a) en el año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización); y b) para los tratamientos sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada (promedio de 2 años). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

El año resultó el principal determinante de la relación GLI/GLU, siendo el promedio del año 2 significativamente mayor que el del año 1 (1,59 vs. 0,97) (Cuadro 20).

Cuadro 20. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para las relaciones entre los contenidos de: gliadinas y gluteninas (GLI/GLU), subunidades de gluteninas de alto peso molecular y bajo peso molecular (HMW/LMW) y ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrógeno-azufrada y relación fuente/destino de la chacra experimental. El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

FV	GLI/GLU		HMW/LMW		ω -gli/ α - β - γ -gli	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
A	<0,0001	78,7	0,0005	27,3	0,0007	6,2
NS	0,6935	0,0	0,0047	27,3	0,0004	53,1
FD	0,6598	1,9	0,4073	9,1	<0,0001	16,0
A*NS	0,5301	0,5	0,0633	9,1	<0,0001	16,0
A*FD	0,4653	2,9	0,0258	18,2	0,1438	2,5
NS*FD	0,0913	8,1	0,0931	9,1	0,0479	3,7
A*NS*FD	0,2754	4,6	0,1433	9,1	0,8693	0,3

A: año, NS: fertilización nitrógeno-azufrada, FD: tratamiento de fuente/destino.

La relación HMW/LMW fue afectada por el año y la disponibilidad de N y S, mientras que el efecto del tratamiento de FD dependió del año (Cuadro 20). El promedio de HMW/LMW fue significativamente mayor en el año 1 que en el año 2 (0,40 vs. 0,35), mientras que la fertilización con N y S incrementó un 14 % en promedio dicha variable (NS0=0,35; NS1=0,40). A su vez, el tratamiento de FD presentó efectos levemente mayores sobre la HMW/LMW en el año 2 (Figura 34).

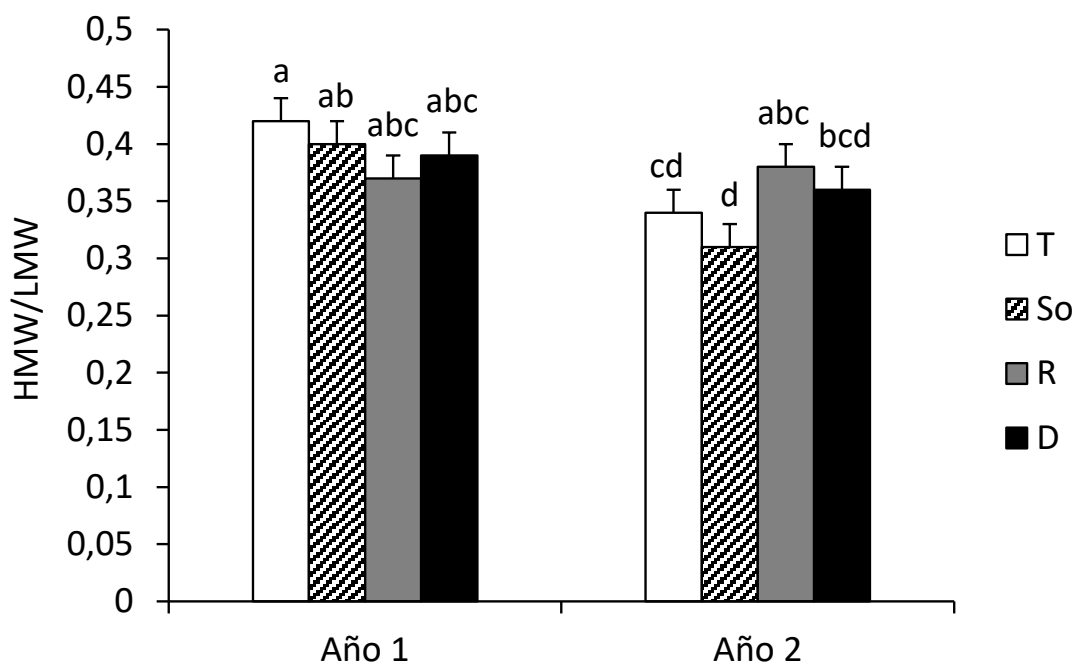


Figura 34. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) para los tratamientos testigo (T), sombreado (S), raleo (R) y desespiguillado (D) del año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización), en la chacra experimental (CH). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

La fertilización con N y S incrementó significativamente la relación ω -gli/ α - β - γ -gli, siendo de mayor magnitud la respuesta en el año 2 (Cuadro 20, Figura 35 a). Por otro lado, el efecto del tratamiento de FD difirió entre niveles de N y S, observándose que el tratamiento D sólo incrementó significativamente dicha variable respecto al T cuando la disponibilidad de nutrientes fue elevada (Cuadro 20, Figura 35 b).

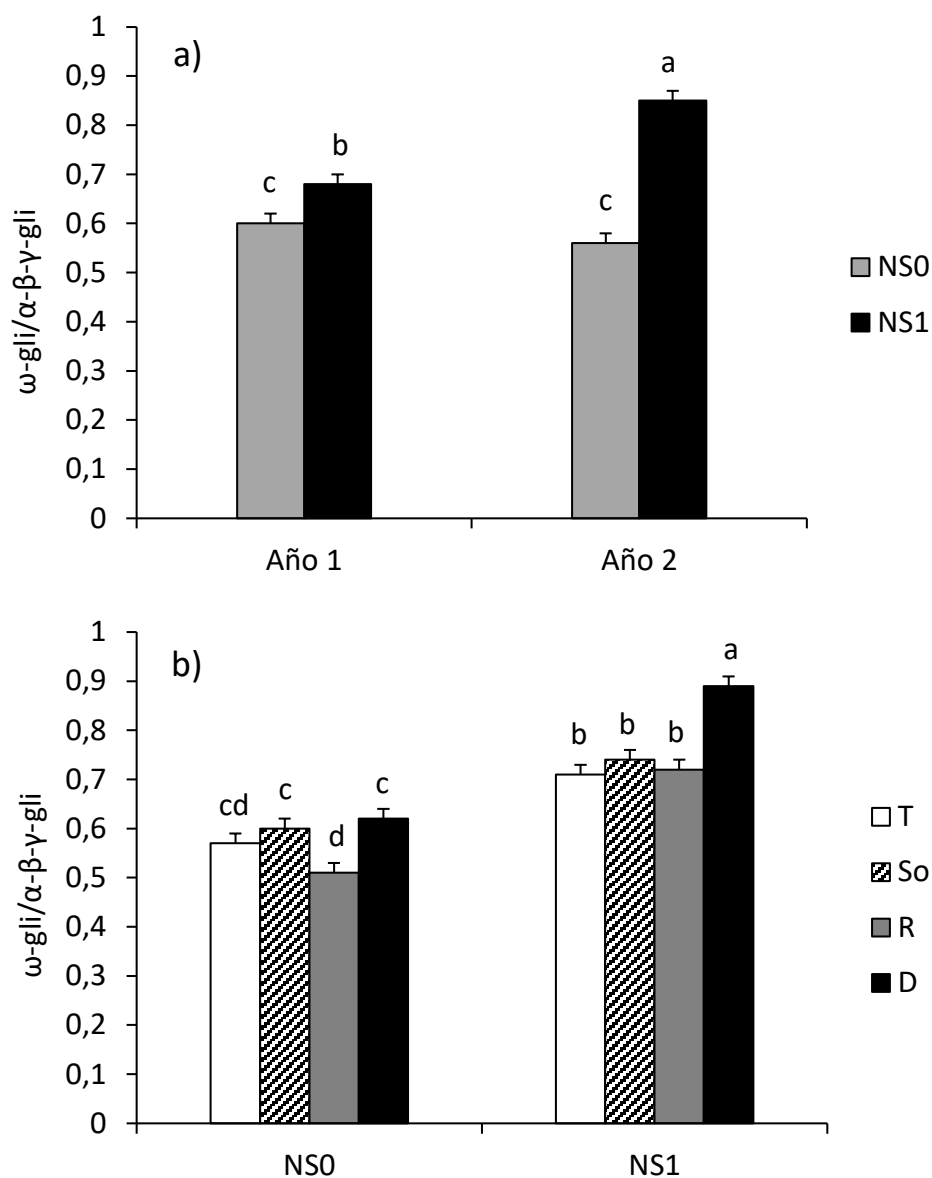


Figura 35. Relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) para los tratamientos testigo (T), sombreado (S), raleo (R) y desespiguillado (D) en la chacra experimental (CH): a) en el año 1 y el año 2 (promedio de los 2 tratamientos de fertilización); y b) para los tratamientos sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada (promedio de 2 años). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

Si bien las regresiones lineales no fueron significativas, se observó una tendencia negativa del SDSS al aumentar la relación FD sin aplicación de N y S, mientras que el SDSS mostró mayor estabilidad cuando se fertilizó (Figura 36 a). Por otro lado, el %GH

disminuyó en forma lineal al aumentar la relación FD sólo cuando se fertilizó con N y S, mientras que dicha relación no fue significativa con menor disponibilidad de nutrientes (Figura 36 b). En cambio, el PH aumentó linealmente al incrementar la relación FD sólo cuando se aplicó fertilización nitrógeno-azufrada (Figura 36 c). Respecto a las variables de composición del gluten estudiadas en el Capítulo 3 (Figura 25), la proporción Glu-D1y/HMW se incrementó linealmente al aumentar la relación FD sólo cuando se fertilizó, no siendo significativa dicha relación con menor nivel de nutrientes (Figura 36 d).

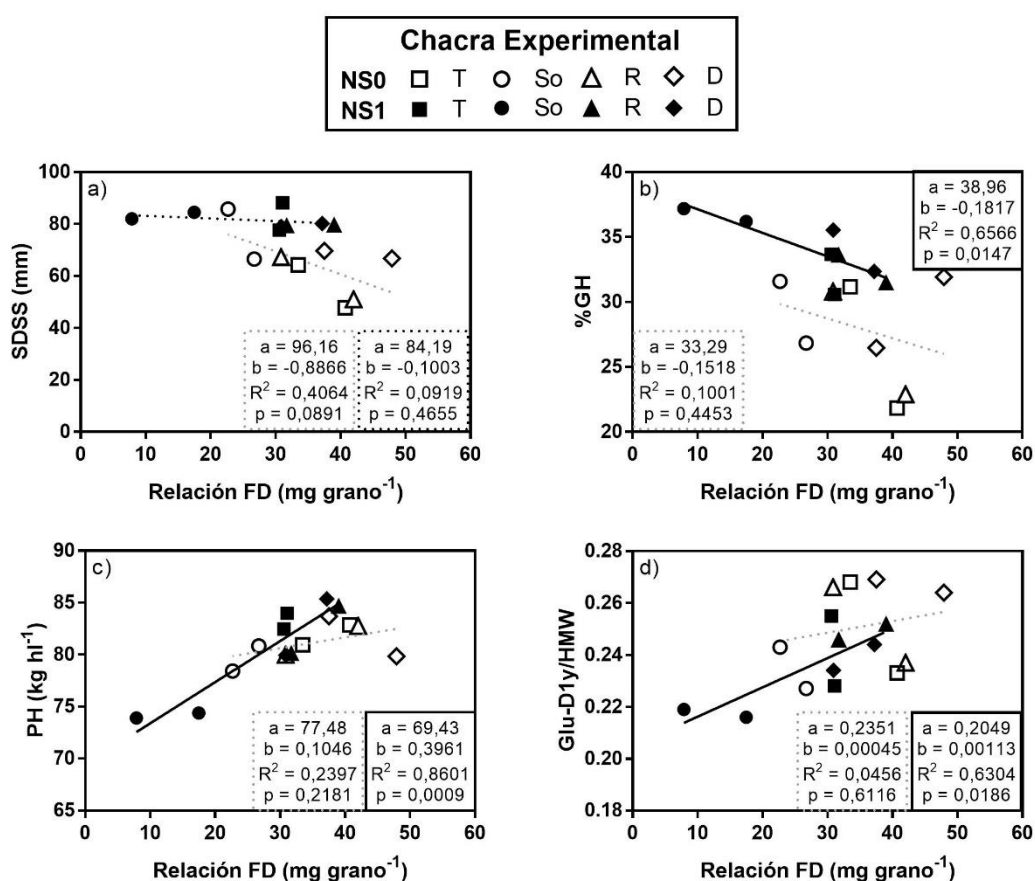


Figura 36: Relaciones entre: a) el índice de sedimentación (SDSS), b) el porcentaje de gluten (%GH), c) el peso hectolítrico (PH) y d) el contenido de la subunidad de gluteninas codificada por *Glu-D1y* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-B1y/HMW), y la relación fuente/destino (FD); para los tratamientos sin (NS0: símbolos vacíos, líneas grises) y con (NS1: símbolos llenos, líneas negras) fertilización nitrógeno-azufrada. a: ordenada al origen, b: pendiente. T: testigo, So: sombreado, R: raleo, D: desespiguillado. Datos provenientes de dos años de ensayos en la chacra experimental. Cada punto es el promedio de 3 repeticiones.

4.5.1.3 Fracciones proteicas que explican los cambios en la calidad asociados a la interacción entre relación fuente/destino y fertilización nitrógeno-azufrada

El %Pro explicó el 84% de la variación en SDSS asociada a los cambios en la relación FD y en la disponibilidad de NS, ajustando en un modelo exponencial de 2° orden. Se observó una mayor estabilidad en el SDSS ante variaciones en la relación FD cuando se aplicó fertilización (Figura 37). A su vez, el valor óptimo de %Pro con el cual se maximizó el SDSS fue 13,54%. Por otro lado, el %GH explicó el 69% de la variación en SDSS, ajustando al mismo modelo. En este caso, el valor óptimo de %GH para maximizar el SDSS fue 37,12%.

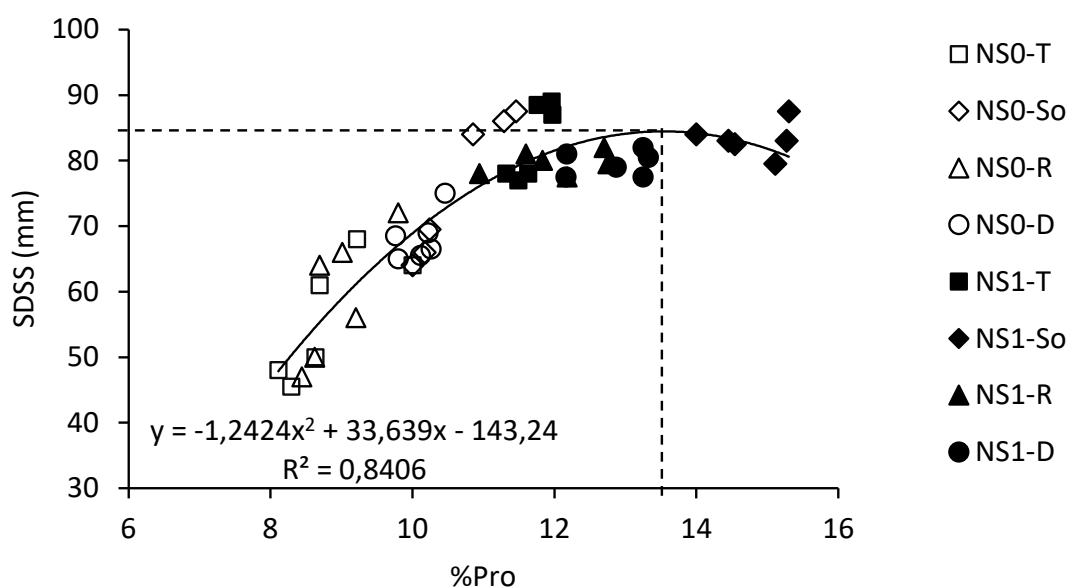


Figura 37. Relación entre el índice de sedimentación (SDSS) y la concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0, símbolos vacíos) y con (NS1, símbolos llenos) fertilización nitrógeno-azufrada. Datos de los 2 años en la chacra experimental (CH). Se indica el valor óptimo de %Pro. Cada punto corresponde a una repetición.

La asociación lineal entre GLI/GLU y SDSS no fue significativa, mientras que HMW/LMW sólo explicó el 20% de la variación en SDSS ($p=0,0016$). Por su parte, la

relación ω -gli/ α - β - γ -gli explicó el 54% de la variación en SDSS asociada a los cambios en la relación FD y en la disponibilidad de N y S, ajustándose a un modelo exponencial de 2° orden. Al igual que la relación con el %Pro, se observó una mayor estabilidad en el SDSS ante variaciones en la relación FD cuando se aplicó fertilización (Figura 38). A su vez, el valor óptimo de ω -gli/ α - β - γ -gli con el cuál se maximizó el SDSS fue 0,85.

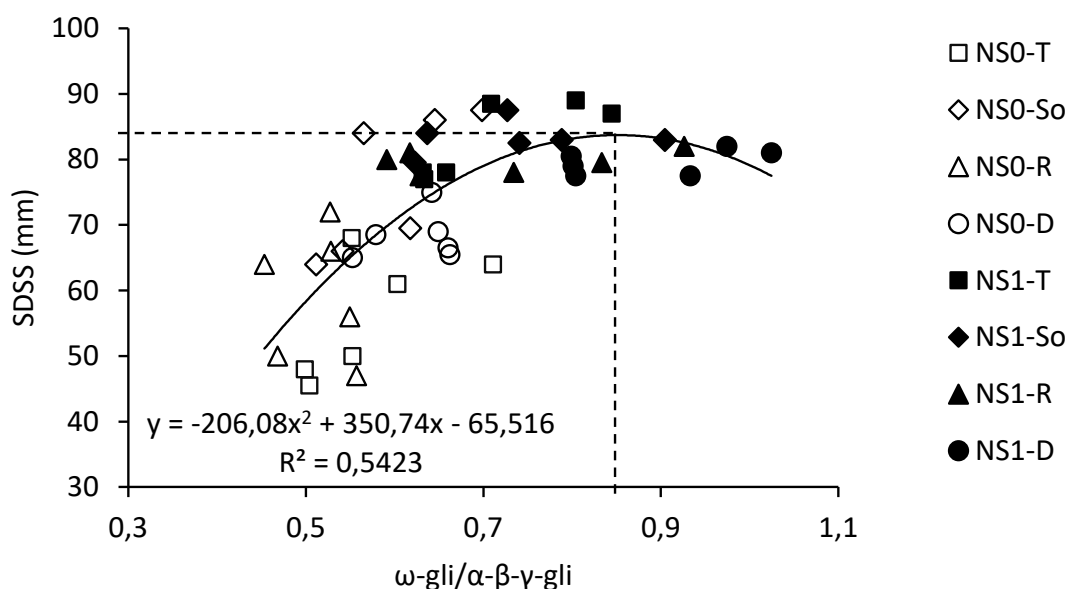


Figura 38. Relación entre el índice de sedimentación (SDSS) y la relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0, símbolos vacíos) y con (NS1, símbolos llenos) fertilización nitrógeno-azufrada. Datos de los 2 años en la chacra experimental (CH). Se indica el valor óptimo de ω -gli/ α - β - γ -gli. Cada punto corresponde a una repetición.

En línea con lo anterior, el %Pro explicó el 54% de la variación en ω -gli/ α - β - γ -gli asociada a los cambios en la relación FD y en la disponibilidad de N y S, ajustando en un modelo exponencial de 2° orden. A su vez, el %Pro se asoció en mayor medida con la fracción ω -gli ($R^2=0,4676$) que con la fracción α - β - γ -gli ($R^2=0,1787$). Se observó mayor variabilidad en la composición de gliadinas, para un mismo nivel de %Pro, cuando se fertilizó con N y S (Figura 39).

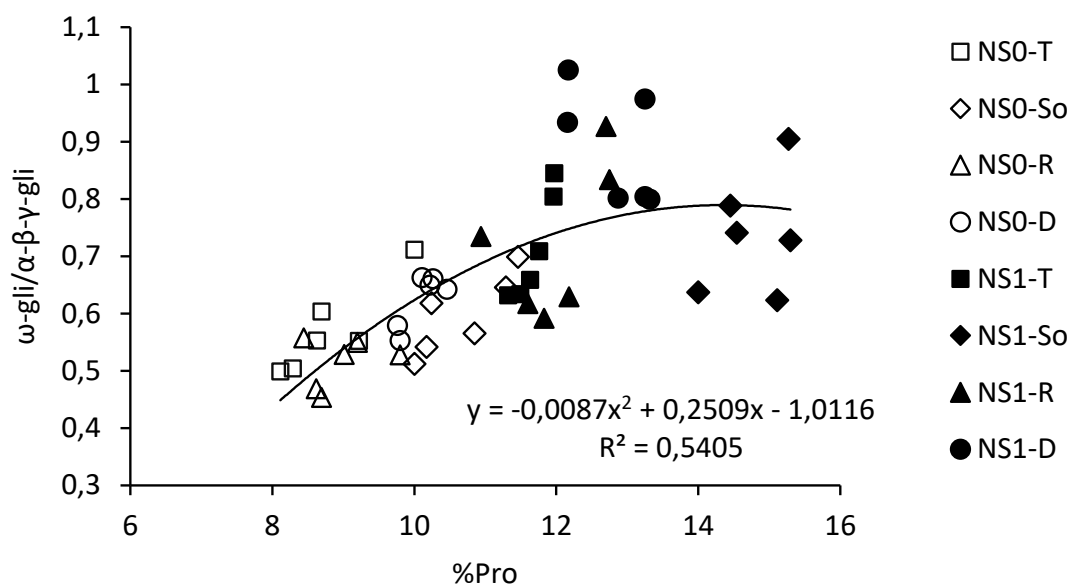


Figura 39. Asociación entre la relación entre los contenidos de ω -gliadinas y α -, β - y γ -gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) y la concentración de proteína (%Pro) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0, símbolos vacíos) y con (NS1, símbolos llenos) fertilización nitrógeno-azufrada. Datos de los 2 años en la chacra experimental (CH). Cada punto corresponde a una repetición.

