

Sensibilidad al anegamiento en trigo y cebada

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

Nicolás Ciano

Ingeniero Agrónomo – Universidad de Buenos Aires – 2015

Lugar de trabajo: Cátedra de Cerealicultura (FAUBA)



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Directora de tesis

Leonor Gabriela Abeledo

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Codirector

Daniel Julio Miralles

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Consejero de Estudios

Gustavo Gabriel Striker

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

Mónica López Pereira

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Carlos Guillermo Bartoli

Licenciado en Biología (Universidad Nacional de La Plata)

Doctor en Ciencias Naturales (Universidad Nacional de La Plata)

JURADO

María Laura Vidoz

Ingeniera Agrónoma (Universidad Nacional del Nordeste)

Doctor of Philosophy (Universidad de Pisa)

Fecha de defensa de la tesis: 22 de diciembre de 2023

DEDICATORIA

*A Ale y a Mateo,
a mis viejos,
a Hebe y a Sarita.*

AGRADECIMIENTOS

Primero quiero agradecer a mi comité consejero. A Gabi Abeledo por toda la ayuda, por las enseñanzas durante este largo camino, por todo el tiempo dedicado y por tenerme muchísima paciencia. A Daniel Miralles por todos los aportes y por compartir todo su conocimiento, sumando calidad a la tesis. A Gustavo Striker por tener siempre una respuesta clara y rápida frente a mis consultas, que no fueron pocas.

¡Gracias a mi familia! A mis viejos por apoyarme y confiar ciegamente. Incluso cuando encare la idea de hacer un doctorado, sin tener en claro donde me estaba metiendo. A mis hermanos Tin, Cuqui, Franquito, Sofi y Mari, por aguantarme siempre y en especial cuando me borraba de las tareas diarias en el departamento durante los meses de ensayo. A Ale, que se volvió familia a lo largo del doctorado, por su amor, por su apoyo y por darme lo más lindo del mundo, a Mateo.

A mi amigo Vic, por estar siempre, por las millones de charlas, por los momentos compartidos, y por esta gran amistad que seguiremos compartiendo por el resto de la vida. A mis compañeros de oficina: Martín, Seba, Beche, Pato, Gina, Vic y Ale. Por todas las charlas, por las alegrías y por el apoyo en situaciones de mucho estrés. A Romi, por todos sus consejos y por enseñarme mucho sobre anegamiento, una gran maestra. A Román, aportando desde lo académico, pero también siendo un importante apoyo emocional. A Tinghi, Beto, Guille, Vasco, Euge, Pepe, Robin, Santi, Carli, Turco, Magui, Quique, Rori, Mai, Chalo y Gonza con quienes se completa el gran grupo que hizo que la estadía durante el doctorado sea una etapa muy feliz para mí.

A todas las personas que forman parte de las Cátedras de Cereales, Cultivos Industriales y Producción Vegetal, por generar, y mantener, un ambiente muy lindo para trabajar. En especial a Gus Maddonni y Salva Incognito por abrirme la puerta a la cátedra y por sus enseñanzas durante la tesis de grado. También gracias a Juancho, Maxi y Silvina por toda la ayuda en las tareas de campo y de laboratorio. Imposible hacer los ensayos sin ellos.

También agradezco a Mónica López Pereira, Carlos Bartoli y María Laura Vidoz por la evaluación de la tesis, por el tiempo dedicado a su lectura y a realizar los comentarios.

Finalmente quiero agradecer la Facultad de Agronomía de la UBA, por alojarme durante tantos años y por permitirme trabajar allí, y a CONICET, por otorgarme la beca con la cual fue posible realizar este doctorado.

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 esta u otra institución.

Ing. Agr. Nicolás Ciancio

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Ciancio, N. Miralles, D. J. Striker, G. G. Abeledo, L. G. 2021. Plant growth rate after, and not during, waterlogging better correlates to yield responses in wheat and barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, May 2020, 1–13.
<https://doi.org/10.1111/jac.12472>

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS.....	x
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xv
ABREVIATURAS.....	xx
RESUMEN.....	xxii
ABSTRACT.....	xxiii
CAPITULO 1.....	1
1 Introducción general.....	2
1.1 <i>Problema y antecedentes</i>	2
1.1.1 El anegamiento como factor limitante de la producción.....	2
1.1.2 Anegamiento durante el período crítico para la definición del rendimiento	4
1.1.3 Establecimiento de biomasa y definición del rendimiento ante anegamiento	7
1.1.4 Susceptibilidad al estrés por anegamiento: variabilidad intraespecífica.	11
1.1.5 Impacto del anegamiento en la economía del N y la calidad comercial.	14
1.1.6 Interacción entre ambiente y anegamiento: su impacto sobre el cultivo	15
1.2 <i>Objetivos e hipótesis de trabajo</i>	16
1.3 <i>Estructura de la tesis</i>	17
CAPÍTULO 2.....	20
2 La tasa de crecimiento post-anegamiento y la variabilidad genotípica condicionan la respuesta del rendimiento al anegamiento en trigo y cebada	21
2.1 <i>Introducción</i>	21
2.2 <i>Materiales y métodos</i>	24
2.2.1 Condiciones generales.....	24
2.2.2 Diseño experimental y tratamientos.....	24
2.2.3 Mediciones y cálculos	26
2.2.4 Análisis estadístico.....	30
2.3 <i>Resultados</i>	31
2.3.1 Fenología y condiciones meteorológicas	31
2.3.2 Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad inter- específica	35
2.3.3 Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad intra- específica	39
2.3.4 Relaciones funcionales entre los componentes numéricos del rendimiento y efecto del anegamiento junto a la fecha de siembra.....	43
2.3.5 La tasa de crecimiento de la planta como moduladora del rendimiento	46
2.3.6 Efecto del anegamiento sobre el área foliar verde por planta	49

2.3.7	Efecto del anegamiento sobre la dinámica del área foliar verde del VP.	53
2.3.8	Importancia del mantenimiento del área foliar verde al finalizar el anegamiento (antes)	55
2.3.9	Impacto del anegamiento sobre la dinámica de SPAD y la fluorescencia foliar	57
2.4	<i>Discusión</i>	67
2.4.1	Penalización del rendimiento en trigo y cebada generado por el anegamiento	67
2.4.2	Variabilidad en los componentes numéricos del rendimiento y el rol de la tasa de crecimiento	70
2.4.3	El AF _v , SPAD y la fluorescencia de las hojas mantuvieron la TCP...	72
CAPÍTULO 3		76
3	Efecto del anegamiento sobre el rendimiento y la tasa de crecimiento a través de la captura y uso de la radiación a escala de cultivo	77
3.1	<i>Introducción</i>	77
3.2	<i>Materiales y métodos</i>	80
3.2.1	Condiciones generales de los experimentos	80
3.2.2	Diseño experimental y tratamientos	80
3.2.3	Mediciones y cálculos	82
3.2.4	Análisis estadístico	85
3.3	<i>Resultados</i>	86
3.3.1	Fenología y condiciones meteorológicas	86
3.3.2	Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad inter-específica	90
3.3.3	Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad intra-específica	91
3.3.4	Relaciones funcionales entre el rendimiento y sus componentes numéricos	93
3.3.5	Acumulación de biomasa aérea	96
3.3.6	Análisis ecofisiológico del impacto del anegamiento en el rendimiento en trigo y cebada	99
3.3.7	La tasa de crecimiento del cultivo como moduladora del rendimiento ..	102
3.3.8	Cambios en la tasa de crecimiento del cultivo en términos ecofisiológicos	104
3.3.9	Impacto del anegamiento sobre el mantenimiento del área foliar....	107
3.3.10	Impacto del anegamiento en la funcionalidad del área foliar del cultivo	109
3.4	<i>Discusión</i>	113
3.4.1	El anegamiento no modificó la fenología de los cultivares en ninguna especie	114
3.4.2	Impacto del anegamiento en el rendimiento, comparación interespecífica	115

3.4.3	Impacto del anegamiento en el rendimiento y sus componentes numéricos	117
3.4.4	La tasa de crecimiento en el período de recuperación condiciona el rendimiento	120
CAPÍTULO 4		124
4	El anegamiento y su impacto sobre el sistema radical y la economía del nitrógeno a escala de cultivo	125
4.1	<i>Introducción</i>	125
4.2	<i>Materiales y métodos</i>	128
4.2.1	Condiciones generales de los experimentos, diseño experimental y tratamientos	128
4.2.2	Mediciones y cálculos	128
4.2.2.1	Raíces	128
4.2.2.2	Nitrógeno	130
4.2.3	Análisis estadístico	131
4.3	<i>Resultados</i>	132
4.3.1	Impacto del anegamiento sobre el sistema radical	132
4.3.1.1	Peso, longitud y diámetro de raíces	132
4.3.1.2	El sistema radical como condicionante del rendimiento	143
4.3.2	Impacto del anegamiento sobre la economía del nitrógeno	146
4.3.2.1	Absorción de nitrógeno por parte del cultivo y su partición a grano	146
4.3.2.2	El sistema radical como condicionante de la economía de nitrógeno	150
4.4	<i>Discusión</i>	151
4.4.1	El comportamiento del rendimiento frente al anegamiento fue independiente de su impacto sobre el sistema radical	151
4.4.2	El comportamiento de la economía del N al anegamiento fue independiente de su impacto sobre el sistema radical	154
5	Discusión general	158
5.1	<i>Contexto de la problemática abordada</i>	158
5.2	<i>Aportes al conocimiento derivados de esta tesis</i>	159
5.3	<i>Consideraciones a futuro</i>	166
5.4	<i>Consideraciones finales</i>	169
Referencias		171
6	ANEXO	184

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Nombres completos y abreviados de los cultivares de trigo y cebada utilizados en los experimentos.	25
Cuadro 2.2. Duración en días de las etapas emergencia – antesis (EM-ANT) y emergencia – madurez (EM-MAD) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.	33
Cuadro 2.3. Duración en días de las etapas emergencia – antesis (EM-ANT) y emergencia – madurez (EM-MAD) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado; factor A) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.	34
Cuadro 2.4. Rendimiento (RTO), número de granos por planta (NG), número de espigas por planta (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.	37
Cuadro 2.5. Rendimiento (RTO), número de granos por planta (NGP), número de espigas por planta (NEP), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.	38
Cuadro 2.6. Área foliar verde (AF _v) por planta y proporción del AF _v por planta correspondiente al vástago principal (AF _v VP) al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde relativa del vástago principal (DAF _v R) relativizada al valor de AF _v al inicio del anegamiento para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.	50
Cuadro 2.7. Área foliar verde (AF _v) por planta y proporción del AF _v por planta correspondiente al vástago principal (AF _v VP) al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde relativa del vástago principal (DAF _v R) relativizada al valor de AF _v al inicio del anegamiento para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.	51
Cuadro 2.8. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.	59

- Cuadro 2.9. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD inicial (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de cebada (C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza..... 60
- Cuadro 2.10. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 65
- Cuadro 2.11. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 66
- Cuadro 3.1. Duración en días de las etapas emergencia – madurez (EM-MAD), emergencia – aparición de la hoja bandera (EM-HB) (*i.e.* inicio del tratamiento de anegamiento), y emergencia – antesis (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento, EM-ANT) para los cultivares de trigo (factor C, nominados de acuerdo al Cuadro 2.1), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza..... 87
- Cuadro 3.2. Duración en días de las etapas emergencia – madurez (EM-MAD), emergencia – aparición de la hoja previa a la hoja bandera (EM-HB-1) (*i.e.* inicio del tratamiento de anegamiento), y emergencia – antesis (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento, EM-ANT) para los cultivares de cebada (factor C, nominados de acuerdo al Cuadro 2.1), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza..... 88
- Cuadro 3.3. Rendimiento (RTO), número de granos por m² (NG), número de espigas por m² (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 92
- Cuadro 3.4. Rendimiento (RTO), número de granos por m² (NG), número de espigas por m² (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza..... 94
- Cuadro 3.5. Biomasa aérea (BA) acumulada durante tres periodos del ciclo del cultivo: emergencia – hoja bandera (EM-HB, *i.e.*, periodo previo al anegamiento), hoja

- bandera – antesis (HB-ANT, *i.e.*, periodo de anegamiento) y antesis – madurez (ANT-MAD, *i.e.*, periodo de llenado de granos) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 97
- Cuadro 3.6. Biomasa aérea (BA) acumulada durante tres periodos del ciclo del cultivo: emergencia – hoja bandera -1 (EM-HB-1, *i.e.*, periodo previo al anegamiento), hoja bandera -1 – antesis (HB-1-ANT, *i.e.*, periodo de anegamiento) y antesis - madurez (ANT-MAD, *i.e.*, periodo de llenado de granos) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 98
- Cuadro 3.7. Biomasa aérea a madurez (BA MAD), índice de cosecha (IC), radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante el ciclo del cultivo (RFIA EM-MAD) y eficiencia del uso de la radiación promedio del ciclo (EUR EM-MAD) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 100
- Cuadro 3.8. Biomasa aérea a madurez (BA MAD), índice de cosecha (IC), radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante el ciclo del cultivo (RFIA EM-MAD) y eficiencia del uso de la radiación promedio del ciclo (EUR EM-MAD) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 101
- Cuadro 3.9. Índice de área foliar (IAF), en m² de hojas por m² de suelo, proporción del IAF correspondiente al vástago principal (IAF VP), medidos al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde del vástago principal (DAFvR) relativizada al valor de AFV al inicio del anegamiento para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 108
- Cuadro 3.10. Índice de área foliar (IAF) en m² de hojas por m² de suelo, proporción del IAF correspondiente al vástago principal (IAF VP), medidos al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde del vástago principal (DAFvR) relativizada al valor de AFV al inicio del anegamiento para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 109
- Cuadro 3.11. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 110
- Cuadro 3.12. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD inicial (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa

- de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de cebada (C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 111
- Cuadro 3.13. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 112
- Cuadro 3.14. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 113
- Cuadro 4.1. Peso seco (PS) y largo de raíces (LR) en dos momentos del ciclo, en hoja bandera (HB) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 133
- Cuadro 4.2. Peso seco (PS) y largo de raíces (LR) en dos momentos del ciclo, faltando 1 hoja para la bandera (HB-1) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 134
- Cuadro 4.3. Longitud específica (Long. esp.) y diámetro de las raíces en dos momentos del ciclo, hoja bandera (HB) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 136
- Cuadro 4.4. Longitud específica (Long. esp.) y diámetro de las raíces en dos momentos del ciclo, faltando 1 hoja para la bandera (HB-1) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 137
- Cuadro 4.5. Relación raíz-tallo en antesis (ANT) y en madurez (MAD), para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza. 144

Cuadro 4.6. Relación raíz-tallo en antesis (ANT) y en madurez (MAD), para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.....	145
Cuadro 4.7. Cantidad y porcentaje de nitrógeno (N) en madurez en la biomasa total (N total), los granos (N grano) y la biomasa vegetativa (N biomasa vegetativa) y el índice de cosecha del nitrógeno (ICN); para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F).	147
Cuadro 4.8. Cantidad y porcentaje de nitrógeno (N) en madurez en la biomasa total (N total), los granos (N grano) y la biomasa vegetativa (N biomasa vegetativa) y el índice de cosecha del nitrógeno (ICN); para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F).	148

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 2.1. Representación esquemática de la función bi-lineal ajustada para la dinámica de área foliar verde (AFV) relativa al valor inicial, SPAD y fluorescencia en función de los días desde el comienzo del tratamiento de anegamiento. Se señalan la ordenada al origen (a), la primera pendiente (b), el día en el que cambia la pendiente (c), la segunda pendiente (d), el día en que la variable medida fue cero (e) y el área bajo la curva (área sombreada; no considerada en el análisis de fluorescencia). 29
- Figura 2.2. Temperatura media (TEM), radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi) y déficit de presión de vapor (DPV) durante el ciclo del cultivo en E1 (a; fecha de siembra temprana) y E2 (b; fecha de siembra tardía). Cada punto representa la media de 10 días consecutivos. Las barras negras horizontales indican el momento cuando se realizó el anegamiento. El triángulo invertido sobre el eje x marca el día de madurez fisiológica (promedio para todos los cultivares). 35
- Figura 2.3. Cajas y bigotes indicando los valores máximos y mínimos, la media (cruz), la mediana (línea horizontal dentro de la caja) para el rendimiento por planta (a), número de granos por planta (b), peso de grano (c), número de espigas por planta (d) y número de granos por espiga (e) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y anegamiento (An). 39
- Figura 2.4. Relación entre el rendimiento relativo por planta y el número de granos relativo por planta (a y b), el rendimiento relativo por planta y el peso relativo del grano (c y d), el número de granos relativo por planta y el número de espigas relativo por planta (e y f), el número de granos relativo por planta y el número de granos relativo por espiga (g y h), para cultivares de trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho), en E1 y E2. Nomenclatura de los cultivares como en Cuadro 2.1. Los valores relativos se calcularon como el cociente entre la condición anegada y control. Las líneas punteadas verticales y horizontales representan el valor medio de cada variable para E1 (guiones) y E2 (puntos). Las líneas llenas representan el ajuste de regresión. 44
- Figura 2.5. Relación entre el número de granos por espiga y el porcentaje de cuaje, para trigo (TR) y cebada (CB) creciendo en condiciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan el ajuste de regresión. 45
- Figura 2.6. Relación entre el rendimiento relativo (calculado como el cociente entre la condición anegada y control) y el déficit de presión de vapor (DPV) durante el periodo de anegamiento (a) y el periodo de recuperación posterior al estrés (b), para cultivares de trigo (TR) y cebada (CB) en E1 y E2. Las líneas llenas representan el ajuste de regresión. 46
- Figura 2.7. Relación entre el rendimiento por planta (a y b), el número de granos por planta (c y d), el peso de grano (e y f) y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo de anegamiento ($TCP_{\text{ANEGAMIENTO}}$ panel izquierdo) y durante el periodo de recuperación ($TCP_{\text{RECUPERACIÓN}}$ panel derecho), para cultivares de trigo (TR) y cebada (CB) creciendo en condiciones control (Ct) y con anegamiento (An). Se realizaron ajustes lineales o curvi-lineales. 48
- Figura 2.8. Duración del área foliar verde relativa (DAFvR) en función de la primer tasa de senescencia foliar (a), el día de quiebre de la tasa de senescencia (en días desde inicio del anegamiento, ddia) (b), la segunda tasa de senescencia foliar (c), y los días desde anegamiento en el que el área foliar verde (AFv) fue nula (d), en la hoja bandera (HB), hoja inmediatamente inferior a la hoja bandera (HB-1) y hojas sucesivas hasta HB-5 en

el vástago principal para los diferentes cultivares de trigo en la condición control (Ct) y anegada (An). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.....54

Figura 2.9. Duración del área foliar verde relativa (DAFvR) en función de la primera tasa de senescencia foliar (a), el día de quiebre de la tasa de senescencia (en días desde inicio de anegamiento, dda) (b), la segunda tasa de senescencia foliar (c), y los días desde anegamiento en el que el área foliar verde (AFv) fue nula (d), en la hoja bandera (HB), hoja inmediatamente inferior a la hoja bandera (HB-1) y hojas sucesivas hasta HB-5 en el vástago principal para los diferentes cultivares de cebada en la condición control (Ct) y anegada (An). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.....55

Figura 2.10. Relación entre el rendimiento (a), la tasa de crecimiento durante el periodo de anegamiento ($TCP_{\text{ANEGAMIENTO}}$, b) y la tasa de crecimiento durante el periodo de recuperación ($TCP_{\text{RECUPERACIÓN}}$, c) con el área foliar verde por planta (AFv) en antesis, para trigo (TR) y cebada (CB) en E1 y E2. Las líneas llenas representan el ajuste de regresión.....57

Figura 2.11. Área bajo la curva de SPAD (ABC SPAD) en función de la primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I) (a), el día de quiebre de la pérdida de SPAD (en días desde inicio de anegamiento, dda) (b), la segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II) (c), y los días desde anegamiento en el que el SPAD fue nulo (d), basado en las mediciones realizadas en la hoja bandera del vástago principal de trigo en la condición control (Ct) y anegada (An) en las fechas de siembra temprana (E1) y tardía (E2). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.62

Figura 2.12. Área bajo la curva de SPAD (ABC SPAD) en función de la primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I) (a), el día de quiebre de la pérdida de SPAD (en días desde inicio de anegamiento, dda) (b), la segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II) (c), y los días desde anegamiento en el que el SPAD fue nulo (d), basado en las mediciones realizadas en la hoja bandera del vástago principal de cebada en la condición control (Ct) y anegada (An) en las fechas de siembra temprana (E1) y tardía (E2). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.63

Figura 3.1. Temperatura media (TEM), radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) y déficit de presión de vapor (DPV) durante el ciclo del cultivo en la fecha de siembra temprana E3 (a) y tardía E4 (b). Cada punto representa la media de 10 días consecutivos. Las barras negras horizontales indican el momento en el que se realizó el anegamiento. El triángulo invertido sobre el eje x marca el momento de madurez fisiológica (promedio para todos los cultivares).89

Figura 3.2. Caja y bigotes indicando los valores máximos y mínimos, la media (cruz), la mediana (línea horizontal dentro de la caja) para el rendimiento por m^2 (a), número de granos por m^2 (b), peso del grano (c), número de espigas por m^2 (d) y número de granos por espiga (e) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An).....91

Figura 3.3. Relación entre el rendimiento por m^2 y el número de granos por m^2 (a), el rendimiento por m^2 y el peso del grano (b), el número de granos por m^2 y el número de espigas m^2 (c), el número de granos por m^2 y el número de granos espiga (d), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan los resultados del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada.....95

Figura 3.4. Relación entre el número de granos por espiga y el porcentaje de cuaje, para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las

- líneas llenas representan el resultado del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada..... 96
- Figura 3.5. Relación entre la biomasa aérea a madurez con la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFIA) durante todo el ciclo (a) y la eficiencia del uso de la radiación (EUR, b), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan el resultado del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada. 102
- Figura 3.6. Relación entre el rendimiento por m^2 (a y b), el número de granos por m^2 (c y d), el peso del grano (e y f) y la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo de anegamiento ($TCC_{ANEGAMIENTO}$ panel izquierdo) y durante el periodo de recuperación ($TCC_{RECUPERACIÓN}$ panel derecho), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan ajustes lineales o curvilíneos, de color negro para trigo y gris para cebada. 104
- Figura 3.7. Relación entre la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo de anegamiento ($TCC_{ANEGAMIENTO}$) con la radiación fotosintéticamente activa interceptada diaria (RFID) (a), y la eficiencia del uso de la radiación (EUR, b), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan el resultado del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada..... 105
- Figura 3.8. Relación entre la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo de recuperación ($TCC_{RECUPERACIÓN}$) con la radiación fotosintéticamente activa interceptada diaria (RFID) (a), y la eficiencia del uso de la radiación (EUR, b), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Se realizaron ajustes lineales, de color negro para trigo y en gris para cebada (CB) separada entre los tratamientos control (Ct, línea gris de puntos) y de anegamiento (An, línea gris de guiones)..... 106
- Figura 4.1. Largo de raíces ($g\ m^{-3}$) en función del peso de raíces ($m\ m^{-3}$) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Cada punto en el gráfico representa el peso y largo de raíces para cada combinación de factores (F, C y A) para cada estrato donde se realizó la muestra (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm). Se realizaron ajustes lineales, la línea negra representa la especie trigo (TR) y la línea gris a cebada (CB)..... 138
- Figura 4.2. Peso de las raíces ($g\ m^{-3}$) para la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) en diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm) para dos cultivares de trigo (panel superior, TR) y dos de cebada (panel inferior, CB) en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha de siembra tardía o E4). Cultivares nominados de acuerdo con el Cuadro 2.1... 139
- Figura 4.3. Largo total de las raíces ($m\ m^{-3}$) para la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) en diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm) para dos cultivares de trigo (panel superior, TR) y dos de cebada (panel inferior, CB) en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha de siembra tardía o E4). Cultivares nominados de acuerdo con el Cuadro 2.1. 140
- Figura 4.4. Largo ($m\ m^{-3}$) de las raíces para diferentes diámetros al finalizar el anegamiento, en la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) para dos cultivares de trigo, TR-DM (panel izquierdo) y TR-BG (panel derecho), en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha

- de siembra tardía o E4), considerando diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm, panel superior, medio e inferior, respectivamente). La escala de los ejes es 7:1:0,7 desde el panel superior al inferior. 142
- Figura 4.5. Largo ($m\ m^3$) de las raíces para diferentes diámetros al finalizar el anegamiento, en la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) para dos cultivares de cebada, CB-SC (panel izquierdo) y CB-TR (panel derecho), en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha de siembra tardía o E4), considerando diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm, panel superior, medio e inferior, respectivamente). La escala de los ejes es 7:1:0,7 desde el panel superior al inferior. 143
- Figura 4.6. Relación entre el rendimiento y el cociente entre la biomasa radical y biomasa aérea en antesis (al finalizar el tratamiento de anegamiento), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). 145
- Figura 4.7. Rendimiento (a) y la $TCC_{RECUPERACIÓN}$ (b) en función del cociente entre el peso seco (PS) de la biomasa radical y la biomasa de hojas verdes (ambas en antesis, al finalizar el anegamiento), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). 146
- Figura 4.8. Relación entre el N total a madurez y la tasa de acumulación del nitrógeno ($TACN$) durante el anegamiento (a) y durante el periodo de recuperación (b) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). 149
- Figura 4.9. Relación entre el % de N grano y el rendimiento (a), entre el % de N en grano y el cociente índice de cosecha de nitrógeno y de biomasa (b), y entre el % N biomasa vegetativa y la biomasa vegetativa en madurez (c), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). 149
- Figura 4.10. Relación entre la tasa de crecimiento del cultivo ($TCC_{RECUPERACIÓN}$) y la tasa de acumulación del nitrógeno ($TACN_{RECUPERACIÓN}$) durante el periodo de recuperación del anegamiento, para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Se realizaron ajustes lineales, la línea negra representa los tratamientos control (Ct) de ambas especies y la línea gris a los tratamientos de anegamiento (An). 150
- Figura 4.11. Relación entre la tasa de acumulación del nitrógeno durante el periodo de recuperación ($TACN_{RECUPERACIÓN}$) y tres variables de raíces (peso, largo de raíces total y de raíces finas 0,0-0,2 mm), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). 150
- Figura 5.1. Esquema simplificado de generación del rendimiento en trigo y cebada considerando un evento de anegamiento durante el período previo a antesis y el periodo de recuperación. Se detallan las principales variables analizadas en esta tesis. Las líneas continuas hacen referencia al proceso de generación de biomasa, las líneas de puntos hacen referencia al proceso de captura y uso del recurso radiación y las líneas de guiones hacen referencia al proceso de captura y uso del recurso nitrógeno. Los símbolos negros señalan las principales variables modificadas por efecto del genotipo (trigo, triángulos; cebada, círculo) y del anegamiento (cuadrados). HB, estado ontogénico de hoja bandera o inferior a esa hoja (HB-1); R:T, relación raíz:tallo; AF_V , área foliar verde (por planta o por m^2), EI, eficiencia de intercepción de radiación; RFIA, radiación fotosintética interceptada acumulada; F_v/F_m , fluorescencia foliar; EUR, eficiencia en el uso de la radiación; TC, tasa de crecimiento (por planta o del cultivo); TAN, tasa de absorción de nitrógeno; IC, índice de cosecha; NG, número de

granos (por planta o por m²); PG, peso promedio del grano; %NG, concentración de N en el grano. 161

ABREVIATURAS

- A: tratamiento de anegamiento (control o anegado)
- ABC SPAD: área bajo la curva de SPAD
- AF_v: área foliar verde.
- An: tratamiento de anegamiento
- ANT: Antesis
- BA: biomasa aérea
- BCR: Bolsa de comercio de Rosario
- C: cultivar
- CB: cebada
- Ct: tratamiento control (sin anegar)
- DAF_{vR}: duración del área foliar verde del vástago principal relativizada al valor de AF_v al inicio del anegamiento
- DDE: días desde emergencia
- ddia: días desde inicio del anegamiento.
- DPV: déficit de presión de vapor
- Dur: duración de la etapa
- E1: fecha de siembra temprana, macetas
- E2: fecha de siembra tardía, macetas
- E3: fecha de siembra temprana, microcultivo
- E4: fecha de siembra tardía, microcultivo
- e*: Número natural
- ea: presión de vapor actual en el aire
- EI: eficiencia de intercepción de la radiación
- EM: emergencia del cultivo
- es: presión de vapor en saturación
- EUR: eficiencia en el uso de la radiación
- F: fecha de siembra
- FAUBA: Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires
- HB: hoja bandera
- HB-1: aparición de la hoja previa a la hoja bandera
- HR: humedad relativa media diaria
- IAF: índice de área foliar
- IC: índice de cosecha
- ICN: índice de cosecha del nitrógeno

IPCC: Panel intergubernamental sobre cambio climático

Long. esp.: longitud específica

LR: largo de raíces

MAD: Madurez del cultivo

N: nitrógeno

NE: número de espigas

NG: número de granos

NGE: número de granos por espiga

NTA: contenido total de N en la biomasa aérea

ns: no significativo

PG: peso del grano

pl: plantas

PS: peso seco

RET: Red de ensayos de trigo

RFA: radiación fotosintéticamente activa incidente

RFIA: radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada en un periodo de tiempo.

RFID: radiación fotosintéticamente activa interceptada diaria.

RR: rendimiento relativo al control de cada cultivar en cada fecha de siembra

RTO: rendimiento

R-T: relación raíz-tallo

TACN: tasa de acumulación del N

TCP: tasa de crecimiento por planta.

TCC: tasa de crecimiento del cultivo

Tm: temperatura media diaria

TEM: temperatura media en un periodo de tiempo

TR: trigo

VP: vástago principal

Z: Escala decima propuesta por Zadoks *et al.* (1974)

RESUMEN

El anegamiento es un factor limitante para la producción de trigo y cebada. El período inmediatamente previo a antesis fue identificado como crítico para la definición del rendimiento ante un evento de anegamiento. El impacto negativo de un evento de estrés sobre el rendimiento depende de la condición ambiental a la que está expuesto el cultivo durante y luego del estrés. Por otro lado, no hay evidencias de variabilidad entre cultivares en su susceptibilidad al anegamiento, así como tampoco de sus mecanismos. El objetivo general de la tesis fue caracterizar los mecanismos ecofisiológicos asociados a la respuesta al anegamiento durante el periodo crítico en trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L. ssp. *distichum*). Para ello se plantearon dos grupos de ensayos: (I) ensayo de evaluación de cultivares de trigo y cebada, a escala de planta, y (II) ensayo de interacción anegamiento x ambiente (fecha de siembra) x cultivar a escala de micro-parcela. Los ensayos (I) demostraron que las pérdidas en el rendimiento debido al anegamiento fueron mayores para trigo (-76% respecto al control) que para cebada (-49%). A su vez, se encontró variabilidad genotípica entre los cultivares de trigo y de cebada en respuesta al anegamiento. Esa variabilidad genotípica, medida como cambio relativo del rendimiento respecto al control, disminuyó cuando las plantas fueron expuestas durante y después del anegamiento a mayores temperaturas ambiente y déficit de presión de vapor. El área foliar verde por planta al finalizar el anegamiento y la tasa de crecimiento por planta en el período de recuperación fueron dos variables que explicaron las variaciones en el rendimiento. A su vez, el anegamiento afectó la funcionalidad de las hojas, anticipando la senescencia foliar. Cuando se evaluó el impacto del anegamiento en estructura de microcultivo, las pérdidas en rendimiento fueron menores para trigo (-39%) que para cebada (-69%). La tasa de crecimiento del cultivo post-anegamiento ($TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$) continuó siendo una variable explicativa de las variaciones en el rendimiento. La eficiencia en el uso de la radiación explicó mejor que la radiación interceptada la $TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$ y la biomasa aérea a madurez. A pesar de la variabilidad genotípica en el peso y largo de raíces, las modificaciones en el sistema radical (sea por efecto genotipo o ambiente) no fueron explicativas ni del rendimiento ni de atributos ligados a la economía del nitrógeno. Conocer la respuesta de trigo y cebada al anegamiento conlleva la oportunidad de diagramar estrategias de manejo para mitigar su efecto a nivel productivo o asistir al proceso de mejoramiento.

Palabras claves: anoxia, Área foliar, fluorometría, raíces, rendimiento.

ABSTRACT

Wheat and barley sensitivity to waterlogging

Waterlogging is a limiting factor for wheat and barley production. The period immediately previous to anthesis was identified as critical for grain definition under waterlogging conditions. The negative impact of a stress event on yield depends on the environmental condition (*e.g.* vapor pressure deficit) to which the crop is exposed during and after the stress. On the other hand, there is no evidence of the variability between cultivars in their susceptibility to waterlogging, nor of their mechanisms behind the response. The aim of the thesis was to characterize the ecophysiological mechanisms associated with the response to waterlogging during the critical period in wheat (*Triticum aestivum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L. ssp. *distichum*). Two groups of experiments were carried out: (I) evaluation of wheat and barley cultivars, in pots, and (II) waterlogging x environment (sowing date) x cultivar interaction on a micro-plot scale. Yield losses due to waterlogging were higher for wheat (-76% respect to the control) than for barley (-49%) in experiment (I). Genotypic variability was found in both wheat and barley in response to waterlogging. This variability, measured as the relative change in yield compared to the control, decreased when the plants were exposed during and after the waterlogging event to higher both mean air temperatures and vapor pressure deficits. The green leaf area per plant at the end of the waterlogging and the growth rate per plant during the recovery period explained the variations in grain yield. Waterlogging affected the functionality of the leaves, anticipating leaf senescence. When the impact of waterlogging was evaluated in plant growing in a micro-plot structure, yield losses were lower for wheat (-39%) than for barley (-69%). The growth rate of the post-flooding crop (TCC_{RECOVERY}) maintained as the main explanatory variable that explained yield variations. The efficiency in the use of radiation described better than the efficiency in radiation interception the TCC_{RECOVERY} and the above-ground biomass at maturity. Finally, despite finding genotypic variability in root weight and length, root system modifications (whether due to genotype or environment effect) did not explain yield. Knowing the response of wheat and barley to waterlogging brings the opportunity to diagram management strategies to mitigate its effect under farm conditions or assist in the genetic improvement process.

Keywords: anoxia, leaf area, fluorometry, roots, grain yield

Introducción general

Introducción general

1.1 Problema y antecedentes

1.1.1 El anegamiento como factor limitante de la producción

Trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L. ssp. *distichum*) son los principales cereales de grano fino cultivados a nivel mundial, dada el área destinada a ambas especies y los niveles de producción (FAOSTAT, 2022). El anegamiento constituye uno de los estreses a los que frecuentemente están expuestos estos cultivos bajo condiciones productivas en países tales como Japón (Araki *et al.*, 2012; Hayashi *et al.*, 2013), India (Datta y Jong, 2002), Australia (Shaw *et al.*, 2013), China (H. Li *et al.*, 2013), Italia (Pampana *et al.*, 2016), Francia (Penel, 1988), Gran Bretaña (Dickin y Wright, 2008), Estados Unidos (Boyer, 1982) y Argentina (de San Celedonio *et al.*, 2014a; Viglizzo *et al.*, 2009), entre otros. A pesar de la expansión geográfica del anegamiento como factor limitante de la producción, no hay consenso sobre la superficie anegable a nivel mundial. Para trigo Sayre *et al.* (1994) estimaron que a nivel mundial entre 10 y 15 millones de hectáreas sufren frecuentemente anegamiento, lo que representa un 5-7 % del total de superficie destinado al cultivo (FAOSTAT, 2022). A nivel regional en países como Argentina, para algunas sub-regiones de la Pampa, se encontraron eventos de anegamiento que abarcan hasta un 25% de la superficie considerada (Kuppel *et al.*, 2015).

En distintas localidades de la zona núcleo triguera argentina, Reussi Calvo y Echeverría (2006) determinaron probabilidades de ocurrencia de excesos hídricos en el momento de la emergencia del cultivo de trigo del 12 al 35 %. Por otro lado, de San Celedonio *et al.* (2014), utilizando modelos de simulación, estimaron para la zona triguera argentina probabilidades de anegamiento para el período cercano a antesis de trigo del 25 a 40% dependiendo de la localidad, fecha de siembra y contenido de agua

inicial en el perfil del suelo. En lotes de producción el anegamiento puede deberse a entradas repentinas de agua (*i.e.* lluvias intensas, riegos por inundación, aumento del nivel de la napa de agua, etc.) y salidas lentas como consecuencia de, por ejemplo, superficies planas, horizontes con baja conductividad hidráulica, tosca, o piso de arado. La diferente combinación de dichos factores puede dar lugar a la ocurrencia de eventos de anegamiento en distintos momentos del ciclo de los cultivos. En el oeste de la llanura pampeana, un fuerte impulsor del anegamiento es el nivel de la capa freática, la cual ha subido su nivel produciendo efectos de saturación hídrica sub-superficiales. El principal factor que afecta las fluctuaciones de la capa freática son las lluvias actuales (Mercau *et al.*, 2016), mientras que la pendiente de la superficie (región plana con pendientes menores a 0,1%; Jobbágy *et al.*, 2008) y los cultivos sembrados son factores secundarios (Mercau *et al.*, 2016). Estas situaciones cuentan con el agravante de que a futuro la ocurrencia de días con anegamiento tendrá una mayor importancia, como consecuencia del incremento de la frecuencia de eventos climáticos extremos tales como altas temperaturas y precipitaciones intensas (Alexander *et al.*, 2006; IPCC, 2022).

Algunos autores consideran que un suelo está anegado cuando la fracción de agua disponible en las capas superficiales supera en un 20% la capacidad de retención del suelo (capacidad de campo) (Aggarwal *et al.*, 2006). También se lo puede considerar anegado cuando el aire en la matriz del suelo empieza a ser limitante, umbral que es considerado cuando la cantidad de poros con aire es del 10% o menor (Grable, 1966). Cualquiera que sea la manera de definirlo, el anegamiento implica que el agua reemplaza el aire de los poros del suelo. Cuando fue comparada la difusión de gases en agua respecto al aire se determinó que la misma es entre 5000 y 10000 veces menor (Grable, 1966). Por lo cual, bajo condiciones de anegamiento se favorecen condiciones

de hipoxia y en unas pocas horas –dependiendo de la temperatura– el suelo puede llegar a la anoxia (Ponnamperuma, 1972; Trought y Drew, 1980b). De esta manera el anegamiento comienza a tener consecuencias negativas sobre la productividad de los cultivos.

1.1.2 Anegamiento durante el período crítico para la definición del rendimiento

El rendimiento de trigo y cebada puede ser analizado como el producto del número de granos logrado por m^2 y el peso de los granos. De los componentes numéricos que conforman el rendimiento, el número de granos es el que explica en mayor medida las variaciones en rendimiento tanto en trigo como en cebada (Abeledo *et al.*, 2003; Fischer *et al.*, 1993; González *et al.*, 2005; Midmore *et al.*, 1984; Peltonen-Sainio *et al.*, 2007; Prystupa *et al.*, 2004). El número de granos, a su vez, puede ser desglosado en distintos subcomponentes: plantas por m^2 , espigas por planta y granos por espiga, los cuales se establecen a lo largo del ciclo del cultivo. A emergencia queda establecido el número de plantas por m^2 . Posteriormente, con el inicio del macollaje, comienza la generación del número de macollos por planta. Cuando el tallo empieza a crecer activamente (encañazón) queda definido el máximo número de macollos por planta. En ese momento comienza la mortandad de macollos hasta quedar definido el número final de macollos por planta y, por consiguiente, el número de espigas por planta. Este último componente junto con el número de granos por espiga queda definido alrededor de antesis (Slafer y Andrade, 1993 para trigo; Arisnabarreta y Miralles, 2008 para cebada). Las variaciones en el número de granos logrados por m^2 en cebada dependen fuertemente de la cantidad de espigas establecidas por m^2 , mientras que las variaciones en el número de granos logrados por m^2 en trigo se explican principalmente por variaciones en el número de granos por espiga (Arisnabarreta y Miralles, 2008; de San Celedonio *et al.*, 2014b; Slafer y Andrade, 1993). Dichas

diferencias entre especies se sustentan en que cebada posee una sola flor fértil por espiguilla, mientras que la espiguilla de trigo es pluriflora. El peso de los granos, el otro componente numérico que conforma al rendimiento, se establece durante el período comprendido entre antesis y madurez fisiológica (*i.e.* etapa de llenado de granos). El peso que alcancen los granos es producto de la tasa de acumulación de materia seca en el grano y de la duración del período. Trigo y cebada difieren en la magnitud del peso de grano dado que el grano de trigo tiende a ser de menor peso que el de cebada (Cossani *et al.*, 2011). Sin embargo, ambas especies se caracterizan por presentar escasa o nula limitación por fuente (*i.e.* disminuciones en la disponibilidad de recursos por grano durante post-antesis no generan caídas significativas en el peso de los granos; Borrás *et al.*, 2004) y alta limitación por destinos (*i.e.* aumentos en la disponibilidad de recursos por grano durante post-antesis no generan aumentos significativos en el peso de los granos; Borrás *et al.*, 2004). Esta secuencia de generación de los distintos componentes numéricos ha sido principalmente analizada para condiciones de crecimiento potenciales (*i.e.* plantas creciendo sin limitaciones hídrico-nutricionales ni presencia de adversidades bióticas; Evans y Fischer, 1999), siendo más acotado su análisis ante condiciones de estrés.

La determinación del rendimiento a través de sus componentes numéricos es un proceso continuo que comienza con la siembra y finaliza en madurez. Sin embargo, no todas las etapas del ciclo del cultivo poseen el mismo grado de relevancia en definir el rendimiento final a lograr. En línea con lo mencionado se define como período crítico a la etapa del cultivo donde un estrés genera la mayor merma en el rendimiento. En trigo, el período crítico de definición del rendimiento potencial se ubica alrededor de antesis, abarcando desde la fase final de crecimiento activo del tallo (aproximadamente 20 días previos a antesis) hasta el inicio del llenado efectivo de los granos (10 días posteriores a

antesis) (Fischer, 1975). En cebada, se determinó que el período crítico para rendimiento potencial se ubica 30 días previos a espigazón (Arisnabarreta y Miralles, 2008). Un aspecto a destacar es que en cebada la antesis se produce cuando la espiga aún se encuentra dentro de la vaina de la última hoja (Fernández Gómez y Wilson, 2012), de forma tal que cuando el cultivo expone la espiga por sobre la hoja bandera, el polen ya fue liberado de las anteras unos días antes (10 días aproximadamente). De esta manera el período crítico en cebada abarca una fase fenológica similar a la de trigo. En dicho período crítico queda definido en ambas especies el número de granos por unidad de área. La definición de ambos períodos se estableció en condiciones potenciales. Sin embargo, los cultivos se enfrentan año tras año, a nivel productivo, a diferentes tipos de estreses abióticos como por ejemplo anegamientos, sequías, salinidad y altas temperaturas, entre otros.

Se considera estrés abiótico cuando un factor ambiental reduce la tasa de algún proceso fisiológico (*e.g.* crecimiento o reproducción) por debajo de la tasa máxima que podría sostener (Lambers *et al.*, 2008). Según el estado del ciclo ontogénico en el que se produzca el estrés, será el efecto sobre el rendimiento y sus componentes. En el estrés por anegamiento se determinó que el período de mayor susceptibilidad del rendimiento comprende desde el inicio de encañazón hasta la antesis en ambas especies (de San Celedonio *et al.*, 2014b), entendiéndose como período de mayor susceptibilidad aquel que produce las mayores pérdidas relativas de rendimiento respecto a una condición potencial. Anegamientos en otros momentos del ciclo del cultivo pueden también reducir el rendimiento pero su efecto (a igual intensidad y duración) es de menor magnitud o incluso nulo (de San Celedonio *et al.*, 2014b). De forma tal que el período del ciclo del cultivo de trigo y cebada de mayor susceptibilidad al anegamiento (*i.e.* cuantificado como pérdida relativa de rendimiento respecto a un cultivo creciendo sin

anegamiento) se ajusta al definido para condiciones potenciales y en esta tesis se considerará ese período como los 20 días previos a antesis. Pese a las diferencias de trigo y cebada en la composición de su rendimiento, la respuesta comparada de ambas especies frente a condiciones de estrés por anegamiento, factibles de ser observadas a campo, es un tema que ha recibido atención insuficiente. Conocer la variabilidad de respuesta de trigo y cebada al anegamiento en términos de la composición numérica de su rendimiento constituye una estrategia para identificar atributos que permitan mejorar el comportamiento de cada especie frente a la ocurrencia del estrés. Por lo cual estudiar ambas especies de forma comparada permite que, en caso de encontrar algún atributo que reduzca el impacto del anegamiento en una de las especies, tratar de priorizar la búsqueda de dicho atributo en los planes de mejoramiento en la especie donde no se encuentra. Esta tesis se focalizó en analizar las causas que explican la merma de rendimiento con anegamientos durante el período inmediatamente previo a antesis, dado su impacto negativo sobre el rendimiento (de San Celedonio *et al.*, 2014b).

1.1.3 Establecimiento de biomasa y definición del rendimiento ante anegamiento

Es posible analizar los daños por anegamiento considerando los componentes fisiológicos de la biomasa aérea. En términos de crecimiento, el rendimiento puede describirse con la siguiente ecuación:

$$\text{Rendimiento} = \text{Biomasa aérea} \times \text{índice de cosecha} \quad (\text{Ecuación 1.1})$$

donde un *rendimiento* (g pl^{-1} o g m^{-2}) dado depende de la cantidad de *biomasa aérea producida a madurez* (g pl^{-1} o g m^{-2}) y de la proporción que es derivada hacia los granos (*índice de cosecha*, adimensional).

A su vez, la biomasa aérea producida depende, para un recurso dado (*e.g.* radiación, nitrógeno), de la cantidad de recurso disponible, de la captación de dicho recurso por parte del cultivo y de la eficiencia con la que el recurso capturado es

convertido en biomasa. Para el recurso radiación, la generación de biomasa puede ser resumida en la ecuación descrita a continuación:

$$\text{Biomasa aérea} = RFA \times EI \times EUR \times Dur \quad (\text{Ecuación 1.2})$$

donde *RFA* es la radiación incidente ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), *EI* es la eficiencia de intercepción de la radiación (%), *EUR* es la eficiencia de uso de la radiación (g MJ^{-1}) y *Dur* es la duración de la etapa (días).

El mantenimiento del área verde y su funcionalidad modula la captura y eficiencia en el uso de radiación (Lemaire *et al.*, 2007). Es de destacar que son escasos los trabajos que analizaron el efecto del anegamiento sobre la generación y mantenimiento del área foliar sea a escala de planta o a nivel de canopeo y, en particular, en trigo o cebada creciendo simultáneamente en condiciones de anegamiento. De hecho, rara vez fue analizado el impacto del anegamiento sobre las variables que definen al rendimiento en función de la generación biomasa. Ello evidencia el vacío de información que existe en la temática. Identificar los atributos fisiológicos que explican las variaciones en rendimiento en respuesta al anegamiento permitiría reconocer si las pérdidas de rendimiento por dicho estrés se asocian a la susceptibilidad particular de alguna variable, y en función de ello diseñar estrategias de manejo o de mejora para paliar ese efecto.

El índice de cosecha ha sido la principal variable fisiológica que explicó el aumento del rendimiento a lo largo de los años por efecto del mejoramiento genético (Abeledo, 2002; Lo Valvo *et al.*, 2018; Shearman *et al.*, 2005; Slafer y Andrade, 1991). El aumento en el índice de cosecha como producto del proceso de mejoramiento genético estuvo asociado a una reducción en la altura del cultivo, que permitió un aumento en la partición de recursos hacia la espiga durante el período inmediatamente previo a antesis (*i.e.* aumento en la relación espiga: tallo). Ello determinó un incremento

en el número de flores fértiles establecidas por espiga a antesis y, por consiguiente, un aumento en el número de granos logrados a madurez (Slafer y Andrade, 1993). Sin embargo, más allá de la escala de trabajo, la variación en el índice de cosecha por anegamiento no ha sido un tópico abordado ampliamente. Esto se debe a que la mayoría de las investigaciones referidas a anegamiento en trigo y cebada fueron realizadas en los primeros estadios de los cultivos. de San Celedonio *et al.* (2014b) observaron que la caída de rendimiento ante eventos de anegamiento desde encañazón en adelante se debieron a mermas en el índice de cosecha, de una magnitud similar o mayor en trigo respecto a cebada. Analizar comparativamente en trigo y cebada el impacto del anegamiento sobre la partición de biomasa a grano, y considerando la variabilidad entre diversos cultivares, constituye una herramienta para identificar atributos que confieran distinto grado de susceptibilidad del cultivo al anegamiento. Estudiar a ambas especies en conjunto cuando están expuestas a un mismo ambiente, permite comparar el nivel de susceptibilidad de cada una de ellas. Esto aporta conocimiento de utilidad al momento de tomar decisiones en la producción, como puede ser la elección de la especie a sembrar considerando tanto en ambientes con mayor probabilidad de anegamiento. El estudio comparado de ambas especies también es de utilidad para decidir cuál de las dos especies sembrar en años con mayor probabilidad de lluvias (año Niño), donde hay mayor probabilidad de que el cultivo sufra anegamiento en algún momento de su ciclo productivo.

A diferencia de los escasos trabajos que analizaron el impacto del anegamiento sobre el índice de cosecha, puede encontrarse en la literatura una mayor proporción de estudios que estudiaron el impacto del anegamiento sobre variables referidas a la producción de biomasa (Ecuación 1.1). En la mayoría de los casos, frente a un evento de anegamiento, se observa una caída en la biomasa producida cuya magnitud varía según

la intensidad, la duración del estrés y el momento fenológico en el que se encuentra el cultivo (en trigo Malik *et al.*, 2002; Marti *et al.*, 2015; trigo y cebada: de San Celedonio *et al.*, 2014b; Ploschuk *et al.*, 2021). Sin embargo, el análisis de los componentes de la Ecuación 1.2, que desglosa la formación de biomasa, escasas veces fue analizado durante el período crítico de los cultivos, y sin que haya en la literatura resultados consistentes sobre el tema de trabajos que hayan analizado a nivel de canopeo para trigo o cebada en condiciones de anegamiento. de San Celedonio (2015), trabajando con un genotipo de trigo y de cebada, encontró caídas en la EUR con anegamiento previos a anéxsis en ambas especies mientras que la eficiencia de intercepción de radiación se mantuvo por encima del 90%. Por el contrario, cuantiosas veces se analizó el impacto a nivel de órgano o planta (Herzog *et al.*, 2016). A nivel de canopeo el anegamiento afecta negativamente tanto en la EI como en la EUR (Ploschuk *et al.*, 2021). El impacto del anegamiento sobre la EI podría ser producto de un menor tamaño de hoja (Malik *et al.*, 2001, 2002; Trought y Drew, 1980b) y una senescencia acelerada (Hossain *et al.*, 2011). Mientras que el impacto en la EUR podría deberse a una menor tasa de fotosíntesis (trigo: Herzog *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 1994), a la menor concentración de clorofila en hoja (trigo: Malik *et al.*, 2002; Trought y Drew, 1980b) como también a la menor tasa de absorción de nitrógeno bajo condiciones de anegamiento (Trought y Drew, 1980b).

El análisis ecofisiológico de la determinación del rendimiento raramente fue analizado ante condiciones de anegamiento y la escasa literatura disponible indica que, a nivel de cultivo para diferentes cultivares de trigo y cebada. La temática solo ha sido explorada en arroz (Kar *et al.*, 2014) y algodón (Bange *et al.*, 2004; Milroy y Bange, 2013) y recientemente en un cultivar de trigo y uno de cebada (Ploschuk *et al.*, 2021).

1.1.4 Susceptibilidad al estrés por anegamiento: variabilidad intraespecífica

El impacto del anegamiento sobre el rendimiento presenta variabilidad genotípica, con diferentes niveles de susceptibilidad. Una definición de tolerancia al anegamiento que se ajusta al presente trabajo hace referencia a la capacidad de sobrevivir o de mantener altas tasas de crecimiento, acumulación de biomasa y/o rendimiento de grano en relación a la situación sin anegamiento (Setter y Waters, 2003). Hoffman y Viega (2011) demostraron que la pérdida de rendimiento es variable entre cultivares de trigo y cebada ante condiciones de anegamiento durante encañazón. Otros autores encontraron resultados similares para genotipos de México, Argentina, Brasil y China (Sayre *et al.*, 1994), pero sin describir los mecanismos que expliquen las diferencias en la respuesta entre los cultivares. En paralelo, muchos trabajos sobre mecanismos de tolerancia a anegamientos fueron realizados en etapas ontogénicas tempranas (Boru *et al.*, 2003; Broughton *et al.*, 2015; Huang *et al.*, 1994b; Huang y Johnson, 1995; Trought y Drew, 1980b).

Cuando un evento de anegamiento tiene lugar en un estado intermedio-final del ciclo del cultivo, el tiempo que resta para una recuperación con posterioridad al anegamiento es escaso. Por lo tanto, los cultivos deberían, además de sobrevivir a la adversidad, también crecer lo máximo posible post-estrés. De esta manera se posibilitaría minimizar el impacto del estrés. Hay una serie de atributos que han sido analizados como explicativos de la tolerancia diferencial del rendimiento de distintas especies o genotipos al anegamiento. Dichos atributos son: i) la funcionalidad de las hojas, ii) la funcionalidad del sistema radical.

i) Funcionalidad de las hojas. Como consecuencia de la hipoxia por anegamiento, disminuye la absorción y el flujo de agua por la planta y se produce una disminución de la conductancia estomática y caída en los niveles de fotosíntesis foliar. A nivel de planta

o de cultivo, la menor producción de fotoasimilados frente a un estrés por anegamiento puede suceder por afectarse la tasa de fotosíntesis por unidad de área verde ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) o el tamaño total del área verde por planta (m^2 por planta) (de San Celedonio *et al.*, 2017; Hayashi *et al.*, 2013). Numerosos trabajos evidenciaron que ante un evento de anegamiento disminuye la tasa de fotosíntesis por unidad de área foliar verde (Herzog *et al.*, 2016); sin embargo, es sensiblemente menor la relevancia que se le ha brindado al impacto del anegamiento sobre la formación y mantenimiento del área foliar verde total.

Algunos estudios clasificaron a genotipos como tolerantes al anegamiento por sostener por mayor tiempo el área foliar verde durante el estrés. El mayor verdor foliar observado en estos trabajos se podría relacionar con una mayor funcionalidad de las hojas y estas características sí se vincularon fuertemente con el rendimiento (Samad *et al.*, 2001). Sin embargo, utilizar este rasgo como criterio de selección de genotipos de trigo y cebada tolerantes al anegamiento no parece ser posible ya que no responden de la misma manera para todas las condiciones ambientales (Setter y Waters, 2003). Al mismo tiempo, estudios que observaron la respuesta de las plantas en la etapa posterior al anegamiento, demostraron que hay una marcada aceleración en la senescencia (Malik *et al.*, 2002). Con lo cual, no todas las plantas que se clasifican como tolerantes al finalizar el evento de anegamiento lo son post-anegamiento. Es decir, no todas las plantas logran expresar dicha tolerancia en términos de rendimiento al final del ciclo.

ii) Funcionalidad del sistema radical. Como resultado del anegamiento se reduce o inhibe el intercambio gaseoso entre las raíces y la atmósfera (Levitt, 1980). La baja concentración de oxígeno en las plantas limita la respiración aeróbica al mismo tiempo que favorece la fermentación anaeróbica (Lee *et al.*, 2014). También se genera un rápido aumento de la concentración de etileno, dióxido de carbono y otros gases (Setter y Waters, 2003) debido a la baja difusión que tienen en el agua (Grable, 1966). Como

consecuencia de la baja energía generada y del efecto de los gases sobre las hormonas, se producen cambios en la conformación del sistema radical tales como generación de aerénquima, crecimiento de raíces adventicias muy cerca de la superficie del suelo (Loreti *et al.*, 2016; Shaw *et al.*, 2013) y un cese en la elongación y muerte de las raíces (de San Celedonio *et al.*, 2017).

La funcionalidad del sistema radical en condiciones de anegamiento está mediada por la capacidad de formar aerénquima, la aparición de raíces adventicias y sostenimiento de la relación biomasa raíz- biomasa tallo (Bramley *et al.*, 2011; Malik *et al.*, 2002). Cultivos con estas capacidades intentan mantener la provisión de oxígeno a las raíces, la cual, además de depender de la capacidad de ingreso a la planta, depende de la difusión interna, de las pérdidas hacia afuera de las raíces y del consumo respiratorio (Voeselek y Bailey-Serres, 2015).

Las características presentadas en los ítems anteriores (i y ii) hacen hincapié en rasgos morfológicos y fisiológicos (tasa de fotosíntesis foliar, duración del área foliar verde, longitud radical, relación biomasa raíz – biomasa tallo, entre otras) estudiados como posibles atributos que le permiten a algunas especies vegetales tolerar con distinto grado al estrés por anegamiento. Sin embargo, no encontramos trabajos que relacionaron alguna característica considerada de tolerancia al anegamiento con el rendimiento en grano considerando sea el factor especie (trigo, cebada) o la variabilidad entre cultivares dentro de cada especie. Analizar la variabilidad genotípica posibilita avanzar sobre la adaptación a condiciones ambientales adversas para un estrés dado, en este caso anegamiento, constituye una estrategia para incrementar la eficiencia de los programas de mejoramiento (Aisawi *et al.*, 2015).

1.1.5 Impacto del anegamiento en la economía del N y la calidad comercial.

El anegamiento disminuye rápidamente la concentración de oxígeno del suelo (Trought y Drew, 1980a). Una de las consecuencias es que se modifica el estado de oxidación de los nutrientes del suelo, los cuales pasan de un estado oxidado a un estado reducido. Esta reducción de los nutrientes genera que no estén disponibles para ser absorbidos por las plantas. Es decir, el anegamiento disminuye la disponibilidad de los nutrientes del suelo, tal es el caso de los macronutrientes como el N, que pasó de nitrato a nitrito y luego a óxido nitroso, por medio del proceso de desnitrificación (Mariotti *et al.*, 1981). Cuando el anegamiento y, como consecuencia, la disminución de nutrientes se generó en estadios temprano de los cultivos, impactó sobre la cantidad total de N acumulado, llegando a limitar el crecimiento y la calidad de tejidos como las hojas (Huang *et al.*, 1995; Malik *et al.*, 2002). Algunos trabajos mostraron que anegamientos en la etapa inicial del cultivo también impactaron al final del ciclo, generando aumentos en la concentración de N diferentes órganos (Arduini y Orlandi y Ercoli y *et al.*, 2016; Masoni *et al.*, 2016; Robertson *et al.*, 2009). En dichos estudios, el incremento en la concentración de N en los granos estuvo fuertemente asociada al efecto de dilución del N ya que el anegamiento impactó negativamente en la producción de biomasa (Arduini y Orlandi y Ercoli y *et al.*, 2016; Masoni *et al.*, 2016). Cuando el anegamiento ocurrió en estadios más avanzados del cultivo, el impacto en el crecimiento y en el N total absorbido fue de menor magnitud en relación con anegamientos en estadios tempranos (Araki *et al.*, 2012; de San Celedonio *et al.*, 2022; Jiang *et al.*, 2008). Esto puede estar asociado a que *ca.* 80% del N se acumula en los órganos en antesis (Hirel *et al.*, 2007; Lazzari *et al.*, 2007), por lo cual anegamientos en estadios cercanos o posteriores a antesis pueden no modificar la absorción de N (aunque sí puede verse afectada la removilización de N entre los distintos órganos de la planta). Al mismo tiempo, el

anegamiento generó grandes caídas en el peso de los granos (de San Celedonio *et al.*, 2014b; Becheran *et al.*, 2022), lo cual generó un incremento en su concentración de N (Wollmer *et al.*, 2018). El impacto del anegamiento sobre la economía del N de los cultivos de trigo y cebada es un aspecto que merece ser profundizado.

1.1.6 Interacción entre ambiente y anegamiento: su impacto sobre el cultivo

La magnitud de la pérdida de rendimiento ante anegamientos depende de la condición ambiental (*e.g.* temperatura, déficit de presión de vapor –DPV–) a la que está expuesto el cultivo durante y luego del evento de estrés (Grassini *et al.*, 2007). Se determinó que eventos de anegamiento muy cortos (2-3 días) durante el período de llenado de grano en girasol impactaban negativamente sobre el rendimiento cuanto mayor era la demanda ambiental (Grassini *et al.*, 2007). En trigo y cebada, de San Celedonio *et al.* (2014b) identificaron que las pérdidas de rendimiento por anegamiento fueron mayores en condiciones de alta demanda ambiental y altas temperaturas (dadas por fechas de siembra tardías). Lo contrario se observó cuando el estrés fue acompañado por bajas temperaturas (Trought y Drew, 1982). Mientras que en pasturas se vio un mayor efecto del anegamiento cuando el mismo sucedió con altas temperaturas (Van't Woudt y Hagan, 1957). Por lo tanto, las condiciones ambientales durante el anegamiento modularon el impacto del estrés sobre variables asociadas a la generación de rendimiento en trigo y cebada. Un tema pendiente de análisis es comprender con un mayor grado de detalle qué rol juega la variabilidad genotípica al considerarse la interacción entre anegamiento y condición ambiente.

1.2 Objetivos e hipótesis de trabajo

El objetivo general de la presente tesis fue “Caracterizar los mecanismos ecofisiológicos asociados a la respuesta al anegamiento durante el período crítico (20 días previos a antesis) en trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L. ssp. *distichum*)”.

Los objetivos particulares son:

- (i) Analizar la respuesta del rendimiento a escala de planta y sus componentes numéricos frente a un evento de anegamiento durante los 20 días anteriores a antesis en diferentes cultivares de trigo y cebada creciendo en fechas de siembra temprana y tardía.
- (ii) Estudiar el rol de la tasa de crecimiento (cuantificada a escala de planta o de cultivo) como variable que define las variaciones en rendimiento por efecto cultivar o ambiente ante un anegamiento 20 días anteriores a antesis.
- (iii) Evaluar el impacto de un evento de anegamiento durante el periodo inmediatamente previo a antesis (periodo crítico) sobre el sistema radical y la economía del nitrógeno en plantas de trigo y cebada creciendo en estructura de cultivo.

Las hipótesis de trabajo planteadas son:

En relación con el objetivo particular (i):

- (1) Cultivares de trigo y cebada tienen diferentes niveles de susceptibilidad frente al anegamiento durante el periodo crítico evidenciado por sus diferencias en el rendimiento y sus componentes numéricos.
- (2) Cultivares de trigo y cebada intensifican sus diferencias en susceptibilidad al anegamiento cuando la fecha de siembra es más tardía (*i.e.* las temperaturas y el DPV después del anegamiento son mayores).

En relación con el objetivo particular (ii):

- (3) Cultivares de trigo o cebada clasificados como de menor susceptibilidad al estrés por anegamiento presentan mayor mantenimiento de su tasa de crecimiento al finalizar el evento de anegamiento, respecto de cultivares más susceptibles.

En relación con el objetivo particular (iii):

- (4) La pérdida de rendimiento por anegamiento se incrementa con una disminución en la relación biomasa radical: biomasa aérea.
- (5) El anegamiento durante los 20 días previos a antesis aumenta la concentración de N en los granos por efecto dilución (disminuye el peso de los granos – rendimiento-, pero no la cantidad total de N).

1.3 Estructura de la tesis

En la presente tesis doctoral se abarcaron aspectos relacionados con el anegamiento y su impacto en la generación de biomasa y rendimiento para diferentes cultivares de trigo y cebada. El fin fue encontrar variabilidad entre los cultivares en el grado de susceptibilidad al anegamiento y determinar qué mecanismo/s explican las respuestas diferenciales. Para poder hacerlo se realizaron dos grupos de ensayos, el primero en macetas (ejecutado en las campañas 2015/16 y 2016/17) y el segundo a escala de micro cultivo utilizando dos fechas de siembras: temprana y tardía (2017/18). Se diagramaron ensayos en macetas y en micro cultivos con objeto de lograr complementariedad en la estructura experimental y en los resultados a obtener (Kawaletz et al., 2014). Los ensayos en macetas posibilitan un mayor control en la imposición de los tratamientos, en particular sobre la salida de la condición anegada, y poseen un menor requerimientos de recursos (*e.g.* espacio). Así, los experimentos en maceta son valiosos por posibilitar una aproximación inicial al problema. Su desventaja radica en que presentan una escala limitada que no necesariamente refleja el

comportamiento de las especies a campo. Por el contrario, los ensayos a escala de cultivo brindan resultados más cercanos a las condiciones que exploran las especies a nivel productivo pero en escenarios en los que confluyen factores que pueden dificultar la interpretación de los resultados (*e.g.* tipo de suelo, incertidumbre en el comienzo y fin del evento de anegamiento). Los ensayos en micro cultivos constituyen una instancia intermedia. Las ventajas y desventajas de las diferentes aproximaciones (ensayo en macetas, ensayos en micro cultivos, ensayos a campo) y el acotado grado de conocimiento sobre el efecto del anegamiento sobre el rendimiento de trigo y cebada determinaron que en la presente tesis se utilizara a los ensayos en maceta y en micro cultivos como base experimental.

La tesis se estructura en 5 (cinco) capítulos. En el presente Capítulo 1 (Introducción General) se describen los antecedentes en la temática de la tesis y cuáles son los principales vacíos de conocimiento. A los Capítulos 2, 3 y 4 se los organizó de forma tal de que cada uno de ellos cuenta con una breve introducción, la cual complementa lo descrito en el Capítulo 1. A su vez, cada capítulo cuenta con la descripción detallada de los materiales y métodos utilizados para resolver las hipótesis planteadas. En el Capítulo 2 se describen la respuesta al rendimiento y sus componentes numéricos, así como los mecanismos que explican dicha respuesta analizado a escala de planta, de 6 (seis) cultivares de trigo pan y 6 (seis) cultivares de cebada cervecera. En el Capítulo 3 se ejecutó un análisis similar al capítulo anterior, pero se agrega un salto de escala en el estudio, utilizando ensayos en estructura de micro cultivo y evaluando variables ecofisiológicas (*e.g.* radiación interceptada, EUR). En el último Capítulo de resultados se analiza cómo el anegamiento afectó el crecimiento de las raíces y la absorción de N –el principal nutriente que absorben las raíces–, y las relaciones entre ambas variables mencionadas y el rendimiento. Finalmente, en el Capítulo 5 se presenta

la discusión general en base a los resultados más relevantes de la tesis, se contrastan las hipótesis planteadas y se detallan algunas ideas de investigación que podrían abordarse a partir de los resultados de esta tesis.

La tasa de crecimiento post-anegamiento y la variabilidad genotípica condicionan la respuesta del rendimiento al anegamiento en trigo y cebada

La tasa de crecimiento post-anegamiento y la variabilidad genotípica condicionan la respuesta del rendimiento al anegamiento en trigo y cebada

2.1 Introducción

El rendimiento de los cultivos de trigo y cebada se define por una serie de etapas y procesos que se desarrollan desde la siembra hasta la madurez. Hay un periodo acotado donde la ocurrencia de un estrés provoca las mayores pérdidas de rendimiento (periodo crítico). Tanto en trigo como en cebada se determinó como periodo crítico para la definición del rendimiento bajo anegamiento a los 20 días previos a la antesis (de San Celedonio *et al.*, 2014b), en coincidencia con el periodo crítico definido para rendimiento potencial.

El rendimiento de trigo y cebada puede ser entendido como el producto entre el número de granos logrados y el peso de los granos. Ante una condición de estrés, las pérdidas de rendimiento están más explicadas por la caída en el número de los granos que en el peso de los mismos (Arisnabarreta y Miralles, 2008; Fischer, 1975). En el contexto de la presente tesis, se entiende por estrés a cualquier factor ambiental que reduce la tasa de algún proceso fisiológico por debajo del máximo que puede lograr (Lambers *et al.*, 2008).

La tasa de crecimiento del cultivo (o por planta) durante el periodo crítico es una variable que explica los cambios en el número de granos logrados. En trigo y cebada, la relación teórica entre el número de granos logrados y la tasa de crecimiento por planta en el periodo crítico se describe como una relación lineal, positiva y con ordenada al origen de valor cero. Algunos autores asociaron indirectamente la tasa de crecimiento del cultivo de trigo durante el periodo crítico con el número de granos por medio de la tasa de crecimiento de la espiga (Fischer, 1985; Lázaro *et al.*, 2010) o el peso seco de

las mismas a antesis (Abbate *et al.*, 1997). En cebada, Arisnabarreta y Miralles (2008) demostraron una asociación lineal y positiva entre el número de granos y la tasa de crecimiento del cultivo 30 días previos a espigazón. En otros cultivos, como maíz, la tasa de crecimiento por planta en el periodo crítico ha sido un atributo muy estudiado y se la relaciona con el número de granos a través de una función asintótica (Andrade *et al.*, 1999; Vega *et al.*, 2001). En maíz se demostró que las condiciones ambientales durante el período crítico (ya sea por cambios en la densidad de plantas, recursos, etc.) modifican la tasa de crecimiento y como consecuencia de ello el número de granos logrado (Andrade *et al.*, 2002). Esta relación ha sido ampliamente estudiada en maíz y constituye un aspecto clave en la comprensión de la fisiología de la generación del rendimiento en el cultivo. Por el contrario, la relación entre la tasa de crecimiento por planta o del cultivo y el número de granos está escasamente documentada para trigo y cebada tanto en condiciones potenciales como bajo condiciones de estreses abióticos tales como anegamiento. El sostenimiento de la tasa de crecimiento (de la planta o de la espiga) dependerá de cuan funcionales se mantengan las hojas (Lázaro *et al.*, 2010). El sostenimiento de verdor de las hojas es fuertemente influenciado por las condiciones ambientales y poco variable en función del genotipo (Royo *et al.*, 2004).

El impacto del estrés por anegamiento sobre el rendimiento se encuentra condicionada por la variabilidad genotípica, donde algunos cultivares presentan más tolerancia que otros al estrés. En algunos estudios, se encontraron cultivares que tienen un buen comportamiento frente al anegamiento en estadios tempranos y que en etapas tardías no mantienen una buena respuesta (Sundgren *et al.*, 2018). Esto se debe a que no necesariamente un mecanismo de tolerancia al anegamiento evaluado en estados tempranos del ciclo del cultivo (o en un órgano en particular) implica una mayor tolerancia al anegamiento expresado en el rendimiento (Setter y Waters, 2003). Por

ejemplo, se encontró que el anegamiento durante la etapa previa a la antesis generó una aceleración en la senescencia durante el llenado de granos, acompañada de disminuciones en la tasa de fotosíntesis de la hoja bandera (Hossain *et al.*, 2011). Sin embargo, cultivares con mayor capacidad de mantener el área foliar verde en condiciones de anegamiento no siempre lograron los mayores rendimientos (Setter *et al.*, 1999). Como consecuencia de ello, hay autores que plantean que la relación entre rendimiento y algún atributo fisiológico de tolerancia evaluado en estados ontogénicos tempranos es producto del azar y no de los rasgos estudiados (Setter y Waters, 2003). Cobra así importancia evaluar atributos fisiológicos de respuesta al anegamiento durante el periodo crítico de definición del rendimiento.

Las condiciones ambientales imperantes durante el evento de anegamiento son un factor adicional que modula la respuesta de los cultivos al anegamiento. En trigo y cebada, de San Celedonio *et al.* (2014b) identificaron que las pérdidas de rendimiento por anegamiento fueron mayores en fechas de siembra tardías (asociadas con condiciones de alta demanda ambiental). Es decir que el impacto del anegamiento sobre variables asociadas a la generación de rendimiento en trigo y cebada estará supeditado a la condición ambiental.

El objetivo general de trabajo en el marco de este capítulo de la tesis fue analizar la respuesta del rendimiento y sus componentes numéricos a un evento de anegamiento durante los 20 días anteriores a antesis en diferentes cultivares de trigo y cebada creciendo en fechas de siembra temprana y tardía. Para llevar adelante el objetivo propuesto se trabajó a escala de planta individual.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 *Condiciones generales*

Se realizó un ensayo en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34°35'S, 58°29'O) en los años 2015 y 2016. El experimento se llevó a cabo en macetas de 10 L al aire libre. El relleno de las macetas fue una mezcla 3 a 1 de arena y tierra fértil, con el objetivo de lograr un rápido drenaje una vez retirado el tratamiento de anegamiento. Se sembraron 12 semillas por maceta y, luego de 10 días de emergidas las plántulas, se realizó un raleo obteniendo una densidad final de 6 plantas por maceta. En cada maceta se fertilizó con 1,3 g de Nitrofull® (fertilizante con macro y micronutrientes, 12-5-15+2Mg+8S+micronutrientes) y 1 g de urea, particionado en dos veces (al inicio del macollaje y al inicio del periodo crítico). El ensayo se mantuvo libre de plagas y enfermedades por medio de controles químicos y, a su vez, se realizó remoción manual de malezas.

2.2.2 *Diseño experimental y tratamientos*

El ensayo se realizó en base a un diseño completamente aleatorizado, con 4 repeticiones por tratamiento (480 unidades experimentales, donde cada maceta fue una unidad experimental). Los tratamientos consistieron en la combinación de tres factores: (i) fecha de siembra, (ii) genotipos, y (iii) condición de anegamiento (anegado o control). Las fechas de siembras fueron: 07 de junio del 2016 (fecha de siembra temprana, E1) y 15 de agosto del 2015 (fecha de siembra tardía, E2). Para el factor genotipo se utilizaron 6 cultivares de cebada de dos hileras (Andreia, Explorer, Scarlett, Scrabble, Shakira y Traveler) y 6 cultivares de trigo pan (ACA 602, Baguette 13, Buck Saeta, DM Arex, Klein Guerrero y SY100). Las abreviaturas de los cultivares a utilizar

a lo largo del capítulo se presentan en el Cuadro 2.1. En la elección de los cultivares se consideró como importante que la duración del ciclo ontogénico sea similar para los días hasta antesis y madurez y que fueran cultivares modernos con alto potencial de rendimiento de acuerdo a la Red de Ensayos de Trigo local (disponible en RET, 2020).

Cuadro 2.1. Nombres completos y abreviados de los cultivares de trigo y cebada utilizados en los experimentos.

Especie	Nombre del cultivar	Nombre abreviado
Trigo	ACA 602	TR-AC
	Baguette 13	TR-BG
	Buck Saeta	TR-BS
	Don Mario Arex	TR-DM
	Klein Guerrero	TR-KG
	SY 100	TR-SY
Cebada	Andreia	CB-AN
	Explorer	CB-EX
	Scarlett	CB-SA
	Scrabble	CB-SC
	Shakira	CB-SH
	Traveler	CB-TL

Los tratamientos de anegamiento se impusieron desde los estadios de hoja bandera expandida para trigo y faltando expandir una hoja en cebada y hasta antesis en ambas especies (coincidente con el periodo crítico). Para lograr el tratamiento de anegamiento se recubrió las macetas con una bolsa de polietileno con el fin de obstruir los orificios de drenaje. Posteriormente se agregó agua suficiente para lograr obtener un pelo de agua de 1-2 cm por sobre la superficie. El anegamiento finalizó en antesis (Z6.5) para ambos cultivos, identificado cuando el 50% de la población de espigas se encontró en dicho estado ontogénico. En trigo la antesis se identificó a partir de la visualización de las anteras por fuera del antecio floral de las espiguillas y en cebada dicho estado fenológico se identificó cuando las aristas de la espiga salieron por sobre la vaina de la hoja bandera (4-5 cm aproximadamente) (Fernández Gómez y Wilson, 2012). Durante el resto del ciclo del cultivo en las macetas anegadas y en la totalidad

del ciclo en los controles, el contenido de agua se mantuvo a capacidad de campo mediante riegos sucesivos. Los datos de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_i), temperatura y humedad relativa se registraron con una frecuencia horaria mediante una central meteorológica (Davis Vantage Pro2, California, EEUU) ubicada en el lugar del ensayo. Se realizó el cálculo de déficit de presión de vapor (DPV) basado en la fórmula planteada por Clausius – Clapeyron:

$$DPV_i = es_i - ea_i \quad (\text{Ecuación 2.1})$$

$$es_i = e^{(19,0177 - (5327 * ((Tm_i + 273)^{-1}))} \quad (\text{Ecuación 2.2})$$

$$ea_i = es_i * HR_i * 100^{-1} \quad (\text{Ecuación 2.3})$$

donde DPV_i es el déficit de presión de vapor en el día i (kPa), es_i es la presión de vapor en saturación, ea_i es la presión de vapor actual del aire, e es el número natural, Tm_i es la temperatura media diaria (°C) y HR_i es la humedad relativa media diaria (%).

2.2.3 Mediciones y cálculos

Se realizaron mediciones de la fenología del cultivo basándose en la escala decimal desarrollada por Zadoks *et al.* (1974). Los estadios medidos fueron emergencia (Z11), aparición de la punta de la hoja bandera en cebada (Z37) y de la hoja bandera (Z39) completamente expandida en trigo (eventos que tienen lugar aproximadamente 20 días previos a antesis), antesis (Z65) y madurez (Z90). Se realizaron muestreos de biomasa aérea en tres momentos fenológicos. El primer muestreo se realizó el día en el que se impuso el anegamiento (*i.e.*, en hoja bandera expandida para trigo y aparición de punta de hoja bandera en cebada). El segundo muestreo se realizó el día en el que se removió el tratamiento de anegamiento (*i.e.*, antesis de ambos cultivos). El tercer muestreo se realizó en madurez. Se muestreó la biomasa aérea de 4 macetas por tratamiento en cada momento y se registró la fecha del muestreo.

En los muestreos correspondientes al inicio y fin del tratamiento se separaron las hojas que permanecían verdes en las plantas y se les midió su superficie mediante un área-foliómetro (Li-Cor 3100), para luego calcular el área foliar verde por planta (AF_v, en cm² pl⁻¹). En antesis, se tomaron muestras de 3 espigas por unidad experimental muestreada y se contabilizó el número de flores fértiles por espiga (una flor se contó como fértil cuando sus estilos se curvaron y sus estigmas se estiraron marcadamente Waddington *et al.*, 1983). Luego, la totalidad de la biomasa aérea cosechada en cada muestreo se secó en una estufa a 60°C durante 72 h, y se obtuvo el peso seco de la biomasa manteniendo la individualidad de las macetas. La biomasa aérea por planta fue calculada como el promedio de la biomasa aérea de la totalidad de las plantas de la maceta (6 plantas en todos los casos y muestreos ya que en ningún caso se registró mortandad de plantas).

Las espigas de madurez, luego de ser pesadas, fueron contadas y trilladas. Posteriormente, los granos fueron pesados luego de pasar nuevamente por estufa. Se tomaron sub-muestras de 200 granos en cada muestra y se pesaron para calcular el peso promedio por grano. El número de granos por planta se obtuvo de la relación entre el rendimiento y el peso promedio por grano. El número de granos por espiga fue calculado a partir de la relación entre el número de granos y el número de espigas por planta. El porcentaje de cuaje fue calculado a partir de la relación entre el número de granos por espiga en madurez y el número de flores fértiles en antesis.

La tasa de crecimiento por planta (TCP, g pl⁻¹ d⁻¹) entre dos estadios fenológicos se calculó como el cociente entre la diferencia en biomasa aérea y el número de días entre esos dos estadios:

$$TCP_{ij(t,t-1)} = \frac{BA_{ij(t)} - BA_{ij(t-1)}}{DDE_{(t)} - DDE_{(t-1)}} \quad (\text{Ecuación 2.4})$$

donde $TCP_{ij(t,t-1)}$ es la tasa de crecimiento por planta del cultivar i en la fecha de siembra j para el periodo entre t y $t-1$, BA es la biomasa aérea por planta en el estado t o $t-1$ y DDE son los días desde emergencia hasta el estado t o $t-1$.

Para analizar el efecto del anegamiento, independientemente de las otras fuentes de variación, se calculó el rendimiento relativo (adimensional) de la condición anegada respecto al control sin anegar de la siguiente manera:

$$RR_{ij} = \frac{R_{ijAn}}{R_{ijCt}} \quad (\text{Ecuación 2.5})$$

donde RR_{ij} es el rendimiento relativo para el cultivar i en la fecha de siembra j , R_{ijAn} es el rendimiento de la condición anegada para el cultivar i en la fecha de siembra j , y R_{ijCt} es el rendimiento de la condición control para el mismo cultivar i en la misma fecha de siembra j . El valor relativo de la condición anegada respecto al control para el número de granos, el peso promedio de los granos, el número de espigas por planta y el número de granos por espiga fue calculado utilizando similar procedimiento que el explicado para rendimiento.

Se realizaron mediciones de verdor de hoja (SPAD-502 Konica Minolta) y de fluorescencia, Fv/Fm (OS-30 Chlorophyll Fluorometer Opti-Sciences), para conocer el estado de salud del fotosistema II. Las mediciones se hicieron en la hoja bandera de trigo y en la hoja previa a la hoja bandera en cebada (la hoja bandera en cebada es de un tamaño reducido e imposibilita efectuar adecuadas mediciones de SPAD y fluorescencia). La frecuencia de las mediciones fue de 2 veces por semana (3-4 días) a partir del día en que se impuso el anegamiento y hasta llegar a madurez fisiológica.

Para el experimento sembrado en el 2016 se midió cada 3-4 días el área foliar verde (AF_v) en la totalidad de las hojas del vástago principal. Para ello se tomó la medida de ancho y largo de cada una de las hojas del vástago principal. El área verde de cada hoja (cm²) fue calculado como el producto de dichas variables entre sí afectado por

el coeficiente 0,835 (Miralles y Slafer, 1991). La medición de AF_v no se realizó en el experimento sembrado en el 2015.

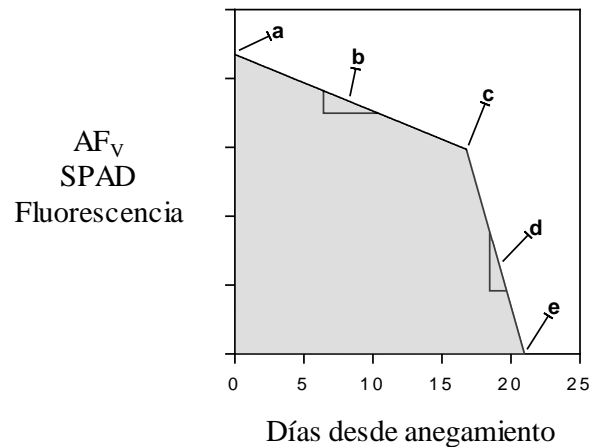


Figura 2.1. Representación esquemática de la función bi-lineal ajustada para la dinámica de área foliar verde (AF_v) relativa al valor inicial, SPAD y fluorescencia en función de los días desde el comienzo del tratamiento de anegamiento. Se señalan la ordenada al origen (a), la primera pendiente (b), el día en el que cambia la pendiente (c), la segunda pendiente (d), el día en que la variable medida fue cero (e) y el área bajo la curva (área sombreada; no considerada en el análisis de fluorescencia).

La dinámica de AF_v por hoja se analizó considerando el valor relativo de AF_v de cada hoja respecto a su valor inicial (*i.e.* máximo valor), y se consideró su evolución en función de los días desde el inicio del tratamiento de anegamiento utilizando una función bi-lineal:

$$y = a + b * x \text{ (si } x \leq c) + b * c \text{ (} x \geq c) + d * (x - c) \text{ (si } x > c) \text{ (Ecuación 2.6)}$$

donde: y es el valor de AF_v relativa respecto al máximo (%), a es el valor de AF_v relativa al inicio del tratamiento de anegamiento, b representa la primera tasa de pérdida de AF_v (% d⁻¹), c es el día en el que se modificó el valor de la tasa de pérdida, d es la segunda tasa de pérdida de AF_v (% d⁻¹), y x son los días desde la imposición del tratamiento de anegamiento. A su vez, se calculó el día en el que el AF_v fue igual a cero. La duración del área foliar verde (Thorne, 1962) (Fig. 2.1) fue calculada como la integral de la función del área bajo la curva utilizando el programa GraphPad Prisma (Motulsky y Christopoulos, 2003), el cual realiza el cálculo a través de la regla del

trapecio (i.e. cálculo del área de trapecios sucesivos para cada par de puntos adyacentes que definen la curva).

El análisis de la dinámica del verdor SPAD y fluorescencia también se realizó utilizando una función bi-lineal, análoga a la utilizada para AF_v. Producto de dichos ajustes se obtuvieron 6 parámetros con interés biológico para SPAD: ordenada al origen (valor inicial de SPAD), tasa inicial de pérdida de SPAD I (SPAD d⁻¹), el día en el que cambia la magnitud de la pendiente (en días desde inicio del anegamiento), una segunda tasa de pérdida de SPAD II (SPAD d⁻¹), el día en el cual la variable medida en el eje de las abscisas fue igual a cero y la integral de la función (área bajo la curva) (Fig. 2.1). Del análisis de la dinámica de fluorescencia se obtuvieron 5 parámetros con interés biológico: ordenada al origen (F_v/F_m inicial), tasa inicial de pérdida de fluorescencia I (Tasa F_v/F_m I, d⁻¹), el día en el que cambia la magnitud de la pendiente (en días desde inicio del anegamiento), una segunda tasa de pérdida de fluorescencia II (Tasa F_v/F_m II, d⁻¹) y el día en el cual la variable medida en el eje de las abscisas fue igual a cero (Fig. 2.1).

2.2.4 Análisis estadístico

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos de anegamiento, cultivares y fechas de siembra, así también como sus interacciones fueron evaluados con un análisis de la varianza (ANVA) de tres vías (InfoStat, Di Rienzo *et al.*, 2010). Las diferencias entre las medias se basaron en la prueba de medias de Tukey con un nivel de significancia de 0,05. Se utilizaron regresiones lineales y curvi-lineales para realizar asociaciones entre diferentes variables utilizando el programa GraphPad Prisma (Motulsky y Christopoulos, 2003).

2.3 Resultados

2.3.1 *Fenología y condiciones meteorológicas*

La duración de la etapa emergencia – antesis se modificó entre los cultivares de trigo y cebada de manera diferencial por el cambio en la fecha de siembra (Cuadros 2.2 y 2.3). La antesis en las plantas control de trigo tuvo lugar 107 días desde emergencia en E1 y 75 días en E2, mientras que para cebada fue a los 97 días y 72 días para E1 y E2 respectivamente. Las diferencias en la fecha de antesis entre cultivares dentro de cada especie fueron mayores en E1 que en E2. En E1 TR-SY y TR-KG alcanzaron antesis 14 días más tarde comparado con los demás cultivares de trigo. A su vez, entre los cultivares de cebada, CB-SA tardó 6 días más en lograr la antesis comparado con los 5 cultivares restantes. En E2 las diferencias en la fecha de antesis entre los cultivares fueron de 6 días en trigo y 4 días en cebada. El anegamiento fue impuesto durante 18 ± 3 días previos a antesis en E1 y 17 ± 2 días en E2, y no modificó la fecha de antesis (Cuadros 2.2 y 2.3). El periodo entre antesis y madurez duró 36 días en E1 y 27 días en E2 para trigo, y 37 días en E1 y 24 días en E2 para cebada; sin presentar diferencias importantes por el anegamiento.

El largo total del ciclo de los distintos cultivares de trigo y cebada se modificó significativamente por el cambio en la fecha de siembra (Cuadros 2.2 y 2.3). En ambas especies, la totalidad de los cultivares presentaron una menor duración del ciclo en la fecha tardía. En promedio, los cultivares de trigo presentaron un ciclo 42 días más corto en E2 con respecto a E1. Mientras que el ciclo en los cultivares de cebada se acortó en promedio 39 días entre E2 y E1. A su vez, se encontraron diferencias entre los cultivares de cada especie y en cada fecha de siembra para la duración total del ciclo. La mayor diferencia en la duración de ciclo entre cultivares de trigo fue de 10 días, tanto en E1 como en E2 (Cuadro 2.2). En E1 el cultivar que presentó menor duración fue TR-BG

(sin diferencias significativas con TR-AC, TR-BS, TR-DM, TR-SY) y el de mayor TR-KG, mientras que para E2 TR-BS y TR-SY fueron los cultivares que presentaron menor y mayor duración respectivamente. Entre los cultivares de cebada las diferencias en duración del ciclo fueron menores a las registradas en trigo. La mayor diferencia en duración de ciclo entre los cultivares de cebada fue de 8 días en E1 y de 5 días para E2 (Cuadro 2.3). A su vez, en la fecha temprana, se acortó el ciclo debido al anegamiento tanto en trigo como en cebada (Cuadro 2.2 y 2.3; 3 días para trigo y 2 en cebada).

Las variables climáticas (temperatura media, DPV y RFAi) mostraron diferencias entre ambos experimentos (E1 y E2) (Fig. 2.2). El experimento sembrado temprano, E1, presentó menor temperatura media y menor DPV tanto durante el evento de anegamiento (temperatura: 15,0°C y DPV: 0,51 kPa) como después de removido el estrés (temperatura: 17,4°C y DPV: 0,57 kPa) que la fecha de siembra tardía E2 (temperatura y DPV durante el anegamiento: 18,5°C y 0,68 kPa; después del anegamiento: 20,0 °C y 0,79 kPa) (Fig. 2.2). La RFAi acumulada durante la totalidad del ciclo fue de 773 MJ m⁻² en E1 y 839 MJ m⁻² en E2 (Fig. 2.2).