4.5.2 Lotes de producción

En LP14, el REND_T fluctuó entre 229 y 299 g m^{-2} , con una media de 261 g m^{-2} y un CV general de 8,14%; mientras que el NG_T fluctuó entre 11 584 y 17 247, con una media de 13 540 y un CV general de 13%. La fertilización azufrada provocó una disminución significativa del REND_T ($S_0=273 \text{ g m}^{-2}$; $S_1=249 \text{ g m}^{-2}$) pero la fertilización nitrogenada no fue efectiva. El bajo nivel de rendimiento alcanzado se debió principalmente a un severo ataque tardío de roya negra o del tallo del trigo (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*), lo que también condicionó las respuestas a la fertilización. Por su parte, en LP15, el REND_T varió entre 468 y 746 g m^{-2} , con una media de 606 g m^{-2} y un CV general de 11,8%; mientras que el NG_T varió entre 13 462 y 22 424, con una media de 18 016 y un CV general de 13,8%. La fertilización combinada (N1S1) incrementó el

REND_T y el NG_T respecto al testigo (N0S0) un 12 y un 20%, respectivamente; aunque estos efectos no fueron significativos.

Cuadro 21. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para peso unitario del grano (PG) y concentración de proteína (%Pro), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrogenada, azufrada y relación fuente/destino de los lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

FV	PG				%Pro			
	LP14		LP15		LP14		LP15	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
N	0,5397	0,6	0,0017	9,4	0,0221	87,5	0,0022	96,2
S	0,0308	25,3	0,8889	0,0	0,8678	0,1	0,0673	0,8
FD	<0,0001	42,4	<0,0001	68,5	0,2474	1,4	0,0002	1,3
N*S	0,0006	11,1	0,4027	0,9	0,3136	0,5	0,0092	0,4
N*FD	0,032	5,4	0,0153	13,0	0,3374	1,1	0,3057	0,1
S*FD	0,0417	4,9	0,8615	0,4	0,3409	1,1	0,6129	0,0
N*S*FD	0,3221	1,6	0,3394	2,8	0,7053	0,3	0,9589	0,0

N: fertilización nitrogenada, S: fertilización azufrada, FD: tratamiento de fuente/destino.

En LP14, el tratamiento de FD y el nivel de S fueron las principales FV para el PG, aunque las interacciones dobles resultaron significativas (Cuadro 21). La fertilización azufrada redujo significativamente el PG sólo con alto nivel de N (N0S0=21,2 g b; N0S1=20,4 g b; N1S0=22,4 g a; N1S1=18,5 g c). A su vez, el tratamiento R incrementó significativamente el PG con ambos niveles de S; mientras que el Df no mostró efectos significativos (Figura 40). En cambio, la fertilización con N acentuó el efecto de los tratamientos de FD, modificando las respuestas del PG (Figura 41). Respecto a las tasas de variación, la interacción N*S modificó significativamente las respuestas del PG al tratamiento Df (N0S0=-1% bc; N0S1=-9% c; N1S0=+5% ab; N1S1=+13% a), mientras que el agregado de nutrientes no afectó la magnitud de las respuestas al R (Cuadro A.8).

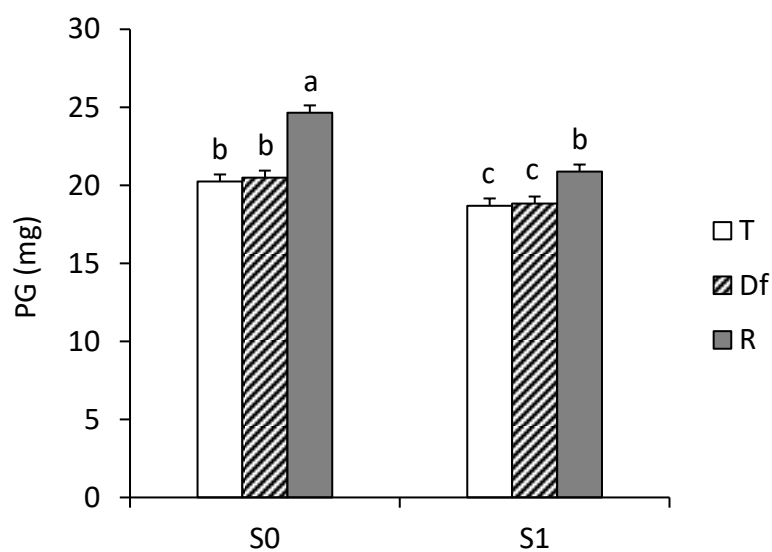


Figura 40. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R), sin (N0) y con (N1) fertilización azufrada (promedio de los 2 niveles de N) del experimento en el lote de producción “La Cautiva 2014” (LP14). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

En LP15, el tratamiento de FD fue la principal FV para el PG, aunque su efecto dependió del nivel de N (Cuadro 21). De esta manera, la fertilización nitrogenada acentuó los efectos de los tratamientos Df y R sobre el PG, debido a un menor valor del T para N1 respecto a N0 (Figura 41). Sin embargo, los niveles de nutrientes no afectaron significativamente las tasas de variación de los tratamientos de FD (Cuadro A.8).

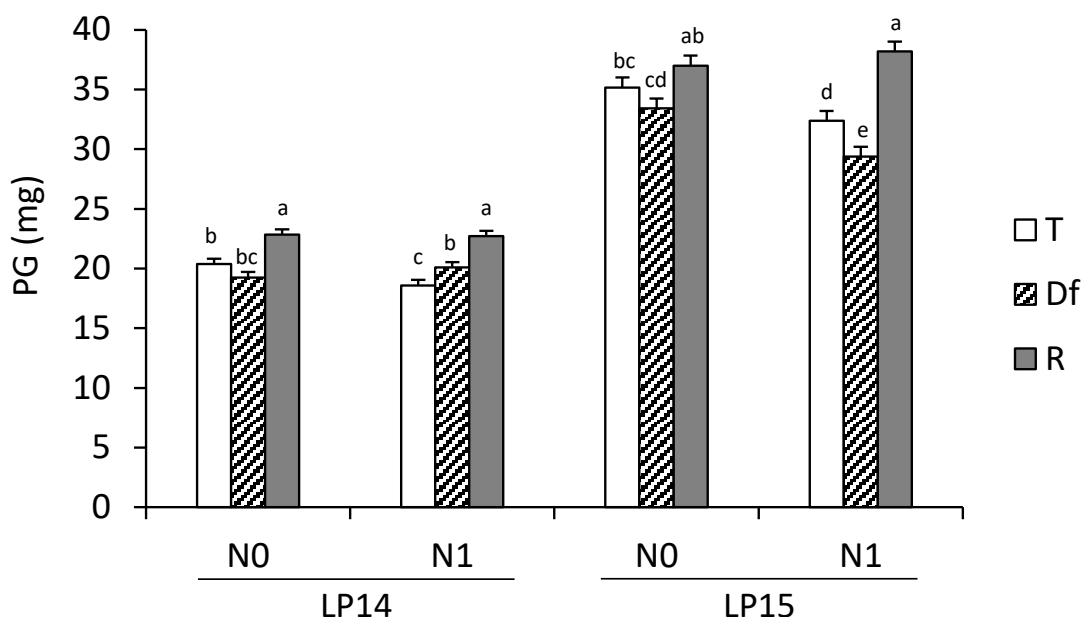


Figura 41. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R); sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada (promedio de los 2 niveles de S) de los experimentos en lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias dentro de cada experimento.

En LP14, la fertilización nitrogenada fue la única FV significativa para el %Pro (Cuadro 21), incrementando esta variable de 9,2 a 10,4% en promedio. En este sentido, los niveles de nutrientes no modificaron significativamente las tasas de variación de los tratamientos de FD (Cuadro A.8). Por su parte, en LP15, la fertilización nitrogenada resultó la principal FV, aunque su efecto dependió del nivel de S (Cuadro 21). Así, el agregado de N incrementó el %Pro en mayor magnitud cuando el nivel de S fue elevado, mientras que la fertilización azufrada incrementó esta variable sólo con alto nivel de N (N0S0=8,9% c; N0S1=9,0% c; N1S0=12,6% b; N1S1=13,2% a). A su vez, el efecto del tratamiento de FD fue significativo, observando que el Df redujo el %Pro en una magnitud del -3% cuando se fertilizó con N y un -7% cuando el nivel de N fue bajo (Cuadro A.8).

En LP14, los efectos principales del N y el tratamiento de FD resultaron significativos para el SDSS (Cuadro 22), mostrando que la fertilización nitrogenada incrementó esta variable de 60,9 a 71,4 mm en promedio; mientras que el tratamiento R no presentó un efecto significativo y el Df provocó una disminución promedio del 9%. En este sentido, los niveles de N y S no modificaron las tasas de variación de los tratamientos de FD (Cuadro A.10). Por su parte, en LP15, los efectos del S y del tratamiento de FD dependieron del nivel de N (Cuadro 22). La fertilización azufrada incrementó significativamente el SDSS sólo con alto nivel de N (Figura 42 a). A su vez, tanto el tratamiento Df como el R tendieron a reducir el SDSS respecto al T cuando el nivel de N fue bajo, mientras que los mismos tratamientos tendieron a incrementar esta variable cuando se aplicó fertilizante nitrogenado, siendo significativo el efecto del Df en este último caso (Figura 42 b). Esto también se vio reflejado en el efecto significativo del nivel de N sobre las tasas de variación del Df (N0=-7% b; N1=+8% a) y del R (N0=-5% b; N1=+7% a) (Cuadro A.10).

Cuadro 22. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para índice de sedimentación (SDSS), porcentaje de gluten (%GH) y peso hectolítrico (PH), en los experimentos de interacción entre fertilización nitrogenada, azufrada y relación fuente/destino de los lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

F.V.	SDSS				%GH				PH			
	LP14		LP15		LP14		LP15		LP14		LP15	
	p-valor	%SC	p-valor	%SC	p-valor	%SC	p-valor	%SC	p-valor	%SC	p-valor	%SC
N	0,027	68,5	0,0932	24,2	0,0263	62,3	0,0033	94,7	0,3282	4,3	0,083	11,2
S	0,174	1,2	0,0053	33,1	0,9377	0,0	0,0544	1,3	0,0019	14,6	0,3543	2,8
FD	0,0006	20,8	0,8753	0,1	<0,0001	28,7	0,0177	1,9	<0,0001	55,5	<0,0001	67,7
N*S	0,6658	0,2	<0,0001	32,1	0,6217	0,1	0,3655	0,2	0,0167	8,4	0,4613	0,8
N*FD	0,372	1,9	0,015	3,2	0,2727	0,8	0,1579	0,8	0,4016	2,3	0,2316	4,4
S*FD	0,2957	2,4	0,5524	0,4	0,0313	2,3	0,8743	0,0	0,7761	0,6	0,3984	2,7
N*S*FD	0,9228	0,1	0,4484	0,5	0,4243	0,5	0,9459	0,0	0,8795	0,3	0,786	0,7

N: fertilización nitrogenada, S: fertilización azufrada, FD: tratamiento de fuente/destino.

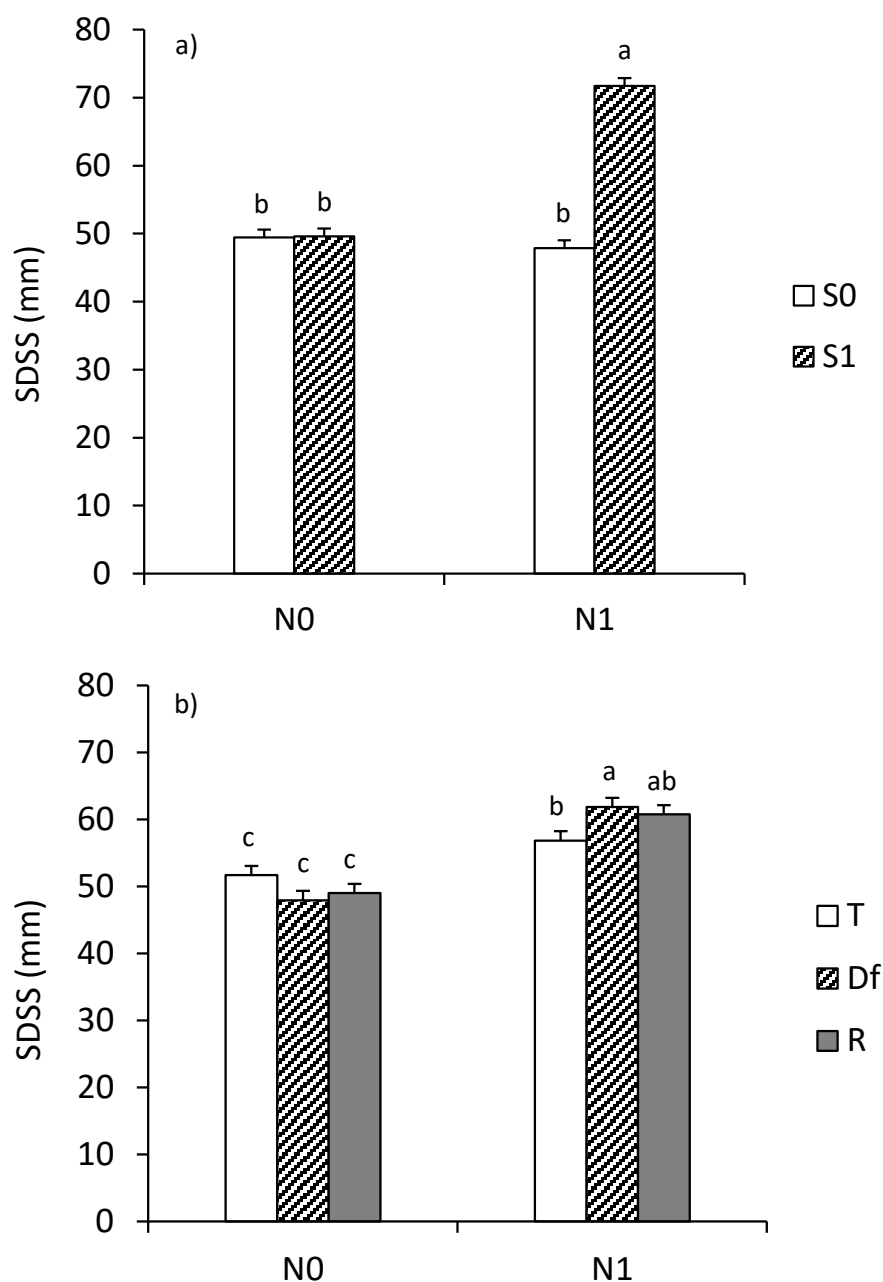


Figura 42. Índice de sedimentación (SDSS) para: a) los tratamientos sin (S0) y con (S1) aplicación de azufre, sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada (promedio de los 4 tratamientos de FD), y b) los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R), sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada (promedio de los 2 niveles de S); del experimento en el lote de producción “Aeroclub 2015” (LP15). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias.

En LP14, el nivel de N y el tratamiento de FD fueron las principales FV para el %GH, aunque el efecto del segundo dependió del nivel de S (Cuadro 22). Así, la

fertilización nitrogenada incrementó esta variable de 27,0 a 30,1% en promedio. A su vez, tanto el tratamiento Df como el R incrementaron el %GH respecto al T, aunque cuando se aplicó fertilizante nitrogenado las respuestas al R fueron de menor magnitud ($N0=+11\%$ a; $N1=+7\%$ b) (Cuadro A.10). Por otro lado, en LP15, sólo los efectos principales del N y del tratamiento de FD resultaron significativos (Cuadro 22). La fertilización nitrogenada aumentó el %GH de 24,2 a 31,6% en promedio. A su vez, tanto el tratamiento Df como el R redujeron significativamente dicha variable ($T=28,6\%$ a; $Df=27,4\%$ b; $R=27,7\%$ b). Sin embargo, el agregado de N redujo la merma de %GH debida al Df ($N0=-7\%$ b; $N1=-2\%$ a) (Cuadro A.10).

El tratamiento de FD fue la principal FV para el PH en ambos lotes de producción, aunque en LP14 también se observó un efecto significativo del S, que dependió del nivel de N (Cuadro 22). En LP14, sólo el tratamiento R modificó significativamente el PH respecto al T, generando un incremento del 4% en promedio (Figura 43). A su vez, la fertilización azufrada redujo significativamente esta variable sólo con alto nivel de N ($N0S0=74,8$ kg hl^{-1} a; $N0S1=74,5$ kg hl^{-1} a; $N1S0=75,1$ kg hl^{-1} a; $N1S1=72,7$ kg hl^{-1} b). Por su parte, en LP15, el tratamiento Df redujo significativamente el PH respecto al T, mientras que el R lo incrementó; aunque las variaciones fueron menores al 1% (Figura 43). En este sentido, los niveles de N y S no modificaron significativamente las tasas de variación de los tratamientos de FD en ninguno de los lotes de producción (Cuadro A.10).

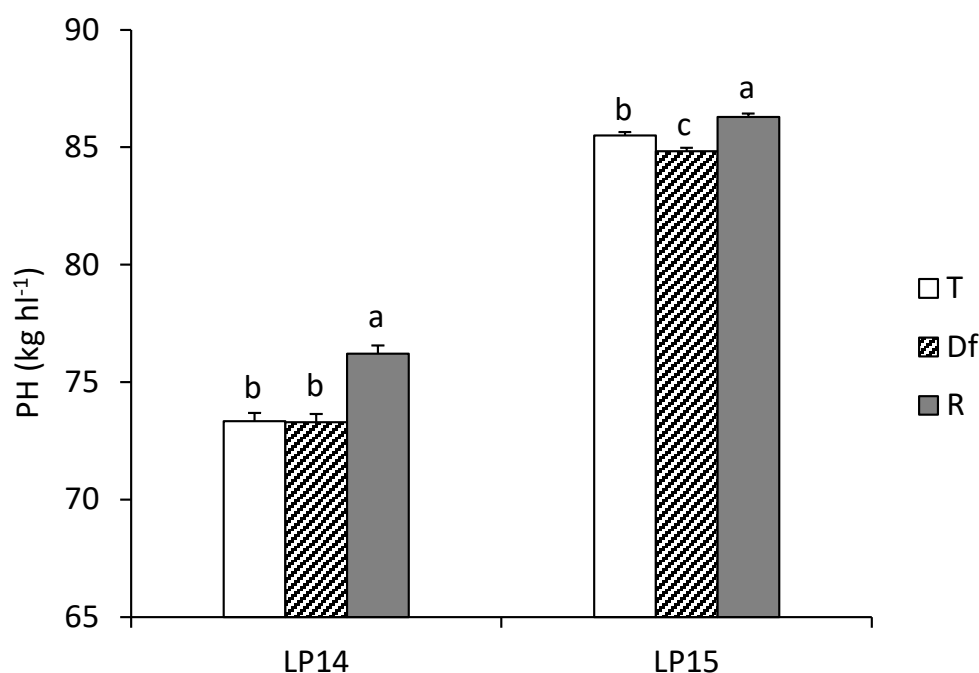


Figura 43. Peso hectolítrico (PH) para los tratamientos testigo (T), defoliación (Df) y raleo (R) de los experimentos en lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015) (promedio para las 4 combinaciones de fertilización). Las barras indican el error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre medias dentro de cada experimento.

Considerando los tratamientos T (sin alteración de la relación FD), en LP14, la fertilización nitrógeno-azufrada no afectó significativamente el W y la relación P/L. Sin embargo, en LP15, la fertilización nitrogenada incrementó un 47% en promedio el W; mientras que la fertilización azufrada redujo un 61% la relación P/L sólo con alto nivel de N (Cuadro 23).

Cuadro 23. Fuerza (W) y relación tenacidad/extensibilidad (P/L) alveográficas para los tratamientos sin (N0) y con (N1) fertilización nitrogenada y sin (S0) y con (S1) fertilización azufrada (sólo tratamientos T de FD) en los experimentos de lotes de producción (LP14: La Cautiva 2014, LP15: Aeroclub 2015). Letras distintas indican diferencias significativas entre medias dentro de cada experimento.

N	S	W (J 10 ⁻⁴)				Relación P/L			
		LP14		LP15		LP14		LP15	
0	0	133	a	160	b	4,21	a	3,11	a
	1	137	a	165	b	4,77	a	3,08	a
1	0	151	a	235	a	5,27	a	3,1	a
	1	163	a	244	a	5,63	a	1,2	b

4.6 Discusión

En los experimentos llevados a cabo con un genotipo de calidad panadera intermedia (B501 del GC3, inicialmente clasificado en el GC2) en la Chacra Experimental (manejo mejorado), la fertilización nitrógeno-azufrada incrementó significativamente el rendimiento, el número de granos por superficie y la biomasa aérea de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación FD), independientemente del ambiente asociado al año; mientras que sólo incrementó la partición a granos (IC_T) en el año 2, donde se registraron menores precipitaciones durante la fase de llenado. Las respuestas a la aplicación de N son generalizadas en suelos agrícolas de la región, mientras que las respuestas a la aplicación de S son más frecuentes en suelos con prolongada historia agrícola, bajo contenido de materia orgánica y con alta disponibilidad de N (Reussi Calvo et al., 2006a; Barraco et al., 2009; Alvarez et al., 2012; Echeverría y Garcia, 2015). Si bien la disponibilidad de S en el suelo a la siembra fue moderada en ambos años (17-18 ppm de 0 a 20 cm de profundidad), este indicador presenta limitaciones en su capacidad diagnóstica para predecir la respuesta a la fertilización (Reussi Calvo et al., 2006b; Steinbach y Alvarez, 2014; Carciochi et al., 2015). Considerando otros aspectos del suelo y que la respuesta del rendimiento y la calidad a la fertilización azufrada depende del genotipo (Arata et al., 2017; Arata et al., 2021), se optó por combinar N y S para asegurar una nutrición balanceada en el tratamiento fertilizado (NS1).