Cuadro 2.2. Duración en días de las etapas emergencia – antesis (EM-ANT) y emergencia – madurez (EM-MAD) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	EM – ANT (días)	EM – MAD (días)	
E1	TR-AC	Ct	106	142	
		An	106	139	
	TR-BG	Ct	111	144	
		An	111	136	
	TR-BS	Ct	100	142	
		An	100	139	
	TR-DM	Ct	98	143	
		An	98	146	
	TR-KG	Ct	121	153	
		An	121	146	
	TR-SY	Ct	113	145	
		An	113	143	
	E2	TR-AC	Ct	86	102
			An	86	102
TR-BG		Ct	86	104	
		An	86	103	
TR-BS		Ct	75	97	
		An	75	97	
TR-DM		Ct	76	99	
		An	76	99	
TR-KG		Ct	85	102	
		An	86	102	
TR-SY		Ct	86	107	
		An	86	107	
F				(1)***	(1)***
C				(1)***+	(3)***
A			ns	(1)*	
F*C			(2)***	(5)***	
F*A			ns	(2)*	
C*A			ns	ns	
F*C*A			ns	ns	

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 2.3. Duración en días de las etapas emergencia – antesis (EM-ANT) y emergencia – madurez (EM-MAD) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado; factor A) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	EM – ANT (días)	EM – MAD (días)	
E1	CB-AN	Ct	102	135	
		An	103	134	
	CB-EX	Ct	96	132	
		An	96	128	
	CB-SA	Ct	104	135	
		An	105	132	
	CB-SC	Ct	105	139	
		An	105	132	
	CB-SH	Ct	97	135	
		An	97	136	
	CB-TL	Ct	99	137	
		An	99	138	
	E2	CB-AN	Ct	82	94
			An	81	93
CB-EX		Ct	72	95	
		An	72	95	
CB-SA		Ct	80	96	
		An	81	96	
CB-SC		Ct	81	98	
		An	81	98	
CB-SH		Ct	79	96	
		An	79	96	
CB-TL		Ct	79	96	
		An	78	96	
F			(1)***	(1)***	
C			(1)*** ⁺	(3)***	
A		ns	(1)*		
F*C		(1)***	(4)***		
F*A		ns	(2)*		
C*A		ns	ns		
F*C*A		ns	ns		

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

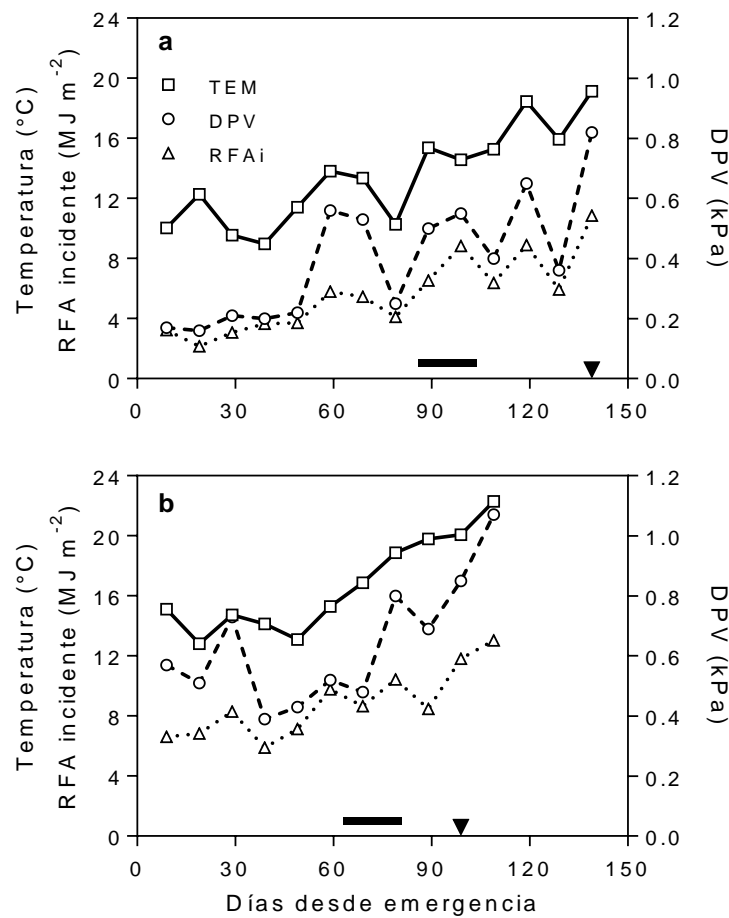


Figura 2.2. Temperatura media (TEM), radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi) y déficit de presión de vapor (DPV) durante el ciclo del cultivo en E1 (a; fecha de siembra temprana) y E2 (b; fecha de siembra tardía). Cada punto representa la media de 10 días consecutivos. Las barras negras horizontales indican el momento cuando se realizó el anegamiento. El triángulo invertido sobre el eje x marca el día de madurez fisiológica (promedio para todos los cultivares).

2.3.2 Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad inter-específica

El anegamiento impactó negativamente sobre el rendimiento en trigo y cebada (Cuadro 2.4 y 2.5). Dicho efecto se generó por mermas en prácticamente todos sus componentes numéricos (número y peso de los granos, número de espigas por planta y número de granos por espigas), con excepción del número de espigas por planta en trigo (Cuadros 2.4-2.5; Fig. 2.3). Las mermas producidas por el anegamiento sobre el rendimiento y sus componentes numéricos fueron mayores en trigo que en cebada (Fig.

2.3). El rango de rendimientos explorado en trigo a lo largo de los ensayos fue de 0,18 g pl^{-1} a 6,35 g pl^{-1} . Para dicha especie, el rendimiento promedio fue de 3,75 g pl^{-1} para la situación control y 0,89 g pl^{-1} para la situación anegada (-76% respecto al control) (Fig. 2.3a). El rendimiento promedio en cebada fue de 4,70 g pl^{-1} para la condición control y 2,40 g pl^{-1} con anegamiento, representando una disminución del 49% (Fig. 2.3a).

El número de granos por planta presentó, por efecto del anegamiento, caídas del 43% para trigo y 25% en cebada (Fig. 2.3b). Las mermas en el peso de los granos en ambas especies fueron mayores que las encontradas para el número de granos, con caídas del 58% en trigo y 34% en cebada (Fig. 2.3c). Los sub-componentes que forman al número de granos por planta presentaron diferentes respuestas al anegamiento según la especie (Cuadro 2.4 y 2.5). Para trigo se observó que las mayores caídas fueron en el número de granos por espiga (-41%) y no en el número de espigas por plantas (-4%). En cebada ambos sub-componentes sufrieron similar impacto por efecto del anegamiento, con disminuciones del 14% en el número de espigas por planta y del 13% en el número de granos por espiga (Fig. 2.3d, 2.3e).

Cuadro 2.4. Rendimiento (RTO), número de granos por planta (NG), número de espigas por planta (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	RTO (g pl ⁻¹)	NG (gr pl ⁻¹)	NE (esp pl ⁻¹)	NGE (gr esp ⁻¹)	PG (mg)	
E1	TR-AC	Ct	3,55	104	2,79	37,8	34,3	
		An	1,72	77	2,79	27,2	21,1	
	TR-BG	Ct	3,96	121	3,09	39,6	32,8	
		An	0,92	56	2,92	19,2	16,3	
	TR-BS	Ct	3,60	117	3,08	37,8	31,1	
		An	1,15	57	2,75	20,3	19,2	
	TR-DM	Ct	3,96	102	3,42	29,8	39,0	
		An	1,78	62	3,09	20,5	28,4	
	TR-KG	Ct	3,17	110	2,67	41,6	29,0	
		An	0,86	67	2,79	24,4	13,0	
	TR-SY	Ct	4,40	138	3,08	45,0	31,9	
		An	1,45	73	2,96	25,1	19,9	
	E2	TR-AC	Ct	3,49	118	2,75	42,8	30,0
			An	0,57	95	2,67	35,5	6,3
TR-BG		Ct	3,91	128	3,21	40,1	30,6	
		An	0,63	76	3,21	23,8	8,2	
TR-BS		Ct	3,94	143	3,46	41,6	27,7	
		An	0,36	61	3,17	19,2	6,2	
TR-DM		Ct	3,85	111	3,33	33,4	35,0	
		An	0,51	75	3,54	21,1	7,0	
TR-KG		Ct	3,09	108	2,46	43,7	29,1	
		An	0,37	67	2,67	25,3	5,5	
TR-SY		Ct	4,03	136	3,04	45,3	29,9	
		An	0,39	53	2,39	22,7	7,4	
F				(0,17)***	(5,55)*	ns	(1,52)**	(1,16)***
C				(0,43)*** +	ns	(0,40)***	(3,87)***	(2,94)***
A			(0,17)***	(5,55)***	ns	(1,52)***	(1,16)***	
F*C			ns	(23,0)*	ns	ns	(4,80)***	
F*A			(0,32)***	ns	ns	ns	(2,16)***	
C*A			(0,71)*	(23,0)***	ns	(6,31)***	ns	
F*C*A			ns	ns	ns	ns	ns	

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 2.5. Rendimiento (RTO), número de granos por planta (NGP), número de espigas por planta (NEP), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	RTO (g pl ⁻¹)	NGP (gr pl ⁻¹)	NEP (esp pl ⁻¹)	NGE (gr esp ⁻¹)	PG (mg)	
E1	CB-AN	Ct	4,75	105	5,13	20,5	45,5	
		An	3,14	92	4,54	20,2	34,3	
	CB-EX	Ct	5,49	118	5,13	23,0	46,9	
		An	2,97	82	4,00	20,7	36,1	
	CB-SA	Ct	4,36	104	4,46	23,5	42,1	
		An	2,68	81	3,92	20,6	33,6	
	CB-SC	Ct	5,16	114	5,17	22,1	45,8	
		An	3,05	85	4,25	20,2	35,7	
	CB-SH	Ct	5,02	107	5,17	20,8	47,0	
		An	3,06	76	4,54	16,7	40,1	
	CB-TL	Ct	5,49	112	5,42	20,8	49,1	
		An	4,58	105	5,50	19,2	43,7	
	E2	CB-AN	Ct	4,52	109	5,08	21,4	41,6
			An	1,58	88	4,71	18,7	18,4
CB-EX		Ct	4,66	106	4,79	22,1	44,4	
		An	1,60	72	4,08	17,6	22,6	
CB-SA		Ct	3,90	105	4,83	21,7	37,3	
		An	1,07	63	3,46	18,1	16,8	
CB-SC		Ct	4,25	106	5,50	19,3	40,4	
		An	0,98	65	4,04	16,0	15,5	
CB-SH		Ct	4,44	103	4,96	20,8	43,4	
		An	2,09	78	4,58	17,1	26,7	
CB-TL		Ct	4,35	100	4,58	21,8	44,2	
		An	2,04	77	4,13	18,6	26,9	
F				(0,20)***	(5,24)***	ns	(0,68)***	(1,08)***
C				(0,52)***+	ns	(0,62)**	(1,72)**	(2,75)***
A			(0,20)***	(5,24)***	(0,36)***	(0,68)***	(1,08)***	
F*C			(0,84)*	ns	ns	(2,81)**	ns	
F*A			(0,38)***	ns	ns	ns	(2,02)***	
C*A			(0,84)*	ns	ns	ns	(4,49)**	
F*C*A			ns	ns	ns	ns	ns	

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

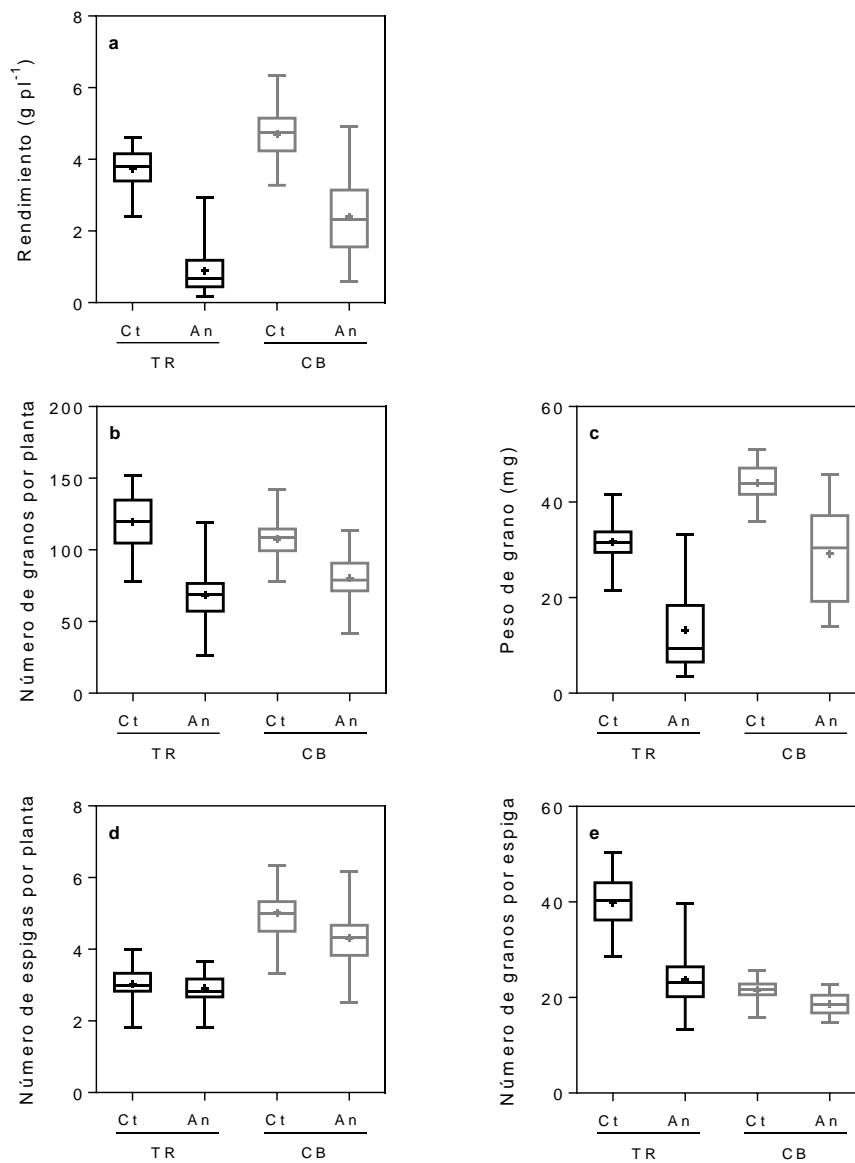


Figura 2.3. Cajas y bigotes indicando los valores máximos y mínimos, la media (cruz), la mediana (línea horizontal dentro de la caja) para el rendimiento por planta (a), número de granos por planta (b), peso de grano (c), número de espigas por planta (d) y número de granos por espiga (e) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y anegamiento (An).

2.3.3 *Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad intra-específica*

Dentro de cada especie, el efecto del anegamiento sobre el rendimiento y los componentes numéricos fue modulado por el comportamiento de los cultivares (Cuadro 2.4 y 2.5). Se encontraron en trigo diferencias significativas por efecto cultivar en la condición control, donde TR-SY, TR-BG y TR-DM (promedio las fechas de siembra)

rindieron 4,02 g pl⁻¹ y superaron en rendimiento a TR-KG (3,13 g pl⁻¹) (Cuadro 2.4). Sin embargo, los cultivares de trigo no presentaron entre sí diferencias significativas en rendimiento para los tratamientos de anegamiento, con un rendimiento promedio de 0,89 g pl⁻¹ (Cuadro 2.4). No obstante, ante el evento de anegamiento, 2 de los 6 cultivares de trigo estudiados (TR-AC y TR-DM) tendieron a ser los que presentaron menor susceptibilidad al anegamiento (en el contexto de la presente tesis se utiliza el término susceptibilidad como la pérdida relativa del rendimiento de cada cultivar por efecto del anegamiento respecto a la condición control). Los valores relativos de rendimiento en estos cultivares fueron del 45% en TR-AC y del 48% en TR-DM respecto a sus controles en E1, mientras que para los restantes cultivares promedió un 29%. En E2 las diferencias entre cultivares se minimizaron, pero 2 cultivares (TR-BS y TR-SY) se caracterizaron por su mayor susceptibilidad, alcanzando con el anegamiento rendimientos del 9 y 10% respecto a los tratamientos controles, mientras que en los restantes cultivares fue en promedio del 14% (Cuadro 2.4).

Las diferencias significativas para el rendimiento entre cultivares de cebada se observaron tanto para la condición control como para la anegada (Cuadro 2.5). Para la condición control CB-EX (5,07 g pl⁻¹) rindió significativamente más que CB-SA (4,13 g pl⁻¹), mientras que los restantes cultivares presentaron un rendimiento intermedio respecto a los mencionados materiales de cebada y sin diferencias entre sí para el conjunto de E1 y E2. En las condiciones bajo anegamiento, CB-TL (3,31 g pl⁻¹) superó significativamente en rendimiento a CB-AN, CB-EX, CB-SC y CB-SA (promedio de 2,13 g pl⁻¹) pero no a CB-SH (2,58 g pl⁻¹) (Cuadro 2.5). Por consiguiente, en cebada 2 de los 6 cultivares analizados (CB-TL y CB-SH) se caracterizaron por presentar menor susceptibilidad al anegamiento que los restantes cultivares, con rendimientos bajo

anegamiento que fueron un 60% respecto al control (promedio de E1 y E2), mientras que para los otros cultivares fue de un 45%.

El número de granos por planta fue diferente entre los cultivares de trigo y, a su vez, fue modificado por el anegamiento ($p < 0,001$) y la fecha de siembra ($p < 0,05$) (Cuadro 2.4). Para la condición control solo se encontraron diferencias significativas en el número de granos por planta entre los cultivares TR-SY y TR-BS (ca. 134 granos pl^{-1} en promedio) y TR-DM (107 granos pl^{-1}). Con anegamiento se destacó TR-AC (86 granos pl^{-1}) como el cultivar con mayor número de granos y sin diferencias significativas con TR-DM y TR KG (promedio 68 granos pl^{-1}) bajo la condición control. Mientras que TR-BS (59 granos pl^{-1}) fue el cultivar que presentó un menor número de granos por planta en la condición anegada (Cuadro 2.4). En lo que respecta a cebada, el número de granos por planta fue afectado significativamente por el anegamiento ($p < 0,001$) y por la fecha de siembra ($p < 0,001$) pero sin presentar diferencias entre los cultivares ni interacción entre los distintos factores ($p \geq 0,05$) (Cuadro 2.5). Los cultivares de cebada presentaron, en promedio, un mayor número de granos por planta en la condición control (107 granos pl^{-1}) que bajo anegamiento (80 granos pl^{-1}). De igual manera, el número de granos por planta fue mayor en la fecha de siembra temprana (98 granos pl^{-1}) que en la fecha de siembra tardía (89 granos pl^{-1}).

Las variaciones en el número de espigas por planta en trigo estuvieron dadas por el efecto cultivar ($p < 0,001$), sin mostrar diferencias significativas a causa del anegamiento, la fecha de siembra o interacción entre los distintos factores ($p \geq 0,05$) (Cuadro 2.4). En cebada se obtuvieron diferencias en el número de espigas por planta por efecto del tratamiento de anegamiento ($p < 0,001$) y de los cultivares ($p < 0,01$) (Cuadro 2.5). Los cultivares CB-TL, CB-AN y CB-SH (con un promedio de 4,86 esp pl^{-1}) tuvieron más espigas que CB-SA (4,17 esp pl^{-1}). El anegamiento produjo en cebada

una caída de *ca.* 0,7 espigas por planta respecto a la condición control. El número de granos logrados por espiga en el cultivo de trigo obtuvo variaciones producto de los tratamientos de anegamiento y de los diferentes cultivares ($p < 0,001$), sin cambios entre las fechas de siembra (Cuadro 2.4). En la condición control TR-DM presentó un menor número de granos por espiga (31,6 granos esp^{-1}) que los restantes 5 cultivares (promedio 41,5 granos esp^{-1}). Para la condición de anegamiento se observó que TR-AC tuvo una caída menor en el número de granos por espiga respecto a su control (8,9 granos menos por espiga) que los restantes cinco cultivares (entre 10,8 y 21,3 granos menos por espiga). A diferencia de lo que sucedió con trigo, el número de granos por espiga entre los cultivares de cebada sólo se modificó por la fecha de siembra ($p < 0,01$; Cuadro 2.5), con variaciones de entre 22,0 y 17,7 granos por espiga.

En el peso de grano de ambas especies se observó una fuerte dependencia entre la condición de anegamiento, la fecha de siembra y el cultivar (Cuadro 2.4 y 2.5). El peso del grano de trigo en la fecha temprana fue de 33,0 mg en la condición control y 19,6 mg (-41%) con anegamiento, mientras que en la fecha tardía fue de 30,4 mg en la condición control y 6,8 mg (-78%) con anegamiento (Cuadro 2.4). En cebada, el peso del grano en la fecha de siembra temprana fue de 46,0 mg y 37,2 mg (-19%) en la situación control y anegado, respectivamente; mientras que en la fecha tardía el peso fue de 41,9 mg en el control y 21,1 mg (-50%) con anegamiento. La respuesta del peso de grano varió también entre los diferentes cultivares de cebada según la condición control o anegado ($p < 0,01$; Cuadro 2.5). El cultivar de cebada con mayor peso de grano en ambas condiciones fue CB-TL (46,6 mg y 35,3 mg para control y anegado, respectivamente) y los cultivares de menor peso fueron CB-SA (control 39,7 mg y anegado 25,2 mg) y CB-SC (43,1 mg y 25,6 mg para control y anegado).

2.3.4 Relaciones funcionales entre los componentes numéricos del rendimiento y efecto del anegamiento junto a la fecha de siembra

De la sección anterior se desprende que el rendimiento en E1 fue significativamente mayor que en E2 en la condición control y anegada (Cuadro 2.4 y 2.5), y que el impacto del anegamiento sobre el rendimiento dependió de la fecha de siembra, donde en términos relativos el rendimiento con anegamiento representó un 35% en E1 y 13% en E2 de la condición control para trigo, y un 64% en E1 y 36% en E2 para cebada. Las relaciones del rendimiento relativo con el número de granos relativo por planta y el peso relativo de los granos presentaron tendencias lineales y positivas tanto en trigo como en cebada, y variaron esas relaciones según la fecha de siembra (Fig. 2.4 a-d). Por un lado, para trigo, se observó que el rendimiento relativo por planta en la fecha de siembra temprana fue mayormente explicado por las variaciones relativas en el peso de los granos (r^2 : 0,82), mientras que los cambios relativos en el número de granos relativos explicaron en menor medida (r^2 =0,59) las variaciones en el rendimiento (Fig. 2.4a, 2.4c). Por otra parte, para la fecha de siembra tardía, las variaciones del rendimiento, expresadas en términos relativos, fueron explicadas en mayor medida por los cambios en el número de granos (r^2 : 0,44). Las respuestas entre las variaciones en el número de los granos y el número de espigas por plantas o el número de granos por espiga, todos explicados en términos relativos, no se modificaron en trigo con la fecha de siembra (Fig. 2.4e, 2.4g). De los componentes mencionados, el que mejor explicó al número de granos por planta fue el número de granos por espiga (Fig. 2.4e, 2.4g). Finalmente, el número de granos por espiga de trigo fue explicado lineal y positivamente por las variaciones en el porcentaje de cuaje (Fig. 2.5). La variable cuaje se afectó por el anegamiento para la mayoría de las espigas, provocando que el cuaje mermara a valores de entre 20 y 75%.

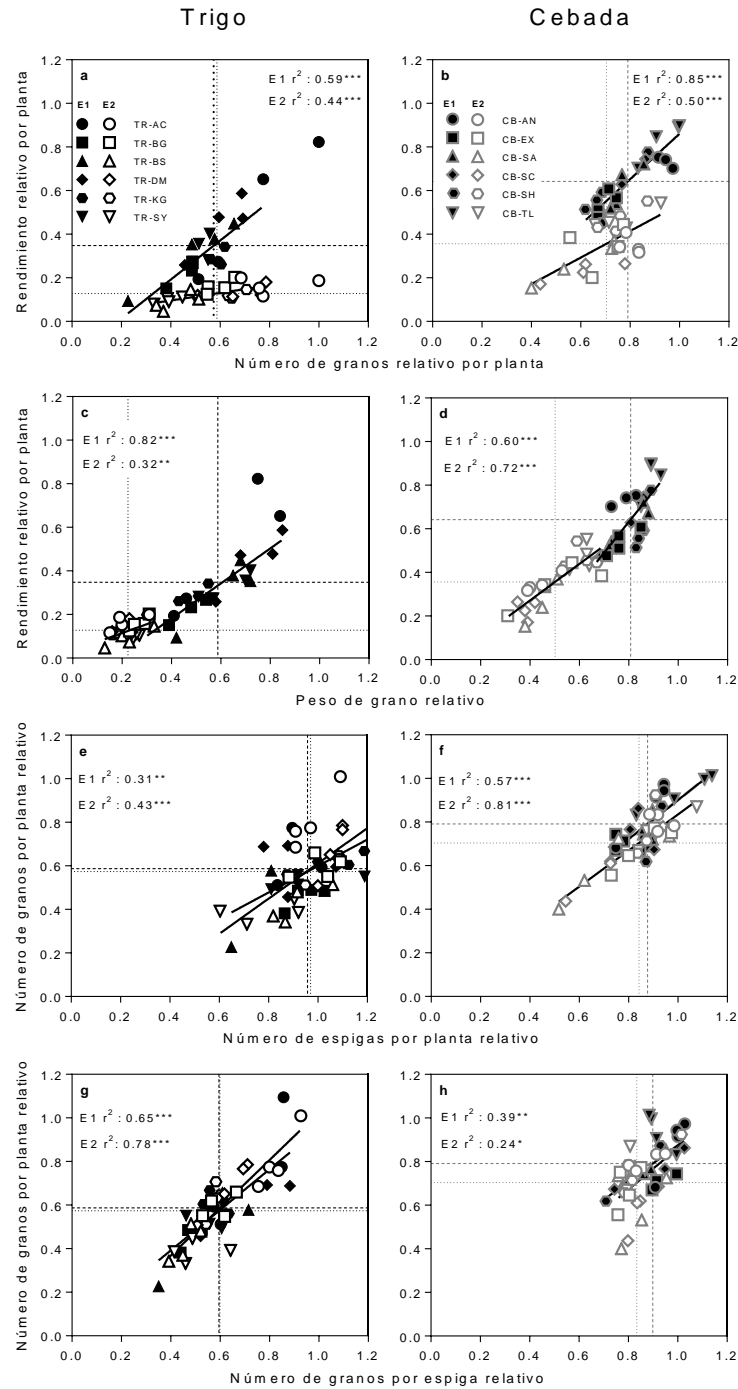


Figura 2.4. Relación entre el rendimiento relativo por planta y el número de granos relativo por planta (a y b), el rendimiento relativo por planta y el peso relativo del grano (c y d), el número de granos relativo por planta y el número de espigas relativo por planta (e y f), el número de granos relativo por planta y el número de granos relativo por espiga (g y h), para cultivares de trigo (panel izquierdo) y cebada (panel derecho), en E1 y E2. Nomenclatura de los cultivares como en Cuadro 2.1. Los valores relativos se calcularon como el cociente entre la condición anegada y control. Las líneas punteadas verticales y horizontales representan el valor medio de cada variable para E1 (guiones) y E2 (puntos). Las líneas llenas representan el ajuste de regresión.

Para el cultivo de cebada se encontraron tendencias similares a las mencionadas para trigo. Según la fecha de siembra, el rendimiento relativo fue mayormente explicado por la variabilidad en el peso de los granos o por el número de granos ambos expresados en términos relativos (Fig. 2.4b, 2.4d). En la fecha de siembra temprana el número de granos fue el componente numérico que mejor explicó las variaciones en el rendimiento relativo (r^2 : 0,85), mientras que en la fecha tardía fue el peso de granos la variable que mejor lo explicó (r^2 : 0,72). Además, de los componentes numéricos que conforman al número de granos, fue el número de espigas el que mejor explicó la cantidad de granos logrados por planta ($r^2 > 0,57$) (Fig. 2.4f, 2.4h).

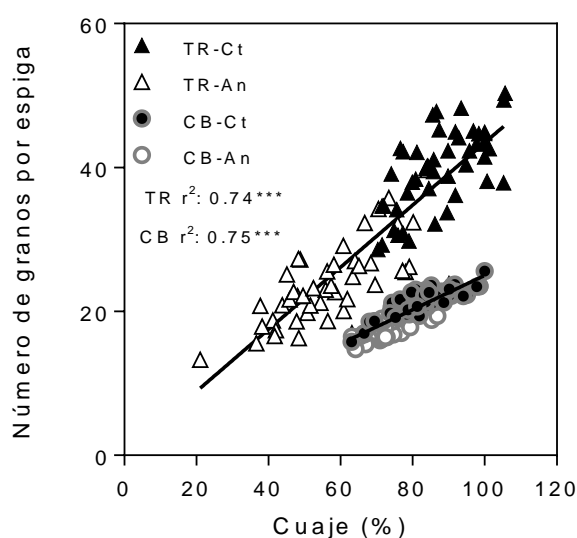


Figura 2.5. Relación entre el número de granos por espiga y el porcentaje de cuaje, para trigo (TR) y cebada (CB) creciendo en condiciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan el ajuste de regresión.

Las pérdidas de rendimiento por planta se incrementaron con aumentos en el DPV durante el evento de anegamiento. Incrementos en el DPV durante el anegamiento redujeron el rendimiento relativo a una tasa de $-0,84 \text{ kPa}^{-1}$ en trigo y $-1,52 \text{ kPa}^{-1}$ en cebada (Fig. 2.6a). Las variaciones en el DPV una vez removido el evento de anegamiento fueron también una variable explicativa del rendimiento, con tasas de

caída en el rendimiento relativo de $-0,91 \text{ kPa}^{-1}$ y $-1,13 \text{ kPa}^{-1}$ en trigo y cebada respectivamente (Fig. 2.6b). La relevancia del periodo de recuperación fue evidente considerando que dichas pérdidas en rendimiento relativo fueron mejor explicadas por lo sucedido en esta última etapa que por la condición ambiental durante el evento de estrés. De forma tal que el DPV durante la recuperación explicó una mayor parte de la variabilidad en rendimiento (r^2 : 0,70 y 0,63, para trigo y cebada respectivamente) que el DPV durante el anegamiento (r^2 : 0,60 y 0,53, para trigo y cebada respectivamente).

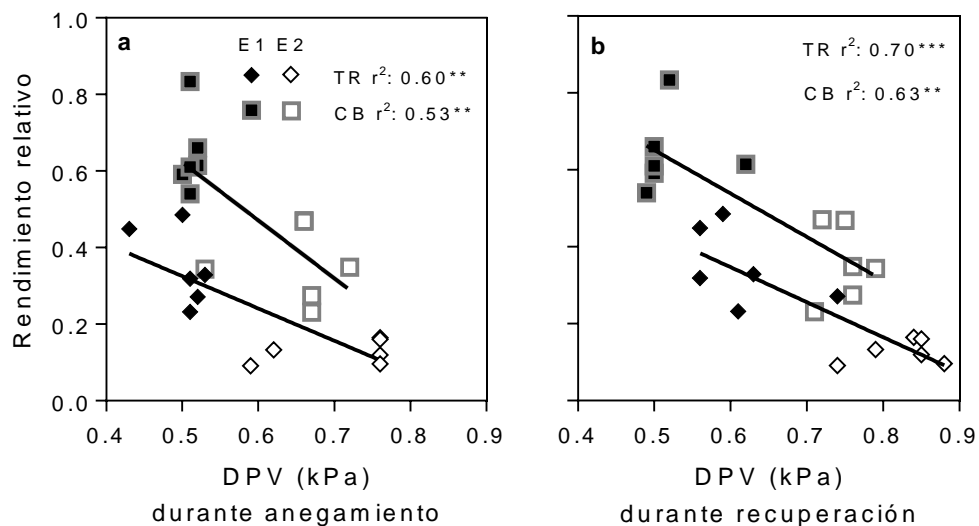


Figura 2.6. Relación entre el rendimiento relativo (calculado como el cociente entre la condición anegada y control) y el déficit de presión de vapor (DPV) durante el periodo de anegamiento (a) y el periodo de recuperación posterior al estrés (b), para cultivares de trigo (TR) y cebada (CB) en E1 y E2. Las líneas llenas representan el ajuste de regresión.

2.3.5 La tasa de crecimiento de la planta como moduladora del rendimiento

Para trigo y cebada el rendimiento no fue explicado por la tasa de crecimiento por planta durante el anegamiento (ca. 20 días, $TCP_{\text{ANEGAMIENTO}}$), como así tampoco lo fue el número o el peso de los granos (Fig. 2.7 panel izquierdo). En las mencionadas situaciones la condición control y la anegada exploraron un rango similar de TCP. Por

el contrario, tanto el rendimiento como el número y el peso de los granos sí fueron explicados por las variaciones en la tasa de crecimiento por planta durante el periodo de recuperación, que comprendió desde fin del anegamiento hasta madurez fisiológica (ca. 30 días, $TCP_{RECUPERACIÓN}$; Fig. 2.7 panel derecho). La relación entre el rendimiento y la $TCP_{RECUPERACIÓN}$ fue lineal y positiva para ambas especies estudiadas (Fig. 2.7b). Estas relaciones explicaron fuertemente las modificaciones en el rendimiento ($r^2 > 0,82$). Las variaciones en el número de granos por planta fueron explicadas en forma lineal y positiva por la $TCP_{RECUPERACIÓN}$ en ambas especies ($r^2 > 0,74$; Fig. 2.7d), donde las plantas anegadas de trigo y de cebada presentaron las menores tasas e incluso negativas para algunas muestras. El peso de los granos presentó una respuesta curvilínea a las variaciones en la $TCP_{RECUPERACIÓN}$, con saturación a valores de tasa superiores a ca. $0,14 \text{ g pl}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (Fig. 2.7f). Dichos valores de saturación corresponden casi en su totalidad a las muestras control. También se observó una diferencia entre las especies en el peso de los granos para la condición control en el rango de saturación de la respuesta, con valores promedio de 31,7 mg para trigo y 43,9 mg en cebada. De igual manera que en el rendimiento y el número de granos, el peso del grano de la condición control presentó valores por arriba del promedio, junto con las mayores tasas.

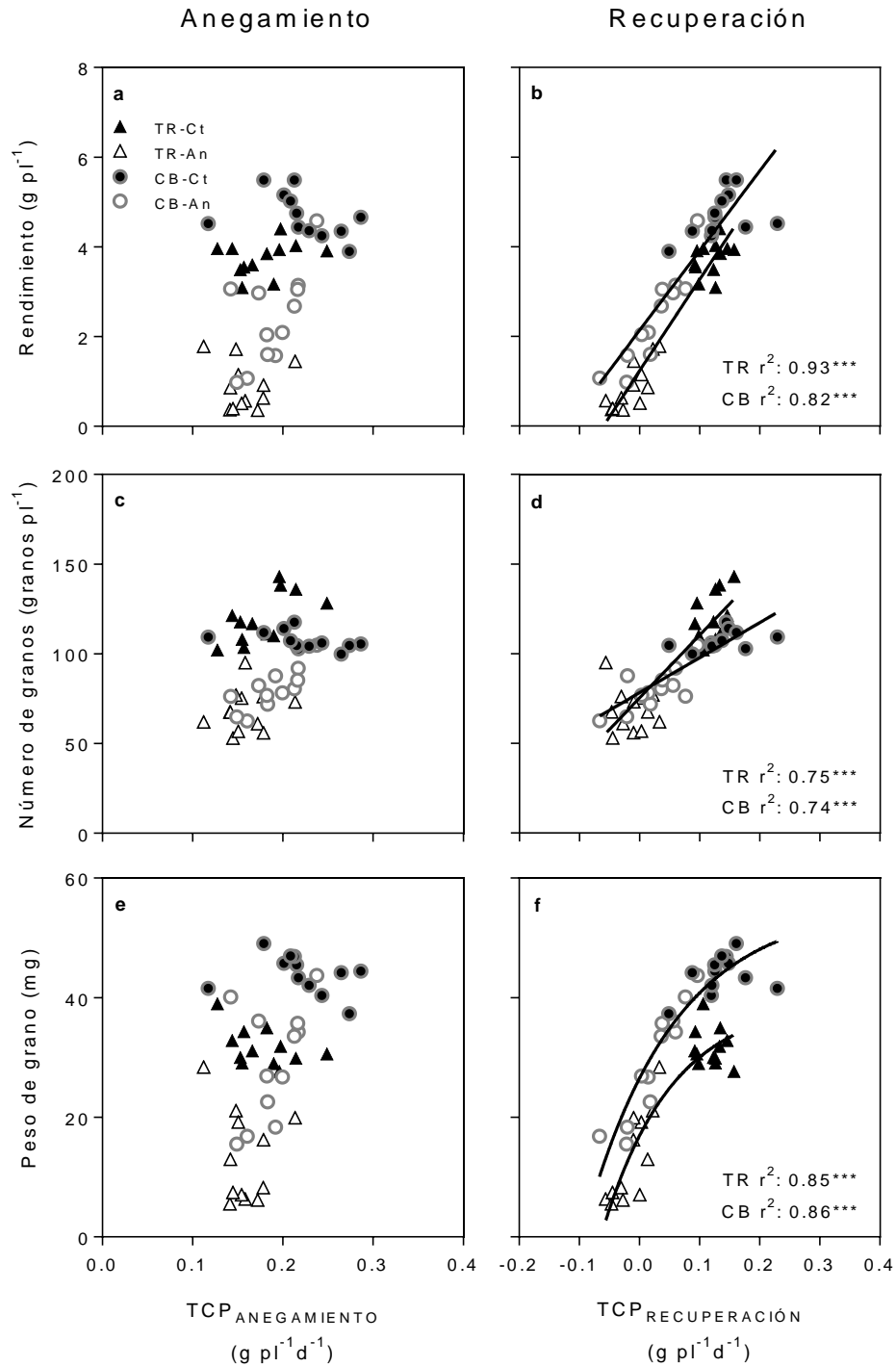


Figura 2.7. Relación entre el rendimiento por planta (a y b), el número de granos por planta (c y d), el peso de grano (e y f) y la tasa de crecimiento por planta durante el periodo de anegamiento ($\text{TCP}_{\text{ANEGAMIENTO}}$ panel izquierdo) y durante el periodo de recuperación ($\text{TCP}_{\text{RECUPERACIÓN}}$ panel derecho), para cultivares de trigo (TR) y cebada (CB) creciendo en condiciones control (Ct) y con anegamiento (An). Se realizaron ajustes lineales o curvi-lineales.

2.3.6 Efecto del anegamiento sobre el área foliar verde por planta

Al momento del inicio del anegamiento (ca. 20 días previos a antesis), la magnitud del área foliar verde por planta (AF_v) presentó diferencias entre los cultivares de trigo y de cebada y a su vez, fue modificada por efecto de la fecha de siembra (Cuadro 2.6 y 2.7). TR-DM fue el cultivar de trigo que menor AF_v presentó en ambos ensayos (E1 y E2). Los 5 cultivares de trigo restantes no presentaron diferencias significativas entre sí en el AF_v. En promedio, el AF_v del vástago principal representó un 48% del AF_v de la planta en E1 y un 35% en E2. De forma tal que el AF_v en el vástago principal fue mayor en E1 respecto a E2, mientras que el AF_v proveniente de los macollos fue menor en E1 que en E2. Como consecuencia de dichas modificaciones, en promedio para los 5 cultivares de trigo, el AF_v por planta al iniciar el anegamiento no tuvo cambios significativos entre fechas de siembra, con valores de 182 cm² pl⁻¹ en E1 y de 194 cm² pl⁻¹ en E2. Solo para el cultivar de trigo TR-DM el AF_v por planta en dicho momento varió significativamente con el cambio de fechas de siembra, respondiendo con aumentos del 43% entre E1 y E2.

Cuadro 2.6. Área foliar verde (AF_v) por planta y proporción del AF_v por planta correspondiente al vástago principal (AF_v VP) al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde relativa del vástago principal (DAF_vR) relativizada al valor de AF_v al inicio del anegamiento para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	AF _v inicio anegamiento (cm ⁻² pl ⁻¹)	AF _v fin anegamiento (cm ⁻² pl ⁻¹)	AF _v VP inicio anegamiento (%)	AF _v VP fin anegamiento (%)	DAF _v R	
E1	TR-AC	Ct	193	105	48,1	40,2	12830	
		An	-	46	-	35,5	8180	
	TR-BG	Ct	210	113	42,9	45,9	14924	
		An	-	71	-	32,1	7837	
	TR-BS	Ct	160	119	50,3	40,5	14644	
		An	-	48	-	19,9	7090	
	TR-DM	Ct	97	138	65,3	39,2	15860	
		An	-	36	-	5,3	8515	
	TR-KG	Ct	208	167	40,2	39,0	9160	
		An	-	47	-	42,5	5073	
	TR-SY	Ct	223	132	38,3	36,3	10506	
		An	-	35	-	22,1	5577	
	E2	TR-AC	Ct	188	68	35,2	46,9	-
			An	-	1	-	12,5	-
TR-BG		Ct	202	85	29,5	33,9	-	
		An	-	1	-	5,8	-	
TR-BS		Ct	185	119	39,7	37,4	-	
		An	-	12	-	15,4	-	
TR-DM		Ct	170	94	33,4	36,5	-	
		An	-	0	-	0,1	-	
TR-KG		Ct	201	84	34,8	44,8	-	
		An	-	0	-	0,1	-	
TR-SY		Ct	217	114	35,5	36,1	-	
		An	-	2	-	6,2	-	
F			(11)*	(8)***	(3,2)***	(8,8)***	-(2)	
C			(29)*** ⁺	ns	(8,2)***	(3,5)***	(2592)***	
A		-(1)	(8)***	-	(3,5)***	(1009)***		
F*C		(48)***	(34)*	(13,4)***	(14,4)*	-		
F*A		-	ns	-	(6,5)***	-		
C*A		-	(34)**	-	ns	ns		
F*C*A		-	ns	-	(22,7)**	-		

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento en (1) y por haberse realizado la medición solo en una de las fechas de siembra en (2). ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 2.7. Área foliar verde (AF_v) por planta y proporción del AF_v por planta correspondiente al vástago principal (AF_v VP) al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde relativa del vástago principal (DAF_vR) relativizada al valor de AF_v al inicio del anegamiento para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	AF _v inicio anegamiento (cm ⁻² pl ⁻¹)	AF _v fin anegamiento (cm ⁻² pl ⁻¹)	AF _v VP inicio anegamiento (%)	AF _v VP fin anegamiento (%)	DAF _v R	
E1	CB-AN	Ct	247	225	31,5	25,0	15966	
		An	-	84	-	19,8	8398	
	CB-EX	Ct	246	208	32,2	27,8	13151	
		An	-	97	-	24,8	5893	
	CB-SA	Ct	216	187	36,0	27,5	14020	
		An	-	97	-	30,6	7894	
	CB-SC	Ct	237	194	33,2	28,6	14544	
		An	-	77	-	14,4	7346	
	CB-SH	Ct	239	241	39,2	26,1	12891	
		An	-	110	-	24,3	7334	
	CB-TL	Ct	215	165	31,9	29,4	14086	
		An	-	136	-	22,0	10684	
	E2	CB-AN	Ct	231	120	24,3	31,6	-
			An	-	23	-	17,1	-
CB-EX		Ct	267	199	29,4	25,9	-	
		An	-	46	-	32,8	-	
CB-SA		Ct	210	105	23,3	24,8	-	
		An	-	1	-	0,1	-	
CB-SC		Ct	227	138	27,3	24,3	-	
		An	-	6	-	15,1	-	
CB-SH		Ct	246	164	26,7	22,9	-	
		An	-	19	-	24,9	-	
CB-TL		Ct	211	118	23,3	21,3	-	
		An	-	22	-	16,5	-	
F			ns	(10)***	(2,4)***	(2,8)*	-(²)	
C			(42)* ⁺	(26)***	ns	(7,1)*	(2778)*	
A		-(¹)	(10)***	-	(2,8)***	(1081)***		
F*C		ns	(43)*	ns	(11,6)**	-		
F*A		-	ns	-	ns	-		
C*A		-	(43)***	-	(11,6)*	ns		
F*C*A		-	ns	-	(18,3)**	-		

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indican “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento en (1) y por haberse realizado la medición solo en una de las fechas de siembra en (2). ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Entre los cultivares de cebada se observó que al inicio del evento de anegamiento CB-SA y CB-TL presentaron los menores valores de AF_v por planta ($213 \text{ cm}^2 \text{ pl}^{-1}$ en promedio) diferenciándose significativamente solo de CB-EX ($257 \text{ cm}^2 \text{ pl}^{-1}$) tanto en E1 como en E2 (Cuadro 2.7). El AF_v en promedio de los cultivares de cebada no se modificó entre E1 y E2 (234 y $232 \text{ cm}^2 \text{ pl}^{-1}$, respectivamente). Lo que sí cambió entre E1 y E2 fue cómo estuvo compuesta el AF_v , ya que en E1 el AF_v promedio del vástago principal fue mayor que en E2, mientras que el AF_v de los macollos fue mayor en E2 que en E1.

A antesis (fin del anegamiento) se observó que el AF_v por planta en la totalidad de los cultivares de trigo presentó una caída respecto al AF_v al inicio del anegamiento, tanto en los tratamientos control (disminución de 41%) como en los anegados (87%), para el promedio de E1 y E2 (Cuadro 2.6). Es decir que hubo una disminución en el AF_v por efecto de la ontogenia (evidenciado en la condición control) más allá de la condición de anegamiento correspondiente. Para la situación control, los cultivares de trigo mostraron diferencias entre sí, donde TR-KG y TR-SY ($125 \text{ cm}^2 \text{ pl}^{-1}$) tuvieron mayor AF_v a antesis que TR-AC ($86 \text{ cm}^2 \text{ pl}^{-1}$). El tratamiento de anegamiento generó caídas significativas del AF_v en todos los cultivares, por disminuciones significativas en el AF_v del vástago principal, así como también de los macollos. Sin embargo, la caída en el AF_v generada por el anegamiento no mostró diferencias entre los cultivares de trigo. El impacto del anegamiento sobre la pérdida de AF_v por planta fue mayor en E2 (97%) que en E1 (64%). Por su lado, los cultivares de cebada también presentaron una caída en el AF_v por planta a antesis comparado con el AF_v al momento de inicio del tratamiento de anegamiento (Cuadro 2.7). Esta disminución en el AF_v se observó tanto para los tratamientos control como en los anegados, en E1 y E2. Dicha caída fue de menor magnitud respecto a trigo, ya que para el promedio de los cultivares de cebada el

AF_v disminuyó un 35% para la situación control y un 66% bajo anegamiento. Entre los tratamientos control, se encontraron diferencias en el AF_v a antesis entre los cultivares de cebada, donde CB-EX y CB-SH (203 cm² pl⁻¹) tuvieron un AF_v significativamente mayor que CB-SC y CB-TL (144 cm² pl⁻¹). Al igual que lo observado en trigo, los cultivares de cebada no tuvieron diferencias en el AF_v al salir del anegamiento. Las mermas en AF_v por anegamiento en cebada fueron mayores en E2 (-86%) que en E1 (-51%).