Los rendimientos alcanzados en los experimentos fueron superiores al promedio de las campañas 2014/15 y 2015/16 para el partido de Azul, tanto en condiciones de baja disponibilidad de N y S (NS0: +27%; 494 vs. 389 g m⁻²) como de suficiencia de dichos nutrientes (NS1: +76%; 685 vs. 389 g m⁻²). De manera similar a lo discutido en la sección

2.6 del Capítulo 2, al comparar los rendimientos alcanzados en esta tesis con los promedios de los genotipos de ciclo corto-intermedio y corto de los ensayos con fungicida pertenecientes a la RET ubicados en Balcarce (subregión IV), las brechas porcentuales de rendimiento fueron nulas cuando no se aplicó fertilización combinada (NS0: 0%; 494 vs. 494 g m⁻²) y de menor magnitud cuando se fertilizó (NS1: +39%; 685 vs. 494 g m⁻²).

En este contexto, el tratamiento de FD fue el principal determinante del PG, aunque este efecto dependió del año y del nivel de nutrientes. Las restricciones hídricas previamente descritas en el año 2 (Capítulo 2: Figura 5) incrementaron la limitación por fuente, lo cual se evidencia en la respuesta negativa del PG a la fertilización nitrógeno-azufrada y en las mayores respuestas de este componente del rendimiento al aumentar la relación FD. Además, en este genotipo en particular, la fertilización combinada incrementó la magnitud del efecto de los tratamientos de FD sobre el PG, lo cual podría estar evidenciando un incremento en la capacidad de los destinos que compromete la capacidad de la fuente durante el llenado de granos (Figura 26). Esto también se reflejó en un aumento más que proporcional del NG_T respecto a la BAT_T al fertilizar con N y S. En este sentido, Madani et al. (2010) reportaron que el rendimiento de trigo se encuentra limitado en mayor medida por destinos más que por fuente en posfloración, bajo condiciones de deficiencia tanto de nitrógeno como de agua. Sin embargo, estos autores observaron que un aumento en el suministro de N después de antesis no afectó la removilización de reservas desde los tallos o espigas a los granos, lo cual sugiere un incremento de la fotosíntesis actual durante el llenado. Contrariamente, Passarella et al. (2008) encontraron que la fertilización nitrogenada en vaina embuchada no modificó la respuesta del PG al desespiguillado en cebada cervecera. Por su parte, Serrago et al. (2013) reportaron que el PG aumentó significativamente en trigo y prácticamente no fue

afectado en cebada al incrementar la relación FD mediante el recorte de la mitad superior de las espigas a los 7 días desde antesis, observando que los aumentos en el PG de trigo tendieron a ser mayores en condiciones de bajos insumos (sin riego ni fertilización con N) respecto a una mayor intensificación.

En los experimentos llevados a cabo en lotes de producción del partido de Azul (manejo de baja a media tecnología), la fertilización nitrogenada y azufrada generó efectos de menor magnitud y/o significancia que en la Chacra Experimental (manejo mejorado). El rendimiento promedio en el lote de producción “La Cautiva” durante la campaña 2014/15 (LP14) fue un 29% inferior al promedio del partido de Azul (261 vs. 368 g m⁻²), mientras que en el lote del “Aeroclub Azul” durante la campaña 2015/16 (LP15) fue 48% superior al promedio del partido (606 vs. 409 g m⁻²).

El severo ataque tardío de roya del tallo en LP14 generó una notable merma del PG, considerando que el promedio de los tratamientos testigo (sin alteración de la relación FD) en este ensayo fue un 48% menor que el promedio de todos los genotipos en la Chacra Experimental durante el mismo año (19,48 vs. 37,67 g). En estas condiciones particulares de producción, la relación FD y la disponibilidad de S fueron los principales factores determinantes del PG, aunque las interacciones dobles fueron significativas (Cuadro 21). Por un lado, la fertilización azufrada con alta disponibilidad de N generó una merma del 17% en el PG, lo cual también fue reflejado en el REND_T. Es ampliamente conocido que la aplicación de fertilizantes nitrogenados en altas dosis tiende a aumentar la susceptibilidad de los cereales a enfermedades fúngicas, en especial las provocadas por patógenos biotróficos como la roya del tallo (Király, 1964; Précigout et al., 2017). Por su parte, la fertilización con S interacciona con la disponibilidad de N, mejorando la respuesta del rendimiento en grano, a través de un incremento en el índice de área foliar

que permite una mayor intercepción de radiación por parte del cultivo (Salvagiotti y Miralles, 2008; Arata et al., 2017). Por lo tanto, los resultados observados para el PG en LP14 podrían estar relacionados con un efecto de la fertilización azufrada sobre el desarrollo de la roya del tallo.

En cuanto a la interacción de la fertilización con la relación FD en LP14, el agregado de S redujo la expresión del PG ante una mejora en las condiciones de llenado (Figura 40); lo cual podría estar relacionado con lo antes discutido sobre la influencia de la fertilización en la severidad de la roya del tallo. Contrariamente, la fertilización nitrogenada no modificó el peso potencial del grano (tratamiento R) (Figura 41). Si bien las condiciones sanitarias del experimento en un año en particular limitan el alcance de estos datos, sería interesante profundizar el estudio de las interacciones entre las variaciones de la relación FD en posfloración y la disponibilidad de nutrientes con similar dinámica en el suelo (Echeverría et al., 1996), como son el N y el S, bajo diferentes manejos fitosanitarios.

En el contexto productivo de LP15, el cual resultó similar al ambiente de la Chacra experimental en cuanto al nivel de productividad alcanzado, la disponibilidad de asimilados durante el llenado de granos fue el principal factor determinante del PG. Si bien los niveles de nutrientes no modificaron la magnitud de las respuestas a los cambios en la relación FD (Cuadro A.8), la fertilización nitrogenada redujo el PG, aunque no modificó significativamente el peso potencial (Figura 41). En este sentido, se pueden encontrar similitudes y diferencias con lo recientemente reportado por Hisse et al. (2019), quienes reconocen dos escenarios para el maíz en los cuales la respuesta del PG a las variaciones en la relación FD depende de la disponibilidad de N. El primero constituye los sistemas de producción de alta disponibilidad de N, donde el PG alcanzado está

regulado por las condiciones de crecimiento durante el período crítico para la definición del número de granos, donde se define el peso potencial; así como durante el período de llenado efectivo del grano, donde se define el grado de "cumplimiento" de ese potencial. El segundo escenario se observa en condiciones de bajo nivel de N, en los cuales el PG no alcanza el peso potencial, generando un desacople entre las relaciones FD durante el período crítico y el llenado efectivo.

A diferencia de lo observado entre los distintos genotipos con alta disponibilidad de N y S (Capítulo 2: sección 2.5.4), en la Chacra Experimental, la asociación entre la relación FD y el PG ajustó mejor con un modelo lineal con plateau, en el que la fertilización nitrógeno-azufrada no modificó la estabilidad (pendiente) de dicho componente (Figura 29). Sin embargo, el incremento en la disponibilidad de N y S del cultivo por fertilización aumentó la merma del PG ante reducciones de la relación FD por baja radiación, lo que podría deberse al incremento en la capacidad de los destinos por un mayor número de granos (Triboi y Triboi-Blondel, 2002; Abeledo et al., 2018). Vale aclarar que este efecto sobre los destinos debería ser más importante que la mejora en la capacidad de la fuente por fertilización, dado que con baja disponibilidad de N se observan cultivos con menor área foliar y de menor duración, sumado a una menor eficiencia de uso de la radiación interceptada (Abbate et al., 1995). En cambio, el aumento de la relación FD incrementó linealmente la acumulación de proteína por grano sólo cuando se fertilizó con N y S, lo cual podría indicar que bajo condiciones de suficiencia de nutrientes, la síntesis de proteína durante el llenado estaría parcialmente limitada por la fuente de fotoasimilados que regulan el crecimiento del grano; mientras que cuando la fertilidad es limitante, la síntesis proteica estaría limitada por la fuente de precursores proteicos relacionada con la disponibilidad de nutrientes para el cultivo. Esto también se

vio reflejado en la composición del gluten, ya que los cambios en la relación FD incidieron en la subunidad de gluteninas codificada por *Glu-D1* (relevante para B501 en el Capítulo 3: Figura 25) sólo cuando se aplicó fertilización (Figura 36). Finalmente, el %Pro se redujo linealmente al mejorar la relación FD sólo cuando se fertilizó, aunque mantuvo los niveles siempre por encima de 11% (Figura 29). Por lo tanto, el impacto de la disponibilidad de nutrientes en la respuesta de esta variable de calidad comercial a los cambios en la relación FD se debió a una modificación en la capacidad de acumulación de proteína en el grano más que a la sensibilidad del PG.

Como era de esperar, dada la estrecha relación entre el %Pro y el %GH (Shewry, 2019), a medida que se incrementó la relación FD también se produjo una disminución lineal del %GH, sólo cuando se fertilizó el cultivo (Figura 36). Esto indicaría que bajo condiciones de elevada disponibilidad de nutrientes se incrementa el desbalance entre los niveles de precursores para la síntesis proteica y de precursores carbonados, comparando con condiciones de baja disponibilidad de N y S. Similarmente, Bancal (2009) reportaron que la fertilización nitrogenada temprana modificó el efecto de un despiguillado del 50% sobre el contenido de N en grano. Además, Passarella et al. (2008) encontraron que la fertilización nitrogenada en estado de bota modificó el grado de incremento del %Pro al recortar las espigas en cebada, dependiendo de la temperatura durante el llenado.

La nutrición del cultivo no influyó en la respuesta del %Pro a los cambios en la relación FD bajo las condiciones de LP14 (Cuadros 21 y A.8). En este caso, la nula respuesta del %Pro a los tratamientos de FD estaría relacionado con el estrés del cultivo provocado por el ataque severo de roya del tallo. En este sentido, se ha reportado que la infección de enfermedades biotróficas, genera una disminución de la calidad comercial e industrial de trigo pan, asociada a reducciones del %Pro y del %GH (Rozo-Ortega, 2019;

Rozo-Ortega et al., 2021). Recientemente, Schierenbeck et al. (2019) observaron que el hábito nutricional de los patógenos provocaría un efecto diferencial en los flujos de N de los cultivos, con efectos más notorios para enfermedades biotróficas respecto de las necrotróficas. Esto se debe a la retención de N en los tejidos verdes, lo que impide la normal traslocación del nutriente a los granos, condicionando así la síntesis proteica. Esto también se evidenció en la ausencia de respuesta del W alveográfico a la fertilización con N y/o S, observando valores de escasa calidad panadera para el genotipo de este experimento (SY 200, clasificado desde su liberación al mercado en el GC2). A su vez, la relación P/L mostró masas excesivamente tenaces, sin un efecto significativo de la fertilización combinada. En este sentido, Rozo-Ortega y Miralles (2017) reportaron una mejora significativa del W al aplicar fungicidas en cultivos sembrados en agosto y septiembre en CABA, infectados predominantemente con roya del tallo; mientras que el efecto sobre la relación P/L dependió de la fecha de siembra. Por el contrario, en el lote de mayor productividad y sin problemas sanitarios (LP15), la fertilización nitrogenada atenuó la merma de %Pro debida a una reducción de la fuente, lo cual pudo deberse a una mayor removilización de N desde las hojas remanentes (Cuadro A.8).

Además de los efectos positivos de la fertilización balanceada con N y S sobre la fuerza del gluten, previamente reportados (Luo et al., 2000; Flaete et al., 2005; Ercoli et al., 2011; Arata, 2017; Arata et al., 2021), esta práctica de manejo tendió a mantener estable el SDSS al variar la disponibilidad de asimilados por grano en posfloración (Figuras 30 y 36). Sin embargo, la calidad proteica, valorada mediante el SDSS/%Pro, mejoró al disminuir la radiación incidente cuando el nivel de nutrientes fue bajo, mientras que se redujo significativamente cuando se fertilizó (Figura 31). En relación a esto, Borghi et al. (1986) reportaron disminuciones de 18-35% en los valores de Zeleny/%Pro

cuando se incrementó la relación FD por desespiguillado (-50%) en cuatro genotipos de trigo pan.

En el lote de producción sin problemas sanitarios (LP15), la fertilización azufrada mejoró el %Pro y el SDSS cuando la disponibilidad de N fue elevada (Figura 42), coincidiendo con lo reportado por Arata et al. (2021) para genotipos contrastantes de trigo pan en este tipo de ambientes, mientras que el %GH sólo se incrementó debido a la fertilización nitrogenada. En este contexto, la fertilización nitrogenada alteró el sentido de las respuestas del SDSS a los cambios en la relación FD (Figura 42 y Cuadro A.10). Por último, en los tratamientos sin alteración de la relación FD de LP15, la fertilización nitrogenada mejoró significativamente la fuerza alveográfica (Cuadro 23), aunque no se alcanzó el valor umbral de $300 \text{ J } 10^{-4}$ de W alveográfico considerado para harinas fuertes (de la O-Olán et al., 2006). A su vez, la fertilización azufrada con alto nivel de N redujo significativamente la relación tenacidad/extensibilidad, corrigiendo el desequilibrio que genera la deficiencia de S en la reología de las masas (Wooding et al., 2000; Flaete et al., 2005; Zörb et al., 2009; Arata, 2017; Arata et al., 2021).

Mientras que la fertilización resultó el principal factor determinante del %Pro, el %GH y el SDSS en los distintos contextos productivos, la relación FD lo fue para el PH, un indicador tradicional de calidad comercial utilizado en todo el mundo. Esto se debe al impacto de la disponibilidad de asimilados en posfloración sobre el tamaño, el peso específico, la forma y la rugosidad del grano; los cuales determinan el peso por unidad de volumen. Sin embargo, en la Chacra Experimental, la fertilización con N y S incrementó la sensibilidad del PH a los cambios en la disponibilidad de asimilados (Figura 36). Cabe destacar que el PH promedio para el tratamiento So con baja disponibilidad de N y S se ubicó dentro de la tolerancia para Grado 1 ($79,6 \text{ vs. } 79 \text{ kg hl}^{-1}$) del estándar de

comercialización de trigo en Argentina, mientras que con alta disponibilidad de estos nutrientes la merma por sombrero ubicó la media en el Grado 2 e incluso por debajo del requisito mínimo para la bonificación por porcentaje de proteína (74,2 vs. 75 kg hl⁻¹). De esta manera, el incremento en la capacidad de los destinos debido a la fertilización comprometió la capacidad de la fuente durante el llenado, por lo que los incrementos de %Pro debidos a la reducción de la relación FD no se tradujeron en una bonificación al precio desde el punto de vista de la calidad comercial. Por el contrario, en los ambientes de los lotes de producción, los niveles de N y S no condicionaron las respuestas del PH a los cambios en las condiciones de crecimiento durante el llenado de granos (Cuadro A.10).

La disponibilidad de asimilados en posfloración modificó la composición de gluteninas (HMW/LMW) y de gliadinas (ω -gli/ α - β - γ -gli) dependiendo del año y de la fertilización combinada, respectivamente (Figuras 34 y 35); mientras que el balance entre estas fracciones proteicas (GLI/GLU) sólo difirió entre años (Cuadro 20). De esta manera, la fertilización combinada generó un incremento en la proporción de gliadinas pobres en S (mayor ω -gli/ α - β - γ -gli) (DuPont et al., 2006; Rogers et al., 2006) ante un aumento en la relación FD por desespiguillado.

Los incrementos en la concentración, tanto de proteína como de gluten, debidos a variaciones en la disponibilidad de asimilados y a la fertilización combinada en el cultivar evaluado en la Chacra Experimental, se asociaron curvilínealmente con mejoras en el SDSS, un estimador de la fuerza del gluten; aunque se encontraron umbrales de 13,54 y 37%, respectivamente, que maximizaron los valores de dicha variable (Figura 37). Por lo tanto, en el contexto de estos experimentos, aumentos en la síntesis proteica más allá de estos valores no generarían una mejora concomitante en la calidad del gluten, por lo

menos en la estimada a través del SDSS. Simplificando el análisis, esto último generaría un mayor gasto energético debido al mayor costo de síntesis de estos compuestos respecto al de los hidratos de carbono (Bhatia y Rabson, 1976). Sin embargo, esto se complejiza al considerar otros enfoques que contemplan la independencia de los procesos de acumulación de almidón y proteína en el grano (Jenner et al., 1991; Rondanini et al., 2012), la absorción de nitrógeno en pre y posantesis y su eficiencia de retraslocación (Kade et al., 2005; Aguirrezábal et al., 2015), y también la influencia de la relación FD en la regulación de los procesos de remobilización de N durante el llenado de granos (Bancal, 2009). Por otro lado, desde el punto de vista nutricional, los aumentos en el %Pro por encima de los umbrales que maximizan la calidad industrial resultarían importantes; ya que las proteínas del grano de trigo son la principal fuente proteica en la dieta humana, especialmente en los países en desarrollo. Además, la calidad comercial y el valor económico del trigo dependen en gran medida del %Pro (Shewry, 2007; Wieser, 2007). Sumado a esto, emergen a nivel global hábitos de consumo saludables, definiendo nuevas metas para el mejoramiento genético y el manejo agronómico, relacionados con la composición y la calidad nutricional del grano (Hazard et al., 2020; Shewry et al., 2020).

A diferencia de lo observado para algunos de los genotipos evaluados en la Chacra Experimental bajo condiciones de alta disponibilidad nutrientes (Capítulo 3), las mejoras en la fuerza del gluten debidas a efectos del año, la fertilización combinada y la relación FD no fueron explicadas por cambios en el balance entre gliadinas y gluteninas, mientras que su asociación con el grado de polimerización de gluteninas (HMW/LMW) fue leve. En este caso, el incremento del SDSS se asoció en forma curvilínea con la proporción de gliadinas pobres en S (mayor ω -gli/ α - β - γ -gli) (Figura 34). Al igual que para el %Pro y el %GH, se encontró un valor umbral de ω -gli/ α - β - γ -gli de 0,85 que maximizó la fuerza del

gluten, estimada mediante el SDSS, siendo esperable dado que la acumulación de proteína se relacionó mayormente con la fracción de ω -gli que con α - β - γ -gli. Cabe aclarar que los genotipos B501 (utilizado en este ensayo) y METE fueron los únicos que mostraron un incremento significativo de la relación ω -gli/ α - β - γ -gli al incrementar la relación FD por desespiguillado (Capítulo 3: Figura 22). La mayoría de las ω -gliadinas carecen de cisteína, por lo que no pueden formar puentes disulfuro, y consisten casi en su totalidad en secuencias repetitivas ricas en glutamina y prolina (por ejemplo, PQQPFPQQ). En cambio, las α - β - γ -gliadinas poseen pesos moleculares superpuestos (\approx 28.000-35.000 Da) y menores proporciones de glutamina y prolina que las anteriores. A su vez, las α - β - γ -gliadinas monoméricas presentan tres y cuatro puentes disulfuro intracadena, lo cual evidencia su relación con la calidad industrial, considerando que estos enlaces desempeñan un papel importante en la determinación de la estructura y las propiedades de las proteínas del gluten (Wieser, 2007).

4.7 Conclusiones

Hipótesis puesta a prueba: 3) La fertilización nitrógeno-azufrada en prefloración incrementa la magnitud de las respuestas (cuantificadas por la pendiente de la función lineal y la tasa de variación) del PG, mientras que reduce la magnitud para las variables de composición de prolaminas y calidad (%Pro, SDSS, %GH, PH), ante cambios en la relación FD durante el llenado, respecto a condiciones de baja disponibilidad de N y S.

En base a los resultados encontrados se refutó la **hipótesis 3**, concluyendo que la fertilización nitrógeno-azufrada no modificó la magnitud de las respuestas del PG a las variaciones en la relación FD en posfloración, excepto en el lote de producción con

problemas sanitarios (LP14), mientras que incrementó la influencia de la relación FD sobre la mayoría de las variables de calidad estudiadas (%Pro, %GH, PH). Vale agregar que el SDSS, un estimador de la fuerza del gluten, tendió a ser más estable al variar la disponibilidad de asimilados por grano cuando la disponibilidad de N y S fue alta, respecto a condiciones de menor nivel de nutrientes. La relación funcional entre el PG y la relación FD no difirió entre niveles de nutrientes en el genotipo B501 bajo un manejo sanitario mejorado. Asimismo, la disponibilidad de asimilados regularía parcialmente la acumulación de proteína total en el grano y de subunidades particulares (*Glu-D1* en B501) cuando la disponibilidad de N y S es elevada, mientras que no afectaría este proceso bajo condiciones restrictivas de fertilidad. Respecto a la composición proteica, el balance entre las fracciones de gliadinas pobres y ricas en S (ω -gli/ α - β - γ -gli) contribuyó a explicar los cambios en la calidad del grano (SDSS) debidos a la interacción entre la disponibilidad de nutrientes y las variaciones en la relación FD, junto con el %Pro, para el cultivar utilizado en el experimento de la Chacra Experimental (B501). Por último, los problemas sanitarios en uno de los experimentos en lotes de producción (LP14) condicionaron las respuestas a los tratamientos, lo cual limita el alcance de estos datos. Sin embargo, se puede mencionar que la interacción entre la fertilización y la relación FD sobre la calidad de los granos tendió a ser menos notoria en los ambientes de los lotes de producción (LP14 y LP15).

CAPÍTULO 5. Discusión general

5.1 Genotipos argentinos de trigo: rendimiento, calidad y relación fuente/destino

La producción de granos de calidades diferenciadas es una alternativa relevante en las condiciones actuales de comercialización de trigo en Argentina. Tanto en el mercado interno como para la exportación, la demanda exige materias primas de determinada calidad y aptitud industrial y los volúmenes de compra por parte de la molinería son cada vez más acotados a especificaciones estrictas (Abbate, 2016; Abbate, 2017a). Estas exigencias se fundamentan en que las panificadoras emplean procesos altamente automatizados, debiendo partir de una materia prima con características homogéneas para elaborar diversos productos. En este contexto, no solo interesa el %Pro sino también su composición y calidad industrial. Cada uno de los productos de la panificación se elabora con harinas de calidades diferenciadas (Salomón et al., 2013). De esta manera, la obtención de materias primas acordes a cada uso y su reconocimiento le permitiría al productor argentino, alcanzar mejores precios, incrementar la fluidez de la comercialización y/o diversificar los canales de venta (molinos harineros, industrias panificadoras, exportadores), mejorando el resultado económico y la sustentabilidad de su explotación. Esto también facilitaría la supervivencia de pequeños productores y/o la producción en ambientes marginales, incrementando el agregado de valor según las ventajas competitivas de cada región.

La profundización del conocimiento sobre los factores y procesos que determinan los distintos aspectos de calidad del grano resulta indispensable para la planificación de la producción en cada ambiente. El objetivo sería optimizar el compromiso entre rendimiento y calidad, logrando una materia prima de la mejor calidad posible para cada

ambiente o nivel de productividad. Los efectos del genotipo y de las condiciones ambientales, como son la disponibilidad de nutrientes, las condiciones hídricas o de temperatura, sobre la calidad del trigo, han sido ampliamente estudiados (Wrigley et al., 1994; Pechanek et al., 1997; Zhao et al., 1999; Zhu et al., 1999; Luo et al., 2000; Guarda et al., 2004; Lerner et al., 2006, 2013; Gaido y Dubois, 2008; Saint Pierre et al., 2008a; Arata y Lerner, 2012; Naeem et al., 2012; Alzueta, 2014; Zheng et al., 2018; Fleitas et al., 2020). En los últimos años, también se ha abordado el análisis de la interacción G x A, encontrando genotipos estables y otros adaptados a ambientes particulares (Fraschina et al., 2007; Saint Pierre et al., 2008b; Williams et al., 2008; Abbate et al., 2010; Hristov et al., 2010; Vázquez et al., 2012; Abbate, 2015; Abbate, 2016; Babay et al., 2015; Labuschagne et al., 2016; Sjoberg et al., 2020). Sin embargo, la incidencia de variaciones en la disponibilidad de asimilados durante el llenado de granos sobre la calidad ha recibido menor atención.

La ganancia genética en el rendimiento de trigo, producto de un incremento en el potencial de los nuevos cultivares, aumentó el grado de limitación por fuente (Abeledo et al., 2018; Alonso et al., 2018; Lo Valvo et al., 2018) y puede impactar negativamente en la calidad de los granos producidos. A su vez, las limitaciones en la actividad de la fuente fotosintética son cada vez más frecuentes en condiciones de producción habituales, debido a la incidencia de factores bióticos y abióticos (Abbate et al., 2005; Serrago et al., 2013; Serrago y Miralles, 2014; Rozo Ortega et al., 2021). Por lo tanto, desde el punto de vista del mejoramiento genético, la evaluación de caracteres que contribuyan a contrarrestar los efectos negativos sobre la calidad del grano resulta de especial interés (Fufa et al., 2005; Subira et al., 2014). A su vez, desde el enfoque del técnico y el productor, el diseño de estrategias de manejo que maximicen la productividad con calidad

y agregado de valor, minimizando el impacto ambiental, se convierte en una prioridad para el sostenimiento de la diversidad de actores productivos de la Región Pampeana.

La evolución del rendimiento en grano de trigo pan en las últimas dos décadas a nivel nacional muestra una ganancia promedio anual de 44 kg ha⁻¹, mientras que la tendencia en la Subregión triguera IV, a la cual pertenece la parte sur (serrana) del partido, es aún mayor (61 kg ha⁻¹) (Figura 44), superando el promedio a nivel mundial (Abbate, 2015). En base a los resultados obtenidos en esta tesis, se puede apreciar que los genotipos de buena calidad panadera (GC1) no rindieron necesariamente menos que aquellos de mediana (GC2) y baja calidad (GC3), en experimentos conducidos con un manejo mejorado en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA, donde se alcanzó un nivel de productividad cercana al doble del promedio para el partido de Azul. Esta brecha de rendimiento fue menor cuando los rendimientos se compararon con los ensayos con fungicida de la RET (INASE, 2021). En la Argentina, la intensificación de la producción en condiciones de secano se basó principalmente en un incremento de las dosis de fertilizante y en la aplicación de fungicidas. En este sentido, estas prácticas de manejo, junto con la incorporación de mejores cultivares, explican el mayor incremento de la productividad en la Subregión IV (Abbate 2017a, Abbate, 2017b).

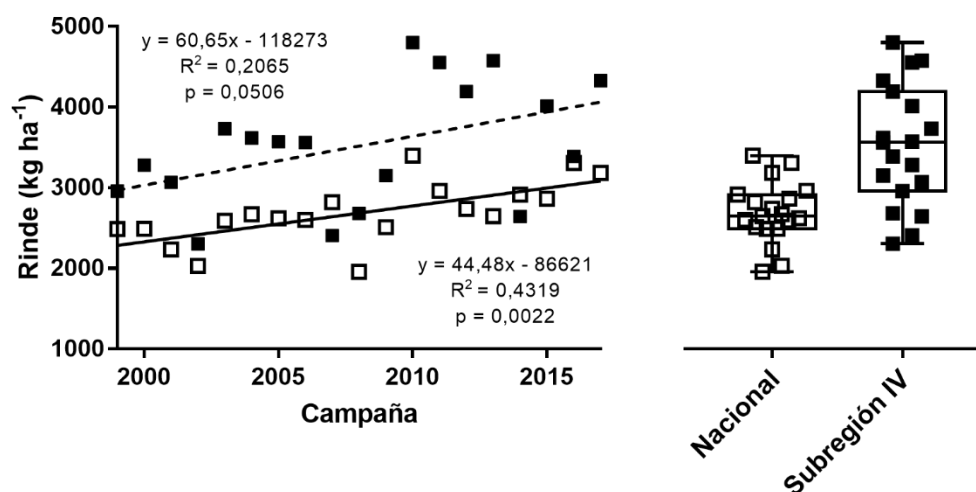


Figura 44. Evolución del rendimiento en grano para trigo pan entre 1999 y 2018 a nivel nacional en Argentina y en la Subregión triguera IV. Elaborado en base a datos de Trigo Argentino (2021).

Sumado a lo anterior, la evolución del peso de mil granos, de algunas variables de calidad comercial, como el PH y el %Pro, y de algunas variables de calidad industrial, como el %GH y la relación P/L no muestran un ajuste significativo a lo largo de las últimas dos décadas, ni a nivel nacional, ni en la Subregión IV (Figura 45); aunque en la última década se puede observar una tendencia negativa para %Pro y %GH (Abbate, 2017a). Por su parte, pese a la variabilidad interanual, la fuerza alveográfica (W), principal variable del alveograma, presenta una merma significativa entre 1999 y 2018; la cual es más pronunciada en la Subregión IV que a nivel nacional coincidiendo con lo observado para las ganancias de rendimiento.

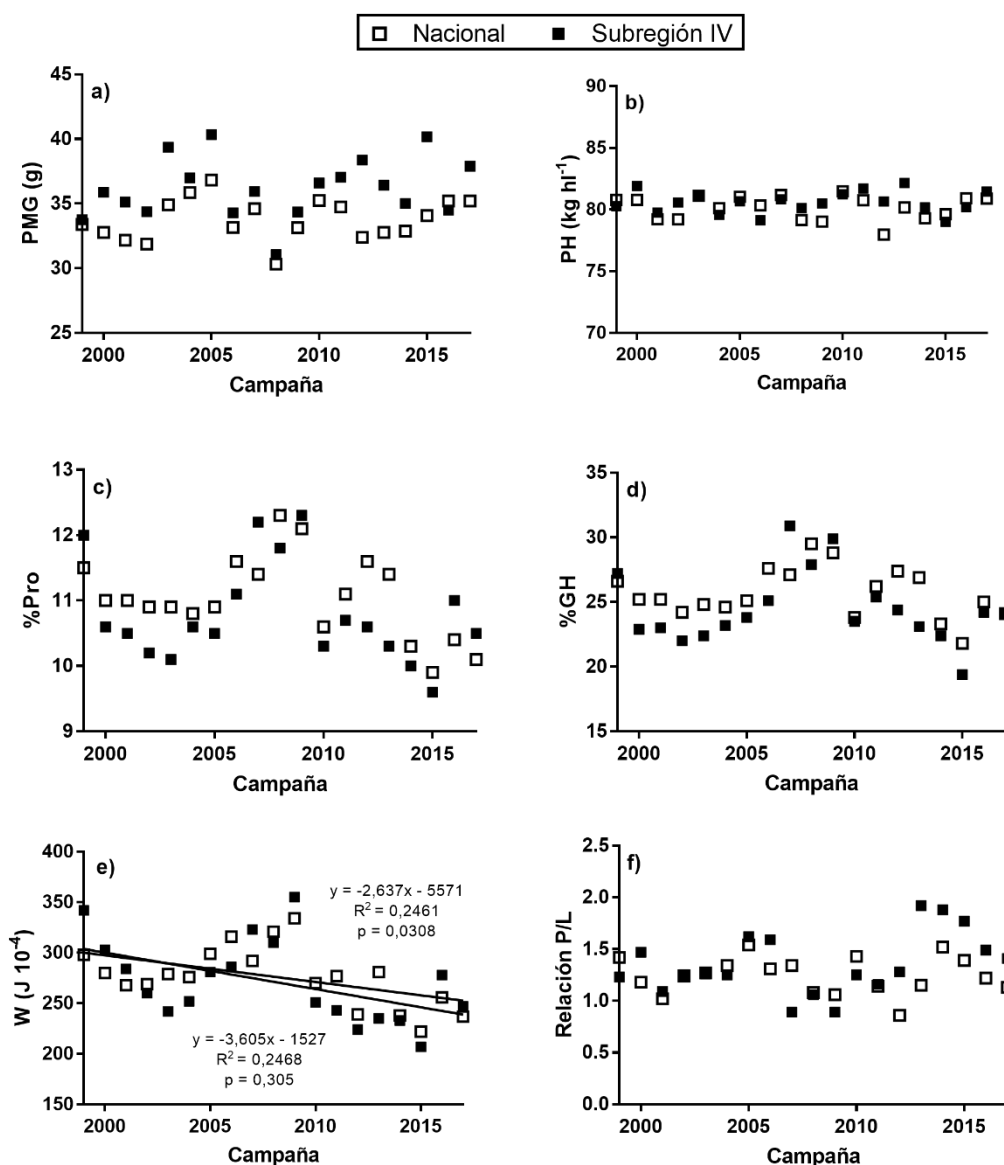


Figura 45. Evolución de: a) peso de mil granos (PMG), b) peso hectolítrico (PH), c) porcentaje de proteína (%Pro), d) gluten húmedo (%GH), e) fuerza alveográfica (W) y f) relación tenacidad/extensibilidad alveográficas (P/L) para trigo pan entre 1999 y 2018 a nivel nacional en Argentina y en la Subregión triguera IV. Elaborado en base a datos de Trigo Argentino (2021). La metodología de muestreo y análisis se detalla en <https://www.trigoargentino.com.ar/Methodologia/Methodologia?Idioma=Esp>. Las regresiones lineales sólo fueron significativas para W (e).

En línea con lo observado para la evolución en las últimas dos décadas del rendimiento y la calidad del trigo pan, en la Figura 46 se puede apreciar que el incremento en la productividad tanto a nivel nacional como en la Subregión IV, esta última con mayores rendimientos alcanzados, se relaciona con una merma en la calidad comercial

(%Pro) e industrial (W). Por lo tanto, en el contexto productivo nacional, y más aún en la Subregión IV, toda información que oriente en la elección de genotipos adaptados a ambientes específicos permitiría optimizar la calidad para un determinado nivel de productividad, mediante una herramienta de manejo estratégica de costo cero para el productor.

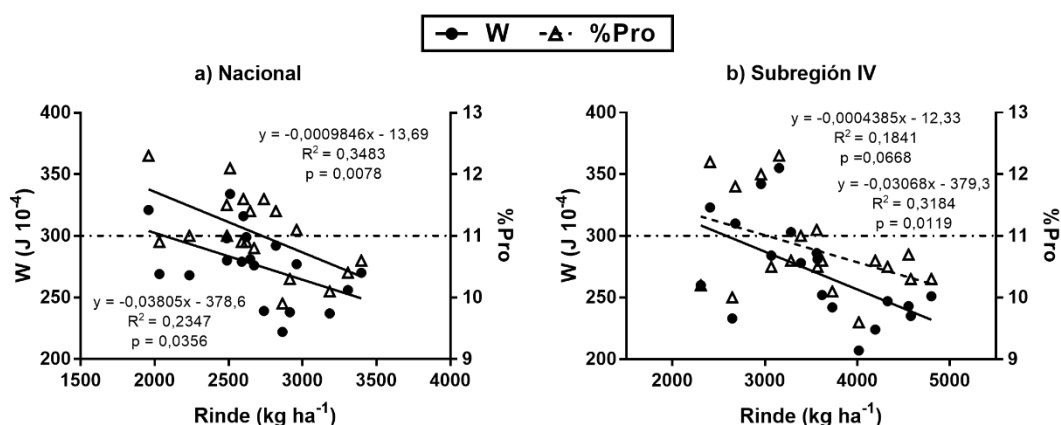


Figura 46. Relaciones entre variables de calidad: fuerza alveográfica (W) y proteína (%Pro), y rendimiento en grano; para trigo pan entre 1999 y 2018 a nivel nacional en Argentina (a) y en la Subregión triguera IV (b). Elaborado en base a datos de Trigo Argentino (2021). La metodología de muestreo y análisis se detalla en <https://www.trigoargentino.com.ar/Metodologia/Metodologia?Idioma=Esp>. Se indica con línea punteada el umbral de W habitualmente utilizado por los molinos harineros para segregar la compra de trigo por calidad panadera y el nivel base de %Pro según la norma de calidad comercial de trigo pan.

Las respuestas del PG a las variaciones en la relación FD en posfloración oscilaron entre -40 y 23 % dependiendo del año y del genotipo. Se destacó por su estabilidad del PG ante cambios en la disponibilidad de asimilados durante el llenado de granos, el cultivar METE, perteneciente al GC1.

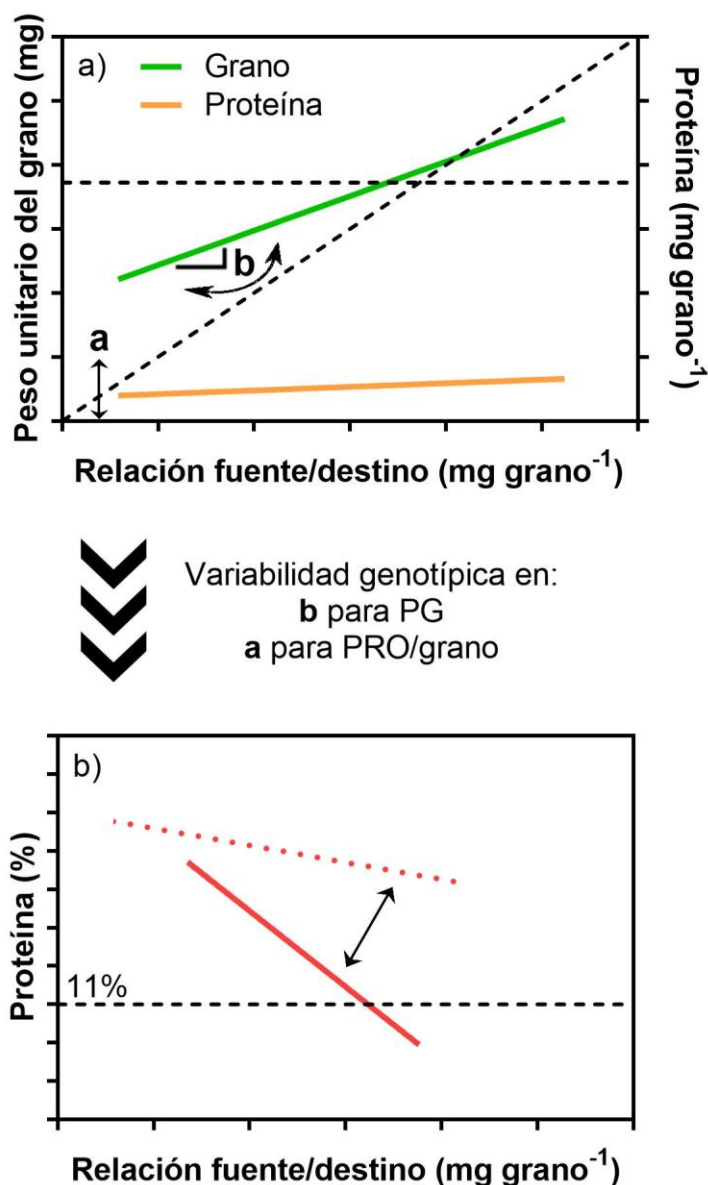


Figura 47. Esquema conceptual para las relaciones funcionales entre el peso unitario del grano, contenido de proteína por grano, concentración de proteína y relación fuente/destino en posfloración, en genotipos de trigo pan de diferente grupo de calidad fertilizados con N y S. a) La línea discontinua diagonal representa la relación 1:1 (limitación total por fuente) y la horizontal indica el peso promedio de los tratamientos testigo (limitación total por destinos). a: ordenada al origen, b: pendiente. b) La línea discontinua negra representa una concentración de proteína constante de 11%. Elaborado con los datos presentados en el Capítulo 2 (promedio de todos los genotipos en a y casos extremos en b).

Tal como se puede apreciar en el esquema conceptual de la Figura 47, el PG presentó una respuesta lineal ante un incremento en la relación FD, cuya pendiente indicó

co-limitación por fuente y destinos durante el llenado de granos. En condiciones de alta disponibilidad de N y S, la acumulación de proteína en el grano (PRO/grano) también aumentó en forma lineal al mejorar la disponibilidad de asimilados. Sin embargo, la estabilidad (b: pendiente) del PG ante cambios en la relación FD difirió entre los genotipos evaluados, mientras que para la relación funcional entre el PRO/grano y la relación FD sólo difirió la ordenada al origen (a). Por lo tanto, la calidad del grano en términos de %Pro y consecuentemente de %GH fue determinada, en parte, por la combinación de dichas respuestas. Pese a que se encontraron diferencias dentro de un mismo GC, los genotipos de buena aptitud panadera (GC1) mantuvieron niveles de proteína superiores al de aquellos de menor aptitud panadera (GC2 y GC3) para un amplio rango de relaciones FD en posfloración (Capítulo 2: Figura 11).

Respecto a otras variables de calidad del grano estudiadas en el Capítulo 3, el %Pro y el %GH mostraron una mayor respuesta que el SDSS a las variaciones en la disponibilidad de asimilados en posfloración. Pese a esto, también se destacó el cultivar METE del GC1 que mantuvo un alto nivel de SDSS bajo condiciones contrastantes de relación FD durante el llenado; mientras que los restantes presentaron respuestas que no se agruparon estrictamente por el GC al que pertenecen, coincidiendo con Abbate et al. (2010). Así, la interacción G x FD resultó de tipo cualitativa (i.e. con cambios en diferente sentido), complejizando la caracterización de las respuestas, al igual que lo reportado previamente para la fertilización azufrada y en contraste con la interacción cuantitativa (i.e. con cambios positivos de diferente magnitud) para la fertilización nitrogenada (Arata et al., 2021). En relación con la calidad de la molienda, el almacenamiento y el transporte de los granos, el PH fue más sensible a las condiciones de crecimiento durante el llenado en los genotipos de menor calidad panadera (GC2 y GC3), mientras que los genotipos de

mayor aptitud panadera (GC1) fueron menos influenciados por la relación FD (Capítulo 3: Figura 18). De esta manera, el PH fue la única variable de calidad con un comportamiento acorde a lo planteado en la hipótesis 2.

Los cambios en la composición cuantitativa del gluten, definida por las proporciones de las distintas fracciones de gliadinas y gluteninas, contribuyeron a explicar parte de los cambios en la calidad debidos a las variaciones en la relación FD, aunque las fracciones proteicas involucradas también dependieron del genotipo en particular. Adquiere relevancia para el mejoramiento genético que, en dos (BAG9 del GC2 y B501 del GC3) de los seis genotipos evaluados en la Chacra Experimental con alta disponibilidad de N y S, los cambios en la composición del gluten debidos a variaciones en la relación FD sólo se debieron a alteraciones en las proporciones de subunidades de HMW puntuales. En este sentido, estas subunidades codificadas por genes particulares (i.e. *Glu-A1x* y *Glu-D1y*) resultan relevantes para profundizar su estudio. Algunas de estas subunidades, también han demostrado su importancia en la explicación de las respuestas de la calidad del trigo a la fertilización nitrógeno-azufrada (Arata et al., 2021).

Por último, la ausencia de agrupamientos por GC en las respuestas observadas entre los genotipos a los cambios en la relación FD en posfloración y la escasa correspondencia con la puntuación de calidad *Glu-1* (Payne et al., 1987) coinciden con lo reportado previamente sobre las respuestas a la fertilización nitrogenada y azufrada en grupos numerosos de cultivares argentinos de trigo pan (Lerner et al., 2013, 2016; Arata, 2017; Arata et al., 2017) y sobre la interacción G x A (Abbate et al., 2010; Abbate, 2015), profundizando así el conocimiento sobre la diversidad genética de cultivares comerciales en nuestro país y su interacción con el ambiente.

5.2 La fertilización nitrógeno-azufrada en trigo pan ¿estabiliza la calidad frente a variaciones en la relación fuente/destino durante el llenado de granos?

La fertilización de los cultivos extensivos es una de las principales prácticas de manejo que aporta a la producción sustentable de los granos. Para el trigo en particular, resulta una tecnología ampliamente difundida a nivel nacional, lo cual se evidencia en la proporción de superficie fertilizada respecto del total sembrado, que oscila entre 83 y 98% en los últimos años (Fertilizar, 2020). Sin embargo, los diagnósticos realizados mediante los desbalances aparentes de nutrientes en los sistemas agrícolas de Argentina, indican que solo se reponen, en promedio, el 30% del nitrógeno, el fósforo, el potasio y el azufre que se extraen con la cosecha (Grasso y Díaz Zorita, 2018). En el caso del trigo, esto guarda relación con la disminución de las dosis promedio de fertilizante aplicadas en las últimas campañas (Fertilizar, 2020).