2.3.7 Efecto del anegamiento sobre la dinámica del área foliar verde del VP

La dinámica del AF_v de cada hoja del vástago principal en función del tiempo se caracterizó por presentar dos fases: una fase inicial caracterizada por una baja tasa de pérdida de área foliar verde (tasa de senescencia I) hasta un día dado (quiebre) en el que la tasa de pérdida se aceleró (tasa de senescencia II) y finalmente llegar al día donde el área foliar verde fue cero (AF_v nula) (ver Figura 2.1 y Figura A.1 del anexo). La duración del área foliar verde relativa (DAF_vR) en el vástago principal fue significativamente mayor en los tratamientos controles respecto de los anegados, tanto en trigo como en cebada (Cuadro 2.6 y 2.7). Los distintos cultivares de ambas especies mostraron diferencias entre sí en la duración del área foliar verde (Cuadro 2.6 y 2.7).

La variabilidad en la DAF_vR en cada una de las hojas estuvo fuertemente relacionada con dos de las cuatro variables que componen la dinámica de AF_v relativa (Fig. 2.8, 2.9). Una de las variables que explicó los cambios en la DAF_vR fue el momento en que se produjo el quiebre de la pendiente (punto de inflexión) entre ambas tasas de pérdida de AF_v (Fig. 2.8b, 2.9b, con r²: 0,94 y 0,88 en trigo y cebada respectivamente). La otra variable que correlacionó fuertemente con la DAF_vR fue el día en el que la DAF_vR fue igual a cero (Fig. 2.8d, 2.9d con r²: 0,97 y 0,96 en trigo y cebada respectivamente). Por el contrario, las diferentes tasas de senescencia (tasa de

senescencia I y II) no explicaron las variaciones en DAF_{VR} de las diferentes hojas del vástago principal en ninguna de las dos especies estudiadas (Fig. 2.8a, 2.8c, 2.9a, 2.9c).

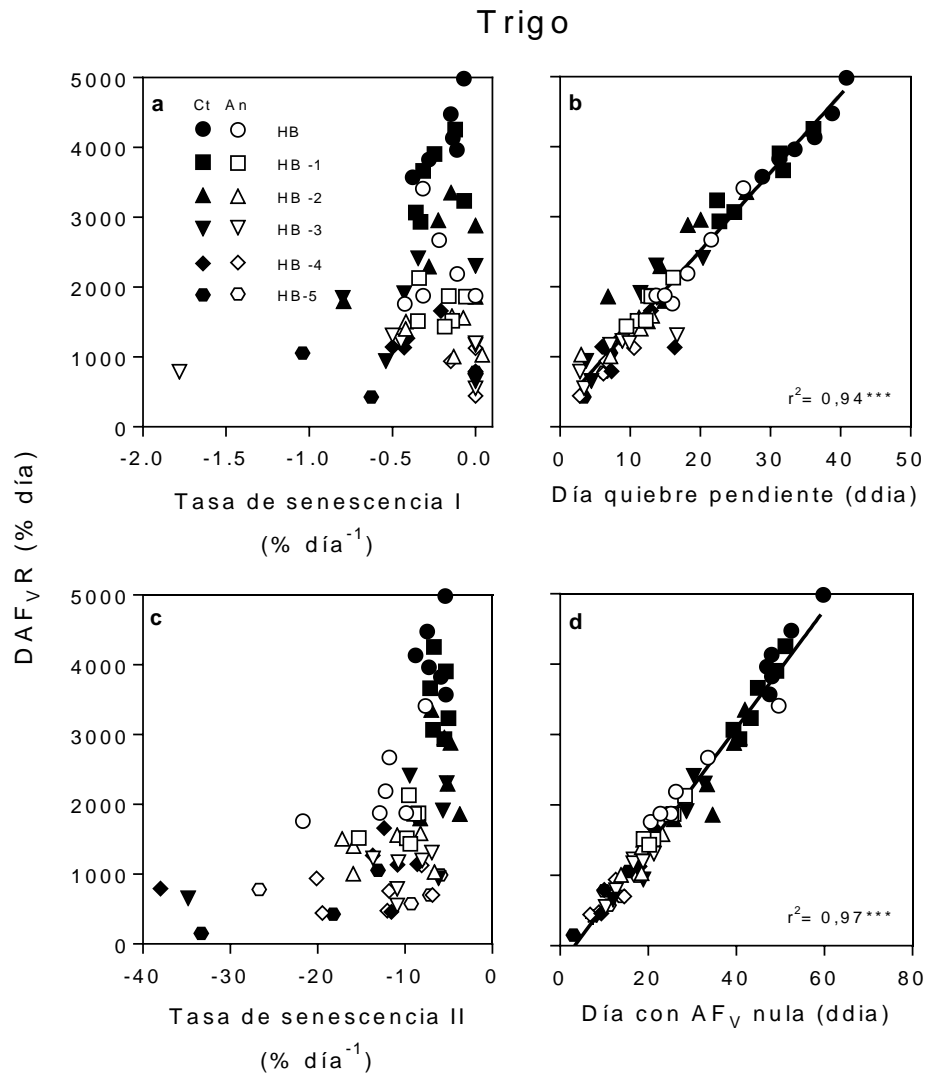


Figura 2.8. Duración del área foliar verde relativa (DAF_{VR}) en función de la primera tasa de senescencia foliar (a), el día de quiebre de la tasa de senescencia (en días desde inicio del anegamiento, ddia) (b), la segunda tasa de senescencia foliar (c), y los días desde anegamiento en el que el área foliar verde (AF_V) fue nula (d), en la hoja bandera (HB), hoja inmediatamente inferior a la hoja bandera (HB-1) y hojas sucesivas hasta HB-5 en el vástago principal para los diferentes cultivares de trigo en la condición control (Ct) y anegada (An). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.

Cebada

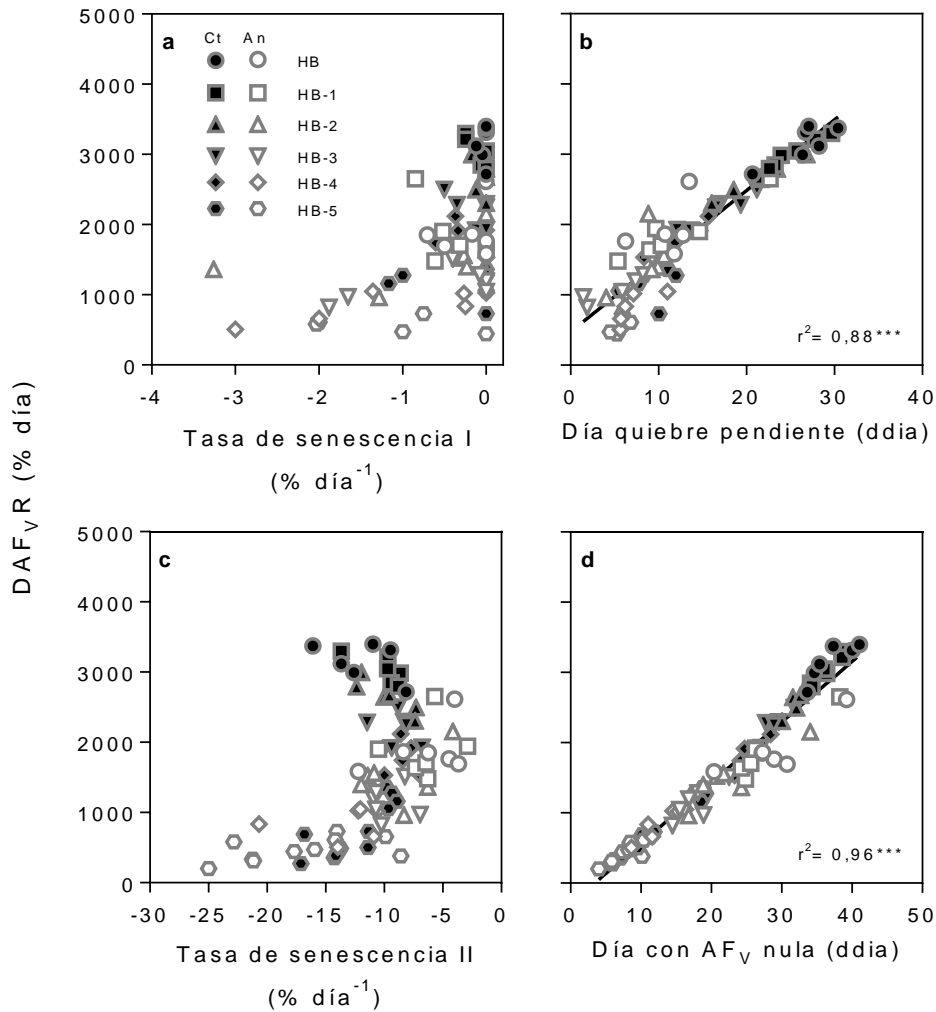


Figura 2.9. Duración del área foliar verde relativa (DAF_vR) en función de la primera tasa de senescencia foliar (a), el día de quiebre de la tasa de senescencia (en días desde inicio de anegamiento, ddía) (b), la segunda tasa de senescencia foliar (c), y los días desde anegamiento en el que el área foliar verde (AF_v) fue nula (d), en la hoja bandera (HB), hoja inmediatamente inferior a la hoja bandera (HB-1) y hojas sucesivas hasta HB-5 en el vástago principal para los diferentes cultivares de cebada en la condición control (Ct) y anegada (An). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.

2.3.8 Importancia del mantenimiento del área foliar verde al finalizar el anegamiento (antesis)

Tanto en trigo como en cebada, gran parte de la variabilidad del rendimiento generada por los cultivares, fecha de siembra y anegamiento fue explicada por el área foliar verde (AF_v) por planta en antesis, *i.e.*, fin del anegamiento (Fig. 2.10a), a través

de una relación lineal y positiva. Cuando el AF_V fue cercana a 0 cm^2 (*i.e.*, ordenada al origen) el rendimiento fue mayor en cebada que en trigo; sin embargo, la tasa de respuesta al aumento en el AF_V en trigo fue mayor (pendiente más elevada) que en cebada. En trigo el AF_V en antesis explicó las variaciones del rendimiento con un r^2 : 0,79. Mientras que, para cebada, el rendimiento fue explicado por el AF_V en antesis con un r^2 mayor que en trigo (r^2 : 0,85) (Fig. 2.10a).

En trigo y cebada el AF_V en antesis no explicó las variaciones en la $TCP_{\text{ANEGAMIENTO}}$ (Fig. 2.10b). Sin embargo, el AF_V en antesis sí explicó las variaciones en la $TCP_{\text{RECUPERACIÓN}}$ en ambas especies con una relación lineal y positiva, donde los r^2 fueron de 0,75 y 0,84 para trigo y cebada, respectivamente (Fig. 2.10c). Para trigo la $TCP_{\text{RECUPERACIÓN}}$ fue levemente inferior a cero cuando el AF_V fue nula, siendo estos resultados similares en cebada. Sin embargo, a medida que aumentó el AF_V , en trigo la $TCP_{\text{RECUPERACIÓN}}$ aumentó a una mayor tasa que en cebada.

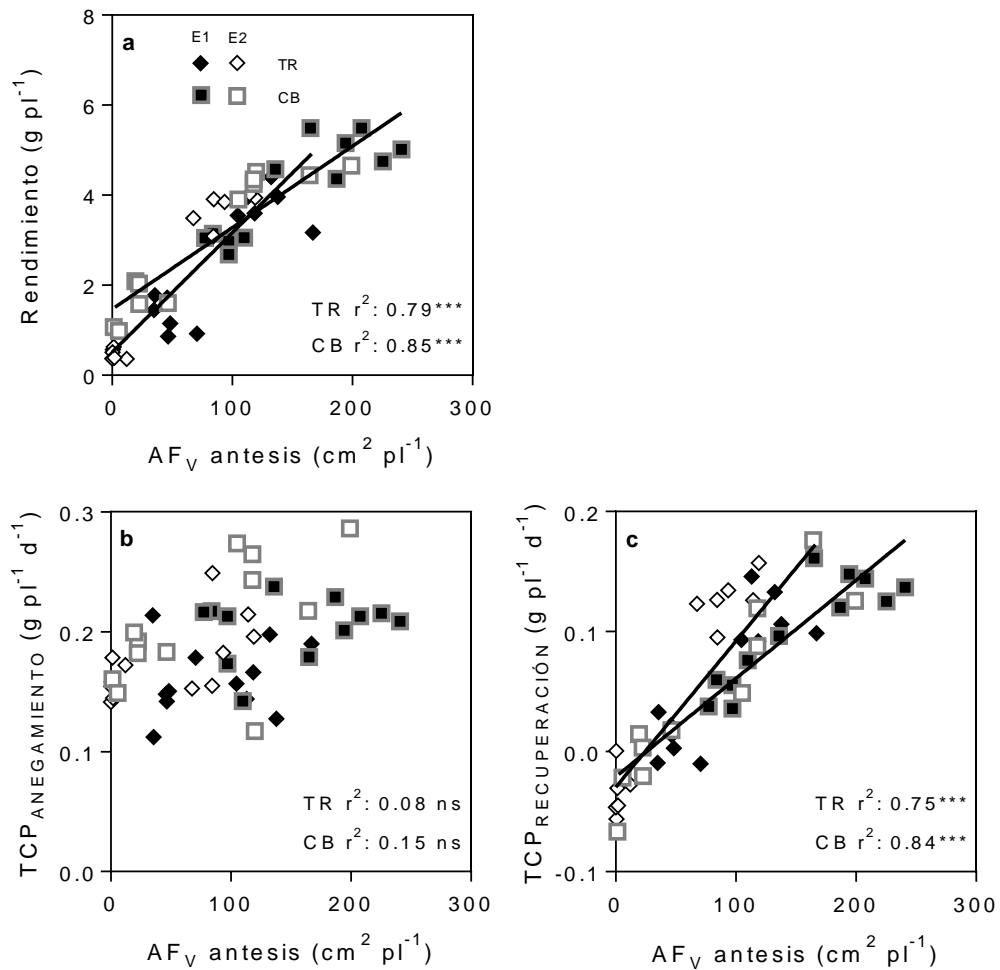


Figura 2.10. Relación entre el rendimiento (a), la tasa de crecimiento durante el periodo de anegamiento ($TCP_{ANEGAMIENTO}$, b) y la tasa de crecimiento durante el periodo de recuperación ($TCP_{RECUPERACION}$, c) con el área foliar verde por planta (AF_v) en anthesis, para trigo (TR) y cebada (CB) en E1 y E2. Las líneas llenas representan el ajuste de regresión.

2.3.9 Impacto del anegamiento sobre la dinámica de SPAD y la fluorescencia foliar

Los valores iniciales de SPAD de la hoja bandera en trigo o la hoja anterior a la bandera en cebada fueron distintos entre las fechas de siembra (E1 y E2) y no presentaron cambios en ambas especies debido al anegamiento. En E1 los valores de SPAD inicial fueron de 30,4 en trigo y 37,4 en cebada, mientras que en E2 fueron de 44,2 para trigo y de 43,9 en cebada (Cuadro 2.8 y 2.9). A partir de estos valores iniciales, el SPAD disminuyó presentando dos fases de pérdida de SPAD. Para trigo el

anegamiento sólo generó modificaciones en la tasa de pérdida de SPAD I entre los cultivares TR-BG y TR-KG en E2. Mientras que para los cultivares de cebada el anegamiento no generó cambios en la tasa de pérdida de SPAD I (Cuadro 2.9). La tasa de pérdida de SPAD II de trigo aumentó (cuantificada en valores absolutos) entre los tratamientos control y anegados para los cultivares TR-BG y TR-KG en ambas fechas de siembra. En cebada, sólo CB-AN incrementó su pérdida de SPAD II entre los controles y anegados. Cuando analizamos cuanto explicaron las variaciones en la pérdida de SPAD I a las variaciones en el área bajo la curva de SPAD (ABC SPAD) vemos que no hubo una relación entre ellas para ninguna de las dos especies (Fig. 2.11a y 2.12a). Respuestas similares se observaron para la pérdida de SPAD II también en ambas especies (Fig. 2.11c y 2.12c).

El día en que cambio la pendiente de pérdida de SPAD (*i.e.*, cuando se aceleró la tasa de pérdida de SPAD de la hoja bandera) fue modificado por el anegamiento en interacción con la fecha de siembra en trigo (Cuadro 2.8). Para el promedio de los cultivares de trigo, el anegamiento adelantó 14 días el cambio de pendiente en E1 y 9 días en E2. Por otro lado, en cebada, el impacto del anegamiento interactuó con los diferentes cultivares (Cuadro 2.9). Para la situación control, los cultivares de cebada no presentaron diferencias en el día de quiebre de pendiente y, a su vez, los cultivares CB-SH y CB-TL en anegamiento no presentaron cambios respecto a sus controles. Mientras que en los restantes 4 cultivares de cebada sí se modificó la variable mencionada.

Cuadro 2.8. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	SPAD inicial	Tasa SPAD I (SPAD día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddía)	Tasa SPAD II (SPAD día ⁻¹)	Día con SPAD nulo (ddía)	Área bajo la curva de SPAD (SPAD día)	
E1	TR-AC	Ct	32,2	-0,15	31	-1,58	49	1044	
		An	31,8	-0,11	20	-3,72	32	669	
	TR-BG	Ct	31,4	-0,09	34	-1,45	54	1129	
		An	30,3	-0,24	20	-5,16	25	510	
	TR-BS	Ct	33,5	-0,15	31	-1,70	48	1035	
		An	34,2	-0,24	16	-2,96	27	557	
	TR-DM	Ct	43,9	-0,27	35	-1,43	60	1817	
		An	43,0	-0,37	23	-4,46	31	787	
	TR-KG	Ct	28,2	-0,09	32	-1,91	46	885	
		An	29,1	-0,27	17	-6,43	21	346	
	TR-SY	Ct	32,4	-0,19	30	-1,52	50	1063	
		An	30,5	-0,06	14	-3,47	23	469	
	E2	TR-AC	Ct	39,4	-0,19	21	-3,77	31	828
			An	41,2	-0,70	14	-6,02	20	464
TR-BG		Ct	42,8	-0,16	20	-2,96	34	984	
		An	48,2	-1,12	17	-6,61	21	533	
TR-BS		Ct	42,7	-0,15	26	-4,00	38	1161	
		An	40,5	-0,01	14	-7,15	20	675	
TR-DM		Ct	49,1	-0,56	32	-5,97	37	1146	
		An	46,5	-0,19	14	-5,93	21	534	
TR-KG		Ct	45,3	-0,19	21	-3,58	33	1015	
		An	47,5	-0,94	14	-7,31	19	499	
TR-SY		Ct	47,0	-0,39	25	-6,01	32	1020	
		An	40,0	-0,01	16	-5,15	24	569	
F			(1,5)***	(0,15)*	(2)***	(0,59)***	(2)***	(55)*	
C			(3,9)*** ⁺	ns	(4)**	ns	(5)**	(140)***	
A		ns	ns	(2)***	(0,59)***	(2)***	(55)***		
F*C		(6,4)***	ns	ns	ns	(8)*	(229)***		
F*A		ns	ns	(3)**	ns	(4)***	(103)*		
C*A		ns	(0,63)*	ns	(2,47)*	ns	(229)***		
F*C*A		ns	ns	ns	ns	ns	ns		

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 2.9. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD inicial (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddia) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de cebada (C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	SPAD inicial	Tasa SPAD I (SPAD día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddia)	Tasa SPAD II (SPAD día ⁻¹)	Día con SPAD nulo (ddia)	Área bajo la curva de SPAD (SPAD día)	
E1	CB-AN	Ct	38,5	-0,15	30	-3,10	41	1112	
		An	39,2	-0,24	20	-3,76	29	690	
	CB-EX	Ct	34,3	-0,14	31	-2,45	44	1024	
		An	34,2	-0,12	15	-1,95	33	627	
	CB-SA	Ct	35,8	-0,17	28	-3,38	38	863	
		An	35,9	-0,41	18	-4,44	25	452	
	CB-SC	Ct	36,4	-0,21	29	-2,44	42	1051	
		An	34,3	-0,28	18	-3,76	26	571	
	CB-SH	Ct	39,8	-0,25	31	-2,79	43	1144	
		An	36,9	-0,39	27	-1,87	40	657	
	CB-TL	Ct	44,7	-0,17	28	-3,30	40	1244	
		An	39,5	-0,14	26	-2,27	42	1093	
	E2	CB-AN	Ct	45,2	-0,18	20	-5,87	27	940
			An	44,2	-0,09	11	-11,22	15	514
CB-EX		Ct	42,7	-0,19	30	-5,77	37	1147	
		An	42,2	-0,17	12	-7,18	18	478	
CB-SA		Ct	46,4	-0,25	25	-6,56	32	1153	
		An	46,7	-0,33	14	-9,81	19	653	
CB-SC		Ct	41,0	-0,01	24	-5,42	32	1104	
		An	43,0	-0,20	14	-4,49	23	694	
CB-SH		Ct	39,8	0,05	22	-6,53	30	1004	
		An	40,3	-0,37	18	-4,82	25	718	
CB-TL		Ct	47,9	-0,23	25	-6,23	32	1211	
		An	47,0	-0,41	17	-4,79	26	870	
F			(1,6)***	ns	(2)***	(0,83)***	(2)***	ns	
C			(4,1)***	ns	ns	(2,10)**	(4)***	(161)***	
A		ns	ns	(2)***	ns	(2)***	(63)***		
F*C		ns	ns	ns	ns	(7)**	(266)**		
F*A		ns	ns	ns	ns	ns	ns		
C*A		ns	ns	(8)**	(3,42)*	(7)***	ns		
F*C*A		ns	ns	ns	ns	ns	ns		

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. *El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

En trigo, para el promedio de los cultivares, el día en el que el SPAD fue cero se modificó por el anegamiento y la fecha de siembra (Cuadro 2.8). Tanto en E1 como en

E2 el anegamiento anticipó el día cuando el SPAD fue cero, el cual en E1 fue de 25 días mientras que en E2 fue de 13 días. Por su parte, la totalidad de los cultivares de cebada en la condición sin anegamiento tardaron 37 días en presentar valores de SPAD nulo, 10 días más que el promedio de los cultivares bajo anegamiento (Cuadro 2.9). A su vez, dos cultivares (CB-SH y CB-TL) bajo anegamiento no se diferenciaron de su situación control para la variable mencionada y tardaron 9 días más que los restantes 4 cultivares bajo anegamiento en llegar a SPAD = 0 (33 días contra 24 días).

El análisis de las variaciones en el área bajo la curva de SPAD con las variaciones en el día quiebre de pendiente y el día con SPAD nulo presentó resultados lineales y positivos tanto para E1 como en E2 en ambas especies (Fig. 2.11b y d; 2.12b y d). En trigo, el rango explorado para el quiebre de pendiente fue de entre 10 y 40 días desde el anegamiento (ddia) y presentó ajustes superiores a 0,63 (Fig. 2.11b), mientras que el rango explorado para el día con SPAD nulo fue entre 14 y 64 ddia y se obtuvieron ajustes de r^2 superiores a 0,76. Los resultados en cebada mostraron similar tendencia (Fig. 2.12), el rango que exploró para el día de quiebre de pendiente fue entre 10 y 33 ddia, con ajustes de r^2 mayores a 0,53 (Fig. 2.12b). La variable día de SPAD nulo exploró un rango de entre 14 y 48 ddia, con r^2 mayores a 0,57 al relacionarse con el área bajo la curva SPAD (Fig. 2.12d).

Trigo

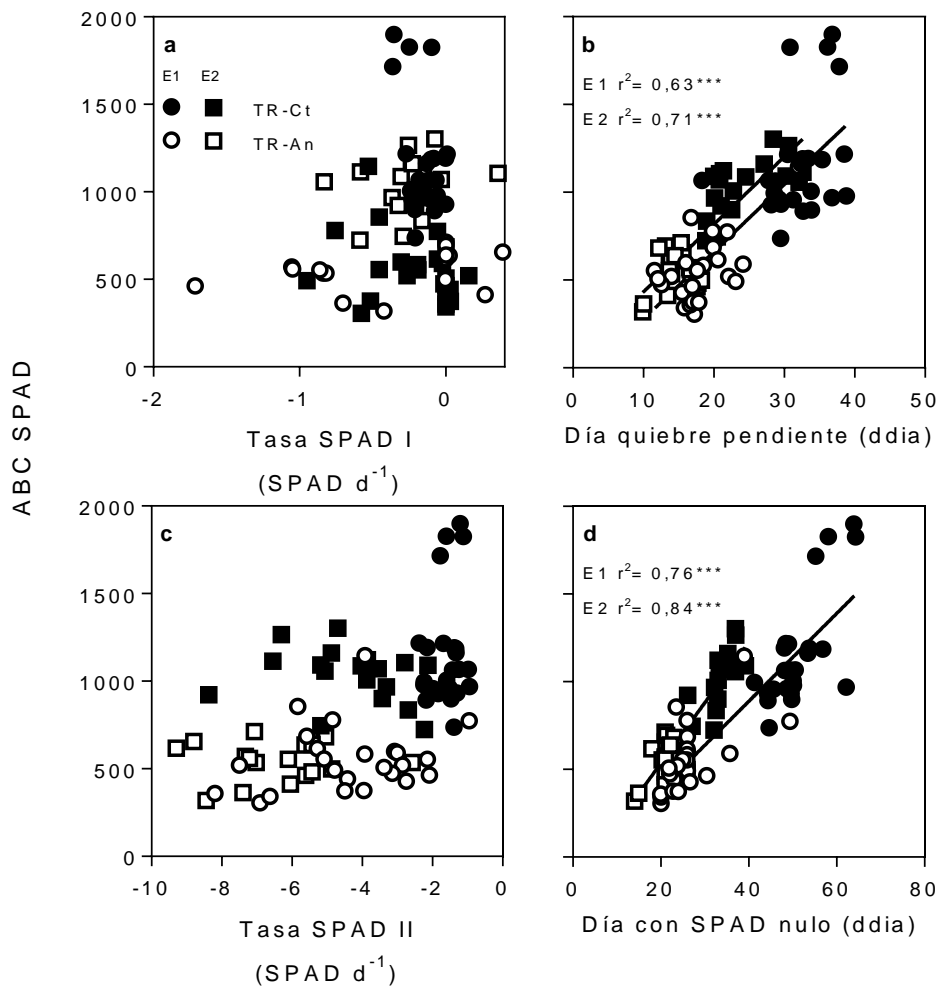


Figura 2.11. Área bajo la curva de SPAD (ABC SPAD) en función de la primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I) (a), el día de quiebre de la pérdida de SPAD (en días desde inicio de anegamiento, dda) (b), la segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II) (c), y los días desde anegamiento en el que el SPAD fue nulo (d), basado en las mediciones realizadas en la hoja bandera del vástago principal de trigo en la condición control (Ct) y anegada (An) en las fechas de siembra temprana (E1) y tardía (E2). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.

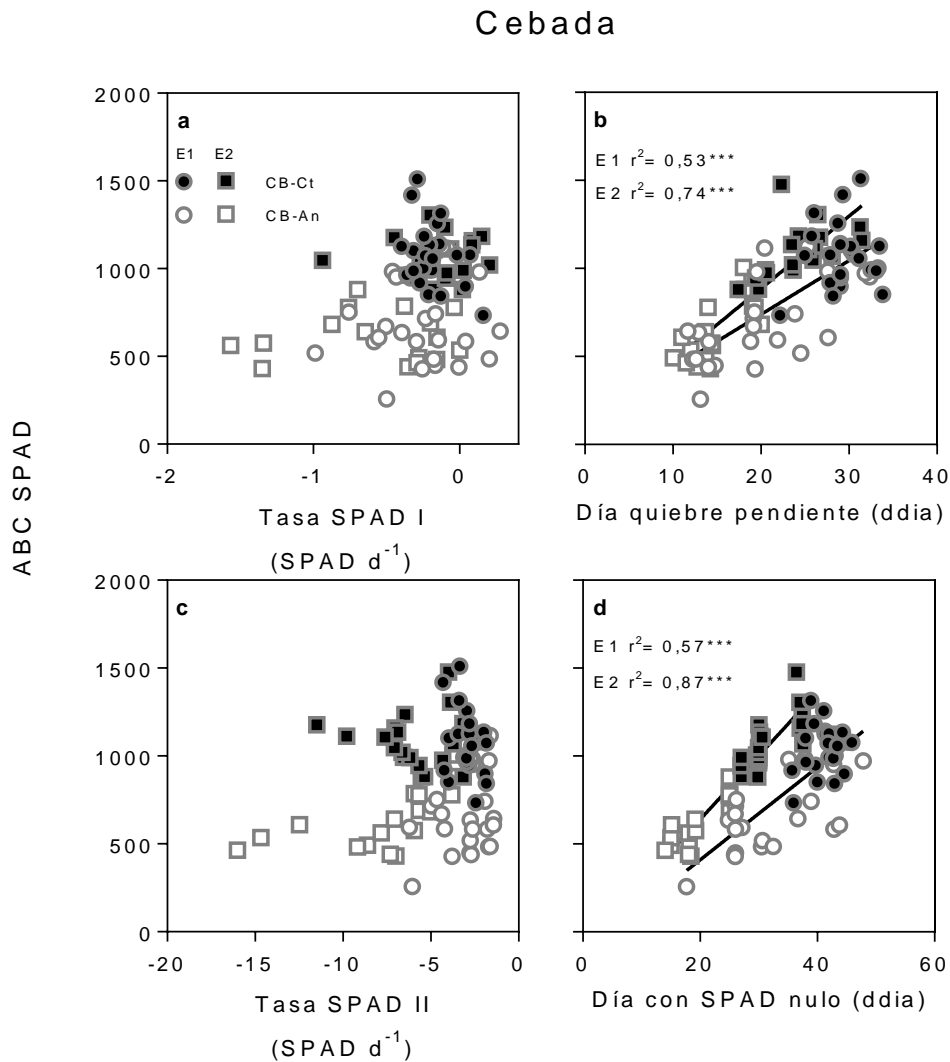


Figura 2.12. Área bajo la curva de SPAD (ABC SPAD) en función de la primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I) (a), el día de quiebre de la pérdida de SPAD (en días desde inicio de anegamiento, ddia) (b), la segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II) (c), y los días desde anegamiento en el que el SPAD fue nulo (d), basado en las mediciones realizadas en la hoja bandera del vástago principal de cebada en la condición control (Ct) y anegada (An) en las fechas de siembra temprana (E1) y tardía (E2). En (b) y en (d) la línea llena representa el ajuste de regresión.

El valor de F_v/F_m al inicio del tratamiento de anegamiento fue mayor en E1 (0,82 en trigo, y 0,83 en cebada) que en E2 (0,80 en trigo y en cebada) con diferencias significativas para trigo anegado pero no en cebada y sin presentar diferencias entre cultivares dentro de cada especie (Cuadros 2.10 y 2.11). En la dinámica de fluorescencia de la hoja bandera en trigo o la hoja anterior a la bandera en cebada en función del tiempo (Cuadros 2.10 y 2.11) el anegamiento generó modificaciones en el día de

quiebre de pendiente (*i.e.*, cuando se aceleró la caída de fluorescencia de la hoja bandera) y el día con $F_v/F_m = 0$. En el resto de las variables el anegamiento generó algunas modificaciones sin presentar una tendencia clara. El día de quiebre de pendiente en la caída del cociente F_v/F_m en los cultivares de trigo se adelantó 14 días con el atraso en la fecha de siembra. Entre los cultivares de cebada, el cambio de pendiente se vio modificado por el anegamiento ya que la mayoría de los cultivares de cebada (con la excepción de CB-SH y CB-TL) adelantaron el día de quiebre de pendiente. El día con $F_v/F_m = 0$ fue modificado por el anegamiento, en trigo con interacción con la fecha de siembra y en cebada con la fecha de siembra y con los cultivares utilizados. En trigo, la relación F_v/F_m en la condición control tardó 21 días más en llegar a 0 que la condición anegada para E1, mientras que en E2 la diferencia fue de 15 días. En cebada, el anegamiento modificó el tiempo en el que F_v/F_m fue nula para 4 de los 6 cultivares, quedando sin modificaciones para CB-SH Y CB-TL.

Cuadro 2.10. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddia) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	Fv/Fm inicial	Tasa Fv/Fm I (día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddia)	Tasa Fv/Fm II (día ⁻¹)	Día con Fv/Fm nulo (ddia)	
E1	TR-AC	Ct	0,830	-0,0008	38	-0,10	48	
		An	0,830	-0,0009	26	-0,22	30	
	TR-BG	Ct	0,830	-0,0026	46	-0,12	53	
		An	0,810	-0,0011	21	-0,18	26	
	TR-BS	Ct	0,800	-0,0003	42	-0,16	47	
		An	0,820	-0,0008	18	-0,23	22	
	TR-DM	Ct	0,820	-0,0013	52	-0,16	57	
		An	0,810	-0,0010	46	-0,22	50	
	TR-KG	Ct	0,820	-0,0014	38	-0,13	45	
		An	0,820	-0,0007	17	-0,26	20	
	TR-SY	Ct	0,820	-0,0021	43	-0,19	47	
		An	0,810	-0,0011	21	-0,22	25	
	E2	TR-AC	Ct	0,810	-0,0016	21	-0,07	33
			An	0,790	0,0000	12	-0,13	18
TR-BG		Ct	0,820	-0,0037	27	-0,11	34	
		An	0,790	0,0000	13	-0,12	20	
TR-BS		Ct	0,790	-0,0008	31	-0,13	37	
		An	0,790	0,0000	14	-0,12	21	
TR-DM		Ct	0,780	-0,0015	32	-0,12	39	
		An	0,780	0,0000	15	-0,11	23	
TR-KG		Ct	0,820	-0,0019	25	-0,10	33	
		An	0,790	-0,0011	13	-0,18	18	
TR-SY		Ct	0,790	-0,0012	28	-0,13	34	
		An	0,800	-0,0006	13	-0,10	21	
F				(0,01)***	ns	(2)***	(0,02)***	(2)***
C				ns	ns	(6)***	ns	(6)***
A			(0,01)** +	(0,0005)***	(2)***	(0,02)***	(6)***	
F*C			ns	ns	(10)***	ns	(10)**	
F*A			ns	ns	ns	(0,04)*	(5)*	
C*A			ns	ns	ns	ns	ns	
F*C*A			ns	ns	ns	ns	ns	

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 2.11. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddia) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E1) o tardía (E2) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	Fv/Fm inicial	Tasa Fv/Fm I (día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddia)	Tasa Fv/Fm II (día ⁻¹)	Día con Fv/Fm nulo (ddia)	
E1	CB-AN	Ct	0,830	-0,0013	37	-0,20	42	
		An	0,830	-0,0018	24	-0,12	31	
	CB-EX	Ct	0,820	-0,0003	37	-0,13	44	
		An	0,810	-0,0010	26	-0,17	32	
	CB-SA	Ct	0,820	-0,0018	35	-0,22	38	
		An	0,830	-0,0016	24	-0,27	27	
	CB-SC	Ct	0,830	-0,0012	36	-0,17	41	
		An	0,830	-0,0011	21	-0,31	24	
	CB-SH	Ct	0,820	-0,0007	35	-0,11	43	
		An	0,840	-0,0021	34	-0,18	39	
	CB-TL	Ct	0,830	-0,0010	34	-0,13	41	
		An	0,830	-0,0014	36	-0,15	42	
	E2	CB-AN	Ct	0,810	-0,0005	21	-0,14	27
			An	0,800	0,0000	11	-0,27	15
CB-EX		Ct	0,790	0,0000	30	-0,06	42	
		An	0,800	-0,0015	14	-0,15	19	
CB-SA		Ct	0,810	-0,0014	26	-0,13	32	
		An	0,800	-0,0007	13	-0,24	17	
CB-SC		Ct	0,800	-0,0007	26	-0,11	35	
		An	0,800	-0,0004	16	-0,13	22	
CB-SH		Ct	0,790	0,0000	24	-0,10	32	
		An	0,810	-0,0013	20	-0,12	27	
CB-TL		Ct	0,810	-0,0017	26	-0,10	35	
		An	0,820	-0,0019	18	-0,12	25	
F			(0,01)***	(0,0004)*	(1)***	(0,03)*	(2)***	
C			ns	ns	(4)***	(0,08)***	(4)***	
A		ns	ns	(1)***	(0,03)***	(2)***		
F*C		ns	ns	ns	ns	(7)*		
F*A		ns	ns	ns	ns	(3)*		
C*A		ns	ns	(6)***	ns	(7)***		
F*C*A		ns	ns	ns	ns	ns		

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento en (1). †El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

2.4 Discusión

En el presente capítulo se destacan cinco hallazgos principales: (i) las pérdidas en el rendimiento debido al anegamiento, relativas al control sin anegamiento, durante el periodo inmediatamente previo a antesis fueron mayores para trigo (-76%) que para cebada (-49%), (ii) hubo variabilidad entre los cultivares de trigo y cebada en la respuesta al anegamiento para la pérdida de rendimiento, (iii) el impacto negativo del anegamiento en el rendimiento de trigo y cebada fue mayor cuando se retrasó la fecha de siembra pero sin variaciones importantes en la fenología por efecto del estrés, (iv) el rendimiento y sus principales componentes numéricos correlacionaron fuertemente con la tasa de crecimiento (TCP) después del anegamiento pero no durante el periodo de anegamiento; y por último, (v) se encontró una relación positiva y significativa entre el rendimiento y la TCP con el área foliar verde al momento de finalizar el anegamiento (antesis), sumado al impacto del anegamiento sobre la cantidad de clorofila (SPAD; Figura suplementaria 2.1) y el estado de salud del fotosistema II. En los siguientes párrafos se discuten y detallan estos hallazgos destacando lo novedoso y su implicancia para el manejo de los cultivos.

2.4.1 Penalización del rendimiento en trigo y cebada generado por el anegamiento

Los resultados muestran que las pérdidas de rendimiento debido a un evento de anegamiento en el periodo inmediatamente previo a la antesis fueron mayores para el promedio de los cultivares de trigo (con pérdidas desde -51% a -73% en la fecha de siembra temprana, y de -84% a -91% en la fecha de siembra tardía) que para los cultivares de cebada (con mermas desde -17% a -46% en la fecha de siembra temprana, y -53% a -77% en la fecha de siembra tardía). Esos rangos de pérdida de rendimiento fueron consistentes con los encontrados por de San Celedonio *et al.* (2014b) y Marti *et al.* (2015) para eventos de anegamientos ocurridos alrededor de antesis. Otro resultado a

destacar es que la variabilidad genotípica para el rendimiento fue mayor bajo condiciones anegadas que bajo la condición control (Fig. 2.3). Curiosamente, ello resulta contrario a lo que se observa con otros estreses abióticos (por ejemplo, deficiencia de nitrógeno), donde las diferencias genotípicas en rendimiento entre los materiales tienden a reducirse bajo condiciones agronómicas restrictivas (ver a modo de ejemplo Abeledo *et al.*, 2003; Cossani y Sadras, 2019). La expresión de variabilidad genotípica bajo anegamiento en ambas especies es un comportamiento prometedor para los programas de mejoramiento que busquen materiales para regiones o sitios con altas probabilidades puntuales de ocurrencia de eventos de anegamiento durante del ciclo del cultivo. Otros trabajos también mostraron diferencias genotípicas en respuesta al anegamiento pero poniendo el foco en eventos de anegamiento durante las etapas tempranas del ciclo fenológico y analizando caracteres como la clorosis, proliferación de raíces adventicias, producción de biomasa o altura de tallo (Arduini y Orlandi y Ercoli *et al.*, 2016; Herzog *et al.*, 2016; Masoni *et al.*, 2016; Mustroph, 2018; Setter *et al.*, 2009; Sundgren *et al.*, 2018). Estas características podrían estar asociadas con diferentes grados de tolerancia o susceptibilidad de los cultivares al anegamiento en términos de rendimiento a madurez, sin embargo, no siempre es el caso. Algunos trabajos muestran que la tolerancia al anegamiento observada en etapas fenológicas tempranas no se evidenció en etapas más tardías (Ghobadi *et al.*, 2017; Setter y Waters, 2003; Sundgren *et al.*, 2018), cuando el anegamiento tiene un mayor impacto en el rendimiento y sus componentes numéricos (de San Celedonio *et al.*, 2014b).

El anegamiento combinado con la fecha de siembra tardía produjo mayores penalizaciones en el rendimiento respecto a la siembra temprana. En términos relativos, la pérdida promedio de rendimiento por el retraso en la fecha de siembra fue del 1% en trigo y 14% en cebada para la situación control, y del 64% en trigo y 52 % en cebada

para la situación con anegamiento. De forma tal que la siembra tardía redujo el rendimiento en forma más marcada ante el estrés por anegamiento que en la condición potencial (control), siendo sinérgico el efecto de ambos estreses (retraso en la siembra junto con anegamiento) tanto en trigo como en cebada. Esto respalda la hipótesis de trabajo de que fechas de siembra tardías profundizan las pérdidas de rendimiento en respuesta al anegamiento independientemente de la especie o el cultivar. El efecto diferencial entre las fechas de siembra fue asociado con un ambiente más estresante para las plantas debido a una mayor demanda atmosférica (*i.e.* mayor DPV) durante el ensayo realizado en la fecha de siembra tardía (Fig. 2.6), lo cual seguramente estuvo asociado a una reducción en la biomasa radical producto de la senescencia de la parte aérea de las plantas tal como fue demostrado por de San Celedonio *et al* (2017). Interesantemente, nuestros resultados mostraron que la condición ambiental después de removido el anegamiento (periodo de recuperación) fue más importante que la condición durante el evento de anegamiento. Las condiciones mencionadas profundizan el impacto negativo del anegamiento en el rendimiento en ambas especies, en coincidencia con lo mostrado por otros autores (Grassini *et al.*, 2007, para girasol; de San Celedonio *et al.*, 2014b, para trigo y cebada) pero sin que explícitamente se hubiera hecho referencia a la condición post-anegamiento. Las diferencias en el rendimiento entre los cultivares debido al anegamiento fueron fuertemente modificadas por la fecha de siembra. Para la fecha de siembra tardía el estrés fue de tal magnitud que prácticamente se eliminaron las diferencias entre los cultivares de trigo que se observaron en la fecha de siembra temprana. Sin embargo, la variabilidad genotípica persistió entre los cultivares de cebada más allá de la fecha de siembra en la que se haya realizado el ensayo. Es decir que el impacto del anegamiento sobre la expresión de la variabilidad intra-específica ante variaciones en la condición ambiental difirió entre

especies: las condiciones climáticas favorables (*i.e.* fecha de siembra temprana) permitieron expresar la variabilidad genotípica en ambas especies y con condiciones climáticas más desfavorables (*i.e.* fecha de siembra tardía) solo se sostuvo en cebada. En ninguna condición el anegamiento modificó el día en que se alcanzaron antesis o madurez; es decir que la fenología de los cultivares no fue modificada por el exceso hídrico, lo cual se encuentra en línea con lo obtenido por de San Celedonio *et al.* (2016).

2.4.2 Variabilidad en los componentes numéricos del rendimiento y el rol de la tasa de crecimiento

Junto con la variabilidad genotípica para rendimiento en respuesta al anegamiento en trigo y cebada, se encontró también variabilidad en cada especie para los componentes numéricos del rendimiento. El número de granos es el componente numérico que tradicionalmente explica las variaciones del rendimiento en trigo y cebada (Fischer *et al.*, 1993; Slafer y Andrade, 1993; para trigo; Abeledo *et al.*, 2003; Arisnabarreta y Miralles, 2008 para cebada). En la presente tesis, el anegamiento impuesto por aproximadamente las 3 semanas inmediatamente anteriores a antesis, redujo el número de granos, tal como se esperaba. Bajo condiciones potenciales, el número de granos por espiga y el número de espigas por planta son los componentes que explican el número de granos por planta/unidad de área en trigo y cebada, respectivamente (Alvarez Prado *et al.*, 2017; Slafer y Andrade, 1993). En la presente tesis, y bajo estrés por anegamiento, estas relaciones se mantuvieron, en línea con lo mostrado para anegamiento por de San Celedonio *et al.* (2014 b) y Marti *et al.* (2015).

Las reducciones en el número de granos debido al anegamiento fueron relacionadas con la tasa de crecimiento de las plantas después de removerse el estrés. Esta respuesta podría estar asociada con un menor cuaje causado por el anegamiento (ver Fig. 2.5). En trigo y cebada se asume que la tasa de crecimiento por planta durante

el periodo crítico está asociada lineal y positivamente con el rendimiento en grano (para el mismo cultivar y con variaciones de ambas variables debido a cambios en la disponibilidad de recursos como radiación, nutrientes y/o agua). Nuestro trabajo mostró que para condiciones de anegamiento previo a antesis: (i) la tasa de crecimiento por planta no explicó las variaciones en el rendimiento del conjunto de datos cuando fue medida durante el periodo crítico, pero (ii) sí la tasa de crecimiento por planta medida después de removido el estrés (*i.e.* durante la recuperación) estuvo fuertemente asociada con las variaciones en el rendimiento y sus principales componentes numéricos independientemente del factor genotipo. Este último resultado refuerza la idea presentada por de San Celedonio *et al.* (2017) de que hay un efecto retardado del anegamiento en la producción de biomasa y, en última instancia, en el rendimiento.