La disponibilidad de N es uno de los principales factores limitantes del rendimiento y la calidad en trigo, presentando una notable interacción con el S. De esta manera, la fertilización combinada y balanceada resulta indispensable, principalmente en ambientes con fertilidad del suelo limitante (Reussi Calvo et al., 2006a, b; Salvagiotti y Miralles, 2008; Barraco et al., 2009; Salvagiotti et al., 2009; Steinbach y Alvarez, 2014; Arata, 2017; Arata et al., 2017; Arata et al., 2021). A su vez, la recuperación aparente del fertilizante nitrogenado correlaciona mayormente con el incremento del rendimiento asociado al número de granos, mientras que la recuperación de S se asocia fuertemente con el aumento en la concentración del nutriente en el grano (Arata et al., 2017).

Los estudios realizados en esta tesis aportan información sobre la influencia de la fertilización nitrógeno-azufrada en las respuestas del peso unitario y la calidad del grano ante cambios en el balance FD en posfloración. Esto puede contribuir al diseño de

estrategias de fertilización que optimicen el manejo del cultivo de trigo, en función de las condiciones particulares durante el llenado de granos. En este caso, los ensayos se realizaron en la Chacra Experimental de la FA-UNCPBA y en lotes de productores del partido de Azul; combinando así contextos de manejo mejorado, más intensificados, y de baja a media tecnología, similares a las condiciones promedio de producción de la zona.

En planteos de manejo mejorado, que alcanzan niveles de rendimiento y de proteína que oscilan entre 4230 - 8210 kg ha⁻¹ y entre 8,1 - 15,2% respectivamente, la fertilización nitrógeno-azufrada no afectó la estabilidad del PG frente a variaciones en la relación FD en posfloración, mientras que el peso potencial del grano (R y D) no difirió entre niveles de nutrientes. En este sentido, en el esquema de la Figura 48 elaborado con datos del cultivar B501 (Capítulo 4), se puede apreciar una relación funcional única entre el PG y la relación FD bajo condiciones contrastantes de disponibilidad de N y S para este genotipo en particular. Sin embargo, bajo condiciones de suficiencia de estos nutrientes, la síntesis proteica durante el llenado estaría parcialmente limitada por la fuente de fotoasimilados que regulan el crecimiento del grano; mientras que cuando la fertilidad es limitante, la síntesis proteica sería limitada por la fuente de precursores de proteína. Integrando estas respuestas, se encuentra que las relaciones funcionales entre el peso seco total y el contenido de proteína por grano difieren entre niveles de N y S. Cabe destacar que, además de observar una mayor capacidad de acumulación de proteína cuando se favorece el crecimiento del grano en condiciones de suficiencia de nutrientes, variaciones en el PG en un rango de 25,9 a 42,8 mg se asociaron con contenidos proteicos (PRO/grano) de entre 4,4 a 6,4 mg, que mantuvieron los niveles de %Pro siempre por encima de 11%. Caso contrario, en condiciones de fertilidad limitante, variaciones en el

PG en un rango de 30,6 a 46,2 mg se asociaron con contenidos proteicos de entre 3,8 a 5,4 mg, que mantuvieron los niveles de %Pro siempre por debajo del valor base de 11%.

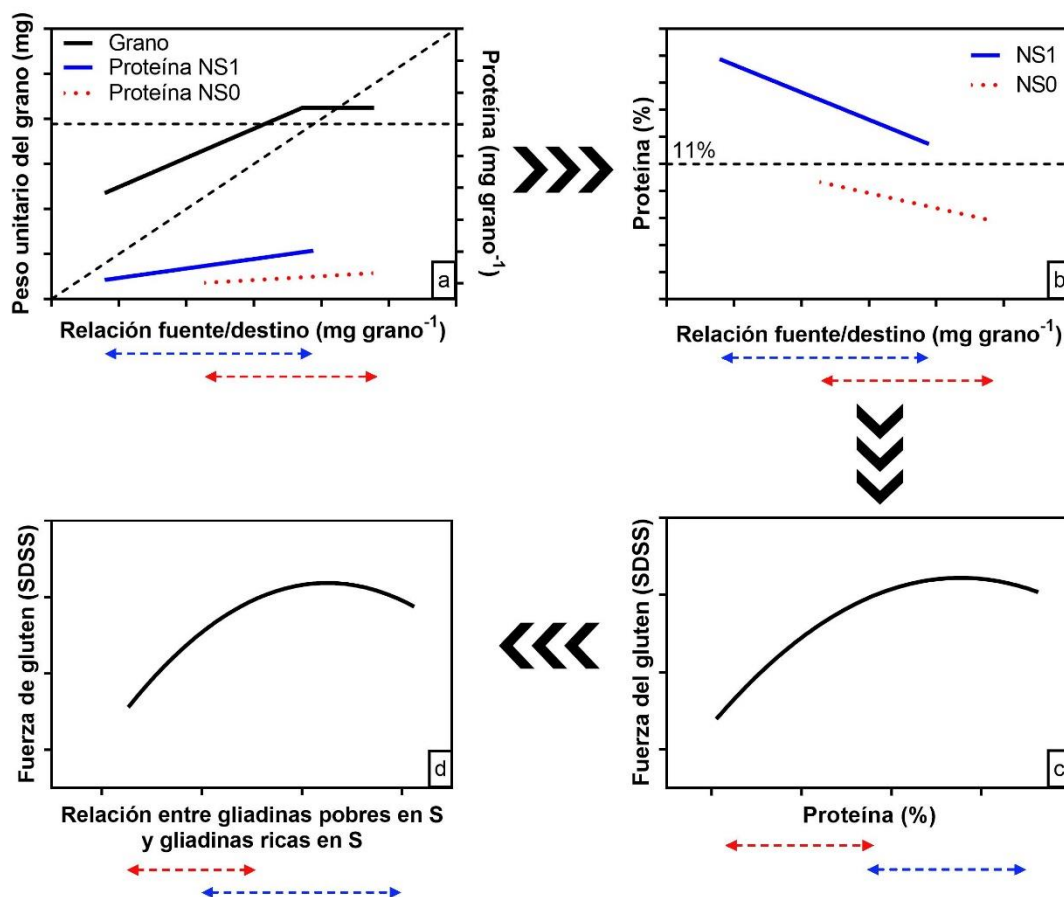


Figura 48. Esquema conceptual para las relaciones funcionales entre peso unitario del grano, contenido de proteína por grano, concentración de proteína, relación fuente/destino en posfloración y variables de calidad y composición del gluten en un genotipo de trigo pan (B501) bajo condiciones contrastantes de fertilización nitrógeno-azufrada. Las líneas de funciones continuas indican asociaciones significativas entre variables, mientras que las punteadas indican tendencias no significativas. Las líneas discontinuas con flechas indican el rango de variación en el eje de las abscisas asociado a los cambios en la relación fuente/destino sin (NS0: rojo) y con (NS1: azul) fertilización nitrógeno-azufrada. En a) la línea discontinua diagonal representa la relación 1:1 (limitación total por fuente) y la horizontal indica el peso promedio del grano de los tratamientos testigo (limitación total por destinos). En b) la línea discontinua negra muestra una concentración de proteína constante de 11%. Elaborado con los datos presentados en el Capítulo 4.

Considerando los resultados obtenidos, la fertilización nitrógeno-azufrada tendió a mejorar y/o estabilizar el SDSS, asociado a la fuerza del gluten, mientras que otras variables como el %Pro, el %GH y el PH, si bien mejoraron, resultaron más sensibles a los cambios en la relación FD cuando se incrementó la disponibilidad de N y S (Capítulo 4: Figura 36). En este sentido, esta práctica de fertilización balanceada mejoró la calidad del grano y tendería a estabilizar algunos aspectos de calidad industrial, aunque otros rubros de calidad comercial y panadera se tornaron más inestables frente a cambios en las condiciones de crecimiento durante el llenado de granos. Coincidentemente, las subunidades particulares de gluteninas (Glu-D1y/HMW) también fueron más sensibles a la relación FD cuando se fertilizó.

Las variables de composición del gluten que explicaron los cambios en la calidad del grano difirieron para las interacciones A x G x FD y A x NS x FD. En este último caso, mejoras del SDSS se asociaron con un incremento en la concentración de proteína compuesta por una mayor proporción de gliadinas pobres en S, encontrando niveles óptimos a partir de los cuáles la calidad panadera no aumentaría sustancialmente para el cultivar estudiado (Figura 48). Sin embargo, el umbral de proteína que maximizó el SDSS en este caso particular es notablemente superior al promedio alcanzado en las últimas cinco campañas (2013/14 - 2017/18) a nivel nacional (13,54 vs. 10,42%) y en la Subregión IV (13,54 vs. 10,28%), mostrando un potencial para la optimización de la calidad del trigo. También cabe destacar que, la subunidad particular de gluteninas codificada por *Glu-D1* fue sensible a los cambios en la relación FD únicamente cuando se aplicó fertilización (Figura 36). Estos hallazgos, a su vez, resultan relevantes para la implementación de programas de mejoramiento asistidos por marcadores bioquímicos que se enfoquen en la calidad del trigo en ambientes específicos, al igual que lo reportado

previamente para las respuestas a la fertilización con N y S en grupos de genotipos contrastantes en duración de ciclo y calidad del grano (Arata, 2017).

Los resultados obtenidos en lotes de producción, que representan planteos de baja-media tecnología, muestran que es posible alcanzar niveles de productividad muy disímiles con respecto a la media del partido de Azul (LP14: -29%, LP15: +48%), incluso cuando los productores implementan un manejo de la fertilización similar. Independientemente de las diferencias atribuidas a efectos genotípicos y ambientales, gran parte de las diferencias entre casos pueden ser explicadas por el manejo sanitario del cultivo, lo cual queda en evidencia por la severidad del ataque de roya del tallo en LP14. Claramente, esto condiciona el efecto de la intensificación del manejo de la fertilización con N y S y también su interacción con las condiciones de relación FD durante el llenado de granos.

La disponibilidad de S modifica las respuestas a la fertilización nitrogenada y viceversa, para algunas de las variables evaluadas en los lotes de producción (baja-media tecnología), aunque la interacción de los niveles de dichos nutrientes con la disponibilidad de asimilados en posfloración fue menos notoria que en la Chacra Experimental (manejo mejorado). Pese a esto, la intensificación de la fertilización, para ser sustentable, debería ir en consonancia con una optimización del manejo integrado del sistema productivo.

5.3 Relación fuente/destino y calidad de trigo: perspectivas para futuros estudios

Tal como se ha discutido en esta tesis, son escasos los estudios sobre la influencia de los cambios en la relación FD en posfloración sobre la calidad y la composición del grano de trigo, por lo que los resultados encontrados son un buen punto de partida para

profundizar el conocimiento sobre sus determinantes. El abordaje de las relaciones FD en plantas de cultivo se enfocan principalmente en el mejoramiento del rendimiento, como respuesta al incremento futuro en la demanda global de alimentos (Long et al., 2015; Ort et al., 2015; Ludewig y Sonnewald, 2016; Chang y Zhu, 2017; Sonnewald y Fernie, 2018; Abdelrahman et al., 2020; Beres et al., 2020; Joynson et al., 2020; Lichthardt et al., 2020; Paul et al., 2020) en un contexto de cambio climático (Abdelrahman et al., 2020) e intensificación sustentable (Caviglia et al., 2019).

Por ejemplo, Sonnewald y Fernie (2018) afirman que los incrementos en la eficiencia fotosintética conducirán en última instancia a mayores niveles de carbohidratos que, si no se utilizan para la generación de destinos, causan una inhibición de la fotosíntesis por retroalimentación. En un caso a nivel molecular, Wingenter et al. (2010) reportan que la sobreexpresión del importador de monosacáridos del tonoplasto TMT1 modifica la detección celular de azúcar, encontrando un aumento de la producción de biomasa en plantas de *Arabidopsis*. A su vez, estudios recientes de proteómica en trigo revelan los efectos de las manipulaciones en la relación FD sobre los niveles hormonales, la actividad de enzimas hidrolíticas, el metabolismo del carbono, nitrógeno y otros compuestos principales, la resistencia al estrés y la senescencia foliar; que condicionan el PG (Lv et al., 2020). Sin embargo, dicho estudio utilizó sólo tratamientos que implican remoción de tejidos (desespiguillado y defoliación), por lo que podrían disparar vías de señalización relacionadas con la respuesta a plagas y confundir los procesos involucrados en relación FD. Por lo tanto, sería interesante realizar estudios de proteómica similares con otros tratamientos como son el raleo y el sombreo, con el fin de detectar procesos comunes. Recientemente, Maydup et al. (2020) han discutido aspectos metodológicos del uso del sombreo para evaluar el impacto de la relación FD sobre el PG en trigo pan, lo

cual puede optimizar este tipo de estudios. Sumado a esto, trabajos recientes abordaron distintos mecanismos de regulación de la partición de asimilados a nivel fisiológico, que serían de utilidad para intervenir en el mejoramiento del rendimiento y la plasticidad del cultivo bajo condiciones de estrés (Ma et al., 2021; Paul, 2021), complementándolos con aspectos particulares de la determinación de la calidad en trigo.

Los objetivos de calidad para los diferentes usos del trigo demandan la necesidad de comprender los efectos de la relación FD integrando las dinámicas del C y del N en diferentes escalas: célula, órgano, planta, cultivo. En relación con esto, Chang y Zhu (2017) afirman que se requiere un patrón óptimo de senescencia foliar específico para la especie, equilibrando así el mantenimiento de la suficiente capacidad fotosintética después de floración con la removilización eficiente de C y N a los granos. Algunas revisiones (Tegeder y Rentsch, 2010; Li et al., 2017) y un reciente trabajo en *Arabidopsis thaliana* (Grzechowiak et al., 2020) aportan información relevante para definir el rol del N en los balances FD de los cultivos. Sumado a esto, Basile et al. (2018) encontraron que los perfiles metabólicos del exudado del floema de cultivares argentinos de diferente GC podrían proporcionar marcadores bioquímicos para la selección durante el mejoramiento y para discernir los efectos de la fertilización nitrogenada. A su vez, en un estudio con 102 genotipos argentinos de trigo hexaploide, se ha reportado que el estudio de asociación del genoma completo detecta regiones cromosómicas (haplotipos) asociadas con componentes del rendimiento (incluyendo el PG) y caracteres de adaptación, que resultan útiles para la selección asistida por marcadores (Basile et al., 2019).

Además de optimizar el balance entre rendimiento y contenido proteico, la calidad de las proteínas formadoras de gluten que son almacenadas en el grano constituye un aspecto central para el ajuste fino de la eficiencia productiva en función del posterior uso

de la materia prima. La información disponible sobre los efectos de las subunidades de gliadinas y gluteninas en la calidad industrial del trigo es amplia y ha evolucionado considerablemente (Payne et al., 1984; Pflüger et al., 2001; Peña et al., 2002; Moiraghi et al., 2013; Shewry et al., 2003a; Wieser, 2007; Kiszonas y Morris, 2018; Khan, 2019).

El trigo es un cultivo relevante para la seguridad alimentaria, ya que es una fuente principal de energía y, en muchos países en desarrollo, también de proteína. Para completar un enfoque integral de la calidad, se debe prestar atención a las nuevas demandas de los consumidores, que requieren alimentos saludables e inocuos. En este sentido, la producción de granos de trigo con un mayor contenido de almidón y fibras, con menor contenido de micotoxinas y/o aptos para personas sensibles al gluten adquieren especial relevancia para el desarrollo y el agregado de valor del cultivo (Gil-Humanes et al., 2012, 2014; Hazard et al., 2020; Iglesias et al., 2020; Martínez et al., 2020; Shewry et al., 2020).

En base a lo antes discutido, surge la necesidad y el desafío de generar espacios de integración e interacción entre distintas escalas de observación y/o diferentes enfoques disciplinarios sobre los determinantes de la calidad del trigo. Esto se fundamenta en la fragmentación de la información disponible, abundante en algunas áreas y escasa en otras; lo cual se complejiza aún más debido a las probadas diferencias en los factores que determinan la calidad del grano en función del ambiente de cultivo.

Concretamente, como progresión de esta tesis y de los trabajos derivados de la tesis de Maestría (Arata y Lerner, 2012; Arata, 2017; Arata et al., 2017; Arata et al., 2021), adquiere relevancia en el corto plazo el estudio de las dinámicas de N y S en granos bajo diferentes balances FD en genotipos de trigo de diferente GC con similar perfil de prolaminas y/o de perfil proteico contrastante con similar fenotipo para calidad. A su vez,

los efectos de interacción entre la fertilización nitrógeno-azufrada y las enfermedades fúngicas resultan otro factor clave para optimizar la productividad con calidad integral.

En el mediano-largo plazo, sería de especial interés el abordaje de la influencia de la relación FD sobre la calidad del grano en líneas isogénicas con variantes alélicas para los locus prometedores (e.g. *Glu-D1*) y el estudio de la expresión de genes que codifican para transportadores de N y S en distintos órganos de la planta bajo diferentes balances FD (Buchner et al., 2010; Shinmachi et al., 2010; Girondé et al., 2014; Dong y Lin, 2020). Estas investigaciones serían más valiosas y factibles si se enmarcan en equipos de trabajo multidisciplinarios, complementándose con actividades de extensión, vinculación y transferencia.

5.4 Conclusiones generales

El genotipo condicionó la magnitud de las respuestas del PG ante cambios en la relación FD durante el llenado de granos, aunque esto no dependió del GC. Además, la cantidad de proteína almacenada en el grano difirió entre genotipos, pero no se observaron diferencias en su estabilidad al modificar la disponibilidad de asimilados. Finalmente, estas relaciones funcionales determinaron las distintas respuestas del %Pro en los genotipos estudiados, por lo que la sensibilidad de esta variable de calidad comercial se debió mayormente a una diferente estabilidad del PG al variar la relación FD.

El balance FD en posfloración afectó en mayor medida al %Pro, el %GH y el PH, respecto al SDSS que estima la fuerza del gluten. Además, el agrupamiento de los genotipos según el perfil de prolaminas no coincidió estrictamente con su clasificación fenotípica; aunque los cambios en la composición cuantitativa del gluten contribuyeron a

explicar los cambios en la calidad del grano, ya que se detectaron subunidades con mayor relevancia para el mejoramiento genético (*Glu-A1x*, *Glu-D1y*). En este sentido, el desempeño no dependió del GC, sino del genotipo en particular, destacándose el cultivar METE (GC1) por su buena calidad y estabilidad.

La fertilización nitrógeno-azufrada no incidió en la estabilidad del PG, aunque incrementó la influencia de las variaciones en la disponibilidad de asimilados en posfloración sobre la mayoría de las variables de calidad estudiadas, excepto para el SDSS el cual tendió a estabilizar. A su vez, para el genotipo evaluado (B501) en las condiciones de manejo de la Chacra Experimental, la relación FD regularía parcialmente la acumulación de proteína en el grano cuando la disponibilidad de N y S es elevada, mientras que no afectaría este proceso bajo condiciones restrictivas de estos nutrientes.

Los resultados de esta tesis cobran relevancia ante una variedad de escenarios productivos, entre los que se pueden mencionar al mejoramiento genético por alto rendimiento que puede incrementar el nivel de limitación o co-limitación por fuente y la influencia de adversidades bióticas y abióticas que restringen la capacidad fotosintética posfloración y/o el flujo transpiratorio y la traslocación de fotoasimilados y compuestos nitrogenados hacia el grano.

En base a la información generada, se espera contribuir al diseño de futuros estudios que profundicen el conocimiento sobre los determinantes de la calidad del trigo, entre los cuáles se encuentra el balance FD durante el llenado de granos, integrando distintas escalas de observación que permitan identificar compensaciones entre procesos y/o componentes y valorar su viabilidad de implementación para una producción extensiva sustentable y de calidad integral.

BIBLIOGRAFÍA

- AACC Approved Methods of Analysis, 11th Ed. 2010. Method 56-63.01. Micro Sedimentation Test for Wheat. Cereals & Grains Association, St. Paul, MN, U.S.A. <http://methods.aaccnet.org/summaries/56-63-01.aspx> (11/02/2021)
- AACC Approved Methods of Analysis, 11th Ed. 2010. Method 54-30.02. Alveograph Method for Soft and Hard Wheat Flour1. Cereals & Grains Association, St. Paul, MN, U.S.A. <http://methods.aaccnet.org/summaries/54-30-02.aspx> (11/02/2021)
- Abadia B, Divito GA, Garcia FO. 2017. Manual del cultivo de trigo. 1a ed. compendiada. Acassuso, Argentina: International Plant Nutrition Institute (IPNI). 224 pp.
- Abbate PE. 2015. Cambios en la calidad comercial e industrial de trigo en respuesta a la interacción Cultivar x Ambiente. Congreso A Todo Trigo, 2015, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Abbate PE. 2016. Estrategias para mejorar la calidad de trigo. Jornada de Actualización Técnica (JAT), CREA Región sudoeste, Argentina.
- Abbate PE. 2017a. Evolución del rendimiento y la calidad de trigo en la Subregión IV. Visión Rural, Oct-2017, año 24, 119:25-27.
- Abbate PE. 2017b. Rendimiento y grupos de calidad de los cultivares de trigo pan disponibles en la subregión triguera IV en la campaña 2016-17. Grupo Trigo, INTA Balcarce. 5 pp.
- Abbate PE. 2019. Cálculo del índice de calidad de cultivares de trigo pan, método 2019. Grupo de Calidad de Trigo Pan, INASE, Argentina. https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/indice_de_calidad_trigo_pan_metodo_2019_1.xls (16/07/2021).
- Abbate PE, Andrade FH. 2015. Los nutrientes del suelo y la determinación del rendimiento de los cultivos de granos. En: Fertilidad de los suelos y fertilización de cultivos. Buenos Aires, Argentina: Ediciones INTA. 165-204.
- Abbate PE, Andrade FH, Culot JP. 1995. The effects of radiation and nitrogen on number of grains in wheat. The Journal of Agricultural Science 124:351-360.
- Abbate PE, Andrade FH, Culot JP, Bindraban PS. 1997. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period. Field Crops Research 54:245-257.
- Abbate PE, Andrade FH, Lazaro L, Bariffi JH, Berardocco HG, Inza VH, Marturano F. 1998. Grain yield increase in recent Argentine wheat cultivars. Crop Science 38:1203-1209.
- Abbate PE, Ballesteros AHM, Abbate NF. 2020. Consulta online de los grupos de calidad de cultivares de trigo pan comercializados en Argentina. <https://cultivaresargentinos.com/trigo/grupos/> (27/05/2021).
- Abbate PE, Demotes-Mainard S. 2000. Rendimiento potencial de cultivares de trigo argentinos y europeos en Balcarce y Grignon. Actas del V Congreso Nacional de Trigo, 2001, Villa Carlos Paz, Córdoba, Argentina.
- Abbate PE, Cardos MJ, Campaña LE. 2017. Capítulo 1. El trigo, su difusión, importancia como alimento y consumo. En: Manual del cultivo de trigo. 1a ed. compendiada. Acassuso, Argentina: International Plant Nutrition Institute (IPNI). 7-19.
- Abbate PE, Gutheim F, Polidoro O, Milisich HJ, Cuniberti M. 2010. Bases for the segregation of Argentine bread wheat by quality: effects of cultivar, location, year and their interactions. Agriscientia 27:1-9.

- Abbate PE, Lázaro L, de Pablo MC. 2001a. Peso hectolítrico y limitación por fuente en cultivos de trigo de alto potencial de rendimiento. Actas del V Congreso Nacional de Trigo, 2001, Villa Carlos Paz, Córdoba, Argentina.
- Abbate PE, Cantarero MG, Lázaro L, Dardanelli JL, Suero EE, Bariffi JH. 2001b. Efectos del estrés hídrico en la determinación del peso del grano en trigo. Actas del V Congreso Nacional de Trigo, 2001, Villa Carlos Paz, Córdoba, Argentina.
- Abbate PE, Lázaro L, Montenegro AA, Bariffi JH, Gutheim F. 2005. Potential yield of Argentine vs. foreign wheat cultivars. In: 7th International Wheat Conference. Mar del Plata, Bs. As., Argentina.
- Abbate PE, Miralles DJ, Ballesteros AHM. 2021. Nuevo mapa de Subregiones trigueras argentinas y de otros cereales invernales 2021. Documento PDF. INASE. https://www.argentina.gob.ar/sites/default/files/subregiones_trigueras_2021-06-18_final.pdf (14/07/2021)
- Abdelrahman M, Burritt DJ, Gupta A, Tsujimoto H, Tran L-SP. 2020. Heat stress effects on source-sink relationships and metabolome dynamics in wheat. *Journal of Experimental Botany* 71:543-554.
- Abeledo LG, Serrago RA, Valvo PJL, Miralles DJ. 2018. Limitantes al rendimiento en trigo y cebada. *Agronomía & ambiente. Revista Facultad de Agronomía UBA* 38:71-84.
- Acevedo M, Zurn JD, Molero G, Singh P, He X, Aoun M, Juliana P, Bockleman H, Bonman M, et al. 2018. 4. The role of wheat in global food security. En: *Agricultural Development and Sustainable Intensification: Technology and Policy Challenges in the Face of Climate Change*. 1st ed. London: Taylor & Francis Group, Udaya Sekhar Nagothu. 81-110.
- Acreche MM, Slafer GA. 2009. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005. *Field Crops Research* 110:98-105.
- Aguirrezábal L, Martre P, Pereyra-Irujo G, Echarte MM, Izquierdo N. 2015. Improving grain quality: ecophysiological and modeling tools to develop management and breeding strategies. En: *Crop Physiology*. Elsevier. 423-465.
- Ahmadi A, Joudi M, Janmohammadi M. 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research* 113:90-93.
- Alonso MP, Abbate PE, Mirabella NE, Aramburu Merlos F, Panelo JS, Pontaroli AC. 2018. Analysis of sink/source relations in bread wheat recombinant inbred lines and commercial cultivars under a high yield potential environment. *European Journal of Agronomy* 93:82-87.
- Alvarez R, Prystupa P, Rodríguez MB, Álvarez CR. 2012. Fertilización de cultivos y pasturas: diagnóstico y recomendación en la región pampeana. 1a ed. Buenos Aires, Argentina: Editorial FAUBA.
- Álvaro F, Royo C, García del Moral LF, Villegas D. 2008. Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat. *Crop Science* 48:1523-1531.
- Alzueta I. 2014. Ecofisiología de la generación del rendimiento y la calidad en genotipos de trigo y su comparación con cebada. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias. Buenos Aires, Argentina. 190 pp.

- Amiour N, Bouguennec A, Marcoz C, Sourdille P, Bourgoïn M, Khelifi D, Branlard G. 2002. Diversity of seven glutenin and secalin loci within triticale cultivars grown in Europe. *Euphytica* 123:295–305.
- Andrade FH. 2020. Los desafíos de la agricultura global. Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). 160 pp.
- Andrade FH, Sadras VO. 2000. Bases para el manejo del maíz, el girasol y la soja. Balcarce, Argentina: Ediciones INTA. 443 pp.
- Angus JF, Fischer RA. 1991. Grain protein responses to nitrogen applied to wheat growing on a red earth. *Australian Journal of Agricultural Research* 42:735-746.
- Arata AF. 2017. Influencia de la fertilización con nitrógeno y azufre sobre la composición del gluten y la calidad industrial en genotipos argentinos de trigo pan (*Triticum aestivum* L.). Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires, Área Producción Vegetal. Buenos Aires, Argentina. 119 pp.
- Arata AF, Lerner SE. 2012. Cambios en parámetros de calidad industrial de trigo pan debidos a la N-S fertilización. En: Steingelin SA, Rogers WJ, editores. Cereales de Invierno: la investigación científico-técnica desarrollada por el INBA, CONICET-FAUBA, el BIOLAB Azul, CIC-PBA-FIBA-FAUNCPBA, la Facultad de Agronomía-UBA y la Facultad de Agronomía-UNCPBA. 1a ed. Tandil, Argentina: Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. 45-53.
- Arata AF, Lerner SE, Tranquilli GE, Arrigoni AC, Rondanini DP. 2017. Nitrogen x sulfur interaction on fertiliser-use efficiency in bread wheat genotypes from the Argentine Pampas. *Crop and Pasture Science* 68:202-212.
- Arata AF, Rogers WJ, Tranquilli GE, Arrigoni AC, Rondanini DP. 2021. Nitrogen–sulfur fertilisation effects on gluten composition and industrial quality in Argentinean bread wheat cultivars differing in apparent sulfur recovery. *Crop and Pasture Science* 72:183-196.
- Asseng S, Kassie BT, Labra MH, Amador C, Calderini DF. 2017. Simulating the impact of source-sink manipulations in wheat. *Field Crops Research* 202:47-56.
- Asseng S, Martre P, Maiorano A, Rötter RP, O’Leary GJ, Fitzgerald GJ, Girousse C, Motzo R, Giunta F, et al. 2019. Climate change impact and adaptation for wheat protein. *Global Change Biology* 25:155-173.
- Autran JC, Laignelet B, Morel MH. 1987. Characterization and quantification of low molecular weight glutenins in durum wheats. *Biochimie* 69:699-711.
- Avni R, Zhao R, Pearce S, Jun Y, Uauy C, Tabbita F, Fahima T, Slade A, Dubcovsky J, Distelfeld A. 2014. Functional characterization of GPC-1 genes in hexaploid wheat. *Planta* 239:313-324.
- Babay E, Hanana M, Mzid R, Slim-Amara H, Carrillo JM, Rodríguez-Quijano M. 2015. Influence of allelic prolamins variation and localities on durum wheat quality. *Journal of Cereal Science* 63:27-34.
- Bancal P. 2009. Decorrelating source and sink determinism of nitrogen remobilization during grain filling in wheat. *Annals of Botany* 103:1315-1324.
- Barraco M, Díaz-Zorita M, Brambilla C, Álvarez C, Scianca C. 2009. Respuesta del trigo a la fertilización nitrogenada y nitroazufrada en suelos arenosos. *Ciencia del Suelo* 27:217-224.
- Basile SML, Burrell MM, Walker HJ, Cardozo JA, Steels C, Kallenberg F, Tognetti JA, DallaValle HR, Rogers WJ. 2018. Metabolic Profiling of Phloem Exudates as a Tool to Improve Bread-Wheat Cultivars. *Agronomy* 8:45.

- Basile SML, Ramírez IA, Crescente JM, Conde MB, Demichelis M, Abbate PE, Rogers WJ, Pontaroli AC, Helguera M, Vanzetti LS. 2019. Haplotype block analysis of an Argentinean hexaploid wheat collection and GWAS for yield components and adaptation. *BMC plant biology* 19:1-16.
- Beres BL, Hatfield JL, Kirkegaard JA, Eigenbrode SD, Pan WL, Lollato RP, Hunt JR, Strydhorst S, Porker K, et al. 2020. Toward a better understanding of genotype \times environment \times management interactions—A global wheat initiative agronomic research strategy. *Frontiers in Plant Science* 11:828.
- Bhatia CR, Rabson R. 1976. Bioenergetic considerations in cereal breeding for protein improvement. *Science* 194:1418-1421.
- Borghini B, Corbellini M, Cattaneo M, Fornasari ME, Zucchelli L. 1986. Modification of the sink/source relationships in bread wheat and its influence on grain yield and grain protein content. *Journal of Agronomy and Crop Science* 157:245-254.
- Borrás L, Slafer GA, Otegui ME. 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* 86:131-146.
- Branlard G, Dardevet M. 1985a. Diversity of grain proteins and bread wheat quality: I. Correlation between gliadin bands and flour quality characteristics. *Journal of Cereal Science* 3:329-343.
- Branlard G, Dardevet M. 1985b. Diversity of grain protein and bread wheat quality: II. Correlation between high molecular weight subunits of glutenin and flour quality characteristics. *Journal of Cereal Science* 3:345-354.
- Branlard G, Dardevet M, Saccomano R, Lagoutte F, Gourdon J. 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica* 119:59-67.
- Buchner P, Parmar S, Kriegel A, Carpentier M, Hawkesford MJ. 2010. The sulfate transporter family in wheat: tissue-specific gene expression in relation to nutrition. *Molecular Plant* 3:374-389.
- Calderini DF, Lizana C, Riegel R. 2010. Determinación del peso potencial de los granos de trigo y su comparación con otros cultivos. En: *Avances en ecofisiología de cultivos de granos*. Buenos Aires, Argentina: Editorial FAUBA. 61-89.
- Calderini DF, Reynolds MP, Slafer GA. 2006. Source–sink effects on grain weight of bread wheat, durum wheat, and triticale at different locations. *Crop and Pasture Science* 57:227-233.
- Cantarero MG, Abbate PE, Balzarini SM. 2016. Effect of water stress during the spike growth period on wheat yield in contrasting weather. *International Journal of Environmental & Agriculture Research* 2:22-37.
- Carciochi WD., Divito GA, Calvo NR, Echeverría HE. 2015. ¿Qué sabemos del diagnóstico de azufre en los cultivos de la región pampeana argentina? *Informaciones Agronómicas de Hispanoamérica (IAH)* 18:22-28.
- Cardos MJ, Campaña LE, Abbate PE. 2017. Capítulo 13. Calidad, molienda y panificación de trigos. En: *Manual del cultivo de trigo*. 1a ed. compendiada. Acassuso, Argentina: International Plant Nutrition Institute (IPNI). 172-193.
- Carrillo JM, Vazquez JF., Orkellana J. 1990. Relationship between gluten strength and glutenin proteins in durum wheat cultivars. *Plant Breeding* 104:325-333.
- Caviglia OP, Andrade FH. 2010. Sustainable intensification of agriculture in the Argentinean Pampas: capture and use efficiency of environmental resources. *The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology* 3:1-8.

- Caviglia OP, Rizzalli RH, Monzon JP, García FO, Melchiori RJM, Martínez JJ, Cerrudo A, Irigoyen A, Barbieri PA, et al. 2019. Improving resource productivity at a crop sequence level. *Field Crops Research* 235:129-141.
- Chang T-G, Zhu X-G. 2017. Source–sink interaction: a century old concept under the light of modern molecular systems biology. *Journal of Experimental Botany* 68:4417-4431.
- Collin F, Bancal P, Spink J, Appलगren PK, Smith J, Paveley ND, Bancal M-O, Foulkes MJ. 2018. Wheat lines exhibiting variation in tolerance of *Septoria tritici* blotch differentiated by grain source limitation. *Field Crops Research* 217:1-10.
- de la O-Olán M, Espitia Rangel E, Molina Galán JD, Peña Bautista RJ, Santacruz Varela A, Villaseñor Mir HE. 2006. Efecto de diferentes alelos de gluteninas de alto peso molecular sobre las propiedades viscoelásticas de la masa de trigos harineros. *Agrociencia* 40:461-469.
- de Oliveira Silva A, Ciampitti IA, Slafer GA, Lollato RP. 2020. Nitrogen utilization efficiency in wheat: A global perspective. *European Journal of Agronomy* 114:126008.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M, Robledo CW. 2020. *InfoStat*. Argentina: Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. <http://www.infostat.com.ar> (18/07/2021)
- Dick JW, Quick JS. 1983. A modified screening test for rapid estimation of gluten strength in early-generation durum wheat breeding lines. *Cereal Chemistry* 60:315-318.
- Divito GA, Correndo AA, García FO. 2017. Capítulo 6: La nutrición del cultivo de trigo. En: *Manual del cultivo de trigo*. 1a ed. compendiada. Acassuso, Argentina: International Plant Nutrition Institute (IPNI). 67-84.
- Dong N-Q, Lin H-X. 2020. Higher yield with less nitrogen fertilizer. *Nature Plants* 6:1078-1079.
- Dreccer MF, Ruiz RA, Maddonni GA, Satorre EH. 2003. Bases ecofisiológicas de la nutrición en los cultivos de grano. En: *Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo*. Buenos Aires, Argentina: Editorial FAUBA. 481-497.
- Dubcovsky J, Dvorak J. 2007. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science* 316:1862-1866.
- DuPont FM, Hurkman WJ, Vensel WH, Chan R, Lopez R, Tanaka CK, Altenbach SB. 2006. Differential accumulation of sulfur-rich and sulfur-poor wheat flour proteins is affected by temperature and mineral nutrition during grain development. *Journal of Cereal Science* 44:101-112.
- Echeverría HE, Garcia FO. 2015. *Fertilidad de suelos y fertilización de cultivos*. Buenos Aires, Argentina: Ediciones INTA, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Echeverría HE, San Martín NF, Bergonzi R. 1996. Mineralización de azufre y su relación con la de nitrógeno en suelos agrícolas. *Ciencia del Suelo* 14:107-109.
- Ercoli L, Lulli L, Arduini I, Mariotti M, Masoni A. 2011. Durum wheat grain yield and quality as affected by S rate under Mediterranean conditions. *European Journal of Agronomy* 35:63-70.
- Evans LT, Wardlaw IF, Fischer RA. 1975. Wheat. En: Evans LT, editor. *Crop physiology*. Great Britain: Cambridge University Press. 101-150.
- Feldman M. 1976. Wheats. En: Simmonds NW, editor. *Evolution of crop plants*. Longman Group Ltd.

- Fertilizar. 2020. Estadísticas - Fertilizar Asociación Civil. https://www.fertilizar.org.ar/?page_id=468 (24/09/2020)
- Fischer RA. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science Cambridge* 105:447-461.
- Fischer RA. 2011. Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop and Pasture Science* 62:95-114.
- Fischer RA, HilleRisLambers D. 1978. Effect of environment and cultivar on source limitation to grain weight in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 29:443-458.
- Fischer RA, Howe GN, Ibrahim Z. 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. I. Grain yield and protein content. *Field Crops Research* 33:37-56.
- Fischer R, Laing D. 1976. Yield potential in a dwarf spring wheat and response to crop thinning. *The Journal of Agricultural Science* 87:113-122.
- Flaete NES, Hollung K, Ruud L, Sogn T, Faergestad EM, Skarpeid HJ, Magnus EM, Uhlen AK. 2005. Combined nitrogen and sulphur fertilisation and its effect on wheat quality and protein composition measured by SE-FPLC and proteomics. *Journal of Cereal Science* 41:357-369.
- Fleitas MC, Mondal S, Gerard GS, Hernández-Espinosa N, Singh RP, Crossa J, Guzmán C. 2020. Identification of CIMMYT spring bread wheat germplasm maintaining superior grain yield and quality under heat-stress. *Journal of Cereal Science* 93:102981.
- Fraschina JA. 2017. Capítulo 5. ¿Por qué es importante la calidad del trigo? En: Manual del cultivo de trigo. 1a ed. compendiada. Acassuso, Argentina: International Plant Nutrition Institute (IPNI). 57-66.
- Fraschina JA, Masiero B, Cuniberti M. 2007. Interacción Genotipo - Ambiente para caracteres de calidad en trigo. En: 2º Jornada de Trigo de la Región Centro. Argentina. 4 pp.
- Fufa H, Baenziger PS, Beecher BS, Graybosch RA, Eskridge KM, Nelson LA. 2005. Genetic improvement trends in agronomic performances and end-use quality characteristics among hard red winter wheat cultivars in Nebraska. *Euphytica* 144:187-198.
- Gaju O, Allard V, Martre P, Le Gouis J, Moreau D, Bogard M, Hubbart S, Foulkes MJ. 2014. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars. *Field Crops Research* 155:213-223.
- Gaido ZA, Dubois ME. 2008. Influencia del estrés térmico en la calidad panadera del trigo: progenies con diferentes niveles de sensibilidad. *Agriscientia* 25:89-96.
- Gambín BL, Borrás L. 2010. Resource distribution and the trade-off between seed number and seed weight: a comparison across crop species. *Annals of Applied Biology* 156:91-102.
- Gambín BL, Borrás L, Otegui ME. 2006. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. *Field Crops Research* 95:316-326.
- GeoINTA. 2020. Visor GeoINTA. <http://visor.geointa.inta.gob.ar/> (24/09/2020)
- Gil-Humanes J, Pistón F, Altamirano-Fortoul R, Real A, Comino I, Sousa C, Rosell CM, Barro F. 2014. Reduced-gliadin wheat bread: an alternative to the gluten-free diet for consumers suffering gluten-related pathologies. *PLoS ONE* 9:e90898.

- Gil-Humanes J, Pistón F, Rosell CM, Barro F. 2012. Significant down-regulation of γ -gliadins has minor effect on gluten and starch properties of bread wheat. *Journal of Cereal Science* 56:161-170.
- Girondé A, Dubousset L, Trouverie J, Etienne P, Avise J-C. 2014. The impact of sulfate restriction on seed yield and quality of winter oilseed rape depends on the ability to remobilize sulfate from vegetative tissues to reproductive organs. *Frontiers in Plant Science* 5:695.
- Godfrey D, Hawkesford MJ, Powers SJ, Millar S, Shewry PR. 2010. Effects of crop nutrition on wheat grain composition and end use quality. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 58:3012-3021.
- Gómez DT. 2011. Interacción genotipo por ambiente sobre caracteres de calidad comercial e industrial en trigo pan (*Triticum aestivum* L.). Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires, Área Producción Vegetal. Buenos Aires, Argentina. 105 pp.
- González FG, Aldabe ML, Terrile II, Rondanini DP. 2014. Grain weight response to different postflowering source:sink ratios in modern high-yielding Argentinean wheats differing in spike fruiting efficiency. *Crop Science* 54:297-309.
- González FG, Terrile II, Falcón MO. 2011. Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): variation in modern Argentinean wheats. *Crop Science* 51:1693-1702.
- Gras PW, Anderssen RS, Keentok M, Békes F, Appels R. 2001. Gluten protein functionality in wheat flour processing: a review. *Crop and Pasture Science* 52:1311-1323.
- Grasso AA, Díaz Zorita M. 2018. Manual de buenas prácticas de manejo de fertilización. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fertilizar Asociación Civil. 52 pp.
- Graybosch RA, Peterson CJ, Hansen LE, Worrall D, Shelton DR, Lukaszewsky A. 1993. Comparative flour quality and protein characteristics of 1BL/1RS and 1AL/1RS wheat-rye translocation lines. *Journal of Cereal Science* 17:95-106.
- Grzechowiak M, Sliwiak J, Jaskolski M, Ruszkowski M. 2020. Structural studies of glutamate dehydrogenase (isoform 1) from *Arabidopsis thaliana*, an important enzyme at the branch-point between carbon and nitrogen metabolism. *Frontiers in Plant Science* 11:754.
- Guarda G, Padovan S, Delogu G. 2004. Grain yield, nitrogen-use efficiency and baking quality of old and modern Italian bread-wheat cultivars grown at different nitrogen levels. *European Journal of Agronomy* 21:181-192.
- Gupta RB, MacRitchie F. 1991. A rapid one-step one-dimensional SDS-PAGE procedure for analysis of subunit composition of glutenin in wheat. *Journal of Cereal Science* 14:105-109.
- Gupta RB, Shepherd KW. 1990. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutelin. *Theoretical and Applied Genetics* 80:65-74.
- Gupta RB, Singh NK, Shepherd KW. 1989. The cumulative effect of allelic variation in LMW and HMW glutenin subunits on dough properties in the progeny of two bread wheats. *Theoretical and Applied Genetics* 77:57-64.
- Halvorson AD, Black AL, Sobolik F, Riveland N. 1976. Proper management - Key to successful winter wheat recropping in Northern Great Plains. *Norh Dakota Farm Research* 33:3-9.
- Hazard B, Trafford K, Lovegrove A, Griffiths S, Uauy C, Shewry P. 2020. Strategies to improve wheat for human health. *Nature Food* 1:475-480.