El efecto negativo del anegamiento previo a la antesis también penalizó el peso del grano. La reducción en el peso de grano podría ser explicada debido a que: (i) antes de la antesis se define el peso potencial del grano durante el periodo en el que se define el tamaño de los carpelos, el futuro pericarpio (Calderini *et al.*, 1999; Scott *et al.*, 1983), y/o (ii) el efecto negativo del anegamiento en la producción de biomasa al terminar el estrés, asociado con la importante senescencia foliar y escasez de removilización de reservas desde los tallos (de San Celedonio *et al.*, 2017). Hasta ahora, este es el primer estudio que demuestra con datos experimentales de cultivares de trigo y cebada, que la tasa de crecimiento por planta durante el periodo de recuperación fue un carácter que explicó el impacto del anegamiento en el rendimiento y los componentes numéricos de mejor manera que la tasa de crecimiento por planta durante el periodo de exceso de agua *per se*. Trigo y cebada han sido calificadas como especies con nula a escasa limitación por fuente de carbono durante el periodo de llenado para la definición del peso del grano (Alvarez Prado *et al.*, 2013; Bingham *et al.*, 2007; Borrás *et al.*, 2004a).

La reducción en el peso del grano ante el estrés por anegamiento alrededor de antesis y su relación con la tasa de crecimiento durante el periodo de recuperación es un indicador de una limitación por fuente, en línea con lo observado recientemente por Becherán *et al.* (2022), y producto del impacto del estrés sobre el tamaño del área foliar verde y su funcionalidad más una probable restricción en la cantidad de reservas de carbono removilizadas. Li *et al.* (2012) muestran que el anegamiento en post-antesis en trigo incrementó la removilización de carbohidratos desde el tallo pero no logró sostener el peso del grano. El rol del anegamiento sobre la removilización de reservas en post-antesis constituye un aspecto pendiente de estudio considerando como aspectos de análisis la magnitud de las reservas, su eficiencia de removilización y la variabilidad genotípica.

2.4.3 El AF_v, SPAD y la fluorescencia de las hojas mantuvieron la TCP

Las plantas que presentaron mayores TCP (y mayores rendimientos) fueron también aquellas que lograron mantener por más tiempo el AF_v, el SPAD y la fluorescencia. En consecuencia, se puede marcar la importancia de cómo la capacidad de mantener hojas verdes y funcionales repercutieron en la TCP y posteriormente en el rendimiento, siendo de esta manera caracteres a considerar tanto para seleccionar materiales como para realizar estudios de susceptibilidad al anegamiento.

Para la condición control se observó una disminución en el AF_v por planta cuando se analizó el periodo que abarca desde el estadio de hoja bandera o la hoja inmediatamente inferior a la hoja bandera, en trigo y cebada respectivamente, hasta la antesis en ambas especies (*i.e.*, el periodo durante el cual se realizó el estrés por anegamiento en las macetas anegadas). Dicha pérdida de AF_v (caída promedio del 33%) fue producto de la normal senescencia de las hojas producidas por la muerte celular programada (Lim *et al.*, 2007). Estos resultados en los tratamientos controles son

esperables debido a que la primera medición de AF_v por planta se realizó en el momento donde prácticamente la totalidad del área foliar por planta ya se encontraba expandida (estadio de hoja bandera en trigo y de la hoja inmediatamente inferior a la bandera en cebada) y la siguiente medición a nivel de planta se realizó en antesis para ambas especies donde normalmente se acentúa la pérdida de AF_v (por muerte de macollos no fértiles).

Por su parte, a partir de hoja bandera las disminuciones en el AF_v del tratamiento de anegamiento fueron superiores a la caída esperada por ontogenia que presentaron los tratamientos control, la disminución promedio de los tratamientos anegados fue de 80%, indistintamente de qué especie y cultivar se trate. Por un lado, y tomando como referencia al vástago principal, la disminución en el AF_v estuvo asociada al adelanto en el inicio de la segunda fase de senescencia foliar (no a aumentos en las tasas de senescencia foliar) y no a hojas más chicas ya que prácticamente la totalidad de las hojas ya se encontraban expandidas, aspecto este último que se observa en anegamientos más tempranos en el ciclo (Huang *et al.*, 1994b; Malik *et al.*, 2002; Trought y Drew, 1980b). Cuando se analiza a cada cultivar por separado, se observaron diferencias entre los mismos; el ejemplo más notorio fue para cebada, donde CB-TL presentó una gran capacidad de mantener el AF_v al finalizar el anegamiento, sobre todo en la fecha de siembra temprana, y que posteriormente se tradujo en un mayor rendimiento. La pérdida de AF_v en función del tiempo se caracterizó por presentar dos fases: una primera fase en la cual la tasa de senescencia fue baja (tasa I) hasta un punto de inflexión a partir del cual la tasa de senescencia se aceleró (tasa II). La DAF_vR se asoció positivamente con el día en el cual tuvo lugar ese punto de inflexión más que con diferencias en la magnitud de las tasas de senescencia I o II. La dinámica bi-fásica de senescencia ha sido caracterizada en especies como trigo (*e.g.* Adamsen *et al.*, 1999;

Chapman *et al.*, 2021; Hafsi *et al.*, 2000) y maíz (*e.g.* Antonietta *et al.*, 2014; Borrás *et al.*, 2003). Los análisis realizados en esas publicaciones, y en otras afines, no se centraron en cuantificar cada una de las variables que caracterizan a la dinámica de senescencia foliar (primera y segunda tasa de senescencia foliar, el día de quiebre de la tasa de senescencia, día en el cual el área foliar verde fue nula, duración del área foliar verde) siguiendo la metodología de la presente tesis, pero permiten concluir al igual que los resultados aquí presentados que el momento de establecimiento de la senescencia foliar fue la variable primaria que define al proceso (Chapman *et al.*, 2021). Estos resultados permiten asentar que una vez que se dispara el proceso de senescencia, la pérdida de área foliar verde persiste con la misma tasa más allá de las modificaciones en la condición ambiente. El análisis de las causas que explican dichas variaciones es un aspecto a estudiar a futuro considerando, por ejemplo, la regulación hormonal del proceso (Sultana *et al.*, 2021).

Se encontró una relación (lineal y positiva) entre el AF_V en anthesis y el rendimiento para ambas especies estudiadas. Sin embargo, otros autores no encontraron relaciones similares a las observadas en este trabajo, e incluso presentaron datos erráticos para la relación entre el área foliar y los rendimientos (Setter *et al.*, 1999), aunque vale la aclaración que dichos investigadores realizaron la medición de área foliar por medio de estimaciones visuales, lo cual tiene una mayor subjetividad. Setter *et al.* (1999) observaron relaciones robustas entre rendimiento y aerénquima en raíces, las que fueron medidas al finalizar el anegamiento y como indicador de la funcionalidad de la planta. En otros cereales se encontraron resultados similares entre el rendimiento y la duración del área foliar (Thomas y Smart, 1993); sin embargo, las variaciones en el área foliar se originaron por utilizar diferentes híbridos/variedades, dosis de nitrógenos o tratamientos de defoliación. Las mediciones de SPAD y fluorescencia son dos variables

comúnmente utilizadas para cuantificar los efectos del anegamiento con resultados consistentes, donde se observa en general caídas en los valores de SPAD y fluorescencia, principalmente en el momento posterior a la antesis e independientemente del momento del estrés o de la intensidad del mismo (Ahmed *et al.*, 2002; Araki *et al.*, 2012; Arduini *et al.*, 2016; Hossain *et al.*, 2011; Li *et al.*, 2011). La combinación de diferentes caracteres, como AF_v en antesis, aerénquima y mediciones que podrían asociarse indirectamente a la funcionalidad foliar (SPAD y fluorescencia) pueden ser de gran utilidad para seleccionar cultivares por tolerancia al anegamiento en planes de mejoramiento o analizar prácticas de manejo que mitiguen el estrés por anegamiento en condiciones de campo como por ejemplo la fertilización nitrogenada post-anegamiento. Un aspecto a destacar es que el valor de F_v/F_m en trigo, la especie más susceptible, presentó diferencias significativas respecto al control ni bien impuesto el tratamiento de anegamiento, mientras que al inicio del estrés no se observaron en forma inmediata diferencias en el SPAD; por consiguiente, la fluorescencia fue un indicador más sensible que el SPAD en captar la ocurrencia inicial del estrés por anegamiento, coincidiendo con lo presentados por Ploschuk *et al.*, (2018).

En el presente capítulo se analizó el impacto del anegamiento sobre el rendimiento a escala de planta en términos de sus componentes numéricos (número de granos por planta y peso del grano) y fisiológicos (tamaño y mediciones que se podrían asociar con el funcionamiento del área foliar por planta) en trigo y cebada y frente a variaciones en la fecha de siembra. Un aspecto por evaluar es cómo estas respuestas analizadas a nivel de planta individual se sostienen en plantas creciendo en condiciones de micro-cultivo, aspecto que se aborda en el capítulo siguiente.

Efecto del anegamiento sobre el rendimiento y la tasa de crecimiento a través de la captura y uso de la radiación a escala de cultivo

Efecto del anegamiento sobre el rendimiento y la tasa de crecimiento a través de la captura y uso de la radiación a escala de cultivo

3.1 Introducción

En los capítulos anteriores se remarcó la importancia e impacto del estrés por anegamiento en las diferentes especies. El foco se realizó en el daño que genera dicho estrés en dos cereales invernales como lo son trigo y cebada. En particular, en el Capítulo 2 se analizó cómo un evento de anegamiento durante el periodo crítico impactó en el rendimiento, los componentes numéricos del rendimiento (número de granos y peso del grano) y variables asociadas (*e.g.* tasa de crecimiento por planta, mantenimiento del área foliar verde). Dicho análisis se realizó considerando la variabilidad genotípica para ambas especies como factor modulador de la respuesta al anegamiento. La mayoría de los estudios referidos al efecto del anegamiento sobre trigo y cebada se realizaron a escala de planta individual (al igual que los resultados del Capítulo 2 de la presente tesis doctoral) y explorando niveles de organización inferiores. Sin embargo, la experimentación en macetas guarda un correlato con el comportamiento de los materiales a campo que va desde muy bueno (Syme, 1972) a no significativo (Ehdaie, 1995; Poorter *et al.*, 2012). Es más, el rendimiento de un individuo creciendo aislado a campo (g pl^{-1}) no es un buen estimador del rendimiento por unidad de superficie (g m^{-2}) cuando ese mismo material crece en condiciones de campo en una estructura de cultivo (Pedró *et al.*, 2012). Por consiguiente, es importante considerar la escala de trabajo y las condiciones experimentales que generan los resultados al momento de analizar el impacto del estrés por anegamiento sobre el rendimiento.

Aunque existen numerosos estudios enfocados en el efecto del anegamiento sobre trigo y cebada, pocos se condujeron a escala de cultivo. En dicha escala comienzan a tomar relevancia ciertas variables que no son posible de ser analizadas a escala de planta

individual. Mediante el uso de una estructura de cultivo (que determina plena competencia) es posible estudiar el crecimiento de la biomasa en términos de la captura de los recursos por unidad de superficie (*e.g.* radiación) y la eficiencia con que esos recursos son transformados en biomasa. Este es un enfoque tradicional en la ecofisiología de cultivos, y ha sido abordado en el presente capítulo para evaluar el impacto del estrés hídrico por anegamiento sobre la generación de biomasa.

La producción de biomasa es una función del total de energía solar incidente sobre el cultivo (Monteith, 1977). En función de los términos asociados a la economía del carbono, la tasa de crecimiento del cultivo en trigo y cebada durante un periodo dado puede ser explicada como:

$$TCC_i = RFA_i * EI_i * EUR_i * d_i^{-1} \quad (\text{Ecuación 3.1})$$

donde TCC_i es la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo i ($\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), RFA_i es la radiación fotosintéticamente activa incidente diaria durante dicho periodo ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), EI_i es la eficiencia de intercepción de radiación por el cultivo (%), EUR_i es la eficiencia en el uso de la radiación ($\text{g MJ}^{-1} \text{ día}^{-1}$), y d_i es la duración en días del periodo i .

La eficiencia de intercepción de radiación por parte de un cultivo depende de la generación y mantenimiento del área foliar, que a escala de cultivo está asociado a la evolución del índice de área foliar (IAF) (Hipps, 1983; Miralles y Slafer, 1997; Puckridge y Ratkowsky, 1971). En trigo y cebada el proceso de macollaje regula la dinámica de generación del área foliar (Abeledo *et al.*, 2004; Ewert y Pleijel, 1999). El sostenimiento del IAF en el tiempo depende del proceso de senescencia foliar.

La eficiencia de uso de la radiación representa la cantidad de biomasa generada por unidad de energía solar interceptada por el cultivo. Dicha eficiencia de uso de la radiación se encuentra condicionada por la tasa de fotosíntesis foliar y, por consiguiente,

por el contenido de nitrógeno foliar dado que la mayor parte del contenido de nitrógeno de las hojas se encuentra asociado al sistema fotosintético (Evans, 1989).

El impacto del anegamiento sobre la TCC, la radiación interceptada (RI*EI) y la EUR ha sido poco estudiado. Los únicos trabajos identificados sobre el tema son los desarrollados por Bange *et al.* (2004) y por Milroy y Bange (2013) para un cultivo de algodón expuesto a anegamiento a lo largo de su ontogenia, en Australia. Dichos autores encontraron que el anegamiento redujo el establecimiento de biomasa a través de caídas en la eficiencia en el uso de la radiación más que por cambios en la eficiencia de intercepción de radiación. Muchow *et al.* (1993) también indicaron caídas en la eficiencia en el uso de la radiación por anegamiento en especies leguminosas (soja, mungo, caupí) para ensayos realizados a campo que sufrieron anegamientos circunstanciales, en ensayos no realizados con objeto de evaluar *ad hoc* el impacto de dicho estrés. Estudios recientes en cultivos de invierno destacaron que la falta de recuperación en cebada por anegamientos previos a la floración fue debido a una pobre recuperación de los atributos de radiación interceptada y eficiencia de uso de la radiación (Ploschuk *et al.*, 2021).

El objetivo de este capítulo fue analizar el efecto de un evento de anegamiento en el periodo crítico sobre el rendimiento de trigo y cebada a escala de cultivo, considerando su impacto sobre los componentes numéricos del rendimiento y sobre las variables que definen la tasa de crecimiento del cultivo.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Condiciones generales de los experimentos

Se realizó un ensayo en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34° 35'S, 58° 29'O) durante el año 2017. El experimento se realizó en contenedores plásticos de 1 m³ (1m x 1m x 1m), rellenos con una mezcla 3 a 1 de arena y tierra fértil. En la base de los contenedores se colocaron 10 cm de leca para permitir el drenaje de los mismos mediante una válvula esférica de 1 pulgada colocada en la base de los contenedores. La densidad de siembra objetivo fue de 240 pl m⁻² con un distanciamiento entre hileras de 10 cm con orientación norte-sur y estructura de cultivo. La siembra se realizó ubicando las semillas en forma equidistante sobre cintas de papel biodegradables. Una semana previa a la siembra el sustrato presentó el equivalente a 4 kg N ha⁻¹ y 16,7 ppm de fosforo extractable (Bray 1). El día anterior a la siembra cada unidad experimental se fertilizó con el equivalente a 400 kg ha⁻¹ de superfosfato simple (0-21-0*+12S) y 250 kg ha⁻¹ de Azufertil® (0-0-0+15S+29Ca+micronutrientes). A su vez, cada contenedor se fertilizó escalonadamente con un total equivalente a 400 kg ha⁻¹ de urea (46-0-0) (siembra, pleno macollaje y tercer nudo visible, con el 12,5%; 37,5% y el 50% respectivamente de la dosis total). El ensayo se mantuvo libre de estreses bióticos por medio de controles químicos y manuales.

3.2.2 Diseño experimental y tratamientos

Los ensayos se realizaron en base a un diseño completamente aleatorizado, con 3 repeticiones por tratamiento. Cada unidad experimental correspondió a un contenedor y estuvo conformada por la combinación de tres factores: dos fechas de siembra contrastantes, dos condiciones de anegamiento (anegado o control) y dos cultivares de

trigo y dos de cebada. Las fechas de siembra fueron el 22 de junio (fecha de siembra temprana, E3) y el 17 de agosto (fecha de siembra tardía, E4). Los dos cultivares de cebada (dos hileras) utilizados fueron Scrabble y Traveler, y los dos cultivares de trigo pan fueron Baguette 13 y DM Arex. Las abreviaturas correspondientes a los cultivares de ambas especies se presentan en el Cuadro 2.1 del Capítulo 2. La elección de los cultivares se realizó a partir de la información relevada en el Capítulo 2 (correspondiente a los ensayos realizados en macetas) donde se los clasificó con mayor o menor susceptibilidad al anegamiento durante el periodo crítico. Baguette 13 y Scrabble fueron identificados como de mayor susceptibilidad al anegamiento, mientras que DM Arex y Traveler como de menor susceptibilidad. A su vez, se consideró importante que la duración del ciclo fenológico entre cultivares sea similar. Los tratamientos de anegamiento se impusieron durante los 15/20 días previos a la anthesis, comenzando en los estadios de hoja bandera completamente desplegada en trigo y la aparición de la punta de la hoja bandera en cebada. La apertura de la válvula esférica en la base de los contenedores, junto a la composición del sustrato, permitió el normal drenaje de los contenedores cuando fue necesario y llegado el momento del anegamiento facilitó generar el bloqueo del agua a partir del cierre de la válvula. Para lograr el tratamiento de anegamiento, se cerró la válvula de los contenedores correspondientes y luego se agregó agua suficiente para lograr obtener un pelo de agua de 1-2 cm por sobre la superficie del suelo. La duración del anegamiento fue de 20 días para E3 y 15 días para E4, ya que el aumento de temperatura entre E3 y E4 generó un acortamiento (en días) de la etapa en la cual se realizó el estrés. Durante el resto del ciclo de cultivo en los contenedores anegados y en la totalidad del ciclo en los controles, el contenido de agua del perfil se mantuvo a capacidad de campo mediante riegos sucesivos a través de un sistema de riego por goteo.

3.2.3 Mediciones y cálculos

Se realizaron mediciones de la fenología del cultivo basándose en la escala decimal desarrollada por Zadoks *et al.* (1974). Los estadios medidos fueron emergencia (Z11), aparición de la punta de la hoja bandera en cebada (Z37), hoja bandera completamente expandida en trigo (Z39), antesis (Z65) y madurez (Z90). Cada estadio fenológico fue identificado como tal cuando el 50% de la población de vástagos se encontró en dicho estado. En trigo la antesis se identificó a partir de la visualización de las anteras por fuera del antecio floral de las espiguillas y en cebada dicho estado fenológico se identificó cuando las aristas de la espiga emergieron 4-5 cm por sobre la vaina de la hoja bandera (Fernández Gómez y Wilson, 2012). Las mediciones de fenología se realizaron a diario con la finalidad de obtener una mayor precisión en la medición. Las condiciones ambientales de radiación fotosintéticamente activa incidente, temperatura y humedad relativa se registraron con una frecuencia horaria mediante una central meteorológica (Davis Vantage Pro2, California, EEUU) ubicada en el lugar del ensayo. Se realizó el cálculo de déficit de presión de vapor (DPV) basado en la fórmula planteada por Clausius – Clapeyron (Ec. 2.1 a 2.3 del Capítulo 2).

Se realizaron mediciones de radiación interceptada 1 o 2 veces por semana utilizando un ceptómetro (Cavadevaices®) desde tres semanas posteriores a la emergencia hasta madurez. Las mediciones se realizaron entre las 11 y 14 h en días completamente diáfanos. En cada unidad experimental, se realizó una medición de radiación por sobre el cultivo (radiación incidente) y dos mediciones en diagonal a las hileras de siembra ubicando el ceptómetro inmediatamente por debajo de la hoja verde más cercana al suelo (radiación transmitida). Dado que en trigo y cebada las hojas senescidas persisten en las plantas a lo largo de la ontogenia, la radiación transmitida se cuantificó colocando la barra del ceptómetro a la altura de la línea de hojas verdes más

cercanas al suelo. La diferencia entre la radiación incidente y el valor promedio de la radiación transmitida se consideró como la radiación interceptada por el cultivo ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) y fue expresada como eficiencia de intercepción, en porcentaje respecto a la radiación incidente. Finalmente, a partir de la eficiencia de intercepción medida a lo largo del ciclo y el valor de radiación fotosintéticamente activa incidente (obtenida a diario de la central meteorológica previamente mencionada) se obtuvo la radiación interceptada por el cultivo a lo largo del ciclo o en determinados periodos (MJ m^{-2}).

Se realizaron muestreos de biomasa aérea en tres momentos fenológicos. El primer muestreo se realizó el día en el que se impuso el anegamiento (*i.e.*, hoja bandera expandida para trigo y aparición de punta de hoja bandera en cebada). El segundo muestreo se realizó el día en que se removió el tratamiento de anegamiento (*i.e.*, anéscis de ambos cultivos). El tercer muestreo se realizó en madurez. Se muestrearon las 3 repeticiones por tratamiento en cada momento, donde se tomó en cada repetición una muestra de biomasa de 80 cm lineales en hileras centrales. En cada muestreo se registró la fecha y se contó el número de plantas por m^2 . Luego de secar la biomasa en una estufa a 60°C durante 72 h, se obtuvo el peso seco de la misma. Con la biomasa medida en cada momento (g m^{-2}) y la radiación interceptada acumulada por el cultivo (MJ m^{-2}) se calculó la eficiencia en el uso de la radiación (g MJ^{-1} , EUR; Medlyn *et al.*, 2003; Monteith, 1977):

$$EUR_i = BA_i * RFIA_i^{-1} \quad (\text{Ecuación 3.2})$$

donde EUR_i es la eficiencia con la cual el cultivo convierte la radiación interceptada en biomasa en el periodo i , BA_i es la biomasa aérea total acumulada en el periodo i , $RFIA_i$ es la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada por el cultivo a lo largo del periodo i .

En los muestreos correspondientes al inicio y fin del tratamiento se separaron las hojas que permanecían verdes en las plantas y se les midió su superficie utilizando un área-foliómetro (Li-Cor 3100). A partir del área foliar verde medido se estimó el índice de área foliar (IAF, $\text{cm}^2 \text{cm}^{-2}$). A su vez, en antesis, se tomaron muestras de 6 espigas de vástagos principales por unidad experimental y se contabilizó el número de flores fértiles por espiga (una flor se contó como fértil cuando sus estilos estaban curvos y sus estigmas marcadamente estirados; Waddington *et al.*, 1983). A madurez se contabilizó el número de espigas del muestreo, y posteriormente se trillaron las espigas. Se tomó una sub-muestra de 200 granos en cada muestra y luego se pesaron para calcular el peso promedio por grano (mg). El número de granos por m^2 se calculó como el cociente entre el rendimiento (correspondiente al peso total de los granos) y el peso promedio por grano. El número de granos por espiga fue calculado como el cociente entre el número de granos por m^2 y el número de espigas por m^2 . El porcentaje de cuaje fue calculado a partir de la relación entre el número de granos por espiga en madurez y el número de flores fértiles en antesis. El índice de cosecha fue calculado como el cociente entre el rendimiento y la biomasa total a madurez.

La tasa de crecimiento del cultivo (TCC, $\text{g m}^{-2} \text{día}^{-1}$) entre dos eventos fenológicos se calculó como el cociente entre la biomasa aérea acumulada a lo largo de esa etapa y el número de días transcurridos:

$$TCC_{ij(t,t-1)} = \frac{BA_{ij(t)} - BA_{ij(t-1)}}{DDE_{(t)} - DDE_{(t-1)}} \quad (\text{Ecuación 3.3})$$

donde $TCC_{ij(t,t-1)}$ es la tasa de crecimiento del cultivo para el cultivar i en la fecha de siembra j para el periodo entre t y $t-1$, BA es la biomasa total aérea en el estado t o $t-1$ y DDE son los días desde emergencia hasta el estado t o $t-1$.

Desde el día en que se impuso el anegamiento y hasta llegar a madurez, se realizaron mediciones de verdor de las hojas mediante un equipo SPAD-502 Konica

Minolta y de fluorescencia (F_v/F_m) con un equipo OS-30 Chlotophyll Fluorometer Opti-Sciences. Ambas mediciones se llevaron a cabo 2 veces por semana, en la hoja bandera de trigo y en la hoja previa a la hoja bandera en cebada en tres vástagos principales por unidad experimental identificados con un precinto. En esas mismas plantas se midió 2 veces por semana el área foliar verde (AF_v) en la totalidad de las hojas del vástago principal. Para ello se tomó la medida de ancho y largo de cada una de las hojas del vástago principal utilizando una regla con precisión de mm. Luego se multiplicaron dichas variables entre sí y fueron afectadas por un factor de 0,835 (coeficiente determinado por Miralles y Slafer, 1991) para calcular el área foliar por hoja.

Para analizar la dinámica en el tiempo del SPAD, de la fluorescencia y del AF_v se graficaron en primera instancia los datos de cada una de las variables en función de los días desde el inicio del tratamiento de anegamiento. Posteriormente, se realizó el ajuste correspondiente utilizando una función bi-lineal de acuerdo a Ec. 2.6 del Capítulo 2. Como producto de dichos ajustes se obtuvieron 6 parámetros (Fig. 2.1 del Capítulo 2): ordenada al origen, una pendiente inicial, un punto donde cambia la magnitud de la pendiente, una segunda pendiente (generalmente de mayor magnitud que la primera), el día en el cual la variable medida en el eje de las abscisas fue igual a cero y la integral de la función (área bajo la curva), este último parámetro no fue utilizado para el análisis de fluorescencia por carecer de interpretación biológica.

3.2.4 Análisis estadístico

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos de anegamiento, cultivares y fechas de siembra, así también como sus interacciones fueron evaluadas con un análisis de la varianza (ANVA) de tres vías (InfoStat, Di Rienzo *et al.*, 2010). Las diferencias entre las medias se basaron en la prueba de Tukey con un nivel de significancia de 0,05.

Se utilizaron regresiones lineales y curvi-lineales para realizar asociaciones entre diferentes variables utilizando el programa GraphPad Prisma (Motulsky y Christopoulos, 2003).

3.3 Resultados

3.3.1 Fenología y condiciones meteorológicas

La fenología de los cultivares de trigo y de cebada se modificó significativamente por el cambio en la fecha de siembra (temprana, E3, y tardía, E4) (Cuadros 3.1 y 3.2). En trigo el atraso en la fecha de siembra significó un acortamiento de 30 días en la duración total del ciclo para el promedio de los cultivares. Tanto en E3 como en E4, el cultivar TR-BG presentó una duración 6 días mayor que TR-DM. Entre los cultivares de cebada el atraso en la fecha de siembra generó un acortamiento en la totalidad del ciclo de 37 días. En E3 y E4 la diferencia en la duración del ciclo entre los cultivares de cebada fue solamente de 2 días.

Para trigo se encontraron diferencias entre cultivares en el día de inicio del anegamiento tanto en E3 como en E4 (Cuadro 3.1). En ambas fechas TR-DM alcanzó el estado de hoja bandera, y por consiguiente inició el anegamiento, en forma anticipada con respecto a TR-BG. En promedio de E3 y E4, TR-BG tardó 7 días más que TR-DM en llegar a hoja bandera. El tratamiento de anegamiento fue de igual duración para los dos cultivares entre sí, pero de mayor duración en E3 (20 días) que en E4 (14 días). Al momento de antesis (*i.e.* finalización del anegamiento) se mantuvieron las mismas diferencias fenológicas entre cultivares que al iniciarse el tratamiento de anegamiento. Para la etapa que abarcó desde fin del anegamiento (antesis) hasta madurez fisiológica se encontraron en trigo diferencias significativas por efecto del anegamiento, la fecha de

siembra y los cultivares (Cuadro 3.1). Sin embargo, solo la fecha de siembra generó cambios considerables, ya que el anegamiento y los cultivares modificaron la duración de dicha etapa en solo 1 día, mientras que la fecha de siembra tardía acortó la etapa desde fin de anegamiento hasta madurez fisiológica 11 días.

Cuadro 3.1. Duración en días de las etapas emergencia – madurez (EM-MAD), emergencia – aparición de la hoja bandera (EM-HB) (*i.e.* inicio del tratamiento de anegamiento), y emergencia – antesis (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento, EM-ANT) para los cultivares de trigo (factor C, nominados de acuerdo al Cuadro 2.1), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	EM-MAD (días)	EM-HB (días)	EM-ANT (días)
E3	TR-BG	Ct	130	70	91
		An	132	-	91
	TR-DM	Ct	125	65	84
		An	126	-	84
E4	TR-BG	Ct	101	58	72
		An	101	-	72
	TR-DM	Ct	94	50	64
		An	94	-	64
		F	(2)**** [†]	(1)***	(1)***
		C	(2)***	(1)***	(1)***
		A	ns	-	ns
		F*C	ns	(2)***	ns
		F*A	ns	-	ns
		C*A	ns	-	ns
		F*C*A	ns	-	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. [†]El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Para el cultivo de cebada, la aparición de la hoja previa a la hoja bandera (*i.e.* inicio de anegamiento) entre los cultivares CB-TL y CB-SC en E3 presentó una diferencia de 3 días, mientras que en E4 no hubo diferencia entre los cultivares. Por otra parte, se encontraron diferencias entre fechas de siembra para el inicio del anegamiento, donde en E3 se inició el anegamiento a los 79 días de la emergencia y en E4 a los 53 días (Cuadro 3.2). Al igual que en trigo, la duración del tratamiento de anegamiento fue

la misma para los dos cultivares en una misma fecha de siembra; sin embargo, en E3 la duración fue mayor que en E4 (20 días en E3 y 14 días en E4). Al no haber variaciones en la duración del anegamiento entre los cultivares, al finalizar el anegamiento (*i.e.* anthesis) se mantuvieron las mismas diferencias fenológicas entre cultivares que al iniciar el mismo. Por último, por el atraso en la fecha de siembra (E3 y E4) se observó un acortamiento de 6 días en la etapa que va desde la finalización del anegamiento hasta la madurez fisiológica, sin diferencias generadas por el tratamiento de anegamiento en sí.

Cuadro 3.2. Duración en días de las etapas emergencia – madurez (EM-MAD), emergencia – aparición de la hoja previa a la hoja bandera (EM-HB-1) (*i.e.* inicio del tratamiento de anegamiento), y emergencia – anthesis (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento, EM-ANT) para los cultivares de cebada (factor C, nominados de acuerdo al Cuadro 2.1), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	EM-MAD (días)	EM-HB-1 (días)	EM-ANT (días)
E3	CB-SC	Ct	131	80	99
		An	132	-	99
	CB-TR	Ct	131	77	97
		An	126	-	97
E4	CB-SC	Ct	95	53	67
		An	94	-	67
	CB-TR	Ct	93	53	67
		An	93	-	67
		F	(2)***+	(1)***	(1)***
		C	(2)**	(1)***	(1)*
		A	ns	-	ns
		F*C	ns	(2)***	(2)*
		F*A	ns	-	ns
		C*A	ns	-	ns
		F*C*A	ns	-	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Las condiciones climáticas diarias (temperatura media, DPV y radiación fotosintéticamente activa incidente) durante el transcurso de los experimentos fueron diferentes según la fecha de siembra (Fig. 3.1). Con el atraso en la fecha de siembra, es decir al pasar de E3 a E4, aumentó, considerando la totalidad del ciclo del cultivo, la temperatura media diaria (de 15,1 °C a 17,4 °C) y el DPV promedio (de 0,43 Kpa a 0,63 Kpa) pero disminuyó la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFAi) acumulada (de 997 a 925 MJ m⁻²).

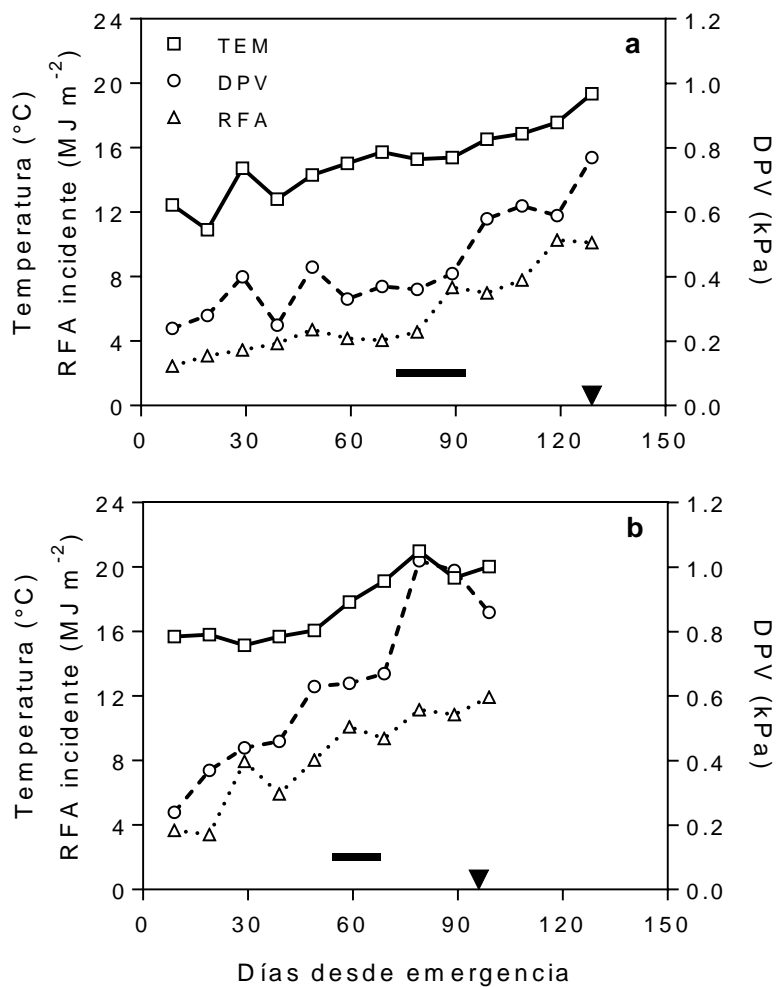


Figura 3.1. Temperatura media (TEM), radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA) y déficit de presión de vapor (DPV) durante el ciclo del cultivo en la fecha de siembra temprana E3 (a) y tardía E4 (b). Cada punto representa la media de 10 días consecutivos. Las barras negras horizontales indican el momento en el que se realizó el anegamiento. El triángulo invertido sobre el eje x marca el momento de madurez fisiológica (promedio para todos los cultivares).

3.3.2 Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad inter-específica

En trigo se exploró un amplio rango de rendimientos para la totalidad de los tratamientos, que fueron desde 68 g m^{-2} hasta 1088 g m^{-2} . Mientras que en cebada se exploró un rango aún más amplio que en trigo, con rendimientos que abarcaron desde 69 g m^{-2} a 1337 g m^{-2} (Fig. 3.2a). El rendimiento promedio de los controles presentó valores similares entre trigo y cebada, con valores de 908 g m^{-2} y 914 g m^{-2} respectivamente (Cuadros 3.3 y 3.4). El anegamiento provocó una caída en el rendimiento medio en ambas especies. La disminución promedio en el rendimiento producto del anegamiento fue del 39% en trigo (-355 g m^{-2}) y de 69% en cebada (-628 g m^{-2}). Finalmente, el anegamiento aumentó la variabilidad en rendimiento observada para trigo pero no en cebada (Fig. 3.2a).

El anegamiento impactó negativamente sobre casi la totalidad de los componentes numéricos del rendimiento en trigo y en cebada (solo no generó mermas sobre el número de espigas por m^2 en trigo) (Fig. 3.2). El número de granos por m^2 presentó caídas del 30% y 48%, para trigo y cebada; respectivamente. Mientras que la merma en el peso de los granos fue de 21% en trigo y 41% en cebada. De los sub-componentes del número de granos, en trigo el anegamiento sólo modificó el número de granos por espiga (-30%) y no el número de espigas por m^2 (Fig. 3.2d y 3.2e). Para el cultivo de cebada, las mermas por anegamiento fueron del 30% para el número de espigas por m^2 y del 24% para el número de granos por espiga (Fig. 3.2d y 3.2e). Además de ocasionar una disminución en los componentes numéricos del rendimiento, el anegamiento también generó un aumento en la variabilidad de casi la totalidad de los componentes numéricos del rendimiento, principalmente en trigo (Fig. 3.2b-e).

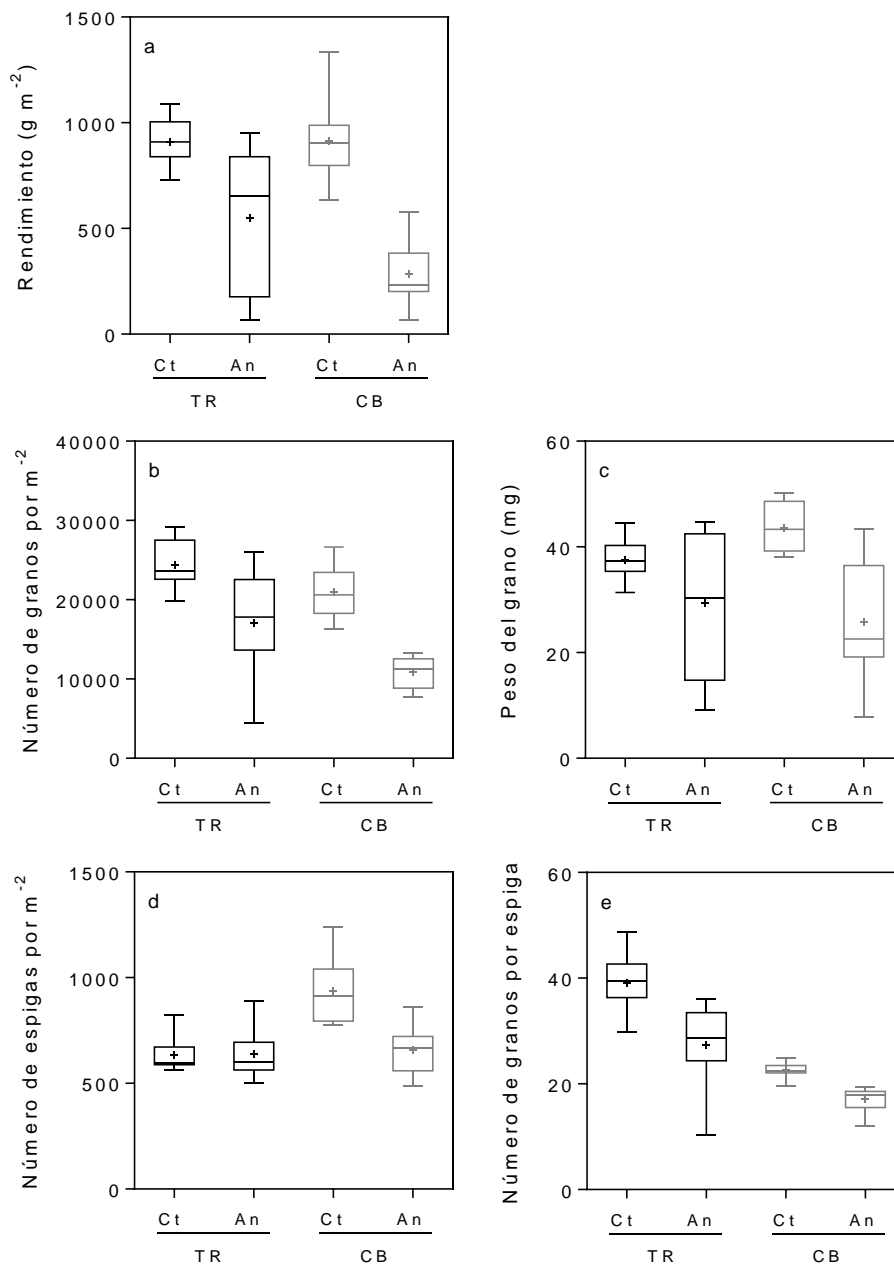


Figura 3.2. Caja y bigotes indicando los valores máximos y mínimos, la media (cruz), la mediana (línea horizontal dentro de la caja) para el rendimiento por m^2 (a), número de granos por m^2 (b), peso del grano (c), número de espigas por m^2 (d) y número de granos por espiga (e) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An).

3.3.3 Impacto del anegamiento en el rendimiento y la variabilidad intra-específica

Entre los cultivares de trigo el efecto del anegamiento sobre el rendimiento fue diferente según el cultivar y la fecha de siembra (Cuadro 3.3). En la fecha de siembra temprana, los cultivares no presentaron diferencias entre sí en rendimiento en la

situación control. Para la fecha de siembra temprana TR-DM fue el cultivar que presentó los mayores rendimientos en la condición de anegamiento. El rendimiento promedio de TR-DM sin anegar fue de 917 g m⁻² y con anegamiento fue de 878 g m⁻², siendo una diferencia no significativa ($p \geq 0,05$). Para la misma fecha de siembra el cultivar TR-BG presentó caídas en el rendimiento del 74%. En la fecha de siembra tardía, el cultivar TR-DM presentó mayor rendimiento que TR-BG para la situación control, y se observaron resultados opuestos a la fecha temprana en lo que hace a su comportamiento al anegamiento: TR-DM sufrió las mayores pérdidas por anegamiento (64%), mientras que TR-BG sólo mermó su rendimiento un 12% sin que esta diferencia fuera estadísticamente significativa (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Rendimiento (RTO), número de granos por m² (NG), número de espigas por m² (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	RTO (g m ⁻²)	NG (gr m ⁻²)	NE (esp m ⁻²)	NGE (gr esp ⁻¹)	PG (mg)
E3	TR-BG	Ct	925	26609	613	43,5	34,6
		An	242	9349	533	18,7	20,8
	TR-DM	Ct	917	22625	588	38,7	40,7
		An	879	20354	592	34,4	43,4
E4	TR-BG	Ct	825	24210	754	32,3	34,5
		An	727	24343	875	28,3	30,1
	TR-DM	Ct	964	23996	579	42,0	40,2
		An	345	16509	638	28,7	21,1
F			ns	ns	(36)***	ns	ns
C			ns	ns	(36)***	(3,7)**	ns
A			(140)***+	(2935)***	ns	(3,7)***	(6,3)*
F*C			(268)**	(5657)*	(69)***	ns	(12,0)*
F*A			ns	(5657)*	(69)**	ns	ns
C*A			ns	ns	ns	ns	ns
F*C*A			(464)***	(9768)**	ns	(12,0)***	(21,0)*

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Para el número y peso de los granos se observó la misma tendencia que para rendimiento. Aunque, sólo presentó caídas significativas producto del anegamiento TR-BG en la fecha temprana (Cuadro 3.3). Para ambos cultivares las caídas en el número y peso de los granos fueron alrededor del 45%. En relación a los sub-componentes del número de granos, se modificó el número de espigas por m^2 en interacción con la fecha de siembra y el anegamiento, siendo siempre mayor el número de espigas por m^2 para la fecha tardía (ca. 20%). TR-DM en la fecha temprana y TR-BG en la fecha tardía, ambos bajo anegamiento, presentaron una tendencia a aumentar el número de espigas por m^2 (entre 1 y 16%) y a disminuir el número de granos por espiga (entre 32 y 57%). Sin embargo, el cultivar TR-DM modificó en menor magnitud ambas variables en comparación con TR-BG (Cuadro 3.3).

En cebada, el anegamiento impactó significativamente en el rendimiento con similar intensidad en los dos cultivares utilizados (Cuadro 3.4). Las mermas por anegamiento en el rendimiento fueron del 62% en E3 y del 73% para E4. La caída en el número de granos por efecto del anegamiento fue en promedio del 50%, mientras que en sus sub-componentes fue del 34% para el número de espigas por m^2 y del 25% para el número de granos por espiga. En lo que respecta al peso de los granos el anegamiento generó caídas del 32% para el promedio de los cultivares (Cuadro 3.4).

3.3.4 Relaciones funcionales entre el rendimiento y sus componentes numéricos

Las variaciones en el rendimiento fueron fuertemente explicadas en forma lineal y positiva tanto por el número de granos ($r^2 > 0,82$) y el peso de los granos ($r^2 > 0,83$) (Fig. 3.3a y 3.3b). Dentro de cada variable, los valores más bajos fueron representados casi en su totalidad por los tratamientos anegados tanto en trigo como en cebada.

Cuadro 3.4. Rendimiento (RTO), número de granos por m² (NG), número de espigas por m² (NE), número de granos por espiga (NGE) y peso del grano (PG) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	RTO (g m ⁻²)	NG (gr m ⁻²)	NE (esp m ⁻²)	NGE (gr esp ⁻¹)	PG (mg)
E3	CB-SC	Ct	948	22271	963	23,2	43,0
		An	441	10947	600	18,2	39,6
	CB-TL	Ct	1135	23512	1117	21,3	48,3
		An	350	12096	769	16,4	29,1
E4	CB-SC	Ct	813	19552	838	23,5	41,7
		An	198	9725	642	15,8	19,5
	CB-TL	Ct	759	18513	833	22,4	41,2
		An	226	11262	638	18,0	20,7
F			(114)** +	(2253)*	(106)*	ns	(6,0)**
C			ns	ns	ns	ns	ns
A			(114)***	(2253)***	(106)***	(1,7)***	(6,0)***
F*C			ns	ns	ns	ns	ns
F*A			ns	ns	ns	ns	ns
C*A			ns	ns	ns	ns	ns
F*C*A			ns	ns	ns	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Del mismo modo que para el rendimiento, las variaciones en el número de granos por unidad de área fueron significativamente explicadas por las variaciones en sus sub-componentes, el número de espigas por unidad de área para cebada (r^2 : 0,87; Fig. 3.3c) y el número de granos por espiga para trigo y cebada ($r^2 > 0,70$, Fig. 3.3d). Nuevamente, la mayoría de los valores más bajos correspondieron al tratamiento de anegamiento. Por último, se encontró una relación lineal y positiva en ambas especies entre las variaciones en el número de granos por espiga y el cuaje de los granos, explorando un amplio rango para cada variable y generado en parte por el anegamiento (Fig. 3.4).

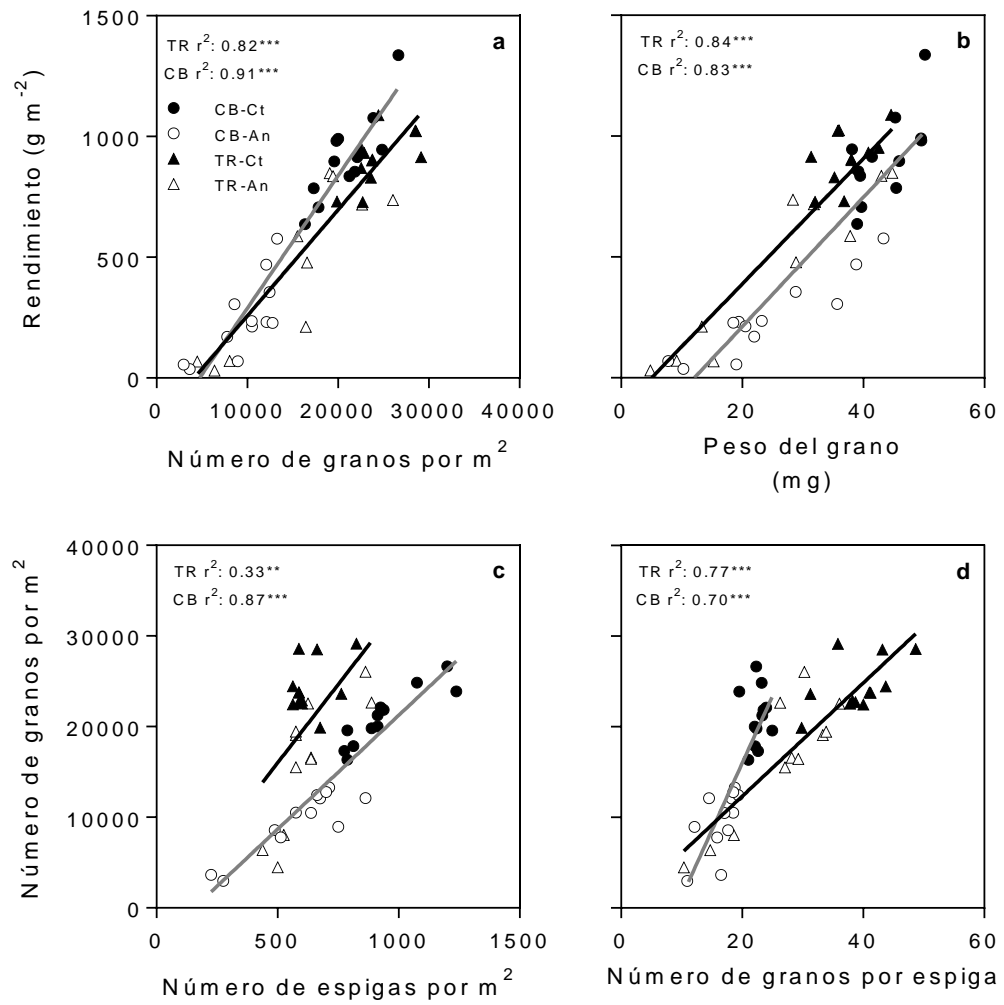


Figura 3.3. Relación entre el rendimiento por m^2 y el número de granos por m^2 (a), el rendimiento por m^2 y el peso del grano (b), el número de granos por m^2 y el número de espigas m^2 (c), el número de granos por m^2 y el número de granos espiga (d), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan los resultados del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada.

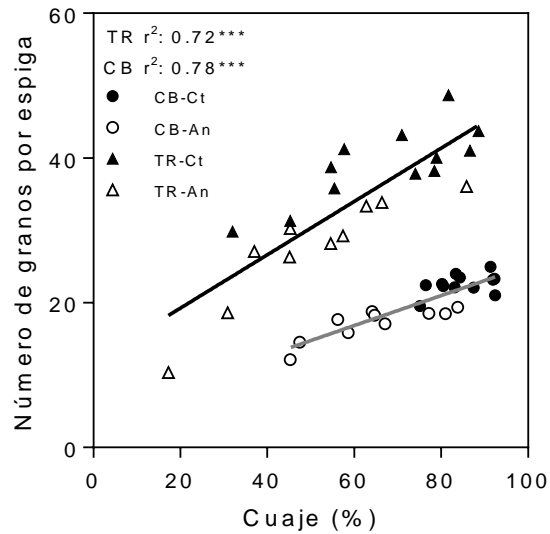


Figura 3.4. Relación entre el número de granos por espiga y el porcentaje de cuaje, para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan el resultado del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada.

3.3.5 Acumulación de biomasa aérea

La biomasa acumulada durante el periodo comprendido entre la emergencia del cultivo y el momento del inicio del anegamiento (*i.e.*, hoja bandera en trigo y la inmediatamente inferior a la hoja bandera en cebada) presentó diferentes características entre las especies estudiadas (Cuadros 3.5 y 3.6). Para trigo, fue la fecha de siembra en interacción con los cultivares lo que generó cambios en la acumulación de biomasa durante dicha etapa. Los mayores valores de biomasa se obtuvieron en la fecha más tardía (E4) con promedios de 594 g m^{-2} , mientras que en la fecha más temprana (E3) la biomasa promedio fue de 352 g m^{-2} . A su vez, en E4, TR-BG presentó una mayor biomasa en hoja bandera que TR-DM. Para cebada, no se encontraron diferencias en la biomasa al momento de iniciar el anegamiento ni entre cultivares ni por efecto de la fecha de siembra, obteniendo en promedio 496 g m^{-2} de biomasa aérea.

Cuadro 3.5. Biomasa aérea (BA) acumulada durante tres periodos del ciclo del cultivo: emergencia – hoja bandera (EM-HB, *i.e.*, periodo previo al anegamiento), hoja bandera – antesis (HB-ANT, *i.e.*, periodo de anegamiento) y antesis – madurez (ANT-MAD, *i.e.*, periodo de llenado de granos) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	BA EM-HB (g m ⁻²)	BA HB-ANT (g m ⁻²)	BA ANT-MAD (g m ⁻²)
E3	TR-BG	Ct	372	481	1141
		An	-	247	312
	TR-DM	Ct	331	510	883
		An	-	303	1034
E4	TR-BG	Ct	675	588	695
		An	-	466	717
	TR-DM	Ct	512	441	853
		An	-	280	380
		F	(55)*** ⁺	ns	ns
		C	(55)***	ns	ns
		A	-	(79)***	(246)*
		F*C	(104)*	(151)*	ns
		F*A	-	ns	ns
		C*A	-	ns	ns
		F*C*A	-	ns	(817)**

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Durante el periodo de anegamiento se observó el mismo patrón de crecimiento de la biomasa aérea que en la etapa de emergencia – inicio de anegamiento en ambas especies. Para trigo la biomasa aérea de TR-BG en E4 fue mayor que la de TR-DM en esa misma fecha de siembra, mientras que en E3 las biomásas fueron menores y sin diferencias entre cultivares (Cuadro 3.5). Si bien para los cultivares de trigo el patrón fue el mismo que en la etapa anterior al inicio del anegamiento, se observó una disminución en la biomasa aérea de los tratamientos anegados a antesis (36% menor que en los controles). En cebada, ninguno de los factores impactó significativamente en la biomasa aérea a antesis. Sin embargo, al igual que para trigo, se observó como

tendencia una disminución en la biomasa en los tratamientos anegados (-24%, diferencia no significativa).

Cuadro 3.6. Biomasa aérea (BA) acumulada durante tres periodos del ciclo del cultivo: emergencia – hoja bandera -1 (EM-HB-1, *i.e.*, periodo previo al anegamiento), hoja bandera -1 – antesis (HB-1-ANT, *i.e.*, periodo de anegamiento) y antesis - madurez (ANT-MAD, *i.e.*, periodo de llenado de granos) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	BA EM-HB-1 (g m ⁻²)	BA HB-1-ANT (g m ⁻²)	BA ANT-MAD (g m ⁻²)
E3	CB-SC	Ct	479	435	889
		An	-	452	229
	CB-TR	Ct	474	526	1209
		An	-	278	438
E4	CB-SC	Ct	512	348	635
		An	-	311	80
	CB-TR	Ct	519	401	648
		An	-	265	98
		F	ns	ns	(215)*** ⁺
		C	ns	ns	ns
		A	-	ns	(215)**
		F*C	ns	ns	ns
		F*A	-	ns	ns
		C*A	-	ns	ns
		F*C*A	-	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

La biomasa aérea acumulada durante la etapa final del cultivo (*i.e.*, durante el llenado de granos) disminuyó en respuesta al anegamiento tanto en trigo como en cebada (Cuadros 3.5 y 3.6). Entre los cultivares de trigo, sólo la combinación de TR-BG en E3 presentó caídas significativas en la biomasa aérea, respecto del control, como consecuencia del anegamiento. Para los cultivares de cebada se encontró un efecto significativo del anegamiento sobre la biomasa aérea acumulada de antesis a madurez

para los dos cultivares utilizados tanto en E3 como en E4. Las mermas en biomasa entre experimentos también se observaron para la condición control, donde la biomasa en E4 fue significativamente menor que en E3.

3.3.6 Análisis ecofisiológico del impacto del anegamiento en el rendimiento en trigo y cebada

La biomasa aérea acumulada desde la emergencia hasta la madurez en trigo y cebada se modificó por efecto del anegamiento (Cuadros 3.7 y 3.8). Para trigo el efecto del anegamiento interactuó con la fecha de siembra y los cultivares, mientras que en cebada solo se afectó por la fecha de siembra (Cuadros 3.7 y 3.8). Entre los cultivares de trigo, TR-BG redujo su biomasa en E3 y TR-DM en E4 como consecuencia del anegamiento, en las restantes condiciones no difirieron de los controles. En cebada también se encontró efecto del anegamiento en la biomasa aérea a madurez, generando caídas del 43% respecto al control, sin diferencias entre los dos cultivares estudiados. El retraso en la fecha de siembra redujo (-24%) significativamente la biomasa aérea a madurez para el promedio de los tratamientos. La biomasa a madurez se relacionó lineal y positivamente con las variaciones en el rendimiento tanto en trigo (r^2 : 0,85***) como en cebada (r^2 : 0,92***). Los mayores valores de biomasa aérea a madurez, y de rendimiento, se observaron para los tratamientos control en ambas especies explorando un rango de biomasa de entre 1300 y 2600 g m⁻².

La respuesta del índice de cosecha al anegamiento fue distinta según la especie estudiada (Cuadros 3.7 y 3.8). En trigo, el efecto del anegamiento sobre el índice de cosecha se modificó según el cultivar y la fecha de siembra. El índice de cosecha disminuyó significativamente en respuesta al anegamiento para TR-BG en E3 (de 0,47 para el control a 0,20 bajo anegamiento) y en TR-DM en E4 (de 0,54 en control a 0,29 con anegamiento). Para cebada, el índice de cosecha disminuyó con el anegamiento en

un rango similar al de trigo, pasando de valores de 0,52 en los controles a 0,29 en los anegados. En ambas especies, hubo una correlación significativa entre el rendimiento y el índice de cosecha (r^2 : 0,89*** en trigo y r^2 : 0,82*** en cebada). Por consiguiente, las mermas en el rendimiento se acompañaron de mermas en la biomasa y en el índice de cosecha.

Cuadro 3.7. Biomasa aérea a madurez (BA MAD), índice de cosecha (IC), radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante el ciclo del cultivo (RFIA EM-MAD) y eficiencia del uso de la radiación promedio del ciclo (EUR EM-MAD) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	BA MAD (g m ⁻²)	IC	RFIA EM- MAD (MJ m ⁻²)	EUR EM-MAD (g MJ ⁻¹)
E3	TR-BG	Ct	1961	0,47	1044	1,87
		An	965	0,20	909	1,03
	TR-DM	Ct	1733	0,53	894	1,94
		An	1659	0,53	967	1,72
E4	TR-BG	Ct	1901	0,43	997	1,91
		An	1704	0,38	942	1,81
	TR-DM	Ct	1799	0,54	900	2,00
		An	1149	0,29	724	1,59
		F	ns	ns	ns	ns
		C	ns	(0,07)**	(64)**	ns
		A	(223)** +	(0,07)***	(65)*	(0,24)**
		F*C	(427)**	(0,13)*	ns	ns
		F*A	ns	ns	ns	ns
		C*A	ns	ns	ns	ns
		F*C*A	(741)**	(0,22)**	(215)*	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 3.8. Biomasa aérea a madurez (BA MAD), índice de cosecha (IC), radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada durante el ciclo del cultivo (RFIA EM-MAD) y eficiencia del uso de la radiación promedio del ciclo (EUR EM-MAD) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	BA MAD (g m ⁻²)	IC	RFIA EM- MAD (MJ m ⁻²)	EUR EM-MAD (g MJ ⁻¹)
E3	CB-SC	Ct	1805	0,53	1191	1,51
		An	1157	0,38	1029	1,12
	CB-TR	Ct	2190	0,52	1166	1,87
		An	1219	0,29	779	1,57
E4	CB-SC	Ct	1553	0,52	1069	1,45
		An	845	0,23	828	1,03
	CB-TR	Ct	1530	0,50	1059	1,44
		An	920	0,25	876	1,06
		F	(182)***+	ns	(40)***	(0,16)**
		C	ns	ns	(40)**	(0,15)*
		A	(182)***	(0,07)***	(40)***	(0,16)***
		F*C	ns	ns	(77)**	(0,30)*
		F*A	ns	ns	ns	ns
		C*A	ns	ns	(77)*	ns
		F*C*A	ns	ns	(134)**	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Para analizar la producción de biomasa aérea se utilizó la Ec. 3.2 que relaciona la biomasa con la RFIA por el cultivo a lo largo del ciclo y la EUR. A partir de dicho análisis se observó que el anegamiento generó caídas tanto en la RFIA a lo largo del ciclo (Fig. 3.5a) como en la EUR (Fig. 3.5b), para ambas especies. A su vez, ambas variables se relacionaron lineal y positivamente con la biomasa acumulada (Fig. 3.5), siendo la relación entre las variaciones biomasa aérea a madurez fisiológica más robusta con los cambios en la EUR ($r^2 > 0,81$) que con la RFIA (r^2 : 0,41 y 0,71 para trigo y cebada respectivamente). Para trigo, la RFIA a lo largo del ciclo disminuyó 6% como consecuencia del anegamiento, mientras que la EUR disminuyó un 22% respecto a los tratamientos control (Cuadro 3.7). Entre los cultivares de cebada, el anegamiento

disminuyó en promedio 22% la RFIA a lo largo del ciclo, mientras que las variaciones en la EUR en cebada se asociaron a cambios en la fecha de siembra y cultivares, con reducción del 24% debidas al anegamiento (Cuadro 3.8).

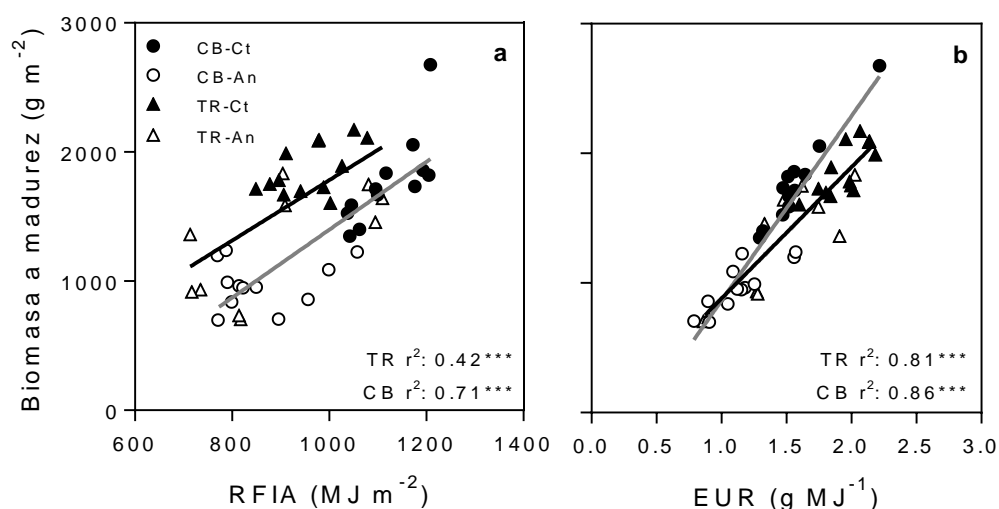


Figura 3.5. Relación entre la biomasa aérea a madurez con la radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada (RFIA) durante todo el ciclo (a) y la eficiencia del uso de la radiación (EUR, b), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan el resultado del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada.

3.3.7 La tasa de crecimiento del cultivo como moduladora del rendimiento

Al igual que lo encontrado en los experimentos realizados a escala de planta (E1 y E2) del Capítulo 2, los cambios en la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo de anegamiento (*ca.* 20 días, TCC_{ANEGAMIENTO}) no explicó las variaciones en el rendimiento, número de granos o peso de los granos para ninguna de las dos especies estudiadas (Fig. 3.6 panel izquierdo). Para dicho periodo los tratamientos controles exploraron un rango de TCC_{ANEGAMIENTO} de entre 17,4 y 38,9 g m⁻² día⁻¹, mientras que para la condición con anegamiento la TCC_{ANEGAMIENTO} fue entre 8,5 y 27,0 g m⁻² día⁻¹. Por el contrario, las variaciones en la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo

de recuperación (*ca.* 30 días, $TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$) explicaron parte de las variaciones en el rendimiento, el número y el peso de los granos (Fig. 3.6 panel derecho). La condición control presentó mayores valores de $TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$ que la condición anegada (Fig. 3.6). El rendimiento de trigo presentó una respuesta curvilínea cuando se lo asoció con la $TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$ (r^2 : 0,80), mientras que para los cultivares de cebada la respuesta fue lineal y positiva (r^2 : 0,83) (Fig. 3.6b). Las variaciones en el número de granos por m^2 fueron explicadas, en forma lineal y positiva en ambas especies, por los cambios en la $TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$ ($r^2 > 0,65$; Fig. 3.6d). Mientras que el peso de los granos presentó una respuesta curvilínea para ambas especies (Fig. 3.6f), con la particularidad que la curva de ajuste de trigo (r^2 : 0,67) se posicionó en su totalidad por debajo de la curva correspondiente a cebada (r^2 : 0,62). Esto último indica que, ante una misma tasa de crecimiento, en cebada se generó un mayor peso de grano que en trigo indistintamente del nivel de tasa que observemos, es decir, independientemente si se trate de los tratamientos controles o anegados.

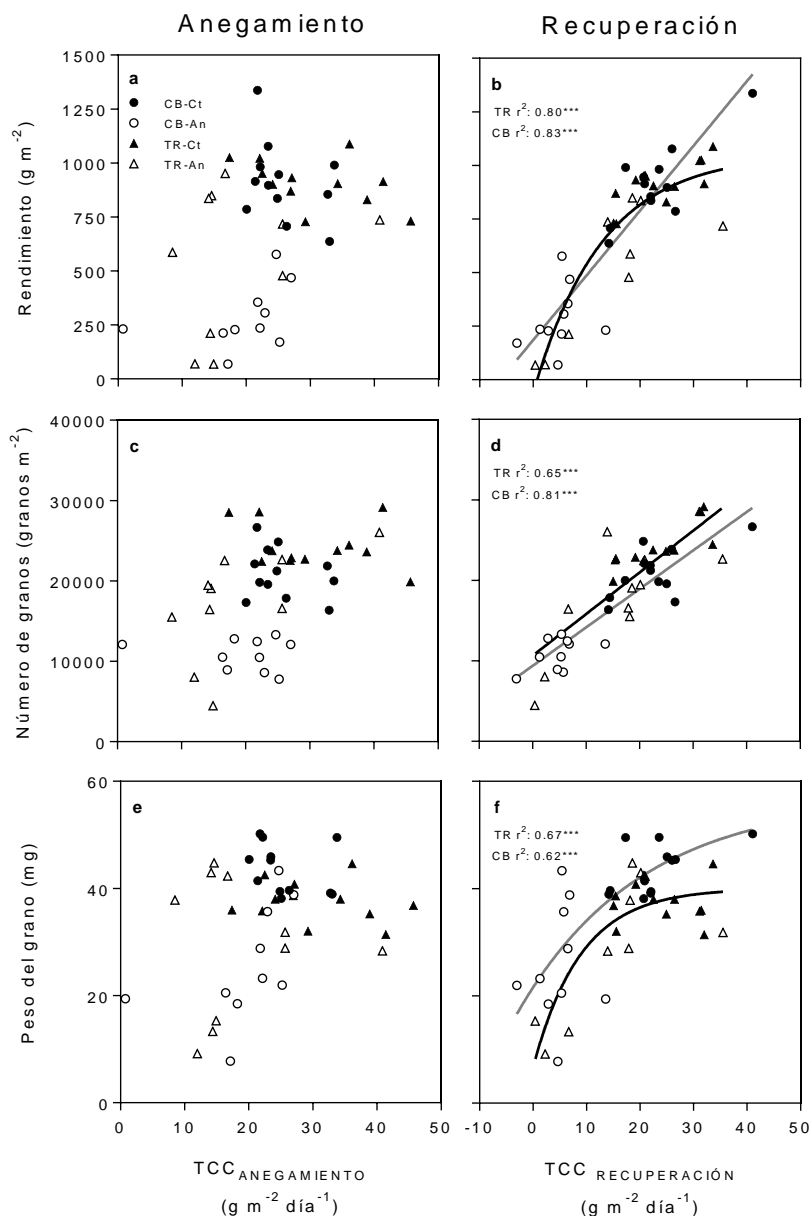


Figura 3.6. Relación entre el rendimiento por m² (a y b), el número de granos por m² (c y d), el peso del grano (e y f) y la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo de anegamiento (TCC_{ANEGAMIENTO} panel izquierdo) y durante el periodo de recuperación (TCC_{RECUPERACIÓN} panel derecho), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan ajustes lineales o curvilíneos, de color negro para trigo y gris para cebada.

3.3.8 Cambios en la tasa de crecimiento del cultivo en términos ecofisiológicos

Para explicar las variaciones encontradas en la tasa de crecimiento se realizó un análisis similar al de la biomasa con la Ec. 3.1., en el que se asoció la tasa de crecimiento con el recurso radiación fotosintéticamente activa interceptada por día

(RFID) y la EUR. Las variaciones en la TCC fueron explicadas por la RFID y/o la EUR de manera diferencial dependiendo del periodo analizado (anegamiento y recuperación), de la especie y del tratamiento de anegamiento (Fig. 3.7 y 3.8).

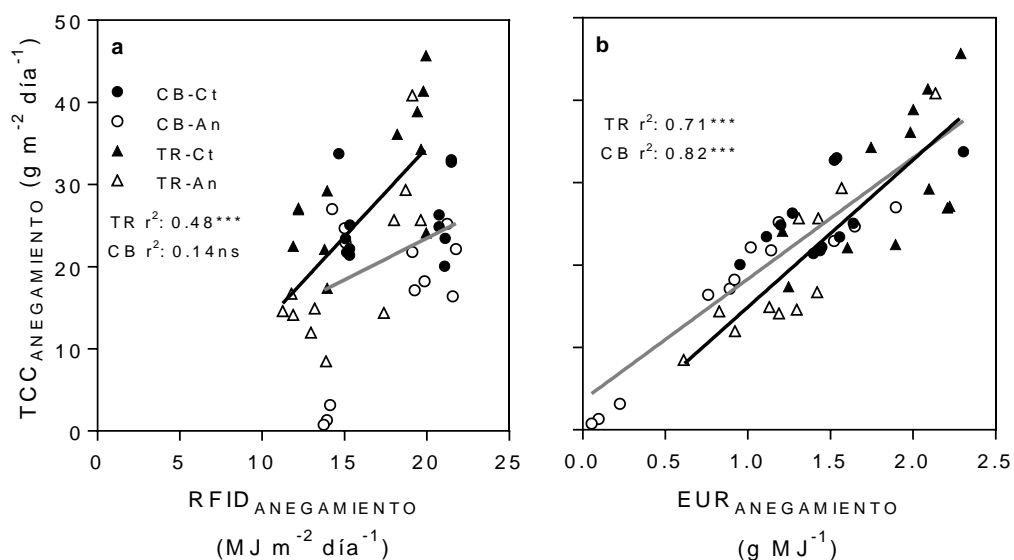


Figura 3.7. Relación entre la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo de anegamiento ($TCC_{\text{ANEGAMIENTO}}$) con la radiación fotosintéticamente activa interceptada diaria (RFID) (a), y la eficiencia del uso de la radiación (EUR, b), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Las líneas llenas representan el resultado del análisis de regresión, de color negro para trigo y gris para cebada.

Por un lado, se analizó la variación en la $TCC_{\text{ANEGAMIENTO}}$, la cual presentó una relación lineal y positiva con los cambios de RFID en trigo (r^2 : 0,48), mientras que no presentó ninguna asociación en cebada (Fig. 3.7). Sin embargo, en ambas especies, los rangos de RFID explorados por los tratamientos controles y anegados fueron los mismos. Por su parte la EUR explicó fuertemente las variaciones en la $TCC_{\text{ANEGAMIENTO}}$ para ambas especies, por medio de una relación lineal y positiva ($r^2 > 0,71$). En dicha relación los valores de EUR fueron menores para los tratamientos de anegamiento tanto en trigo como en cebada, en comparación con los tratamientos control.

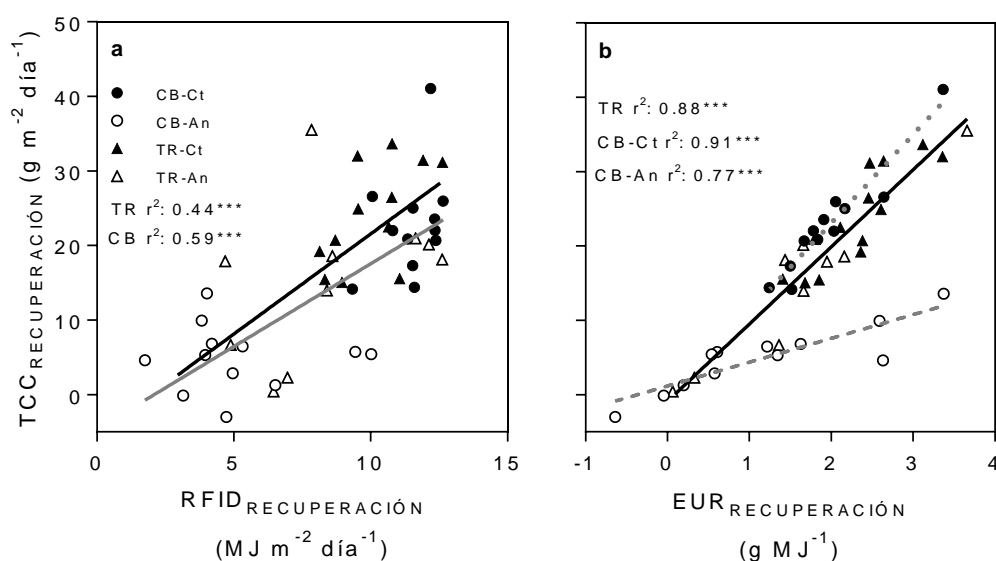


Figura 3.8. Relación entre la tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo de recuperación ($TCC_{RECUPERACIÓN}$) con la radiación fotosintéticamente activa interceptada diaria (RFID) (a), y la eficiencia del uso de la radiación (EUR, b), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Se realizaron ajustes lineales, de color negro para trigo y en gris para cebada (CB) separada entre los tratamientos control (Ct, línea gris de puntos) y de anegamiento (An, línea gris de guiones).

Por otro lado, se analizaron los cambios en la $TCC_{RECUPERACIÓN}$ en función de la RFID y la EUR. La RFID explicó parte de las variaciones en la $TCC_{RECUPERACIÓN}$ tanto en trigo ($r^2: 0,59$) como en cebada ($r^2: 0,44$) por medio de una relación lineal y positiva, donde la mayor parte de los datos correspondientes a los tratamientos anegados presentaron los menores valores de RFID (y TCC) con respecto a los tratamientos controles. Sin embargo, fue la EUR durante el periodo de recuperación la variable que mejor explicó las variaciones en la TCC ($r^2 > 0,77$), para todos los casos en forma lineal y positiva. Para trigo, un único modelo lineal sirvió para ajustar la respuesta de la $TCC_{RECUPERACIÓN}$ y la EUR para el mismo periodo en los controles y los anegados ($r^2: 0,88$). Mientras que para cebada se ajustó un modelo para los tratamientos controles ($r^2: 0,91$) y uno para los anegados ($r^2: 0,77$), este último con una menor pendiente (Fig. 3.8).

3.3.9 *Impacto del anegamiento sobre el mantenimiento del área foliar*

El área foliar medido como índice de área foliar (IAF) en el momento en que se inició el anegamiento fue diferente entre los dos cultivares de trigo utilizados y entre las dos fechas de siembras (Cuadro 3.9) El cultivar TR-DM presentó un IAF menor (promedio de $3,60 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) que TR-BG (promedio de $6,11 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$), mientras que en E3 el IAF promedio fue de $4,37 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ y significativamente menor al IAF en E4 que fue de $5,31 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$. Previo al anegamiento, el vástago principal (VP) presentó un mayor aporte al total del IAF en TR-DM (41%) en comparación con TR-BG (31%). Al finalizar el anegamiento se observó una interacción triple entre los factores en su efecto sobre el IAF, donde el anegamiento generó disminuciones del IAF para TR-BG en E3 (-47%) y TR-DM en E4 (-72%) (Cuadro 3.9). Similares resultados se encontraron en la duración del área foliar relativa medida en el VP (DAF_{VR}), la cual disminuyó un 26% para TR-BG en E3 y un 53% para TR-DM en E4. No obstante, el anegamiento no generó diferencias en el aporte que realizó el área foliar del VP a la totalidad del IAF.

Al iniciar el anegamiento, el IAF en los cultivares de cebada no presentó diferencia entre los cultivares y ni entre fechas de siembra (Cuadro 3.10), presentando un valor medio de $7,05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ con un mínimo de $6,56 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ y un máximo de $8,03 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$. Para dicho momento el aporte del VP al total del IAF no presentó diferencia entre los tratamientos y fue en promedio del 33%. Al finalizar el anegamiento, el IAF se redujo entre un 37% y 53% en las condiciones anegadas respecto a los controles, sin presentar diferencias entre los cultivares o fechas de siembra. El anegamiento no provocó diferencias en el aporte del VP al IAF total, el cual en promedio fue del 33%. Se observó que el anegamiento redujo significativamente (-41%) la DAF_{VR} , sin interactuar con los cultivares o las fechas de siembra.

Cuadro 3.9. Índice de área foliar (IAF), en m² de hojas por m² de suelo, proporción del IAF correspondiente al vástago principal (IAF VP), medidos al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde del vástago principal (DAF_{vR}) relativizada al valor de AF_v al inicio del anegamiento para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	IAF inicio anegamiento (m ² m ⁻²)	IAF fin anegamiento (m ² m ⁻²)	IAF VP inicio anegamiento (%)	IAF VP fin anegamiento (%)	DAF _{vR}
E3	TR-BG	Ct	5,39	5,82	38,0	40,5	17451
		An	-	3,09	-	45,4	12832
	TR-DM	Ct	3,34	4,62	43,1	40,7	13072
		An	-	3,39	-	46,9	12961
E4	TR-BG	Ct	6,82	4,98	24,7	29,4	10659
		An	-	4,41	-	27,0	10884
	TR-DM	Ct	3,81	3,11	38,4	42,3	9486
		An	-	0,87	-	37,5	4469
F		(0,50)***	(0,68)*	(4,8)***	(8,73)*	(1511)** *	
C		(0,50)***	(0,68)***	(4,8)***	ns	(1511)**	
A		-	(0,68)***	-	ns	(1511)**	
F*C		ns	(1,30)**	ns	ns	ns	
F*A		-	ns	-	ns	ns	
C*A		-	ns	-	ns	ns	
F*C*A		-	(2,26)*	-	ns	(5027)**	

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. *El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 3.10. Índice de área foliar (IAF) en m² de hojas por m² de suelo, proporción del IAF correspondiente al vástago principal (IAF VP), medidos al inicio y al fin del tratamiento de anegamiento, y duración del área foliar verde del vástago principal (DAFvR) relativizada al valor de AFv al inicio del anegamiento para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	IAF inicio anegamiento (m ² m ⁻²)	IAF fin anegamiento (m ² m ⁻²)	IAF VP inicio anegamiento (%)	IAF VP fin anegamiento (%)	DAFvR
E3	CB-SC	Ct	7,03	6,88	32,7	26,3	12357
		An	-	4,32	-	21,5	5568
	CB-TL	Ct	8,03	7,19	30,4	30,8	14227
		An	-	3,67	-	34,4	8471
E4	CB-SC	Ct	6,57	4,98	32,6	36,4	11340
		An	-	2,34	-	38,1	7472
	CB-TL	Ct	6,56	4,52	34,9	38,5	11618
		An	-	2,84	-	38,9	7504
F			ns	(0,90)***	ns	(3,85)***	ns
C			ns	ns	ns	(3,85)*	ns
A			-	(0,90)***	-	ns	(2258)***
F*C			ns	ns	ns	ns	ns
F*A			-	ns	-	ns	ns
C*A			-	ns	-	ns	ns
F*C*A			-	ns	-	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. †El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

3.3.10 *Impacto del anegamiento en el SPAD y fluorescencia foliar del cultivo*

De igual manera que en el Capítulo 2, se analizó el SPAD y fluorescencia en plantas creciendo en estructura de cultivo. Para trigo, se encontró un importante efecto de la fecha de siembra sobre la totalidad de los parámetros de SPAD, aumentando con el retraso en la fecha de siembra el valor inicial de SPAD y la pérdida de SPAD por día (*i.e.*, valores de tasas de pérdida SPAD más negativos) pero adelantándose el punto de quiebre entre ambas tasas de pérdida y disminuyendo el integral SPAD (Cuadro 3.11). El anegamiento generó caídas en el valor de inicial SPAD para TR-BG en E3 y en los

dos cultivares durante E4. De los restantes parámetros se destaca el día de quiebre de la pendiente, el cual presentó interacción entre la fecha de siembra y el tratamiento de anegamiento, donde el día de quiebre entre las tasas de pérdida SPAD se postergó en E3 respecto a E4 sin presentar diferencias por el anegamiento (Cuadro 3.11).

Cuadro 3.11. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	SPAD inicial	Tasa SPAD I (SPAD día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddía)	Tasa SPAD II (SPAD día ⁻¹)	Día SPAD nulo (ddía)	Área bajo la curva de SPAD (SPAD día)
E3	TR-BG	Ct	42,0	-0,02	51	-5,54	60	1821
		An	37,1	0,07	56	-5,61	63	1904
	TR-DM	Ct	40,7	0,04	44	-3,99	60	1884
		An	40,2	0,05	51	-3,71	64	1877
E4	TR-BG	Ct	48,0	-0,26	32	-8,72	37	1258
		An	44,9	-0,30	34	-10,27	37	1175
	TR-DM	Ct	47,4	-0,11	36	-6,88	43	1466
		An	44,4	0,06	22	-4,38	33	932
F			(1,8)***	(0,08)***	(4)***	(1,85)**	(5)***	(209)***
C			ns	(0,08)**	(4)*	(1,85)**	ns	ns
A			(1,8)**	ns	ns	ns	ns	ns
F*C			ns	(0,15)**	ns	ns	ns	ns
F*A			ns	ns	(9)**	ns	ns	ns
C*A			ns	ns	ns	ns	ns	ns
F*C*A			ns	ns	ns	ns	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. †El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

A diferencia de los resultados de SPAD presentados en trigo, en cebada el factor que mayores cambios generó en la dinámica de SPAD fue el anegamiento (Cuadro 3.12). El valor inicial de SPAD presentó diferencias entre los cultivares, donde CB-TL registró en promedio 47,1 unidades de SPAD y CB-SC valores medios de 42,7. A su

vez, tanto el día de quiebre de pendiente como el día con valores de SPAD iguales a cero se modificaron por la fecha de siembra y el anegamiento (Cuadro 3.12). Para ambos parámetros, el anegamiento adelantó el cambio de pendiente en un 26% y el día de SPAD igual a cero en 23%, respecto del control. El atraso en la fecha de siembra adelantó un 23% y 19% el momento de quiebre de pendiente y día con SPAD igual a cero, respectivamente. Finalmente, el área bajo la curva de SPAD disminuyó como consecuencia del anegamiento (Cuadro 3.12).

Cuadro 3.12. Valor de SPAD inicial, primera tasa de pérdida de SPAD inicial (Tasa SPAD I), días desde inicio del anegamiento (ddia) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de SPAD (Tasa SPAD II), días desde inicio del anegamiento a SPAD igual a cero (Día SPAD nulo) y área bajo la curva de SPAD para los cultivares de cebada (C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	SPAD inicial	Tasa SPAD I (SPAD día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddia)	Tasa SPAD II (SPAD día ⁻¹)	Día SPAD nulo (ddia)	Área bajo la curva de SPAD (SPAD día)
E3	CB-SC	Ct	44,1	-0,30	35	-2,59	52	1212
		An	42,4	-0,43	29	-3,59	38	655
	CB-TL	Ct	45,9	-0,06	40	-4,01	52	1590
		An	46,8	-0,38	22	-6,10	32	763
E4	CB-SC	Ct	42,3	0,09	26	-4,16	38	1085
		An	42,0	-0,31	22	-3,22	36	817
	CB-TL	Ct	50,5	-0,05	27	-6,07	36	1202
		An	45,4	-0,02	22	-7,03	32	927
F		ns	(0,18)*	(6)*	ns	(7)*	ns	
C		(3,7)*	ns	ns	ns	ns	ns	
A		ns	(0,18)*	(6)*	ns	(7)*	(214)***	
F*C		ns	ns	ns	ns	ns	ns	
F*A		ns	ns	ns	ns	ns	ns	
C*A		ns	ns	ns	ns	ns	ns	
F*C*A		ns	ns	ns	ns	ns	ns	

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. †El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Los parámetros de la dinámica de fluorescencia (F_v/F_m) a lo largo del tiempo se presentan en los Cuadros 3.11 y 3.12 para trigo y cebada respectivamente. En trigo no

se observaron diferencias en el valor de Fv/Fm inicial, así como tampoco en la tasa Fv/Fm I en respuesta a los diferentes factores estudiados (Cuadro 3.13). Tanto el día de quiebre de pendiente como el día donde Fv/Fm fue cero presentaron modificaciones con el atraso en la fecha de siembra. Estos últimos eventos de la dinámica de Fv/Fm ocurrieron con 21 días de anticipación en E4 en relación con E3. A su vez, se encontraron diferencias entre los cultivares de trigo para la tasa Fv/Fm II, donde TR-DM presentó valores de tasa 13% menor que TR-BG.

Cuadro 3.13. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddia) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de trigo (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	Fv/Fm inicial	Tasa Fv/Fm I (día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddia)	Tasa Fv/Fm II (día ⁻¹)	Día con Fv/Fm nulo (ddia)
E3	TR-BG	Ct	0,830	-0,0006	53	-0,20	57
		An	0,820	0,0000	54	-0,25	57
	TR-DM	Ct	0,830	-0,0007	54	-0,21	58
		An	0,830	-0,0006	59	-0,19	63
E4	TR-BG	Ct	0,830	-0,0010	34	-0,25	37
		An	0,820	-0,0007	34	-0,26	37
	TR-DM	Ct	0,850	-0,0017	39	-0,19	43
		An	0,830	-0,0009	29	-0,24	33
F			ns	ns	(5)***	ns	(5)***
C			ns	ns	ns	(0,03)*	ns
A			ns	ns	ns	ns	ns
F*C			ns	ns	ns	ns	ns
F*A			ns	ns	ns	ns	ns
C*A			ns	ns	ns	ns	ns
F*C*A			ns	ns	ns	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. *El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Para cebada, al igual que en trigo, no se encontraron modificaciones en el valor de Fv/Fm inicial y en la Tasa Fv/Fm I producto de las variaciones en fecha de siembra,

anegamiento o entre cultivares (Cuadro 3.14). Mientras que el día de quiebre de pendiente y el día donde Fv/Fm fue cero se adelantaron entre 8 y 10 días tanto por el anegamiento como por el cambio en fecha de siembra. Finalmente, CB-TL presentó valores 33% mayores en la tasa Fv/Fm II respecto a CB-SC e igual magnitud de cambio presentó el tratamiento sin anegar frente al anegado.

Cuadro 3.14. Valor de Fv/Fm inicial, primera tasa de pérdida de Fv/Fm (Tasa Fv/Fm I), días desde inicio del anegamiento (ddía) al quiebre de pendiente, segunda tasa de pérdida de Fv/Fm II (Tasa Fv/Fm II) y días desde inicio del anegamiento al valor de Fv/Fm igual a cero (Día con Fv/Fm nulo) para los cultivares de cebada (factor C), en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	Fv/Fm inicial	Tasa Fv/Fm I (día ⁻¹)	Día quiebre pendiente (ddía)	Tasa Fv/Fm II (día ⁻¹)	Día con Fv/Fm nulo (ddía)
E3	CB-SC	Ct	0,850	-0,0015	47	-0,19	51
		An	0,850	-0,0010	30	-0,13	36
	CB-TL	Ct	0,840	-0,0007	48	-0,22	51
		An	0,840	-0,0012	31	-0,17	36
E4	CB-SC	Ct	0,840	-0,0014	32	-0,16	37
		An	0,840	-0,0015	30	-0,15	35
	CB-TL	Ct	0,850	-0,0014	33	-0,26	36
		An	0,840	-0,0010	27	-0,20	31
F		ns	ns	(6)*	ns	(6)**	
C		ns	ns	ns	(0,03)**	ns	
A		ns	ns	(6)**	(0,03)**	(6)**	
F*C		ns	ns	ns	ns	ns	
F*A		ns	ns	ns	ns	ns	
C*A		ns	ns	ns	ns	ns	
F*C*A		ns	ns	ns	ns	ns	

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

3.4 Discusión

Del presente capítulo se desprenden los siguientes puntos a ser discutidos: (i) el anegamiento no alteró la fenología pese a que esta fue modificada por efecto de la fecha

de siembra y de los cultivares, (ii) las pérdidas en el rendimiento debido al anegamiento durante el periodo inmediatamente previo a antesis fueron menores para trigo (-39%) que para cebada (-69%), (iii) la TCC durante el periodo de recuperación explicó en mayor medida al rendimiento y sus componentes numéricos que la TCC durante el periodo de anegamiento, y (iv) tanto las variaciones presentes en la biomasa a madurez, como las variaciones en las $TCC_{\text{ANEGAMIENTO}}$ y $TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$ fueron explicadas por variaciones en la EUR más que por variaciones en la radiación interceptada por el cultivo.

3.4.1 El anegamiento no modificó la fenología de los cultivares en ninguna especie

El anegamiento durante el periodo crítico no modificó la fenología de los cultivares utilizados en trigo y en cebada. Este resultado era el esperado, ya que, en trabajos anteriores se demostró que sólo los anegamientos en estadios tempranos (en premacollaje y macollaje) modificaron la duración de la etapa emergencia – floración (de San Celedonio *et al.*, 2016; Malik *et al.*, 2002). Dos mecanismos pueden modificar la fenología por un anegamiento en estadios tempranos del ciclo, y ninguno de ellos aplica para el presente trabajo. Uno de ellos es el atraso en el crecimiento como consecuencia del anegamiento, a partir del cual el número de hojas visibles para una fecha puntual va a ser menor en plantas anegadas con respecto a plantas sin anegar por afectarse la tasa de crecimiento foliar (Malik *et al.*, 2002). Otro mecanismo posible es que los macollos continúan apareciendo por un tiempo mayor bajo anegamiento que en los controles, generando un mayor desfasaje en la fenología entre los vástagos principales y los macollos, por lo tanto, atrasando el momento en el que el cultivo llega a un determinado estadio fenológico (50% de la población de vástagos) (de San Celedonio *et al.*, 2016). Esto ayuda a entender por qué anegamientos en estadios avanzados del ciclo del cultivo no modifican la fenología de trigo y cebada como

sucedió en la presente tesis, donde al momento de imponerse el tratamiento de anegamiento los macollos y las hojas estaban ya aparecidos (a excepción de la hoja bandera de cebada que aún no había aparecido). A partir de lo mencionado, se abre la posibilidad que conociendo el momento del año donde la probabilidad de anegamiento es mayor para un sitio determinado, se podría elegir un cultivar y una fecha de siembra donde el periodo crítico no coincida con el anegamiento (incluso cuando ello implique no posicionar el periodo crítico en la mejor condición potencial si es un sitio propenso a la ocurrencia de anegamientos). Los anegamientos tardíos no modifican la fenología del cultivo pero en particular aquellos que tienen lugar alrededor de floración, en el período crítico para la definición del rendimiento en trigo (Fischer, 1975) y cebada (Arisnabarreta y Miralles, 2008), sí estarán afectando el rendimiento asociado a su impacto sobre el crecimiento (de San Celedonio *et al.*, 2014b); dicho aspecto es el que se discute en las secciones siguientes en función de los resultados presentados en este Capítulo.