- Hisse IR, D'Andrea KE, Otegui ME. 2019. Source-sink relations and kernel weight in maize inbred lines and hybrids: Responses to contrasting nitrogen supply levels. *Field Crops Research* 230:151-159.
- Ho LC. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39:355-378.
- Hristov N, Mladenov N, Djuric V, Kondic-Spika A, Marjanovic-Jeromela A, Simic D. 2010. Genotype by environment interactions in wheat quality breeding programs in southeast Europe. *Euphytica* 174:315-324.
- Huang X, Wang C, Hou J, Du C, Liu S, Kang J, Lu H, Xie Y, Guo T, Ma D. 2020. Coordination of carbon and nitrogen accumulation and translocation of winter wheat plant to improve grain yield and processing quality. *Scientific Reports* 10: 10340.
- Ierna A, Lombardo GM, Mauromicale G. 2016. Yield, nitrogen use efficiency and grain quality in durum wheat as affected by nitrogen fertilization under a Mediterranean environment. *Experimental Agriculture* 52:314-329.
- Igrejas G, Ikeda TM, Guzmán C eds. 2020. Wheat quality for improving processing and human health. Cham, Switzerland: Springer International Publishing. 557 pp.
- Ikeda TM, Branlard G, Peña RJ, Takata K, Liu L, He ZH, Lerner SE, Kolman MA, Yoshida H, et al. 2008. International collaboration for unifying *Glu-3* nomenclature system in common wheats. 3 pp.
- INASE. 2021. Instituto Nacional de Semillas - República Argentina. Red de Ensayos Comparativos de Variedades de Trigo, Grupo de Calidad de Trigo Pan. <https://www.argentina.gob.ar/red-de-ensayos-comparativos-de-variedades-de-trigo/grupo-de-calidad-de-trigo-pan> (27/05/2021)
- Jackson EA, Holt LM, Payne PI. 1983. Characterisation of high molecular weight gliadin and low-molecular-weight glutenin subunits of wheat endosperm by two-dimensional electrophoresis and the chromosomal localisation of their controlling genes. *Theoretical and Applied Genetics* 66:29-37.
- Jenner CF, Ugalde TD, Aspinall D. 1991. The physiology of starch and protein deposition in the endosperm of wheat. *Functional Plant Biology* 18:211-226.
- Joynson R, Molero G, Coombes B, Gardiner L-J, Rivera-Amado C, Piñera-Chávez FJ, Evans JR, Furbank RT, Reynolds MP, et al. 2020. Uncovering candidate genes involved in photosynthetic capacity using unexplored genetic variation in Spring Wheat. *bioRxiv preprint*:34.
- Kade M, Barneix AJ, Olmos S, Dubcovsky J. 2005. Nitrogen uptake and remobilization in tetraploid «Langdon» durum wheat and a recombinant substitution line with the high grain protein gene *Gpc-B1*. *Plant Breeding* 124:343-349.
- Khan H. 2019. Genetic Improvement for End-Use Quality in Wheat. En: Qureshi AMI, Dar ZA, Wani SH, editores. *Quality Breeding in Field Crops*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing. 239-253.
- Khelifi D, Branlard G. 1992. The effects of HMW and LMW subunits of glutenin and of gliadins on the technological quality of progeny from four crosses between poor breadmaking quality and strong wheat cultivars. *Journal of Cereal Science* 16:195-209.
- Király Z. 1964. Effect of nitrogen fertilization on phenol metabolism and stem rust susceptibility of wheat. *Journal of Phytopathology* 51:252-261.

- Kiszonas AM, Morris CF. 2018. Wheat breeding for quality: a historical review. *Cereal Chemistry* 95:17-34.
- Labuschagne MT, Moloi J, van Biljon A. 2016. Abiotic stress induced changes in protein quality and quantity of two bread wheat cultivars. *Journal of Cereal Science* 69:259-263.
- Lázaro L, Abbate PE, Cogliatti M, Andrade FH. 2010. Relationship between yield, growth and spike weight in wheat under phosphorus deficiency and shading. *The Journal of Agricultural Science* 148:83-93.
- Lázaro L, Abbate PE. 2012. Cultivar effects on relationship between grain number and photothermal quotient or spike dry weight in wheat. *The Journal of Agricultural Science* 150:442-459.
- Lázaro L, Abbate PE, Manfreda VT. 2012. Incidencia de las diferencias entre cultivares de trigo en la cantidad de fósforo exportada en los granos. *Agriscientia* 29:1-13.
- León AE, Rosell CM. 2007. De tales harinas, tales panes: granos, harinas y productos de panificación en Iberoamérica. Córdoba, Argentina: Hugo Báez. 473 pp.
- Lerner SE, Arata AF, Arrigoni AC. 2016. Relationship between nitrogen use efficiency and industrial quality in Argentine bread wheat varieties (*Triticum aestivum* L.) with different compositions of gluten. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias* 42:29-40.
- Lerner SE, Arrigoni AC, Arata AF. 2013. Uso del nitrógeno y calidad industrial en cultivares argentinos de trigo pan (*Triticum aestivum* L.). *RIA. Revista de investigaciones agropecuarias* 39:77-87.
- Lerner SE, Kolman MA, Rogers WJ. 2009. Quality and endosperm storage protein variation in Argentinean grown bread wheat. I. Allelic diversity and discrimination between cultivars. *Journal of Cereal Science* 49:337-345.
- Lerner SE, Seghezzo ML, Molfese ER, Ponzio NR, Cogliatti M, Rogers WJ. 2006. N- and S-fertiliser effects on grain composition, industrial quality and end-use in durum wheat. *Journal of Cereal Science* 44:2-11.
- Li H, Hu B, Chu C. 2017. Nitrogen use efficiency in crops: lessons from Arabidopsis and rice. *Journal of Experimental Botany* 68:2477-2488.
- Li X, Tyl CE, Kaiser DE, Annor GA. 2019. Effect of sulfur fertilization rates on wheat (*Triticum aestivum* L.) functionality. *Journal of Cereal Science* 87:292-300.
- Lichthardt C, Chen T-W, Stahl A, Stützel H. 2020. Co-evolution of sink and source in the recent breeding history of winter wheat in Germany. *Frontiers in Plant Science* 10:1771.
- Liu L, Ikeda TM, Branlard G, Peña-Bautista RJ, Rogers WJ, Lerner SE, Kolman MA, Xianchun X, Wang L, et al. 2010. Comparison of low molecular weight glutenin subunits identified by SDS-PAGE, 2-DE, MALDI-TOF-MS and PCR in common wheat. *BMC Plant Biology* 10:124.
- Liu M, Wu X, Li C, Li M, Xiong T, Tang Y. 2020. Dry matter and nitrogen accumulation, partitioning, and translocation in synthetic-derived wheat cultivars under nitrogen deficiency at the post-jointing stage. *Field Crops Research* 248:107720.
- Liu Z, Yan Z, Wan Y, Liu K, Zheng Y, Wang D. 2003. Analysis of HMW glutenin subunits and their coding sequences in two diploid Aegilops species. *Theoretical and Applied Genetics* 106:1368-1378.
- Lo Valvo PJ. 2017. Cambios en la productividad y en la respuesta a enfermedades foliares de cultivares de trigo liberados entre 1918 y 2011 en Argentina. Tesis presentada

- para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias. Buenos Aires, Argentina. 102 pp.
- Lo Valvo PJ, Miralles DJ, Serrago RA. 2018. Genetic progress in Argentine bread wheat varieties released between 1918 and 2011: Changes in physiological and numerical yield components. *Field Crops Research* 221:314-321.
- Long SP, Marshall-Colon A, Zhu X-G. 2015. Meeting the Global Food Demand of the Future by Engineering Crop Photosynthesis and Yield Potential. *Cell* 161:56-66.
- Ludewig F, Sonnewald U. 2016. Demand for food as driver for plant sink development. *Journal of Plant Physiology* 203:110-115.
- Luo C, Branlard G, Griffin W, McNeil D. 2000. The effect of nitrogen and sulphur fertilisation and their interaction with genotype on wheat glutenins and quality parameters. *Journal of Cereal Science* 31:185-194.
- Lv X, Zhang Y, Zhang Y, Fan S, Kong L. 2020. Source-sink modifications affect leaf senescence and grain mass in wheat as revealed by proteomic analysis. *BMC Plant Biology* 20:257.
- Ma W, Anderson O, Kuchel H, Bonnardeaux Y, Collins H, Morell MK, Langridge P, Appels R. 2009. Genomics of quality traits. En: *Genetics and Genomics of the Triticeae*. NY: Springer New York. 611-652.
- Ma S, Gai P, Wang Y, Ullah N, Zhang W, Fan Y, Shan Y, Huang Z, Hu X. 2021. Carbohydrate Assimilation and Translocation Regulate Grain Yield Formation in Wheat Crops (*Triticum aestivum* L.) under Post-Flowering Waterlogging. *Agronomy* 11:2209.
- Madani A, Rad AS, Pazoki A, Nourmohammadi G, Zarghami R. 2010. Wheat (*Triticum aestivum* L.) grain filling and dry matter partitioning responses to source:sink modifications under postanthesis water and nitrogen deficiency. *Acta Scientiarum. Agronomy* 32:145-151.
- MAGyP. 2020. Estimaciones Agrícolas - Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca - República Argentina. <http://datosestimaciones.magyp.gob.ar/> (25/09/2020)
- Marchylo BA, Lukow OM, Kruger JE. 1992. Quantitative variation in high molecular weight glutenin subunit 7 in some Canadian wheats. *Journal of Cereal Science* 15:29-37.
- Martínez M, Ramírez Albuquerque, Lady, Arata AF, Biganzoli F, Fernández Pinto V, Stenglein SA. 2020. Effects of *Fusarium graminearum* and *Fusarium poae* on disease parameters, grain quality and mycotoxins contamination in bread wheat (Part I). *Journal of the Science of Food and Agriculture* 100:863-873.
- Martínez Cruz E, Rangel EE, Villaseñor Mir HE, Huerta Espino J, Rodríguez García MF, Santa Rosa RH, Peña Bautista RJ. 2011. Efecto de la translocación 1BL.1RS en la calidad del grano y harina de trigo. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 2: 207-219.
- Martre P, He J, Le Gouis J, Semenov MA. 2015. In silico system analysis of physiological traits determining grain yield and protein concentration for wheat as influenced by climate and crop management. *Journal of Experimental Botany* 66:3581-3598.
- Martre P, Porter JR, Jamieson PD, Tribou E. 2003. Modeling grain nitrogen accumulation and protein composition to understand the sink/source regulations of nitrogen remobilization for wheat. *Plant Physiology* 133:1959-1967.
- Masci S, Porceddu E, Lafiandra D. 1991. Two-dimensional electrophoresis of 1D-encoded B and D glutenin subunits in common wheats with similar omega gliadins. *Biochemical genetics* 29:403-413.

- Maydup ML, Antonietta M, Rouillet N, Cano MG, Guiamet JJ, Tambussi EA. 2020. Methodological aspects and impact on grain weight of source reduction through shade meshes during grain filling of bread wheat. *Crop and Pasture Science* 71:739-751.
- McIntosh RA, Yamazaki Y, Devos KM, Dubcovsky J, Rogers WJ, Appels R. 2003. Catalogue of gene symbols for wheat. *Wheat Information Service* 97:27-37.
- Metakovsky EV, Annicchiarico P, Boggini G el, Pogna NE. 1997. Relationship between gliadin alleles and dough strength in Italian bread wheat cultivars. *Journal of Cereal Science* 25:229-236.
- Miralles DJ, Aguirrezábal LN, Otegui ME, Kruk BC, Izquierdo N. 2010. *Avances en ecofisiología de cultivos de granos*. Buenos Aires, Argentina: Editorial FAUBA. 306 pp.
- Miralles DJ, González FG, Abeledo LG, Serrago RA, Alzueta I, García GA, de San Celedonio RP, Lo Valvo PJ. 2014. *Manual de trigo y cebada para el Cono Sur: procesos fisiológicos y bases de manejo*. 1a ed. Buenos Aires, Argentina: Orientación Gráfica Editora. 56 pp.
- Miralles DJ, Spinedi MV, Abeledo LG, Abelleira D. 2007. Variability on photoperiod responses in Argentinean wheat cultivars differing in length of crop cycle. En: Buck HT, Nisi JE, Salomón N, editores. *Wheat Production in Stressed Environments*. Vol. 12. *Developments in Plant Breeding*. Dordrecht: Springer Netherlands. 599-609.
- Miravalles M. 2017. *Calidad industrial del trigo para fideos en el Sur Bonaerense: Efectos del genotipo, el ambiente y sus interacciones*. Tesis de Doctora en Agronomía, Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina. 266 pp.
- Moiraghi M, Vanzetti L, Pflüger L, Helguera M, Teresa Pérez G. 2013. Effect of high molecular weight glutenins and rye translocations on soft wheat flour cookie quality. *Journal of Cereal Science* 58:424-430.
- Molfese E. 2016. *Caracterización de la calidad del trigo pan en el centro sur bonaerense*. Buenos Aires, Argentina: Ediciones INTA. 100 pp.
- Naeem HA, Paulon D, Irmak S, MacRitchie F. 2012. Developmental and environmental effects on the assembly of glutenin polymers and the impact on grain quality of wheat. *Journal of Cereal Science* 56:51-57.
- Nehe AS, Misra S, Murchie EH, Chinnathambi K, Foulkes MJ. 2018. Genetic variation in N-use efficiency and associated traits in Indian wheat cultivars. *Field Crops Research* 225:152-162.
- Nieto-Taladriz MT, Perretant MR, Rousset M. 1994. Effect of gliadins and HMW and LMW subunits of glutenin on dough properties in the F6 recombinant inbred lines from a bread wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics* 88:81-88.
- Ort DR, Merchant SS, Alric J, Barkan A, Blankenship RE, Bock R, Croce R, Hanson MR, Hibberd JM, et al. 2015. Redesigning photosynthesis to sustainably meet global food and bioenergy demand. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:8529-8536.
- Ortis L. 2014. Nuevo ACA 303 Plus. *Acaecer* 10:12-13.
- Passarella VS, Savin R, Slafer GA. 2008. Are temperature effects on weight and quality of barley grains modified by resource availability? *Australian Journal of Agricultural Research* 59:510-516.

- Paul MJ, Watson A, Griffiths CA. 2020. Linking fundamental science to crop improvement through understanding source and sink traits and their integration for yield enhancement. *Journal of Experimental Botany* 71:2270-2280.
- Paul MJ. 2021. What are the regulatory targets for intervention in assimilate partitioning to improve crop yield and resilience?. *Journal of Plant Physiology* 266:153537.
- Payne PI. 1987. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Annual Review of Plant Physiology* 38:141-153.
- Payne PI, Harris PA, Law CN, Holt LM, Blackman JA. 1980. The high-molecular-weight subunits of glutenin: structure, genetics and relationship to bread-making quality. *Annales de Technologie Agricole* 29:309-320.
- Payne PI, Holt LM, Jackson EA. 1981. Structural and genetical studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin. *Theoretical and Applied Genetics* 60:229-236.
- Payne PI, Holt LM, Jackson EA, Law CN, Damania AB. 1984. Wheat storage proteins: Their genetics and their potential for manipulation by plant breeding [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 304:359-371.
- Payne PI, Lawrence GJ. 1983. Catalogue of alleles for the complex gene loci, Glu-A1, Glu-B1, and Glu-D1 which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications* 11:29-35.
- Payne PI, Nightingale MA, Krattiger AF, Holt LM. 1987. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 40:51-65.
- Pechanek U, Karger A, Gröger S, Charvat B, Schöggel G, Lelley T. 1997. Effect of nitrogen fertilization on quantity of flour protein components, dough properties, and breadmaking quality of wheat. *Cereal Chemistry* 74:800-805.
- Peña RJ, Trethowan R, Pfeiffer WH, Ginkel MV. 2002. Quality (end-use) improvement in wheat: compositional, genetic, and environmental factors. *Journal of Crop Production* 5:1-37.
- Pflüger LA, Martín LM, Alvarez JB. 2001. Variation in the HMW and LMW glutenin subunits from Spanish accessions of emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccum* Schrank): *Theoretical and Applied Genetics* 102:767-772.
- Pietragalla J, Mullan D, Perez Dorame E. 2012. Chapter 15: In-season biomass. En: Pask AJD, Pietragalla J, Mullan DM, Reynolds MP (Eds). *Physiological Breeding II: A Field Guide to Wheat phenotyping*. Mexico, D.F.: CIMMYT. 78-82.
- Précigout P-A, Claessen D, Robert C. 2017. Crop fertilization impacts epidemics and optimal latent period of biotrophic fungal pathogens. *Phytopathology* 107:1256-1267.
- Reussi Calvo NI, Echeverría HE., Barbieri P., Sainz Rozas H. 2006a. Nitrógeno y azufre en trigo: ¿Rendimiento y proteína? XX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Salta-Jujuy, Argentina. 12 pp.
- Reussi Calvo NI, Echeverría HE, Sainz Rozas H. 2006b. Respuesta del cultivo de trigo al agregado de azufre en el sudeste bonaerense. *Ciencia del suelo* 24:77-87.
- Reynolds MP, Pask AJD, Hoppitt WJE, Sonder K, Sukumaran S, Molero G, Pierre CS, Payne T, Singh RP, et al. 2017. Strategic crossing of biomass and harvest index—source and sink—achieves genetic gains in wheat. *Euphytica* 213:257.
- Riquier J, Bramao DL, Cornet JP. 1970. Método paramétrico multiplicativo (A new system of soil appraisal in terms of actual and potential productivity -first

- approximation-) modificado por el Instituto de Suelos del INTA-CIRN. <http://anterior.inta.gov.ar/suelos/cartas/indicedeproductividad.htm> (12/07/2021)
- Robert N, Denis JB. 1996. Stability of baking quality in bread wheat using several statistical parameters. *Theoretical and Applied Genetics* 93:172-178.
- Rogers WJ, Cogliatti M, Lerner SE, Ponzio NR, Robutti JL, Di Martino AM, Borrás FS, Seghezzo ML, Molfese ER. 2006. Effects of nitrogen and sulfur fertilizers on gliadin composition of several cultivars of durum wheat. *Cereal Chemistry* 83:677-683.
- Rogers WJ, Lerner SE, Seghezzo ML, Molfese ER, Ponzio NR, Cogliatti M. 2001. Asociaciones entre las subunidades de alto peso molecular y calidad industrial en trigo candeal. En: *Actas V Congreso Nacional de Trigo*. Carlos Paz, Córdoba, Argentina.
- Rondanini DP, Borrás L, Savin R. 2012. Grain quality in oil and cereal crops. En: Meyers RA, editor. *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. NY: Springer New York. 4550-4563.
- Rozo-Ortega G, Miralles DJ. 2017. Cambios en la calidad comercial e industrial de cultivo de trigo (*Triticum aestivum* L.) asociados a la presencia de enfermedades biotróficas y hemibiotróficas. En: *III Workshop Internacional de Ecofisiología de cultivos*. Mar del Plata, Argentina. 2 pp.
- Rozo-Ortega GP. 2019. Cambios en la calidad comercial e industrial del trigo pan (*Triticum aestivum* L.) asociados a enfermedades biotróficas y necrotroóficas. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias. Buenos Aires, Argentina. 150 pp.
- Rozo-Ortega GP, Serrago RA, Valvo PJJ, Fleitas MC, Simón MR, Miralles DJ. 2021. Grain yield, milling and breadmaking quality responses to foliar diseases in old and modern Argentinean wheat cultivars. *Journal of Cereal Science* 99:103211.
- Saint Pierre C, Peterson CJ, Ross AS, Ohm JB, Verhoeven MC, Larson M, Hoefler B. 2008a. Winter wheat genotypes under different levels of nitrogen and water stress: Changes in grain protein composition. *Journal of Cereal Science* 47:407-416.
- Saint Pierre C, Ross AS, Peterson CJ, Ohm J-B, Verhoeven MC, Larson M, Hoefler B. 2008b. White wheat grain quality changes with genotype, nitrogen fertilization, and water stress. *Agronomy Journal* 100:414-420.
- Salomón N, Aldalur B, Cuniberti M, Miranda R. 2013. Distribución de la calidad del trigo pan argentino utilizando mapas del sistema de información geográfica. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias* 39:41-50.
- Salvagiotti F, Castellarín JM, Miralles DJ, Pedrol HM. 2009. Sulfur fertilization improves nitrogen use efficiency in wheat by increasing nitrogen uptake. *Field Crops Research* 113:170-177.
- Salvagiotti F, Miralles DJ. 2008. Radiation interception, biomass production and grain yield as affected by the interaction of nitrogen and sulfur fertilization in wheat. *European Journal of Agronomy* 28:282-290.
- Sandaña PA, Harcha CI, Calderini DF. 2009. Sensitivity of yield and grain nitrogen concentration of wheat, lupin and pea to source reduction during grain filling. A comparative survey under high yielding conditions. *Field Crops Research* 114:233-243.
- Satorre EH, Benech Arnold RL, Slafer GA, de la Fuente EB, Miralles DJ, Otegui ME, Savin R. 2003. *Producción de Granos. Bases Funcionales para su Manejo*. Buenos Aires, Argentina: Editorial FAUBA. 785 pp.