3.4.2 Impacto del anegamiento en el rendimiento, comparación interespecífica

Las pérdidas de rendimiento por el anegamiento que experimentaron los ensayos en cultivo detallados en este capítulo (E3, E4) fueron de similar magnitud que en los ensayos de macetas (E1, E2) (Capítulo 2). Sin embargo, la especie donde el impacto del anegamiento fue mayor siguió el orden inverso. En el presente capítulo, en promedio los cultivares de cebada presentaron las mayores pérdidas de rendimiento (-69%) en comparación con las de trigo (-39%). Mientras que en ensayos en macetas (utilizando los mismos cultivares, Capítulo 2; o con diferentes cultivares y de otros autores, de San Celedonio *et al.*, 2014b), las especies respondieron de manera inversa al anegamiento que en estructura de cultivo (donde trigo presentó mayores pérdidas que cebada). Hay dos grandes condicionantes de los cambios en las pérdidas del rendimiento frente al

anegamiento. Por un lado, están las condiciones exploradas en las distintas fechas de siembra, donde se observó que la fecha de siembra tardía a escala de cultivo generó pérdidas de rendimiento por anegamiento de menor magnitud a las observadas en maceta (Capítulo 2, de San Celedonio *et al.*, 2014b). Por otro lado, el rendimiento de los cultivares de trigo respondió de manera opuesta al anegamiento en las distintas fechas de siembra. En E3 el anegamiento no modificó el rendimiento de TR-DM mientras que en E4 no se modificó el rendimiento en TR-BG. Es decir que la estructura de cultivo atemperó en fechas de siembra tardías el impacto negativo del anegamiento sobre el rendimiento, con magnitudes variables entre cultivares. Asociado al tamaño del recipiente donde se experimentó, hay trabajos realizados en tubos (con un volumen de recipiente por planta de 5,2 litros, y que es similar a los ensayos en contenedores, calculado en 4,2 litros por planta dado que los contenedores poseían 1000 m³ y la densidad de plantas utilizada fue de 240 pl m⁻²) donde el impacto del anegamiento fue mayor en cebada que en trigo (Ploschuk *et al.*, 2020), al igual que lo observado en el presente capítulo. En otras especies, como colza, el tamaño de la maceta modificó la respuesta de algunas de las variables estudiadas frente al estrés por sequía, donde se pasó de macetas de 6 litros a macetas de 0,220 litros (Dambreville *et al.*, 2016). Se podría especular que el efecto del tamaño y/o la forma del recipiente interactuó con el impacto del anegamiento en cada especie. En todos los casos mencionados el volumen de recipiente en función de los gramos de biomasa logrados estuvo por debajo de lo recomendado por Poorter *et al.* (2012) de 1 g por litro de recipiente. En investigaciones futuras es importante considerar no solo el tamaño del recipiente sino también su profundidad, variable que puede también estar condicionando el desarrollo radical y por consiguiente afectando el impacto del anegamiento por señales no hidráulicas (Ahmed *et al.*, 2018). Por consiguiente, el comportamiento diferencial del rendimiento de las

especies frente al anegamiento entre los ensayos E1 y E2 con respecto a E3 y E4 podría estar asociado a: a) largo de exploración radical (E1 y E2 < E3 y E4), b) volumen de suelo disponible por planta (E1 y E2 < E3 y E4), c) volumen de suelo disponible por unidad de biomasa lograda (E1 y E2 < E3 y E4). Dilucidar este aspecto a través de futuros análisis permitiría, por un lado, fundamentar la estructura experimental en ensayos de anegamiento y, por otro lado, identificar una potencial variable del cultivo que explica la menor o mayor susceptibilidad al anegamiento de cada especie o cultivar (dado que, por ejemplo, una pregunta que surge del resultado de los ensayos E1 a E4 es ¿depende la menor susceptibilidad de trigo al anegamiento observada en E3 y E4 respecto a cebada de su longitud radical?).

Es conocido que a medida que se atrasa la fecha de siembra (cultivo explorando mayores temperaturas y por ende mayor DPV) el anegamiento genera mayores pérdidas de rendimiento tanto en cereales (de San Celedonio *et al.*, 2014b) como en girasol (Grassini *et al.*, 2007) y en algunas pasturas (Van't Woudt y Hagan, 1957). Los cultivares de cebada utilizados respondieron de manera similar a los trabajos mencionados; sin embargo, el cultivar de trigo TR-BG en la fecha de siembra tardía sostuvo su rendimiento pese al anegamiento. De hecho, en esa fecha de siembra la situación control de TR-BG alcanzó un rendimiento análogo al de la fecha de siembra temprana. Ello podría ser un indicador de que la interacción entre anegamiento y la condición ambiental se encuentra regulada por el tamaño de la planta.

3.4.3 Impacto del anegamiento en el rendimiento y sus componentes numéricos

Los cultivares de trigo utilizados respondieron de manera opuesta según la fecha de siembra y, por lo tanto, según el ambiente que exploraron; mientras que los dos cultivares de cebada respondieron al anegamiento sin interactuar con las fechas de siembra. Pocos trabajos analizaron la variabilidad genotípica al anegamiento en estadios

avanzados del cultivo y a escala de canopeo (Araki *et al.*, 2012; Ding *et al.*, 2020; Gardner y Flood, 1993; Liu *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2018). Distintos trabajos publicados en la literatura en trigo presentaron variaciones entre cultivares expuestos a condiciones de anegamiento para características como el verdor de hoja, fotosíntesis, e índice de cosecha pero sin una correlación con el rendimiento (Araki *et al.*, 2012; Hossain *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2018), y en ninguno se observaron modificaciones significativas en el peso de los granos. A diferencia de lo mencionado, en el presente Capítulo el anegamiento en trigo generó mermas en el número de granos, asociadas principalmente a caídas en el número de granos por espigas y esta última variable estuvo asociada fuertemente con el porcentaje de cuaje. A su vez, el anegamiento generó caídas en el peso de los granos llegando a valores 50% menores que los controles siendo esta una variable explicativa de los cambios en el rendimiento. El comportamiento diferencial de los cultivares de trigo al anegamiento, donde las mayores pérdidas de rendimiento por anegamiento (pérdida absoluta, g m^{-2} ; y relativa respecto al control, %) en la fecha de siembra temprana se presentaron en el cultivar TR-BG y en la fecha de siembra tardía en TR-DM, fue explicado por sus variaciones en el número de granos logrados por m^2 y en el peso del grano. El cultivar TR-DM presentó una disminución del 50% en el peso de los granos ante un anegamiento en la fecha de siembra tardía. El menor peso del grano con anegamiento del cultivar TR-BG en la fecha de siembra temprana y de TR-DM en la fecha de siembra tardía determinó, a su vez, una caída en el índice de cosecha. Un aspecto a ser analizado es si las variaciones en el peso del grano ante variaciones en la fecha de siembra y por anegamiento se asociaron a diferencias genotípicas en la temperatura óptima para el llenado de los granos, en la limitación por fuente, o en la capacidad de removilización de reservas.

En cebada, los estudios que analizan variabilidad genotípica al estrés por anegamiento en estadios avanzados del ciclo y a escala de cultivo son mucho más escasos que en trigo. En los materiales de cebada estudiados en la bibliografía el anegamiento en estadios avanzados presentó variaciones en el rendimiento y fue acompañado con pérdidas en el número de granos por espiga y el peso de grano por efecto cultivar (Liu *et al.*, 2020). En la presente tesis no hubo diferencias en el impacto del anegamiento entre cultivares, y además de los atributos mencionados se encontró un efecto negativo del anegamiento sobre el número de espigas por unidad superficie. Esta diferencia es comprensible dado que, en el trabajo de Liu *et al.*, (2020), el anegamiento fue posterior a la antesis donde el número de espigas ya está definido.

Las caídas en rendimiento en respuesta al anegamiento tanto por disminuciones en el número de granos logrados como en el peso del grano medidas en este Capítulo a escala de cultivo fueron coincidentes con lo observado en los ensayos a escala de maceta. Tradicionalmente el número de granos por planta o por m² (dependiendo de la escala de análisis) es el componente numérico que explica en mayor medida las variaciones en rendimiento en trigo y cebada. El peso del grano es un carácter altamente conservativo (Sadras y Slafer, 2012); sin embargo, eventos de anegamiento en el período crítico sí reducen marcadamente el número de granos y convierten a dicho componente numérico en fuertemente explicativo de la merma en rendimiento. El impacto del anegamiento sobre el peso del grano, tal lo detallado en la Discusión del Capítulo 2, podría estar dado por un efecto negativo sobre el peso potencial del grano (el cual se define en la fase que media entre inmediatamente a antesis y cuaje) (Calderini *et al.*, 1999; Scott *et al.*, 1983) o por una marcada caída en la disponibilidad de fotoasimilados por grano durante el período de llenado. Los siguientes factores invitan a pensar que la caída del peso del grano como producto de un anegamiento en

pre-antesis estuvieron dados por afectarse el peso potencial del grano: (i) los cultivos de trigo y cebada presentan de nula a baja limitación por fuente durante el período de llenado de los granos (Ahmadi et al., 2009; Bingham et al., 2007; Borrás et al., 2004b), y (ii) frente a un anegamiento en pre-antesis persisten a madurez reservas en los tallos (de San Celedonio *et al.*, 2017). Syme (1972) muestra que el peso del grano medido en macetas es un buen estimador del peso del grano medido a campo en un stand de cultivo. Es decir que los ensayos en macetas, de menor costo y requerimiento de superficie que un ensayo a campo, permitiría evaluar la susceptibilidad de cultivares al anegamiento considerando el carácter peso de grano como variable objetivo. La fenología es otro carácter con un buen correlato entre su medición en maceta y a campo (Syme, 1972). Ello cobra importancia al momento de seleccionar cultivares que escapen al anegamiento durante el periodo crítico.

3.4.4 La tasa de crecimiento en el período de recuperación condiciona el rendimiento

La biomasa generada por los cultivos depende directamente de la RFIA y de la EUR. El anegamiento afectó en mayor medida a la EUR que a la RFIA en los cultivares de trigo, mientras que para los cultivares de cebada las disminuciones fueron similares para ambas variables. Lo observado en trigo coincide con estudios realizados a campo en el cultivo de algodón (Bange *et al.*, 2004; Milroy y Bange, 2013), y con resultados publicados recientemente en trigo y cebada (Ploschuk *et al.*, 2021). Únicos trabajos detectados en los que se evaluó RFIA y en la EUR frente al anegamiento. El efecto del anegamiento sobre la RFIA y la EUR contrasta con el efecto de otros estreses tales como deficiencia hídrica o nutricional. Ante una deficiencia de recursos, la principal variable reducida es la RFIA más que la EUR (Caviglia y Sadras, 2001; Giunta *et al.*, 2009).

La TCC durante el periodo crítico para cultivos de cereales creciendo en condiciones potenciales se asocia en forma lineal (trigo y cebada; Arisnabarreta y Miralles, 2008) o curvilínea (maíz; Andrade *et al.*, 1999 y 2002) con el rendimiento y/o el número de granos. En el presente trabajo la TCC durante el periodo crítico, coincidente con el periodo de anegamiento, no explicó al rendimiento. Sí se observaron relaciones lineales o curvilíneas entre la TCC durante el periodo inmediatamente posterior al anegamiento (llamado de recuperación) con el rendimiento o sus principales componentes numéricos, demostrando la relevancia del periodo de recuperación al considerar el estrés por anegamiento, en concordancia con lo documentado por de San Celedonio *et al.* (2017). En el presente trabajo, el anegamiento no generó cambios en la fenología, por lo tanto, la TCC estuvo asociada fuertemente a la biomasa generada por el cultivo. Las variaciones en la TCC_{RECUPERACIÓN} al igual que la biomasa se asociaron principalmente a las variaciones en la EUR, con la excepción de los cultivares de cebada en la condición anegada. La mayoría de los trabajos referidos a anegamiento analizan su impacto sobre diferentes variables considerando qué sucede durante el evento de estrés y sin continuar el análisis durante el periodo de recuperación post-anegamiento (Herzog *et al.*, 2016). Para anegamientos en estados tempranos de la ontogenia de trigo se observó que una vez que cesa el anegamiento aumenta la partición de carbono a las raíces (Herzog *et al.*, 2016). Ello explicaría porqué, una vez que finalizar el anegamiento, se reduce el crecimiento aéreo (Herzog *et al.*, 2016). En el estudio realizado en esta tesis, el anegamiento se produjo alrededor de la antesis, momento a partir del cual prácticamente cesa el crecimiento radical en trigo y cebada (Bonachela, 1996; Herrera *et al.*, 2011). A partir de antesis los granos son el destino interno prioritario. Por consiguiente, es posible especular que durante el periodo de

recuperación posterior al estrés por anegamiento alrededor de floración, prevaleció la partición de carbono a los granos, en línea con la condición control.

La EUR es una variable cuantificada a escala de cultivo, a escala de hoja se realizaron mediciones que se podrían asociar a la funcionalidad, se cuantificó el verdor (SPAD) y el estado de salud del fotosistema II (fluorescencia). Ni el SPAD ni la fluorescencia presentaron modificaciones destacadas en respuesta al anegamiento. Es decir que pese al impacto negativo del anegamiento sobre la EUR, no hubo una tendencia clara del anegamiento sobre la dinámica de SPAD y fluorescencia. Ello pone de manifiesto dos puntos. Por un lado, la dificultad en escalar desde el nivel de hoja al nivel de cultivo dado que las mediciones de SPAD y fluorescencia se realizaron en la hoja bandera de trigo u hoja anterior a la bandera en cebada. Por otro lado, el anegamiento puede haber impactado en otros elementos del proceso de fotosíntesis, diferentes a la clorofila (medida indirectamente por el SPAD) y el fotosistema II (medida por medio de la fluorescencia). Wu *et al.* (2018) encontraron una fuerte caída en los niveles de SPAD (medidos en la última hoja expandida) en respuesta a anegamientos producidos en macollaje en trigo pero que se minimizaron con anegamientos en antesis, sin encontrar variaciones en F_v/F_m . Ello podría indicar que el anegamiento genera un efecto perjudicial sobre las hojas cuando se encuentran en pleno desarrollo o en estadios iniciales de expansión total y no en hojas de edad avanzada. Otros autores han observado caídas en los valores de SPAD con anegamientos en antesis en trigo (Li *et al.*, 2011). Ello podría evidenciar un efecto asociado al cultivar, aunque no fue observado en los ensayos de esta tesis.

En conclusión, en el presente capítulo se analizó el impacto del anegamiento sobre el rendimiento a escala de cultivo en trigo y cebada ante variaciones en la fecha de siembra en términos de sus componentes numéricos (número de granos por planta, peso

del grano) y fisiológicos (biomasa establecida, partición a los órganos de cosecha, tasa de crecimiento del cultivo, captura de radiación, eficiencia en el uso de la radiación, tamaño y variables asociadas a la funcionalidad del área foliar). La pérdida de rendimiento en respuesta al anegamiento fue menor en trigo que en cebada, pero en ambas especies relacionada con una caída en el número de granos logrados por m² y una caída en el peso del grano. La tasa de crecimiento del cultivo durante el periodo posterior al anegamiento explicó las variaciones en rendimiento, y en mejor medida que la tasa de crecimiento del cultivo durante el propio evento de anegamiento. Altas tasas de crecimiento post-anegamiento estuvieron dadas por la capacidad del cultivo de sostener una alta captura de radiación (en cebada) y convertirla en biomasa (en ambas especies), pero sin que ello se relacione en forma directa con variaciones que se podrían asociar con la funcionalidad foliar cuantificada a nivel de hoja individual. En el próximo Capítulo se tratará el impacto del anegamiento sobre las raíces y aspectos ligados a la economía del nitrógeno a escala de cultivo.

El anegamiento y su impacto sobre el sistema radical y la economía del nitrógeno a escala de cultivo

El anegamiento y su impacto sobre el sistema radical y la economía del nitrógeno a escala de cultivo

4.1 Introducción

Como se mencionó en el Capítulo 1, la capacidad de mantener funcional el sistema radical en condiciones de anegamiento depende de la capacidad de formar aerénquima, la aparición de raíces adventicias y el sostenimiento de la relación biomasa raíz–biomasa tallo (Bramley *et al.*, 2011; Malik *et al.*, 2002). Cuando los cultivos presentan estas respuestas es posible sostener la provisión de oxígeno a las raíces, la cual depende de la capacidad de ingreso a la planta y también de la difusión interna, de las pérdidas hacia afuera de las raíces y del consumo respiratorio (Voesenek y Bailey-Serres, 2015).

En diferentes trabajos se demostró, en trigo y cebada, que aumenta notoriamente el aerénquima en condiciones de anegamiento (de San Celedonio *et al.*, 2017; Herzog *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 1994b; Zhang *et al.*, 2015; Ploschuk *et al.*, 2018). Es importante destacar que mientras más jóvenes y cortas son las raíces, mayor es la posibilidad de generar aerénquima inducido por el anegamiento (Herzog *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 1997). de San Celedonio *et al.* (2017) determinaron que la capacidad de generar aerénquima con anegamientos inmediatamente previos a antesis fue mayor en trigo que en cebada. Sin embargo, el aerénquima generado durante la antesis no fue suficiente para mermar el impacto del anegamiento en el rendimiento (de San Celedonio *et al.*, 2014b). Por otro lado, algunos estudios han encontrado características de las raíces que favorecen la tolerancia al estrés por anegamiento. Bajo condiciones de anegamiento aumenta el número de raíces adventicias por tallo, pero el número total respecto a la situación bien drenada disminuye (Malik *et al.*, 2002) al igual que el largo radical

(Malik *et al.*, 2001). A su vez, en trigo, las nuevas raíces adventicias con aerénquima son las que conferirían tolerancia al anegamiento (Colmer y Greenway, 2011; Ploschuk *et al.*, 2018). Algunos autores evaluaron genotipos preclasificados como tolerantes y susceptibles, en los cuales la densidad de raíces en condiciones de anegamiento fue superior en los primeros respecto a los segundos (Hayashi *et al.*, 2013). La mayor densidad de raíces se asoció con una mayor conductancia estomática (Hayashi *et al.*, 2013). Esto podría aumentar la tasa fotosintética y mitigar el efecto adverso del anegamiento sobre el rendimiento.

Condiciones de hipoxia en diferentes momentos del ciclo de trigo y cebada reducen el crecimiento tanto de las raíces como del tallo (de San Celedonio *et al.*, 2017; Huang y Johnson, 1995; Ploschuk *et al.*, 2020; Trought y Drew, 1980a). Sin embargo, la reducción en el crecimiento se ve reflejada primero en las raíces y posteriormente en el tallo, tanto en trigo como en cebada (de San Celedonio *et al.*, 2017). El anegamiento disminuye así la relación biomasa raíz–biomasa tallo (Malik *et al.*, 2001). El sostenimiento de una mayor relación raíz–tallo podría ser una característica adaptativa importante para que las raíces sobrevivan en hipoxia, confiriendo tolerancia (Huang y Johnson, 1995). Dichas características, a las cuales se les puede sumar que hay genotipos con baja tasa de consumo de oxígeno (Huang y Johnson, 1995), podrían conferir tolerancia al anegamiento y explicar la variabilidad genotípica en la respuesta frente a este estrés. La mayoría de los trabajos referidos al efecto del anegamiento sobre el sistema radical se han realizado en condiciones controladas, a nivel de planta aislada o creciendo en macetas y en periodos temprano del ciclo del cultivo. Un análisis pendiente es considerar su efecto a escala de cultivo y en estados avanzados del ciclo de los cultivos.

Las raíces además ser los órganos de anclaje, determinan la capacidad del cultivo de absorber agua y nutrientes (*e.g.* nitrógeno). Muchos trabajos evaluaron la cantidad y concentración de N en diferentes órganos durante un estrés por anegamiento en estadios tempranos del cultivo. A nivel general se encontró una disminución en la concentración y cantidad de N como consecuencia del anegamiento (Arduini *et al.*, 2019; Arduini *et al.*, 2016; Huang *et al.*, 1995b; Malik *et al.*, 2001; Robertson *et al.*, 2009). Mientras que son escasos los estudios que hayan analizado el impacto de un evento de anegamiento en estadios avanzados del cultivo sobre la economía del nitrógeno de trigo y cebada, pese a ser la concentración de nitrógeno en grano la principal variable que define el éxito comercial de una partida de granos de trigo o cebada. Las normas de comercialización de trigo en Argentina determinan un valor de referencia de concentración de proteína en grano del 11% (bonificando las partidas de granos con valores superiores a dicho valor y penalizando las partidas de granos con valores inferiores; BCR, 2022), mientras que en cebada se demandan partidas de granos con valores de proteína en grano del 10 al 12%. La concentración de proteína en grano posee una relación directa con la concentración de nitrógeno de ese grano, a través de un factor de conversión (la concentración de proteína en grano es equivalente a la concentración de nitrógeno afectada por 5,75 en trigo y por 6,25 en cebada). Jiang *et al.* (2008) determinaron que un anegamiento en post-antesis redujo la cantidad total de nitrógeno absorbido en el cultivo de trigo a madurez, pero no analizaron su impacto sobre el nitrógeno en el grano. Recientemente de San Celedonio *et al.* (2022) determinaron que un anegamiento inmediatamente previo a antesis incrementó significativamente la concentración de nitrógeno en grano en trigo y cebada, en ensayos conducidos en macetas.

El objetivo general del presente capítulo fue evaluar el impacto de un evento de anegamiento durante el periodo inmediatamente previo a antesis (periodo crítico) sobre el sistema radical y la economía del nitrógeno en plantas de trigo y cebada creciendo en estructura de cultivo.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Condiciones generales de los experimentos, diseño experimental y tratamientos

Se realizó un ensayo durante el año 2017 en el campo experimental del Departamento de Producción Vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos aires (34° 35'S, 58° 29'O). El mismo se realizó en contenedores plásticos de 1 m³ de volumen (1 m x 1 m x 1 m), rellenos con una mezcla de arena y tierra en proporción de 3 a 1. Se combinaron tres factores, dos fechas de siembra (una temprana –22 de junio, E3– y otra tardía –17 de agosto, E4–), diferentes cultivares (se utilizaron 2 cultivares de trigo –Baguette 13 y DM Arex– y 2 de cebada cervecera –Scrabble y Traveler–) y dos condiciones hídricas (control sin anegar y anegado 15 a 20 días previos a antesis). Los detalles de dichos experimentos fueron descriptos en el Capítulo 3 de esta tesis.

4.2.2 Mediciones y cálculos

4.2.2.1 Raíces

Al inicio y final del tratamiento de anegamiento, se tomaron muestras del sustrato de los contenedores con un barreno de 6 cm de diámetro y 30 cm de largo, a tres profundidades (0 a 30 cm, 30 a 60 cm y 60 a 90 cm). En cada una de las profundidades, la muestra estuvo compuesta por dos sub-muestras, una tomada en el surco de siembra y otra en el entresurco siguiendo la metodología planteada por Kumar *et al.* (1993). Las

muestras de raíces fueron tomadas en el mismo sector donde se realizó el muestreo de biomasa aérea. Se extrajo en cada muestreo un volumen de suelo de 1700 cm³. La totalidad del suelo obtenido con el barreno se colocó en bolsas plásticas rotuladas hasta el momento del lavado para la obtención de las raíces y su posterior análisis.

El lavado de las raíces se realizó en dos etapas: un primer lavado, llamado “lavado grueso” y la limpieza final de la muestra llamado “lavado fino”. El lavado grueso tuvo como objetivo eliminar la totalidad de tierra y arena de la muestra obtenida con el barreno. Para ello se colocó cada muestra sobre dos tamices en simultáneo, un tamiz superior con orificios de 8 mm de diámetro y un tamiz inferior con orificios de 1,5 mm de diámetro. Posteriormente, se aplicó una fina lluvia por encima de la muestra para arrastrar los restos de tierra y arena por los orificios de los tamices. Luego de finalizado dicho proceso, se obtuvieron las raíces, impurezas (provenientes principalmente de restos vegetales presentes en el suelo) y una pequeña proporción de tierra y arena. El lavado fino tuvo como objetivo eliminar los restos del sustrato (tierra y arena) y todas las impurezas de la muestra. Para lograrlo, primero se colocó la muestra en un tamiz de 1 mm, y con presión de agua y ayudado por las manos se eliminó la totalidad de restos de los sustratos. Posteriormente, se colocó la muestra en recipientes con agua limpia, y utilizando pinzas se extrajo la totalidad de las impurezas, logrando obtener las raíces limpias y vivas (las cuales fueron identificadas visualmente considerando su turgencia y transparencia a trasluz).

La medición de largo y diámetros de cada muestra de raíces se realizó en dos pasos. El primer paso consistió en obtener la imagen digitalizada de las raíces. Para ello se colocó la muestra de raíces sobre una bandeja de acrílico transparente, luego se le agregó una película de agua para facilitar la dispersión de las mismas, esparciendo la totalidad de las raíces evitando la superposición de las mismas. Finalmente, se colocó la

caja de acrílico con las raíces en un escáner óptico y se obtuvo la imagen de las raíces. El escáner que se utilizó fue un equipo STD4800 (EPSON Perfection V700 PHOTO, Indonesia), específicamente optimizado y calibrado para analizar raíces por Regent Instruments Inc., Canadá. Una vez obtenidas las imágenes de las raíces, se las analizó utilizando el software WinRHIZO Pro 2012b (Regent Instrument Inc., Canada). Como resultado de la digitalización se obtuvo el largo total de raíces y segregado en función de su diámetro considerando las siguientes categorías: 0-0,2 mm (raíces finas), 0,2-0,4 mm (raíces intermedias), 0,4-1,0 mm (raíces gruesas), y >1,0 mm (raíces muy gruesas). Luego de la digitalización, las raíces se colocaron en estufa a 60°C durante 72 h para obtener su peso seco. A partir de este análisis se obtuvieron las siguientes variables: longitud total radical y por estratos de muestreo (m de raíces por m³ de suelo), diámetro radical (mm), peso seco total de raíces y por estratos (g de raíces por m³ de suelo), y longitud radical específica (m de raíz por g, obtenida como el cociente entre la longitud radical y el peso de las raíces). La relación raíz–tallo fue calculada como el cociente entre la biomasa radical y la biomasa aérea total, a antesis (*i.e.* fin del anegamiento) y madurez. Al inicio y al final del tratamiento de anegamiento, así como también en la madurez del cultivo, se tomaron muestras de biomasa aérea, de acuerdo con lo detallado en el Capítulo 3. En antesis, a su vez, se separaron las hojas verdes, se colocaron en estufa a 60°C por 72 h y se midió su peso seco.

4.2.2.2 Nitrógeno

Una vez secas y pesadas las muestras de biomasa se molieron manteniendo por separado los órganos vegetativos (tallos, hojas) de los reproductivos (espigas, granos). En cada una de las muestras molidas se midió la concentración de nitrógeno (N) por medio de la técnica de micro-Kjeldahl.

A partir de la concentración de N obtenida, se calculó la cantidad de N en cada órgano (g N m^{-2}) multiplicando la concentración de N por la biomasa que se obtuvo en cada muestreo para cada fracción de biomasa. A partir de la suma de la cantidad de N de cada órgano para un mismo momento de muestreo (por ejemplo, N de biomasa vegetativa+ N de los granos) se obtuvo el N total. Finalmente se calculó el índice de cosecha de N, a partir de dividir la cantidad de N en los granos por la cantidad de N total a madurez.

La tasa de acumulación de N en el cultivo (TACN , $\text{g m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) entre dos eventos fenológicos se calculó como el cociente entre el contenido total de N acumulado en la biomasa aérea a lo largo de esa etapa y el número de días transcurridos:

$$\text{TACN}_{ij(t,t-1)} = \frac{\text{NTA}_{ij(t)} - \text{NTA}_{ij(t-1)}}{\text{DDE}_{(t)} - \text{DDE}_{(t-1)}} \quad (\text{Ecuación 3.3})$$

donde $\text{TACN}_{ij(t,t-1)}$ es la tasa de acumulación de N del cultivo para el cultivar i en la fecha de siembra j para el periodo entre t y $t-1$, NTA es el contenido total de N en la biomasa aérea en el estado t o $t-1$ y DDE son los días desde emergencia hasta el estado t o $t-1$.

4.2.3 Análisis estadístico

Las diferencias estadísticas entre los tratamientos de anegamiento, cultivares y fechas de siembra y sus interacciones se evaluaron con un análisis de la varianza (ANVA) de tres vías, y las diferencias entre las medias se analizaron a través de la prueba de Tukey considerando un nivel de significancia de 0,05 (InfoStat, Di Renzo *et al.*, 2010). Las asociaciones entre diferentes variables se analizaron mediante regresiones lineales o curvi-lineales (Motulsky y Christopoulos, 2003).

4.3 Resultados

4.3.1 Impacto del anegamiento sobre el sistema radical

4.3.1.1 Peso, longitud y diámetro de raíces

El peso y el largo de las raíces antes de iniciar el anegamiento varió con la fecha de siembra y el cultivar en ambas especies (Cuadro 4.1 y 4.2). Para trigo el peso de las raíces en la fecha de siembra temprana (E3) presentó menores valores que en E4 (132 g m⁻³ y 206 g m⁻³, respectivamente). A su vez, el cultivar TR-DM mostró un mayor peso de raíces que TR-BG. El largo de raíces también fue menor en E3 y no presentó diferencias entre los cultivares. La longitud radical específica (*i.e* la relación entre largo y peso de raíces) fue mayor en el cultivar TR-BG que TR-DM (Cuadro 4.3). Finalmente, el diámetro promedio de las raíces fue menor en E3 en relación con E4. Para cebada, el peso y largo de las raíces en el momento previo al anegamiento presentó menores valores en E3 con relación a E4, y fue mayor en CB-SC que en CB-TR (Cuadro 4.2). Por otro lado, la longitud radical específica no presentó diferencias para ninguno de los dos factores (fecha de siembra y cultivar). Finalmente, el diámetro promedio de las raíces fue mayor para el cultivar CB-SC en comparación con CB-TR (Cuadro 4.4).

Cuadro 4.1. Peso seco (PS) y largo de raíces (LR) en dos momentos del ciclo, en hoja bandera (HB) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	PS HB (g m ⁻³)	PS ANT (g m ⁻³)	LR HB (m m ⁻³)	LR ANT (m m ⁻³)
E3	TR-DM	Ct	165,66	101,76	12349,63	16373,64
		An	-	73,87	-	10829,38
	TR-BG	Ct	97,48	113,11	12937,18	14908,9
		An	-	78,36	-	9596,48
E4	TR-DM	Ct	221,88	152,32	20532,2	17191,93
		An	-	145,43	-	11476,13
	TR-BG	Ct	190,14	225,81	21889,53	25521,76
		An	-	170,17	-	18694,14
F			(47,5)** ⁺	(34,3)***	(6399,5)*	(3138,8)**
C			(47,5)*	ns	ns	(3138,8)*
A			-	(34,3) [†]	-	(3138,8)**
F*C			ns	ns	ns	(6015,6)**
F*A			-	ns	-	ns
C*A			-	ns	-	ns
F*C*A			-	ns	-	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); [†] $p < 0,1$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 4.2. Peso seco (PS) y largo de raíces (LR) en dos momentos del ciclo, faltando 1 hoja para la bandera (HB-1) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	PS HB-1 (g m ⁻³)	PS ANT (g m ⁻³)	LR HB-1 (m m ⁻³)	LR ANT (m m ⁻³)
E3	CB-SC	Ct	136,41	141,88	24285,27	31321,49
		An	-	90,53	-	19278,58
	CB-TR	Ct	111,34	144,84	19894,69	27052,46
		An	-	79,87	-	16443,32
E4	CB-SC	Ct	284,05	165,02	46485,26	33921,79
		An	-	139,1	-	26788,42
	CB-TR	Ct	149,94	144,51	24880,27	28180,44
		An	-	102,45	-	18323,02
F			(69,2)* [†]	ns	(11877,5)*	ns
C			(69,2)*	ns	(11877,5)*	(5073,4)*
A			-	(23,9)***	-	(5073,4)***
F*C			ns	ns	ns	ns
F*A			-	ns	-	ns
C*A			-	ns	-	ns
F*C*A			-	ns	-	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. [†]El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Al finalizar el anegamiento las variables mencionadas anteriormente presentaron diferentes respuestas según la especie. En trigo, el peso seco de las raíces en los tratamientos control a antesis fue 89% menor en la fecha temprana con relación a la tardía (Cuadro 4.3). El anegamiento generó una caída del 21% en la biomasa radical en relación con el control en todas las condiciones estudiadas de fecha de siembra y cultivares ($p=0,07$). El largo de raíces fue para TR-BG en E4 mayor que en las restantes condiciones de cultivares y fechas de siembra, y se redujo en promedio un 32% debido al anegamiento respecto al control. Finalmente, la longitud específica no presentó diferencias por el tratamiento de anegamiento, mientras que sí se observó diferencias en

el diámetro de las raíces (Cuadro 4.3). Para la condición anegada, el diámetro promedio de las raíces fue significativamente mayor que en los controles. Para cebada, el peso seco de las raíces al finalizar el tratamiento de anegamiento presentó diferencias significativas para dicho factor (Cuadro 4.4). Los tratamientos controles presentaron un 45% más de biomasa de raíces en relación con los anegados. A su vez el largo de raíces fue 49% mayor para la condición control con respecto a la anegada. Sin embargo, a diferencia de lo presentado para el peso de raíces, el largo radical fue mayor para el cultivar CB-SC (27827 m m⁻³) que para CB-TR (22500 m m⁻³). Por último, al finalizar el anegamiento, no se encontraron diferencias en la longitud específica ni en el diámetro promedio de raíces entre ningún factor (Cuadro 4.4). Si bien la longitud específica no presentó grandes cambios en cada especie, sí se observó una marcada diferencia en la longitud específica entre las especies (Figura 4.1) donde para cebada fue el doble que la de trigo (211 m g⁻¹ contra 102 m g⁻¹).

Cuadro 4.3. Longitud específica (Long. esp.) y diámetro de las raíces en dos momentos del ciclo, hoja bandera (HB) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	Long. esp. HB (m g ⁻¹)	Long. esp. ANT (m g ⁻¹)	Diámetro HB (mm)	Diámetro ANT (mm)
E3	TR-DM	Ct	75,21	167,55	0,25	0,22
		An	-	146,99	-	0,25
	TR-BG	Ct	136,06	140,4	0,23	0,23
		An	-	134,65	-	0,25
E4	TR-DM	Ct	92,53	118,91	0,26	0,24
		An	-	100,37	-	0,26
	TR-BG	Ct	113,65	114,94	0,26	0,22
		An	-	113,22	-	0,24
		F	ns	(30,6)*	(0,02)*	ns
		C	(26,7)**+	ns	ns	ns
		A	-	ns	-	(0,01)**
		F*C	ns	ns	ns	ns
		F*A	-	ns	-	ns
		C*A	-	ns	-	ns
		F*C*A	-	ns	-	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 4.4. Longitud específica (Long. esp.) y diámetro de las raíces en dos momentos del ciclo, faltando 1 hoja para la bandera (HB-1) (*i.e.* al inicio del tratamiento de anegamiento) y en antesis (ANT) (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	Long. esp. HB-1 (m g ⁻¹)	Long. esp. ANT (m g ⁻¹)	Diámetro HB-1 (mm)	Diámetro ANT (mm)
E3	CB-SC	Ct	178,56	219,57	0,25	0,25
		An	-	213,92	-	0,25
	CB-TR	Ct	181,1	186,8	0,22	0,24
		An	-	206,14	-	0,24
E4	CB-SC	Ct	163,09	208,65	0,27	0,24
		An	-	195,71	-	0,25
	CB-TR	Ct	167,01	193,8	0,24	0,22
		An	-	176,49	-	0,25
		F	ns	ns	ns	ns
		C	ns	ns	(0,02)* ⁺	ns
		A	-	ns	-	ns
		F*C	ns	ns	ns	ns
		F*A	-	ns	-	ns
		C*A	-	ns	-	ns
		F*C*A	-	ns	-	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. Se indica “-” para las situaciones sin análisis, por no haberse impuesto el tratamiento de anegamiento. ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuando se analizó el peso y largo de raíces en los diferentes estratos se observaron algunas diferencias entre las especies estudiadas (Figura 4.2 y 4.3). El peso de las raíces en los cultivares de trigo fue mayor en el estrato superior (0-30 cm de profundidad). A su vez, en dicho estrato, el peso de las raíces en E4 fue el doble que en E3 (436,6 g m⁻³ y 216,5 g m⁻³ respectivamente). En el estrato de 30-60 cm, el peso de las raíces fue modificado por la fecha de siembra y los diferentes cultivares. En E4 el peso fue 80% mayor que en E3 y el cultivar TR-BG presentó un peso de raíces de 57,92 g m⁻³ contra 35,55 g m⁻³ de TR-DM (Figura 4.2), para 30-60 cm. No se detectaron diferencias por el tratamiento de anegamiento en el peso de las raíces en los estratos 0-30 y 30-60 cm (Figura 4.2 y Cuadro suplementario 4.1). Finalmente, en el estrato más

profundo (60-90 cm) los factores cultivar y anegamiento generaron diferencias en el peso (Cuadro suplementario 4.1). Por un lado, el cultivar TR-BG presentó cerca del doble de peso de raíces que TR-DM ($31,96 \text{ g m}^{-3}$ contra $17,02 \text{ g m}^{-3}$). Por otro lado, el anegamiento generó una caída del 55% de la biomasa radical en 60-90 cm.

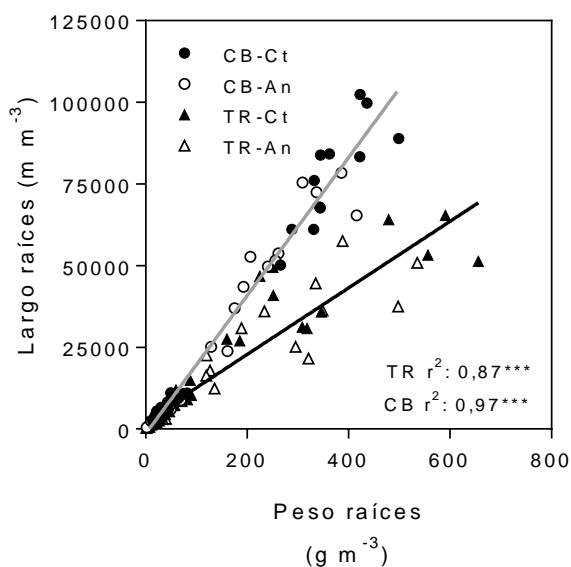


Figura 4.1. Largo de raíces (g m^{-3}) en función del peso de raíces (m m^{-3}) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Cada punto en el gráfico representa el peso y largo de raíces para cada combinación de factores (F, C y A) para cada estrato donde se realizó la muestra (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm). Se realizaron ajustes lineales, la línea negra representa la especie trigo (TR) y la línea gris a cebada (CB).

Al igual que lo observado en trigo, para los cultivares de cebada el estrato superior (0-30 cm) fue el que presentó los mayores valores de biomasa radical para todas las condiciones de fecha de siembra, cultivar y tratamiento de anegamiento. A su vez, a medida que aumentó la profundidad del muestreo, la biomasa de raíces disminuyó (Figura 4.2). En el estrato superior se observó un efecto del cultivar y del anegamiento sobre el peso de las raíces (Cuadro suplementario 4.1). El cultivar CB-SC presentó un 23% más de biomasa radical que CB-TR y el anegamiento disminuyó el peso de las raíces un 30% en relación con el control (Figura 4.2). Para el estrato de 30-60 cm, solo se observó un efecto de la fecha de siembra. Al igual que en las otras

situaciones, en E4 la biomasa radical fue mayor que en E3. Finalmente, en el estrato inferior, el peso de raíces de CB-TR fue mayor al de CB-SC (28,07 g m⁻³ y 15,41 g m⁻³ respectivamente) y el anegamiento generó una caída del 51%.

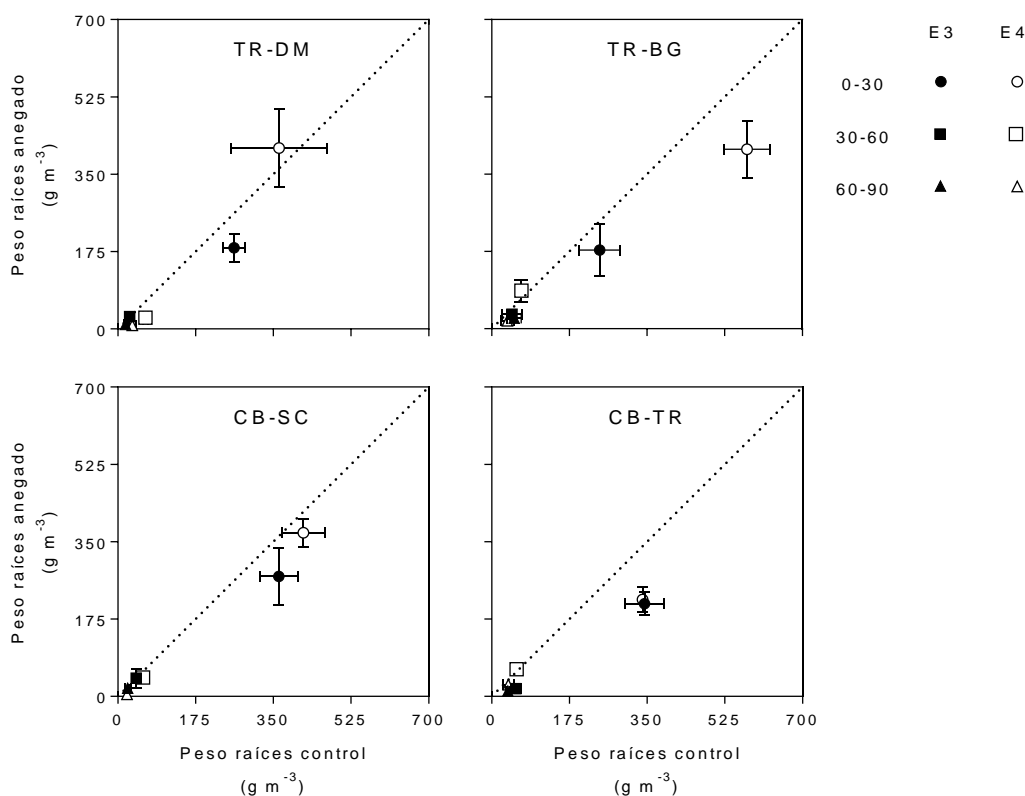


Figura 4.2. Peso de las raíces (g m⁻³) para la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) en diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm) para dos cultivares de trigo (panel superior, TR) y dos de cebada (panel inferior, CB) en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha de siembra tardía o E4). Cultivares nominados de acuerdo con el Cuadro 2.1.

Tanto para trigo como para cebada se observó que el largo de las raíces en los diferentes estratos respondió al anegamiento (Figura 4.3 y Cuadro suplementario 4.1). A su vez, en ambas especies el largo de raíces disminuyó con la profundidad. Para trigo en el estrato superior, se observó una interacción entre los cultivares y la fecha de siembra, donde TR-BG en E4 presentó la mayor longitud de raíces que TR-BG en E3 y TR-DM en las dos fechas. A su vez, el anegamiento provocó una caída del 30% en el largo radical. En el estrato medio de profundidad (30-60 cm) el largo de raíces solo se

modificó por la fecha de siembra, donde al igual que lo observado en el peso de las raíces, en E4 el largo fue mayor (+87%) que en E3. En dicho estrato el anegamiento generó caídas del 32% (valor $p=0.06$) en el largo radical. En el estrato inferior el largo de raíces respondió según el cultivar y el anegamiento (Figura 4.3 y Cuadro suplementario 4.1). TR-BG presentó el doble de largo radical que TR-DM y, a su vez, el anegamiento generó una caída promedio del 52% en la misma variable.