- Savin R, Sorlino DM. 2003. Calidad de los granos y estimadores más comunes. En: Producción de Granos: Bases funcionales para su manejo. Buenos Aires, Argentina: Editorial FAUBA. 27-45.
- Schierenbeck M, Fleitas MC, Cortese F, Golik SI, Simón MR. 2019. Nitrogen accumulation in grains, remobilization and post-anthesis uptake under tan spot and leaf rust infections on wheat. *Field Crops Research* 235:27-37.
- Seghezzo ML. 2015. Calidad en trigo candeal. 1°. Tres Arroyos, Buenos Aires, Argentina: Ediciones INTA. 64 pp.
- Serrago RA, Alzueta I, Savin R, Slafer GA. 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 RA, Miralles DJ. 2014. Source limitations due to leaf rust (caused by *Puccinia triticina*) during grain filling in wheat. *Crop and Pasture Science* 65:185-193.
- Serri DL, Meriles J, Conforto C, Brandan CP, Pastor S, Grümberg B, Luna C, Lorenzon C, Arce J, et al. 2018. Incorporación de trigo en la rotación agrícola: una herramienta para potenciar el funcionamiento del agroecosistema. *Ciencia del Suelo* 36:74-87.
- Shewry PR. 2007. Improving the protein content and composition of cereal grain. *Journal of Cereal Science* 46:239-250.
- Shewry PR. 2009. Wheat. *Journal of Experimental Botany* 60:1537-1553.
- Shewry PR. 2019. What is gluten-Why is it special?. *Frontiers in Nutrition* 6:101.
- Shewry PR, Halford NG, Lafiandra D. 2003a. Genetics of wheat gluten proteins. *Advances in Genetics* 49:111-170.
- Shewry PR, Halford NG, Tatham AS. 1992. High molecular weight subunits of wheat glutenin. *Journal of Cereal Science* 15:105-120.
- Shewry PR, Halford NG, Tatham AS, Popineau Y, Lafiandra D, Belton PS. 2003b. The high molecular weight subunits of wheat glutenin and their role in determining wheat processing properties. *Advances in Food and Nutrition Research* 45:219-302.
- Shewry PR, Hazard B, Lovegrove A, Uauy C. 2020. Improving starch and fibre in wheat grain for human health. *Plant Genomics* BIO20200051:1-6.
- Shewry PR, Hey SJ. 2015. The contribution of wheat to human diet and health. *Food and Energy Security* 4:178-202.
- Shinmachi F, Buchner P, Stroud JL, Parmar S, Zhao FJ, McGrath SP, Hawkesford MJ. 2010. Influence of sulfur deficiency on the expression of specific sulfate transporters and the distribution of sulfur, selenium, and molybdenum in wheat. *Plant Physiology* 153:327-336.
- Sjoberg SM, Carter AH, Steber CM, Garland-Campbell KA. 2020. Unraveling complex traits in wheat: Approaches for analyzing genotype× environment interactions in a multienvironment study of falling numbers. *Crop Science* 60:3013-3026.
- Slafer GA, Miralles DJ, Savin R, Whitechurch EM, Gonzalez FG. 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo. En: Producción de Granos. Bases funcionales para su manejo. Buenos Aires, Argentina: Editorial FAUBA. 99-132.
- Slafer GA, Rawson HM. 1994. Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re-examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Australian Journal of Plant Physiology* 21:393-426.

- Slafer GA, Savin R. 1994. Source-sink relationships and grain mass at different positions within the spike in wheat. *Field Crops Research* 37:39-49.
- Sonnewald U, Fernie AR. 2018. Next-generation strategies for understanding and influencing source-sink relations in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology* 43:63-70.
- Stanhill G, Cohen S. 2001. Global dimming: a review of the evidence for a widespread and significant reduction in global radiation with discussion of its probable causes and possible agricultural consequences. *Agricultural and Forest Meteorology* 107:255-278
- Steinbach HS, Alvarez R. 2014. Eficiencia de respuesta de trigo, maíz y soja a la fertilización azufrada en la región pampeana argentina. IAH 13 - IPNI:11-17.
- Stone PJ, Savin R. 1994. Grain quality and its physiological determinants. En: *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination*. New York, USA: Food Product Press. 85-120.
- Subira J, Peña RJ, Álvaro F, Ammar K, Ramdani A, Royo C. 2014. Breeding progress in the pasta-making quality of durum wheat cultivars released in Italy and Spain during the 20th Century. *Crop and Pasture Science* 65:16-26.
- Sun X, Hu S, Liu X, Qian W, Hao S, Zhang A, Wang D. 2006. Characterization of the HMW glutenin subunits from *Aegilops searsii* and identification of a novel variant HMW glutenin subunit. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 113:631-641.
- Tatham AS, Mifflin BJ, Shewry PR. 1985. The beta-turn conformation in wheat gluten proteins: relationship to gluten elasticity. *Cereal Chemistry* 62:405-412.
- Tegeder M, Rentsch D. 2010. Uptake and partitioning of amino acids and peptides. *Molecular Plant* 3:997-1011.
- Terrile II, Miralles DJ, González FG. 2017. Fruiting efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L): Trait response to different growing conditions and its relation to spike dry weight at anthesis and grain weight at harvest. *Field Crops Research* 201:86-96.
- Tóth B, van Biljon A, Moloi MJ, Labuschagne M. (2019). Effects of different fertilization levels on the concentration of high molecular weight glutenin subunits of two spring, hard red bread wheat cultivars. *Cereal Chemistry* 96:1004-1010.
- Triboi E, Martre P, Girousse C, Ravel C, Triboi-Blondel A-M. 2006. Unravelling environmental and genetic relationships between grain yield and nitrogen concentration for wheat. *European Journal of Agronomy* 25:108-118.
- Triboi E, Triboi-Blondel A-M. 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem. *European Journal of Agronomy* 16:163-186.
- Trigo Argentino. 2021. Trigo Argentino - Informe sobre su calidad. www.trigoargentino.com.ar (27/05/2021)
- Uhart SA. 1998. Trigo pan. En: *Calidad de productos agrícolas. Bases fisiológicas, genéticas y de manejo agronómico*. Aguirrezábal L.A.N. y Andrade F.H. Balcarce, Argentina: UNMdP - INTA. 25-71.
- Van Sanford DA, MacKown CT. 1987. Cultivar Differences in Nitrogen Remobilization during Grain Fill in Soft Red Winter Wheat 1. *Crop Science* 27:295-300.
- Vanzetti LS, Yerkovich N, Chialvo E, Lombardo L, Vaschetto L, Helguera M. 2013. Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm. *Genetics and Molecular Biology* 36:391-399.

- Vázquez D, Berger AG, Cuniberti M, Bainotti C, de Miranda MZ, Scheeren PL, Jobet C, Zúñiga J, Cabrera G, et al. 2012. Influence of cultivar and environment on quality of Latin American wheats. *Journal of Cereal Science* 56:196-203.
- Wang Y, Zhang Z, Liang Y, Han Y, Han Y, Tan J. 2020. High potassium application rate increased grain yield of shading-stressed winter wheat by improving photosynthesis and photosynthate translocation. *Frontiers in Plant Science* 11:134.
- Wei H, Meng T, Li X, Dai Q, Zhang H, Yin X. 2018. Sink-source relationship during rice grain filling is associated with grain nitrogen concentration. *Field Crops Research* 215:23-38.
- Wieser H, Gutser R, von Tucher S. 2004. Influence of sulphur fertilisation on quantities and proportions of gluten protein types in wheat flour. *Journal of Cereal Science* 40:239-244.
- Wieser H. 2007. Chemistry of gluten proteins. *Food Microbiology* 24:115-119.
- Williams RM, O'Brien L, Eagles HA, Solah VA, Jayasena V. 2008. The influences of genotype, environment, and genotype× environment interaction on wheat quality. *Australian Journal of Agricultural Research* 59:95-111.
- Wingenter K, Schulz A, Wormit A, Wic S, Trentmann O, Hoermiller II, Heyer AG, Marten I, Hedrich R, et al. 2010. Increased activity of the vacuolar monosaccharide transporter TMT1 alters cellular sugar partitioning, sugar signaling, and seed yield in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 154:665-677.
- Wooding AR, Kavale S, MacRitchie F, Stoddard FL, Wallace A. 2000. Effects of nitrogen and sulfur fertilizer on protein composition, mixing requirements, and dough strength of four wheat cultivars. *Cereal Chemistry* 77:798-807.
- Wrigley CW, Blumenthal C, Gras PW, Barlow EWR. 1994. Temperature variation during grain filling and changes in wheat-grain quality. *Functional Plant Biology* 21:875-885.
- Wrigley CW, Lawrence GJ, Shepherd KW. 1982. Association of glutenin subunits with gliadin composition and grain quality in wheat. *Functional Plant Biology* 9:15-30.
- Xue C, Matros A, Mock H-P, Mühling K-H. 2019. Protein composition and baking quality of wheat flour as affected by split nitrogen application. *Frontiers in Plant Science* 10:642.
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14:415-421.
- Zhang H, Richards R, Riffkin P, Berger J, Christy B, O'Leary G, Acuña TB, Merry A. 2019. Wheat grain number and yield: The relative importance of physiological traits and source-sink balance in southern Australia. *European Journal of Agronomy* 110:125935.
- Zhang H, Turner NC, Poole ML. 2010. Source–sink balance and manipulating sink-source relations of wheat indicate that the yield potential of wheat is sink-limited in high-rainfall zones. *Crop and Pasture Science* 6:852-861.
- Zhang Y, Zhang Y, Liu N, Su D, Xue Q, Stewart BA, Wang Z. 2012. Effect of source-sink manipulation on accumulation of micronutrients and protein in wheat grains. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 175:622-629.
- Zhao FJ, Salmont SE, Withers PJA, Monaghan JM, Evans EJ, Shewry PR, McGrath SP. 1999. Variation in the breadmaking quality and rheological properties of wheat in relation to sulphur nutrition under field conditions. *Journal of Cereal Science* 30:19-31.

- Zheng T, Qi P-F, Cao Y-L, Han Y-N, Ma H-L, Guo Z-R, Wang Y, Qiao Y-Y, Hua S-Y, et al. 2018. Mechanisms of wheat (*Triticum aestivum*) grain storage proteins in response to nitrogen application and its impacts on processing quality. *Scientific Reports* 8:11928.
- Zhu J, Khan K, Huang S, O'Brien L. 1999. Allelic variation at Glu-D1 locus for high molecular weight (HMW) glutenin subunits: quantification by multistacking SDS-PAGE of wheat grown under nitrogen fertilization 1. *Cereal Chemistry* 76:915-919.
- Zohary D, Hopf M, Weiss E. 2012. Domestication of plants in the Old World: The origin and spread of domesticated plants in Southwest Asia, Europe, and the Mediterranean Basin. Oxford University Press.
- Zörb C, Steinfurth D, Seling S, Langenkämper G, Koehler P, Wieser H, Lindhauer MG, Mühling KH. 2009. Quantitative Protein Composition and Baking Quality of Winter Wheat as Affected by Late Sulfur Fertilization. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57:3877-3885.
- Zörb C, Ludewig U, Hawkesford, MJ. 2018. Perspective on wheat yield and quality with reduced nitrogen supply. *Trends in Plant Science* 23:1029-1037.

Anexos

Cuadro A.1. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se indica el grupo de calidad (GC).

Genotipo	GC	Año	PG (mg)			
			T	So	R	D
METE	1	1	35,8	22,1	37,2	38,3
		2	39,7	27,8	41,3	40,4
RAYO	1	1	38,8	27,2	40,3	41,4
		2	33,5	25,0	40,8	39,4
BAG9	2	1	31,2	21,6	32,4	37,8
		2	28,7	20,2	37,4	35,8
B501	3	1	39,6	26,0	40,8	42,0
		2	36,7	25,9	42,0	42,7
AREX	3	1	37,4	23,3	39,3	43,4
		2	37,0	24,9	43,5	41,0
LEON	3	1	42,5	24,6	42,2	45,7
		2	35,8	22,5	43,3	42,4

Cuadro A.2. Relación entre los contenidos de gliadinas y gluteninas (GLI/GLU) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se indica el grupo de calidad (GC).

Genotipo	GC	Año	GLI/GLU			
			T	So	R	D
METE	1	1	1,46	1,59	1,77	2,10
		2	1,38	1,84	2,16	2,10
RAYO	1	1	1,89	1,65	1,52	1,63
		2	2,06	2,35	2,42	1,98
BAG9	2	1	0,84	0,66	0,85	0,78
		2	1,22	1,66	1,11	1,24
B501	3	1	1,04	0,94	1,79	1,14
		2	1,39	1,41	0,89	1,70
AREX	3	1	0,98	0,75	0,88	0,82
		2	1,09	1,27	1,19	1,43
LEON	3	1	0,89	0,88	0,83	0,82
		2	1,44	1,38	1,38	1,32

Cuadro A.3. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se indica el grupo de calidad (GC).

Genotipo	GC	Año	HMW/LMW			
			T	So	R	D
METE	1	1	0,64	0,58	0,60	0,66
		2	0,90	0,79	0,89	0,85
RAYO	1	1	0,88	1,01	1,05	0,98
		2	1,07	1,21	1,20	1,25
BAG9	2	1	0,31	0,31	0,28	0,29
		2	0,37	0,53	0,43	0,37
B501	3	1	0,44	0,40	0,40	0,40
		2	0,42	0,32	0,39	0,40
AREX	3	1	0,40	0,39	0,43	0,46
		2	0,80	0,72	0,66	0,69
LEON	3	1	0,38	0,37	0,39	0,41
		2	0,55	0,51	0,55	0,60

Cuadro A.4. Relación entre los contenidos de gluteninas de alto y bajo peso molecular (HMW/LMW) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D) de cada genotipo en el año 1 y el año 2. Se indica el grupo de calidad (GC).

Genotipo	GC	Año	ω -gli/ α - β - γ -gli			
			T	So	R	D
METE	1	1	0,71	0,73	0,73	0,83
		2	0,82	0,85	0,88	0,86
RAYO	1	1	0,44	0,46	0,47	0,45
		2	0,48	0,48	0,54	0,51
BAG9	2	1	0,63	0,52	0,51	0,59
		2	0,54	0,62	0,61	0,64
B501	3	1	0,64	0,67	0,61	0,80
		2	0,79	0,81	0,83	0,98
AREX	3	1	0,52	0,49	0,55	0,56
		2	0,52	0,52	0,52	0,56
LEON	3	1	0,76	0,76	0,73	0,64
		2	0,88	0,83	0,83	0,87

Cuadro A.5. Resumen del ANVA incluyendo nivel de significancia (valor-p) y porcentaje de la suma de cuadrados explicada (%SCE) de las fuentes de variación (FV) consideradas para las relaciones entre los contenidos de diferentes subunidades de gluteninas codificadas por los loci *Glu-1* respecto al total de gluteninas de alto peso molecular (Glu-A1x/HMW, Glu-B1x/HMW, Glu-B1y/HMW, Glu-D1x/HMW, Glu-D1y/HMW). El residual del modelo se obtiene por diferencia del %SCE.

F.V.	Glu-A1x/HMW*		Glu-B1x/HMW		Glu-B1y/HMW		Glu-D1x/HMW		Glu-D1y/HMW	
	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE	valor-p	%SCE
A	0,0222	4,3	0,0916	0,2	0,0251	1,1	0,0001	1,8	0,0004	2,1
G	0,0545	17,9	<0,0001	94,1	<0,0001	78,8	<0,0001	84,9	<0,0001	75,9
FD	0,0001	20,7	0,1319	0,5	0,6899	0,3	0,8593	0,1	<0,0001	9,8
A*G	0,0002	20,0	0,0026	1,8	<0,0001	8,6	<0,0001	7,7	0,0008	3,5
A*FD	0,9193	0,4	0,8147	0,1	0,2219	1,0	0,1565	0,5	0,4538	0,4
G*FD	0,0436	18,2	0,47	1,3	0,4318	3,5	0,6332	1,3	0,155	3,2
A*G*FD	0,5229	8,6	0,6475	1,1	0,6022	2,9	0,4965	1,5	0,27	2,8

A: año, G: genotipo, FD: tratamiento de fuente/destino. * No se incluyó el cultivar B501 en el análisis porque no expresa dicha subunidad (alelo nulo).

Cuadro A.6. Datos analíticos del perfil típico para el suelo del experimento LP14.

Horizontes	Ap	BA	Bt	BC	C
Profundidad (cm)	4-20	28-34	40-80	88-100	115-135
Mat. orgánica (%)	6,74	2,99	1,27	0,31	NA
Carbono total (%)	3,92	1,74	0,74	0,18	NA
Nitrógeno (%)	0,322	0,146	0,067	NA	NA
Relación C/N	12	12	11	NA	NA
Arcilla < 2 μ (%)	29,4	38,3	42,1	30,2	24,4
Limo 2-20 μ (%)	26,1	21,6	17,1	20,1	14,8
Limo 2-50 μ (%)	41,8	39,7	35,3	37,1	35,3
AMF 50-75 μ (%)	0	0	0	0	0
AMF 75-100 μ (%)	0	0	0	0	0
AMF 50-100 μ (%)	28,2	21,5	22,4	32	38,8
AF 100-250 μ (%)	0,6	0,5	0,2	0,7	1,5
AM 250-500 μ (%)	0	0	0	0	0
AG 500-1000 μ (%)	0	0	0	0	0
AMG 1-2 mm (%)	0	0	0	0	0
Calcáreo (%)	0	0	0	0	0
Eq.humedad (%)	29,1	27,2	27,9	26,4	22,7
Re. pasta Ohms	3940	5629	4979	4979	6495
Cond. mmhos/cm	S/D	S/D	S/D	S/D	S/D
pH en pasta	6	6,2	6,5	6,5	6,8
pH H ₂ O 1:2,5	6,9	7	7,3	7,5	7,5
pH KCL 1:2,5	5,7	5,9	6	6	6,1
CACIONES DE CAMBIO					
Ca ⁺⁺ m.eq./100gr	19	15,8	13,8	12	10,7
Mg ⁺⁺ m.eq./100gr	6,1	5,2	8,4	7,3	6,8
Na ⁺ m.eq./100gr	0,4	0,3	0,4	0,4	0,4
K m.eq./100gr	2,2	1,7	1,7	1,8	1,8
H m.eq./100gr	10,3	6,5	4,7	3,6	2,5
Na (% de T)	1,3	1,2	1,8	2	2,3
Suma de Bases	27,7	23	24,3	21,5	19,7
CIC m.eq./100gr	29,1	23,2	21,4	19,5	17,3
Sat. con bases (%)	95	99	100	100	100

NA: No analizado S/D: Sin datos

Tomado de la Carta de Suelos de la República Argentina (<http://anterior.inta.gov.ar/suelos/cartas/series/Tandil.htm>).

Cuadro A.7. Datos analíticos del perfil típico para el suelo del experimento LP15.

Horizontes	Ap/A	BAt	Bt	BC
Profundidad (cm)	5-20	20-23	40-50	65-85
Mat. orgánica (%)	7,69	3,43	1,22	0,34
Carbono total (%)	4,46	1,99	0,71	0,2
Nitrógeno (%)	0,307	0,162	0,074	NA
Relación C/N	14	12	10	NA
Arcilla < 2 μ (%)	30,3	34,4	48,1	25,2
Limo 2-20 μ (%)	15,9	11,6	11	11,6
Limo 2-50 μ (%)	34,7	28,6	26,5	29,5
AMF 50-75 μ (%)	0	0	0	0
AMF 75-100 μ (%)	0	0	0	0
AMF 50-100 μ (%)	33,5	35,3	24,2	42,9
AF 100-250 μ (%)	1,5	1,7	1,2	2,4
AM 250-500 μ (%)	0	0	0	0
AG 500-1000 μ (%)	0	0	0	0
AMG 1-2 mm (%)	0	0	0	0
Calcáreo (%)	0	0	0	0
Eq.humedad (%)	26,4	25,6	32,5	21,3
Re. pasta Ohms	1549	2672	2130	3292
Cond. mmhos/cm	S/D	S/D	S/D	S/D
pH en pasta	5,9	6,2	6,4	6,8
pH H ₂ O 1:2,5	6,3	6,6	7,3	7,8
pH KCL 1:2,5	5,6	5,5	5,7	5,8
CATIONES DE CAMBIO				
Ca ⁺⁺ m.eq./100gr	15,9	14,4	18,2	S/D
Mg ⁺⁺ m.eq./100gr	5,2	4	7,2	S/D
Na ⁺ m.eq./100gr	0,2	0,7	0,3	0,5
K m.eq./100gr	2,7	1,7	2	1,5
H m.eq./100gr	9,6	7,6	6,4	S/D
Na (% de T)	0,8	3,1	0,9	2,5
Suma de Bases	24	20,8	27,7	S/D
CIC m.eq./100gr	25,8	22,5	30,6	19,8
Sat. con bases (%)	93	93	91	S/D

NA: No analizado

SD: Sin datos

Tomado de la Carta de Suelos de la República Argentina (<http://anterior.inta.gov.ar/suelos/cartas/series/Azul.htm>).

Cuadro A.8. Nivel de significancia (valor-p) del ANVA para las fuentes de variación (FV) consideradas para las tasas de variación porcentuales de los tratamientos de defoliación (Df) y de raleo (R) respecto al testigo para el peso unitario del grano (PG) y la concentración de proteína (%Pro), en los experimentos de lotes de producción (LP14, LP15).

F.V.	PG				%Pro			
	Df		R		Df		R	
	LP14	LP15	LP14	LP15	LP14	LP15	LP14	LP15
N	0,0035	0,2953	0,0883	0,0658	0,7522	0,0153	0,1071	0,8394
S	0,8804	0,5511	0,0856	0,5748	0,5244	0,249	0,0525	0,9307
N*S	0,0390	0,1239	0,1354	0,2547	0,9497	0,9745	0,2661	0,9211

N: nitrógeno, S: azufre

Cuadro A.9. Peso unitario del grano (PG) para los tratamientos testigo (T), sombreado (So), raleo (R) y desespiguillado (D); sin (NS0) y con (NS1) fertilización nitrógeno-azufrada en el año 1 y el año 2 en la chacra experimental (CH).

Fert	Año	PG (mg)			
		T	So	R	D
NS0	1	38,5	30,6	36,1	39,5
	2	40,9	36,8	44,0	46,2
NS1	1	39,6	26,0	40,8	42,0
	2	36,7	25,9	42,0	42,7

Cuadro A.10. Nivel de significancia (valor-p) del ANVA para las fuentes de variación (FV) consideradas para las tasas de variación porcentuales de los tratamientos de defoliación (Df) y de raleo (R) respecto al testigo para el porcentaje de gluten (%GH), el peso hectolítrico (PH) y el índice de sedimentación (SDSS), en los experimentos de lotes de producción (LP14, LP15).

F.V.	SDSS				%GH				PH			
	Df		R		Df		R		Df		R	
	LP14	LP15	LP14	LP15	LP14	LP15	LP14	LP15	LP14	LP15	LP14	LP15
N	0,6892	0,0103	0,1063	0,0447	0,1796	0,0066	0,0083	0,0512	0,2609	0,5924	0,4498	0,2949
S	0,4377	0,3945	0,0609	0,8832	0,0748	0,9573	0,1209	0,6034	0,5588	0,6876	0,7509	0,1469
N*S	0,6598	0,282	0,8706	0,8296	0,2151	0,9791	0,7868	0,7247	0,6996	0,9277	0,8746	0,5473

N: nitrógeno, S: azufre