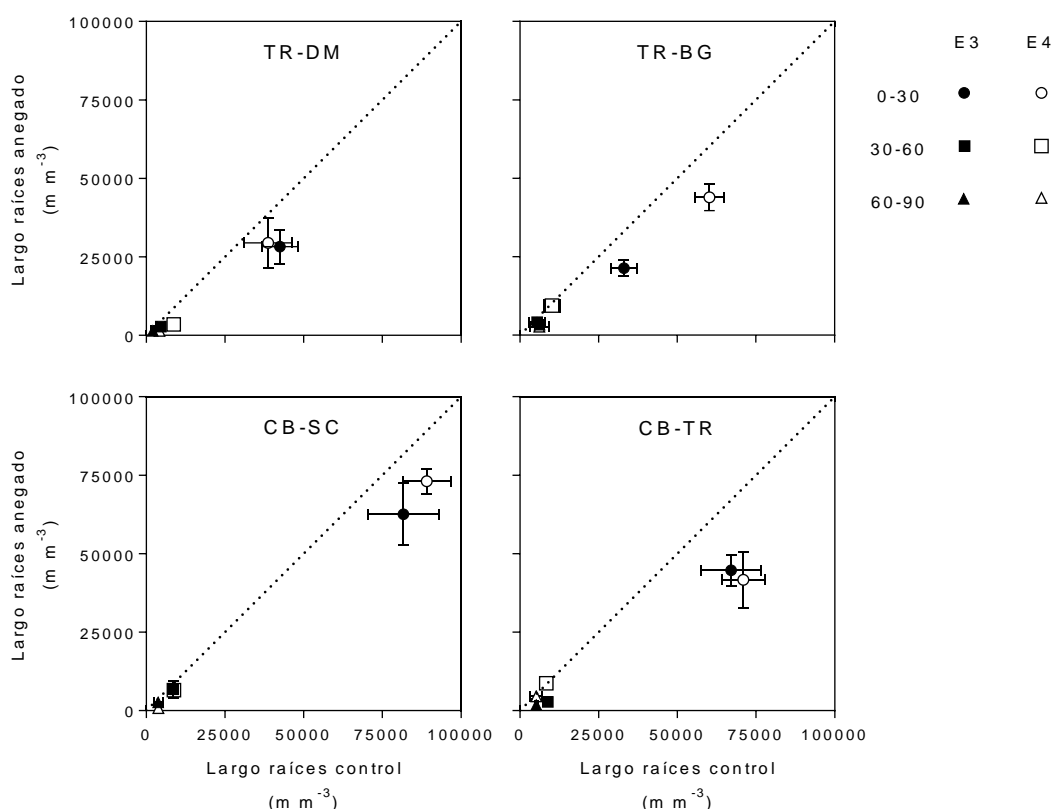


Figura 4.3. Largo total de las raíces ($m m^{-3}$) para la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) en diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm) para dos cultivares de trigo (panel superior, TR) y dos de cebada (panel inferior, CB) en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha de siembra tardía o E4). Cultivares nominados de acuerdo con el Cuadro 2.1.

En cebada, el anegamiento disminuyó el largo radical en todos los estratos, pero sin presentar modificaciones por la fecha de siembra (Cuadro suplementario 4.1). En el estrato de 0-30 cm, el anegamiento generó caídas del 28% respecto al control. A su vez, CB-SC presentó un mayor largo de raíces que CB-TR ($76614 m m^{-3}$ y $56265 m m^{-3}$,

respectivamente). En los restantes estratos el largo de raíces se modificó únicamente por el anegamiento. En el estrato de 30-60 cm el largo disminuyó 30%, mientras que en el estrato inferior la longitud cayó 48% como consecuencia del anegamiento (Figura 4.3).

La longitud de las raíces de menor diámetro (0-0,2 mm) predominó en todos los estratos, tanto en trigo como en cebada (Figuras 4.4 y 4.5). En el estrato superior, las raíces finas representaron en promedio el 72% de la longitud total de raíces para ambas especies, fechas de siembra, cultivares y anegamiento. En los estratos de 30-60 cm y 60-90 cm las raíces finas representaron el 61% del total. Las raíces con diámetro de entre 0,2-0,4 mm representaron el 21% de la longitud del estrato que fue de 0-30 cm de profundidad, y el 30% en los estratos restantes. Las raíces de grosor 0,4-1,0 mm representaron entre el 5%-8% en los diferentes estratos. Finalmente, las raíces más gruesas (>1,0 mm) fueron el 1% o menos del total.

El anegamiento generó una disminución en la longitud total de raíces finas (0-0,2 mm) en ambas especies y en todos los estratos (Figuras 4.4 y 4.5, Cuadros suplementarios 4.2). Para trigo la merma fue de 35%, 40% y 59% para los estratos de 0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm respectivamente. En las raíces de 0,2-0,4 mm de diámetro, el anegamiento disminuyó el 52% en el estrato de 60-90 cm, sin generar modificaciones en los dos estratos superiores. En las raíces más gruesas, el atraso en la fecha de siembra generó un largo de raíces 3 veces mayor.

A su vez, el anegamiento ocasionó una pérdida en la longitud de las raíces de 0-0,2 mm en los cultivares de cebada en todos los estratos (Cuadro suplementario 4.2). La merma en las raíces finas fue del 32% en el estrato superior, 34% en el estrato medio y 47% en el estrato inferior. En línea con lo anterior, el tratamiento de anegamiento presentó 45% menos de raíces de 0,2-0,4 mm en el estrato de 60-90 cm de profundidad, sin generar impacto en los estratos de 0-30 cm y 30-60 cm. Por otro lado, para cebada,

el efecto cultivar generó diferencias en la longitud de raíces gruesas, principalmente en el estrato superior e inferior. El cultivar CB-SC presentó mayor longitud de raíces que CB-TR de 0-30 cm y lo opuesto para el estrato de 60-90 cm de profundidad.

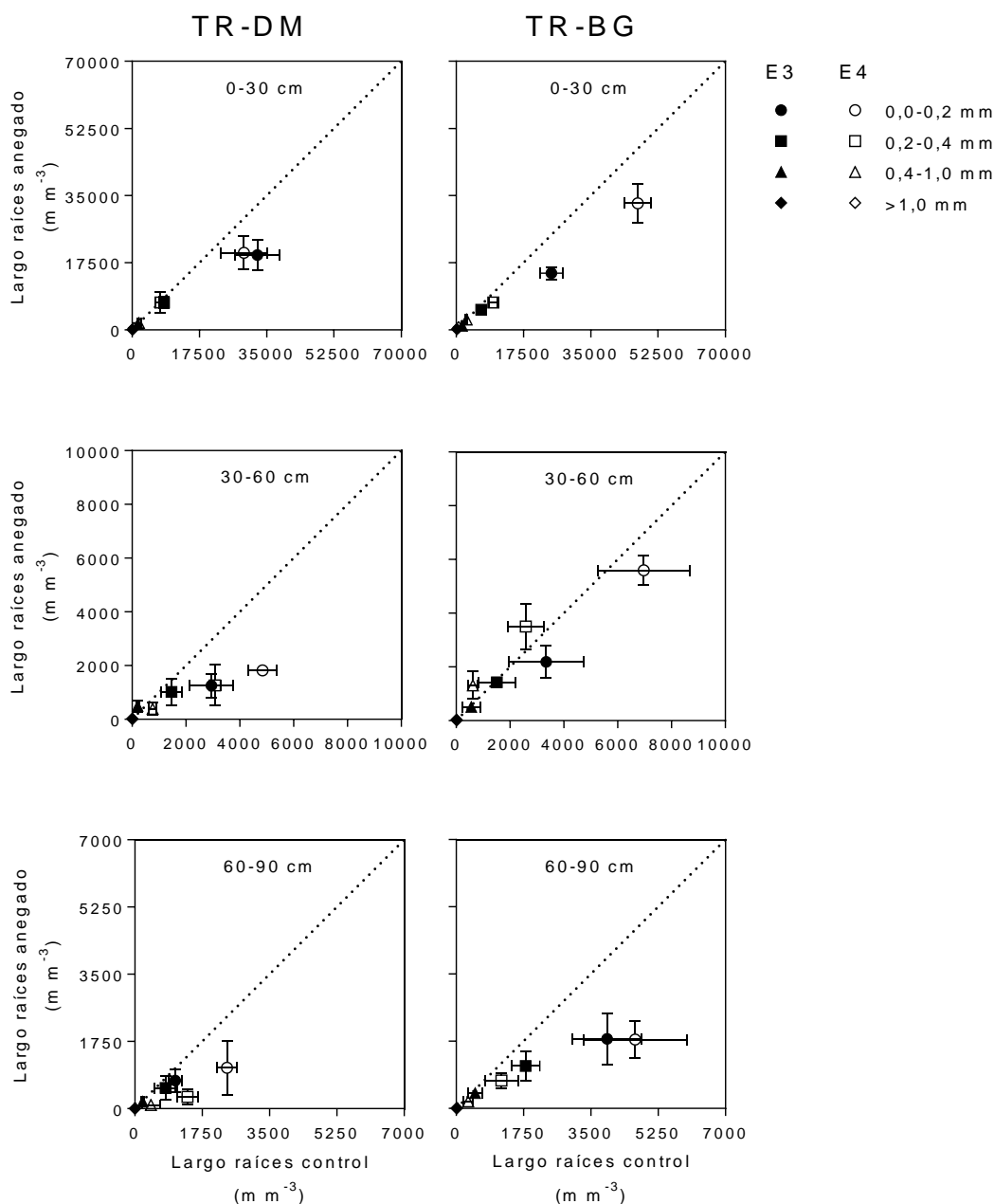


Figura 4.4. Largo (m m^3) de las raíces para diferentes diámetros al finalizar el anegamiento, en la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) para dos cultivares de trigo, TR-DM (panel izquierdo) y TR-BG (panel derecho), en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha de siembra tardía o E4), considerando diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm, panel superior, medio e inferior, respectivamente). La escala de los ejes es 7:1:0,7 desde el panel superior al inferior.

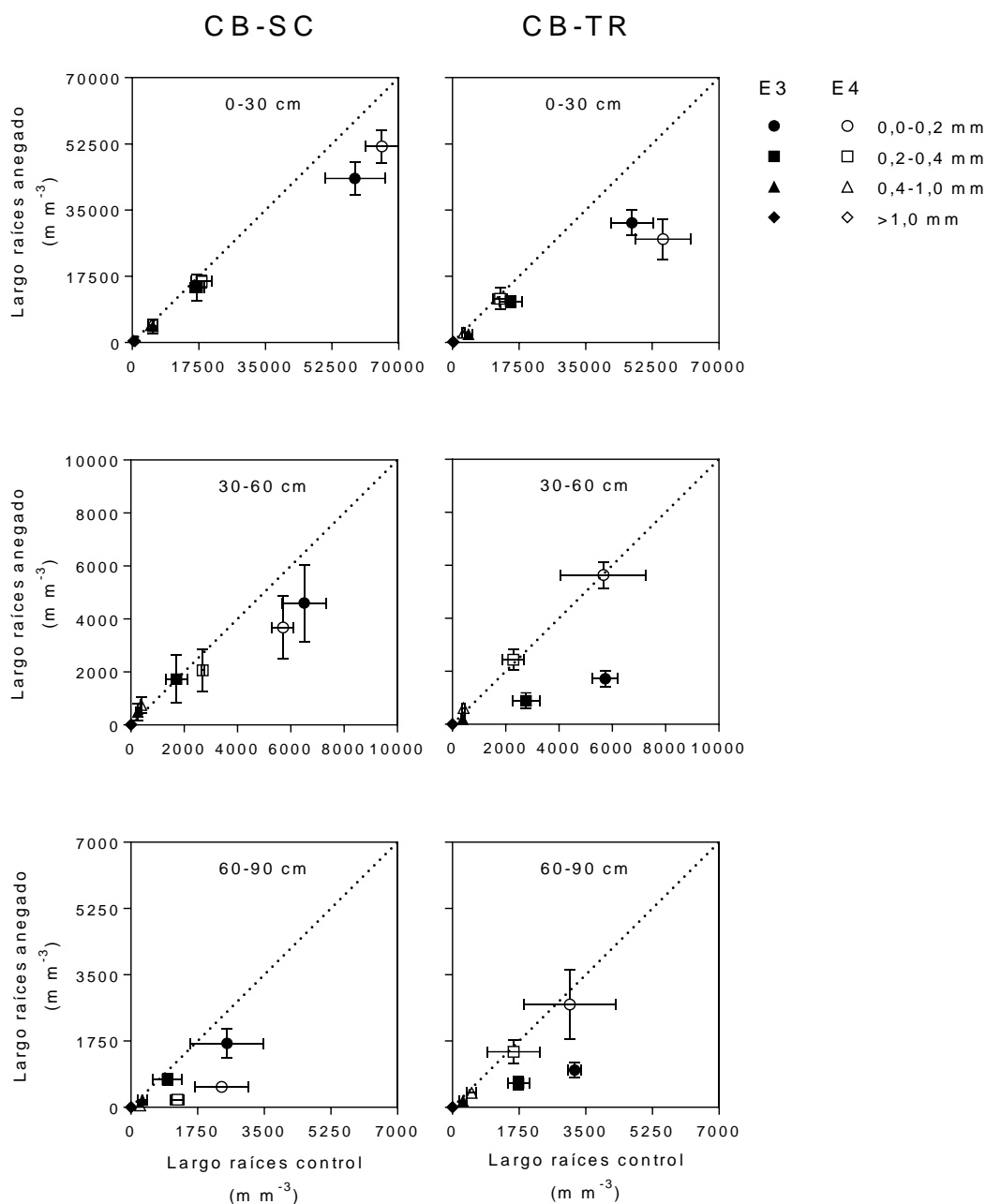


Figura 4.5. Largo (m m^3) de las raíces para diferentes diámetros al finalizar el anegamiento, en la condición anegada (eje de las ordenadas) y control (eje de las abscisas) para dos cultivares de cebada, CB-SC (panel izquierdo) y CB-TR (panel derecho), en las diferentes fechas de siembra (fecha de siembra temprana o E3 y fecha de siembra tardía o E4), considerando diferentes estratos de profundidad (0-30 cm, 30-60 cm y 60-90 cm, panel superior, medio e inferior, respectivamente). La escala de los ejes es 7:1:0,7 desde el panel superior al inferior.

4.3.1.2 El sistema radical como condicionante del rendimiento

Las variaciones observadas en el largo total de raíces, el peso total de raíces o la longitud radical específica a antesis no explicaron el rendimiento logrado ($p \geq 0,05$). La

relación raíz-tallo (en los estadios de antesis o madurez) en trigo se mantuvo sin variaciones entre genotipos y en respuesta al anegamiento (Cuadro 4.5), mientras que dicha relación en cebada disminuyó en antesis pero fue semejante entre la situación control y anegada a madurez (Cuadro 4.6). El rendimiento fue explicado en forma lineal y negativa con la relación raíz-tallo (Figura 4.6). Del análisis de la relación entre la biomasa de raíces y la biomasa de hojas verdes (ambas al finalizar el anegamiento) con las variaciones en el rendimiento o en la $TCC_{RECUPERACIÓN}$, se desprende que ninguna de esas variables explicó por sí sola las variaciones en rendimiento o $TCC_{RECUPERACIÓN}$ (Figura 4.7).

Cuadro 4.5. Relación raíz-tallo (R-T) en antesis (ANT) y en madurez (MAD), para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	R-T (ANT)	R-T (MAD)	
E3	TR-DM	Ct	0,11	0,10	
		An	0,11	0,06	
E3	TR-BG	Ct	0,13	0,09	
		An	0,11	0,29	
E4	TR-DM	Ct	0,14	0,16	
		An	0,18	0,48	
E4	TR-BG	Ct	0,17	0,33	
		An	0,13	0,32	
			F	(0,04)* ⁺	(0,16)*
			C	ns	ns
			A	ns	ns
			F*C	ns	ns
			F*A	ns	ns
			C*A	ns	ns
			F*C*A	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. ⁺El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Cuadro 4.6. Relación raíz-tallo (R-T) en antesis (ANT) y en madurez (MAD), para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F). Al pie del cuadro se presenta el resultado del análisis de varianza.

F	C	A	R-T (EM-ANT)	R-T (ANT-MAD)
E3	CB-SC	Ct	0,14	0,14
		An	0,11	0,44
E3	CB-TR	Ct	0,13	0,13
		An	0,09	0,20
E4	CB-SC	Ct	0,16	0,25
		An	0,16	0,08
E4	CB-TR	Ct	0,15	0,22
		An	0,11	1,39
F			(0,02)**+	ns
C			ns	ns
A			(0,02)*	ns
F*C			ns	ns
F*A			ns	ns
C*A			ns	ns
F*C*A			ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

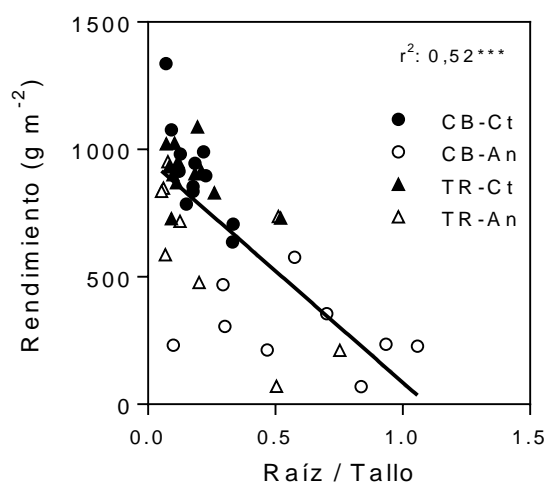


Figura 4.6. Relación entre el rendimiento y el cociente entre la biomasa radical y biomasa aérea en antesis (al finalizar el tratamiento de anegamiento), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An).

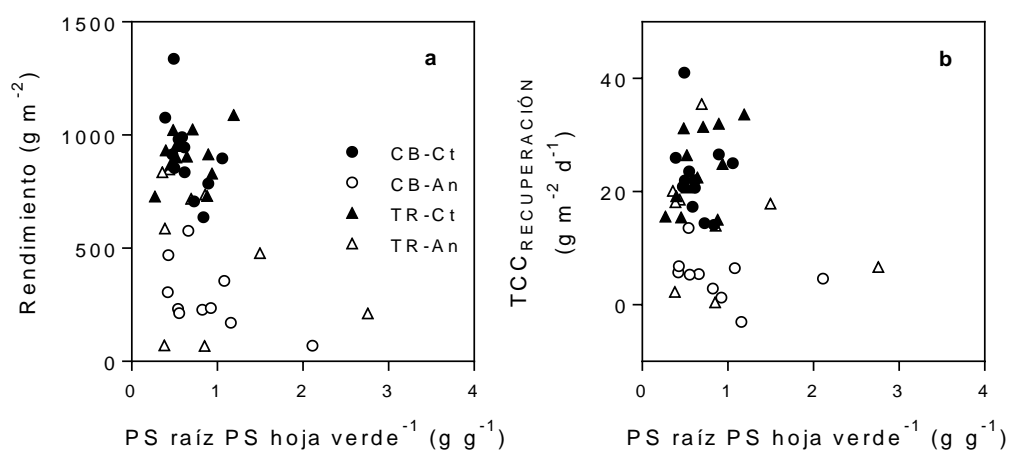


Figura 4.7. Rendimiento (a) y la $TCC_{RECUPERACIÓN}$ (b) en función del cociente entre el peso seco (PS) de la biomasa radical y la biomasa de hojas verdes (ambas en anéxesis, al finalizar el anegamiento), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An).

4.3.2 Impacto del anegamiento sobre la economía del nitrógeno

4.3.2.1 Absorción de nitrógeno por parte del cultivo y su partición a grano

Para el trigo todas las variables asociadas a la concentración, contenido y partición de N a madurez se modificaron por la interacción entre la fecha de siembra, el anegamiento y el cultivar (Cuadro 4.7). El N total no presentó grandes modificaciones ya que solo disminuyó por el anegamiento (37% menor que en el promedio de las restantes condiciones) en el cultivar TR-BG en E3. Por lo contrario, se observaron cambios en la partición de nitrógeno al grano (ICN), en el N grano y en la N biomasa vegetativa (en cantidad y el porcentaje), en TR-BG para E3 y en TR-DM para E4. El ICN disminuyó en ambas situaciones por el anegamiento, pasando de un ICN de 0,84 en los controles a *ca.* 0,50. Consecuente con la caída en el ICN, el anegamiento disminuyó el contenido de N grano (pasó de 19,39 g N m⁻² a 8,47 g N m⁻²) al mismo tiempo que aumentó el N de biomasa vegetativa (de 3,44 g N m⁻² a 6,96 g N m⁻²). Finalmente, el % de N grano se incrementó por el anegamiento entre un 45 y 80%. Mientras que el % N

biomasa vegetativa se multiplicó 2 o 3 veces por el anegamiento, para las dos situaciones donde fue significativo (TR-BG en E3 y TR-DM en E4).

Cuadro 4.7. Cantidad y porcentaje de nitrógeno (N) en madurez en la biomasa total (N total), los granos (N grano) y la biomasa vegetativa (N biomasa vegetativa) y el índice de cosecha del nitrógeno (ICN); para dos cultivares de trigo (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F).

F	C	A	N total (g N m ⁻²)	N grano (%)	N grano (g N m ⁻²)	N biomasa vegetativa (%)	N biomasa vegetativa (g N m ⁻²)	ICN
E3	TR-BG	Ct	21,25	1,93	17,77	0,34	3,48	0,83
		An	13,90	3,49	6,83	1,02	7,07	0,42
	TR-DM	Ct	18,54	1,73	15,81	0,34	2,73	0,85
		An	20,80	2,01	17,69	0,40	3,11	0,85
E4	TR-BG	Ct	25,84	2,53	20,75	0,47	5,09	0,80
		An	26,44	2,56	18,61	0,63	7,83	0,71
	TR-DM	Ct	23,55	2,10	20,16	0,41	3,39	0,86
		An	16,94	3,03	10,10	0,86	6,85	0,58
F			(2,96)**	ns	ns	ns	(0,77)***	ns
C			ns	(0,34)*	ns	ns	(0,77)***	ns
A			ns	(0,34)***	(3,08)**	(0,12)***	(0,77)***	(0,10)***
F*C			(5,67)*	(0,64)*	(5,90)**	(0,23)**	ns	(0,19)*
F*A			ns	ns	ns	ns	ns	ns
C*A			ns	ns	ns	ns	ns	ns
F*C*A			(9,85)**	(1,12)**	(10,24)**	(0,41)**	(2,56)*	(0,32)**

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

Para cebada, todas las variables asociadas al contenido y partición de N se modificaron por efecto del anegamiento (Cuadro 4.8). La cantidad de N total y el N grano disminuyeron con el anegamiento, pasó de 20,99 g N m⁻² y 16,78 g N m⁻², respectivamente (control) a 15,90 g N m⁻² y 8,49 g N m⁻² en los tratamientos anegados. Contrariamente, el anegamiento aumentó la cantidad de N en la biomasa vegetativa, de 4,22 g N m⁻² en la situación control a 7,41 g N m⁻² en condiciones de anegamiento. Como resultado de las cantidades de N en grano y biomasa vegetativa, el ICN fue

menor en la condición anegada (0,80 control y 0,53 anegado). A pesar de las menores cantidades de N en grano y en la biomasa vegetativa bajo anegamiento, el % de N en ambos órganos aumentó 69% y 105%, respectivamente, en relación con la condición control.

Cuadro 4.8. Cantidad y porcentaje de nitrógeno (N) en madurez en la biomasa total (N total), los granos (N grano) y la biomasa vegetativa (N biomasa vegetativa) y el índice de cosecha del nitrógeno (ICN); para dos cultivares de cebada (factor C) en los tratamientos de anegamiento (factor A; Ct, control; An, anegado) en la fecha de siembra temprana (E3) o tardía (E4) (factor F).

F	C	A	N total (g N m ⁻²)	N grano (%)	N grano (g N m ⁻²)	N biomasa vegetativa (%)	N biomasa vegetativa (g N m ⁻²)	ICN
E3	CB-SC	Ct	19,53	1,64	15,50	0,47	4,03	0,79
		An	15,93	2,34	9,82	0,83	6,11	0,62
	CB-TL	Ct	24,50	1,70	19,44	0,47	5,06	0,80
		An	17,49	2,92	9,59	0,89	7,90	0,55
E4	CB-SC	Ct	20,34	2,04	16,58	0,51	3,76	0,81
		An	14,51	3,86	6,73	1,18	7,78	0,46
	CB-TL	Ct	19,59	2,05	15,58	0,52	4,01	0,79
		An	15,66	3,46	7,81	1,13	7,85	0,50
F			ns	(0,44)**	ns	(0,17)*	ns	ns
C			ns	ns	ns	ns	ns	ns
A			(2,91)**	(0,44)***	(2,57)***	(0,17)***	(1,89)**	(0,10)***
F*C			ns	ns	ns	ns	ns	ns
F*A			ns	ns	ns	ns	ns	ns
C*A			ns	ns	ns	ns	ns	ns
F*C*A			ns	ns	ns	ns	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$. +El valor entre paréntesis indica la diferencia honestamente significativa (test de Tukey, $p < 0,05$).

En ambas especies estudiadas, la cantidad de N total en madurez no estuvo relacionada con la tasa de acumulación del N durante el anegamiento ($TACN_{ANEGAMIENTO}$). Sin embargo, la $TACN_{RECUPERACIÓN}$ explicó las variaciones en el N total a madurez de manera lineal y positiva ($r^2=0,60^{***}$) (Figura 4.8).

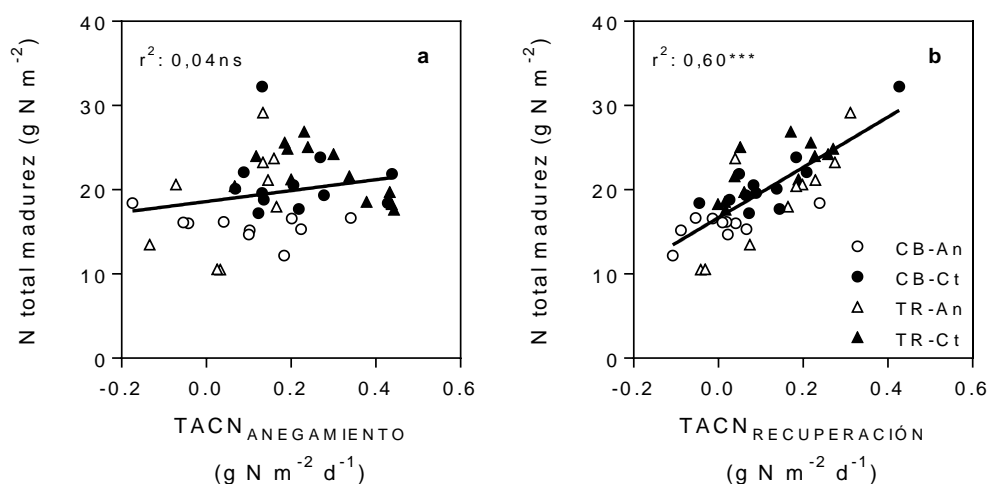


Figura 4.8. Relación entre el N total a madurez y la tasa de acumulación del nitrógeno (TACN) durante el anegamiento (a) y durante el periodo de recuperación (b) para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An).

A medida que aumentó el rendimiento, el % N en grano disminuyó de manera lineal ($0,79 \text{***}$) (Figura 4.9a), dado que con el anegamiento se favoreció la partición de N al grano respecto a la partición de biomasa, redundando ello en un aumento en la concentración de N en el grano (Figura 4.9b). En paralelo, las variaciones en % de N de la biomasa vegetativa no estuvieron relacionadas con la cantidad de biomasa lograda (Figura 4.9c).

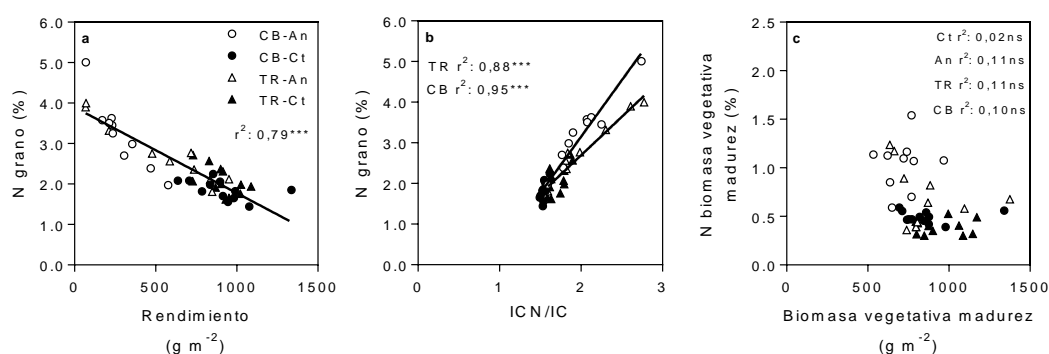


Figura 4.9. Relación entre el % de N grano y el rendimiento (a), entre el % de N en grano y el cociente índice de cosecha de nitrógeno y de biomasa (b), y entre el % N biomasa vegetativa y la biomasa vegetativa en madurez (c), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An).

4.3.2.2 El sistema radical como condicionante de la economía de nitrógeno

La $TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$ y la $TACN_{\text{RECUPERACIÓN}}$ se asociaron positiva y linealmente (Figura 4.10). Para una misma $TACN$, la situación control logró una mayor TCC que la situación anegada. Al igual que lo observado para el rendimiento, ninguna de las variables de raíces estudiadas en la presente tesis explicó las variaciones en la $TACN_{\text{RECUPERACIÓN}}$, a modo de ejemplo se presentan algunas de ellas en la Figura 4.11.

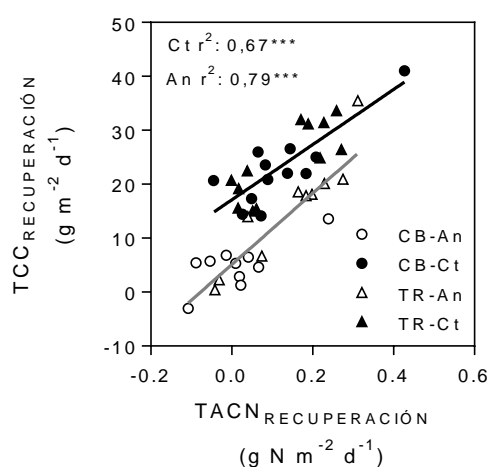


Figura 4.10. Relación entre la tasa de crecimiento del cultivo ($TCC_{\text{RECUPERACIÓN}}$) y la tasa de acumulación del nitrógeno ($TACN_{\text{RECUPERACIÓN}}$) durante el periodo de recuperación del anegamiento, para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An). Se realizaron ajustes lineales, la línea negra representa los tratamientos control (Ct) de ambas especies y la línea gris a los tratamientos de anegamiento (An).

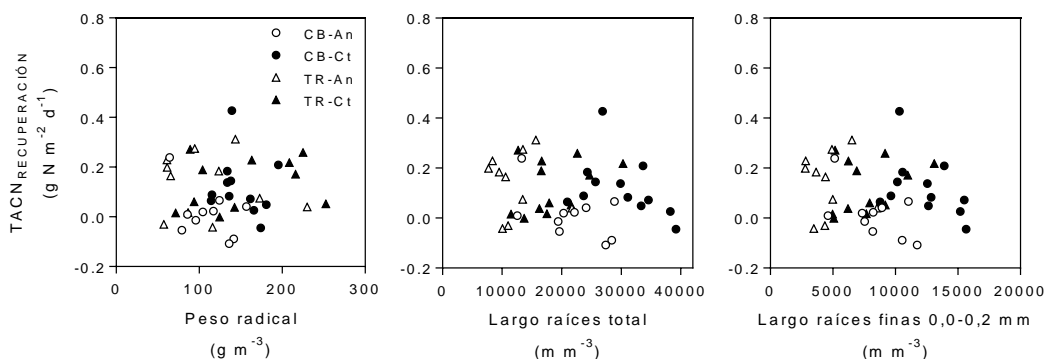


Figura 4.11. Relación entre la tasa de acumulación del nitrógeno durante el periodo de recuperación ($TACN_{\text{RECUPERACIÓN}}$) y tres variables de raíces (peso, largo de raíces total y de raíces finas 0,0-0,2 mm), para trigo (TR) y cebada (CB) en las situaciones control (Ct) y con anegamiento (An).

4.4 Discusión

Las raíces son los órganos que quedan expuestos en forma directa al anegamiento. Pese a ello, son escasos los trabajos en los que analiza el impacto del anegamiento sobre el sistema radical de plantas creciendo en una estructura de cultivo. En el presente capítulo, se realizó la caracterización del sistema radical en trigo y cebada expuestos a una condición de anegamiento durante el período inmediatamente previo a anéxsis y considerando como variables de análisis el peso y largo de las raíces, y la longitud específica radical, sea para el total de la profundidad explorada o por estratos. De los resultados obtenidos se desprenden conclusiones a ser discutidas, tanto en el efecto del anegamiento considerando la diversidad genotípica y en su respuesta al ambiente.

4.4.1 El comportamiento del rendimiento frente al anegamiento fue independiente de su impacto sobre el sistema radical

Los puntos destacados en condiciones sin anegamiento a ser considerados son: (i) en trigo hubo variabilidad genotípica para el peso total de las raíces pero no para largo radical, lo cual redundó también en variabilidad genotípica para longitud específica, mientras que (ii) en cebada, se observó variabilidad genotípica tanto para peso como para largo de raíces pero no así para longitud específica; y (iii) cebada tendió a presentar mayor largo total de raíces y mayor longitud específica que trigo, con un peso total de raíces que se mantuvo dentro de un rango semejante entre especies, independientemente de la condición ambiente. De forma tal que el peso de las raíces fue la variable en común que en ambas especies presentó diferencias intraespecíficas. Para el caso de trigo, Narayanan *et al.* (2014) identificaron variabilidad genotípica tanto en el peso de las raíces como en su longitud al analizar 30 cultivares; pero valga aclarar que al momento de tomar las mediciones esos 30 cultivares se encontraban en diferentes

estados ontogénicos (desde aparición de hoja bandera a antesis), lo cual puede generar distorsión en la interpretación de los resultados. El proceso de mejoramiento en trigo tendió a reducir la biomasa de raíces y su longitud (Aziz *et al.*, 2017); un punto interesante a considerar a futuro es si el mayor tamaño del sistema radical de cebada respecto a trigo observado en esta tesis es consecuencia de la diferente presión de selección en ambas especies (mayor historia de mejoramiento en trigo que en cebada) o una característica *per se* de la especie.

Los aspectos a remarcar en lo que hace a la respuesta del sistema radical al anegamiento son: (iv) la longitud total de las raíces tendió a ser la variable más afectada frente a la condición de anegamiento, seguida por el peso radical, mientras que la longitud específica no presentó diferencias con el control; (v) en respuesta al anegamiento se observó un promedio de raíces más gruesas; y (vi) la mayor proporción de raíces (sea en peso o longitud) se evidenció en el estrato superior del perfil de suelo, a su vez, los diferentes estratos presentaron características en línea con las observadas para el conjunto del perfil. La marcada caída en la longitud radical en respuesta al anegamiento está en línea con el hecho de ser las raíces los órganos que censan en primer lugar la condición de saturación hídrica. El engrosamiento del diámetro medio radical frente al anegamiento redundó en una disminución en la proporción de raíces finas (0-0,2 mm de diámetro). Esto fue observado en todos los estratos de suelo y reportado también en otros trabajos realizados en macetas como uno de los diámetros que más afectó el anegamiento (de San Celedonio *et al.*, 2017). Un mayor diámetro radical es una característica identificada como importante dado que favorece la penetración hacia las capas profundas del suelo, dándose una asociación positiva entre el diámetro promedio de la raíz y la profundidad de las raíces (Narayanan *et al.*, 2014). En la presente tesis, las diferencias en diámetro radical entre especies (que para la

situación control tendió a ser menor en trigo que en cebada pero sin diferencias interespecíficas) no implicaron que ese diámetro se modificara diferencialmente en trigo y cebada con la condición de anegamiento ya que en ambas especies se observó un aumento en el grosor de las raíces. Este cambio a una mayor proporción de raíces de mayor diámetro también se relaciona con la muerte de raíces jóvenes de diámetro reducido y del efecto suele tener el anegamiento de aumentar el diámetro de las raíces para favorecer el área de corteza donde se forma el aerénquima.

Una de las preguntas centrales de este capítulo era considerar el rol de las raíces frente a la respuesta del rendimiento en condiciones de anegamiento, dándose que (vii) las variaciones en el sistema radical (sea por efecto genotipo o ambiente) no fueron explicativas del rendimiento. Algunos trabajos asociaron indirectamente densidad de raíces con rendimiento, utilizando variables de estado hídrico en hojas (potencial agua, conductancia estomática) y fotosíntesis en hoja (Hayashi *et al.*, 2013). Sin embargo, al igual que en esta tesis, no se logró vincular directamente el rendimiento con variables de raíces. Un punto para considerar en futuros trabajos es el momento del muestreo. Aquí se realizó el muestreo inmediatamente después del anegamiento y se encontraron diferencias en variables de raíces entre los tratamientos control y los anegados. Sin embargo, un muestreo realizado unos días después de finalizado el anegamiento (7-10 días) podría determinar si el anegamiento acelera la mortandad de raíces, tal como sucede con el área foliar (Araki *et al.*, 2012; de San Celedonio *et al.*, 2017, Capítulo 2 y 3 de esta tesis). Esto se hipotetiza a partir del impacto retrasado que tiene el anegamiento en diferentes variables (de San Celedonio *et al.*, 2017; Malik *et al.*, 2001, Capítulo 2 y 3) y considerando que por el momento en el que se impuso el anegamiento, 15-20 días previos a antesis, no hay tiempo suficiente para un periodo de recuperación

como normalmente pasa en anegamientos más tempranos (de San Celedonio *et al.*, 2017; Malik *et al.*, 2001; Ploschuk *et al.*, 2020).

4.4.2 El comportamiento de la economía del N al anegamiento fue independiente de su impacto sobre el sistema radical

En lo que hace a la economía del N, se destaca que: (i) en respuesta al anegamiento hubo concentración de N en la biomasa vegetativa y en el grano a madurez, (ii) mereciéndose destacar que aumentó la cantidad total de N en la biomasa vegetativa, y siendo (iii) la tasa de acumulación de N post-anegamiento una variable explicativa del N total presente en el cultivo a madurez.

El anegamiento incrementó la concentración de N en el grano a madurez, debido a que redujo significativamente el rendimiento y contrarrestó el efecto dilución observado en condiciones de alto rendimiento. Dicho resultado coincide con lo observado por de San Celedonio *et al.* (2022) trabajando en trigo y cebada en condiciones de anegamiento en macetas. El impacto negativo del anegamiento sobre el rendimiento determinó que la cantidad total de N presente en los granos (g N m^{-2}) a madurez fuera significativamente menor en los cultivos anegados que en los cultivos control, pese a que con el anegamiento aumentó la concentración de N en el grano. El aumento de la concentración de N en el grano con anegamiento fue producto de un incremento en la partición de N hacia los granos respecto a la partición de biomasa (*i.e.* con el anegamiento aumentó el cociente ICN:IC); es decir que con anegamiento la partición de N desde la biomasa vegetativa hacia los granos fue menos afectada que la partición de carbono, tal como se observa en el trabajo de Arduini *et al.* (2016). Con el anegamiento aumentó también la concentración de N en la biomasa vegetativa a madurez y, llamativamente, aumentó también la cantidad total de N en la biomasa vegetativa (g N m^{-2}). Al momento de antesis, trigo y cebada han absorbido por lo menos un 60% del N

total que absorberán a madurez (de San Celedonio *et al.*, 2022; Przulj y Momcilovic, 2001); sin embargo, frente a una condición de anegamiento a antesis se reduce marcadamente la translocación de nitrógeno a otros órganos (Wollmer *et al.*, 2018) lo cual permite comprender el aumento en la concentración de N en la biomasa vegetativa. Lo mencionado, sumado a que la disminución en la biomasa vegetativa fue proporcionalmente menor que la caída en el rendimiento (Capítulo 3) explicó el aumento en la cantidad de N en la biomasa vegetativa a madurez. La mortandad acelerada de raíces que generó el anegamiento podría desencadenar una senescencia anticipada (a veces muerte) de hojas (Hebbar *et al.*, 2014). Esto estaría generando dos cambios en la fisiología de los cultivos; por un lado, una senescencia anticipada que no permitiría removilizar la misma cantidad de N que se removiliza en condiciones sin estrés. En consecuencia, generaría una mayor cantidad y concentración de N a madurez en la biomasa vegetativa y una menor cantidad de N en grano. Por otro lado, se afectaría la fotosíntesis actual y la removilización de carbohidratos de reserva. Esto generaría una menor producción de carbohidratos, que al mismo tiempo no logran ser sustituidos por los carbohidratos removilizados (también afectados por el anegamiento). Como consecuencia, los granos son más livianos y se genera un efecto de concentración de N en los mismos. Este es un aspecto importante de estudio a futuro, dado que una de las conclusiones obtenidas es que (iv) las variables analizadas para caracterizar el sistema radical (peso y largo de las raíces, totales o por categorías) no fueron explicativas del comportamiento nitrogenado de trigo y cebada.

En conclusión, un anegamiento previo a antesis impactó negativamente sobre el sistema radical de plantas de trigo y cebada creciendo en estructura de cultivo. Sin embargo, las variables radicales analizadas (peso de las raíces, largo de las raíces, longitud radical específica, diámetro radical, y categorías de raíces, sea total o por

estratos de profundidad del suelo) no permitieron explicar la respuesta del rendimiento o de la economía del N al anegamiento dado que dichas respuestas estuvieron fuertemente condicionadas por la economía del carbono en lo que hace a la definición del rendimiento y por la translocación interna de N en la planta en lo que hace a la economía del N.

Discusión general

Discusión general

5.1 Contexto de la problemática abordada

Los estreses bióticos y abióticos generan grandes pérdidas en el rendimiento de los cultivos de granos. Se proyecta que dentro del contexto del cambio climático aumente la frecuencia de eventos extremos de tipo abiótico con la cual los estreses hídricos (tanto por deficiencias como por excesos) generarán mermas en dichos cultivos (IPCC, 2022). Luego de la sequía, el anegamiento es el estrés abiótico que más afecta a los cultivos de granos (Kaur *et al.*, 2020) como trigo y cebada. La mayoría de los trabajos que han analizado el impacto del anegamiento sobre los aspectos fisiológicos de los cultivos se han focalizado en los estadios tempranos de la ontogenia de las especies bajo estudio (Herzog *et al.*, 2016). Para trigo y cebada se determinó que anegamientos alrededor de floración son los que provocaron las mayores pérdidas en el rendimiento (de San Celedonio *et al.*, 2014b). Sin embargo, los trabajos que caracterizaron el daño que realiza el anegamiento en estadios avanzados del cultivo, donde se detectó el periodo crítico para anegamiento, son escasos.

El impacto de un estrés depende de (i) la especie y el genotipo en análisis, (ii) las condiciones ambientales previas al estrés, durante su ocurrencia y con posterioridad, (iii) la variable respuesta en estudio, (iv) la intensidad del estrés, y (v) la duración del estrés. La presente tesis se focalizó en las especies de trigo y cebada, considerando un evento de anegamiento durante el periodo crítico alrededor de floración y al rendimiento como la principal variable respuesta en estudio. La respuesta del rendimiento al anegamiento se consideró teniendo en cuenta a la variabilidad genotípica inter- e intra-específica y a las condiciones ambientales (a través de modificaciones en la fecha de siembra) como moduladoras de la respuesta. Es relevante entender cuáles son las

variables que explican que diferentes especies, o cultivares dentro de una misma especie, posean mayor o menor susceptibilidad al anegamiento. A partir del conocimiento de estas variables será posible identificar materiales genéticos con tales características y de esa forma mitigar el impacto del anegamiento en la producción de trigo y cebada. Es por ello que el objetivo general de esta tesis fue “Caracterizar los mecanismos ecofisiológicos asociados a la respuesta al anegamiento durante el período crítico (20 días previos a antesis) en trigo (*Triticum aestivum* L.) y cebada (*Hordeum vulgare* L. ssp. *distichum*)”.

5.2 Aportes al conocimiento derivados de esta tesis

La construcción del rendimiento es un proceso complejo y puede ser analizado considerando diferentes marcos conceptuales. El análisis del impacto de un estrés sobre los cultivos de granos se puede analizar en función de: i) los componentes numéricos del rendimiento y ii) del proceso de generación de biomasa a través de la captura de recursos (*e.g.* radiación, nitrógeno). En esta tesis se abordaron ambos marcos conceptuales, los cuales fueron explorados a través de tres objetivos específicos, uno por cada capítulo de resultados. La Figura 5.1 esquematiza el análisis emprendido a lo largo de la tesis.

El **primer objetivo** fue “*analizar la respuesta del rendimiento a escala de planta y sus componentes numéricos frente a un evento de anegamiento durante los 20 días anteriores a antesis en diferentes cultivares de trigo y cebada creciendo en fechas de siembra contrastantes*”. Los resultados relacionados a este objetivo fueron presentados en el Capítulo 2. Entre los puntos más relevantes se destacan que las pérdidas en rendimiento generadas por un anegamiento en los días previos a la antesis fueron diferentes según la especie estudiada, resultando mayor la pérdida de rendimiento en

trigo que en cebada. A su vez, para cada especie, se encontró variabilidad genotípica en la respuesta del rendimiento cuando las plantas estuvieron anegadas. Dichas diferencias en los rendimientos se explicaron con cambios tanto en el NG como en el PG. Por lo tanto, no se encontró evidencia suficiente para rechazar la primera hipótesis: “*Cultivares de trigo y cebada tienen diferentes niveles de susceptibilidad frente al anegamiento durante el periodo crítico evidenciado por sus diferencias en el rendimiento y sus componentes numéricos*”. Como resultado de las fechas de siembra contrastantes elegidas, se lograron explorar diferentes valores de temperaturas y DPV durante el evento de anegamiento y en la etapa posterior (llenado de los granos). En la fecha de siembra más tardía la temperatura y el DPV fueron mayores en comparación a la fecha de siembra temprana por lo que bajo estas características del ambiente, se encontró que el impacto del anegamiento sobre el rendimiento en ambas especies fue mayor en la fecha tardía (con temperaturas y DPV más altos) respecto de los observado en la fecha temprana. Debido a que el anegamiento determina una importante pérdida del sistema radical durante el periodo al cual el cultivo está sometido a dicho estrés, una mayor demanda ambiental (como el que se observa en fechas tardías) implica un requerimiento transpiratorio que no puede ser completamente satisfecho por un sistema radical sumamente deprimido. Este proceso es posiblemente el que explica que la reducción en el área foliar verde y la biomasa aérea se produzca luego de ser liberado el anegamiento y no durante el periodo en el cual el cultivo está sometido al exceso hídrico (de San Celedonio *et al.*, 2017).

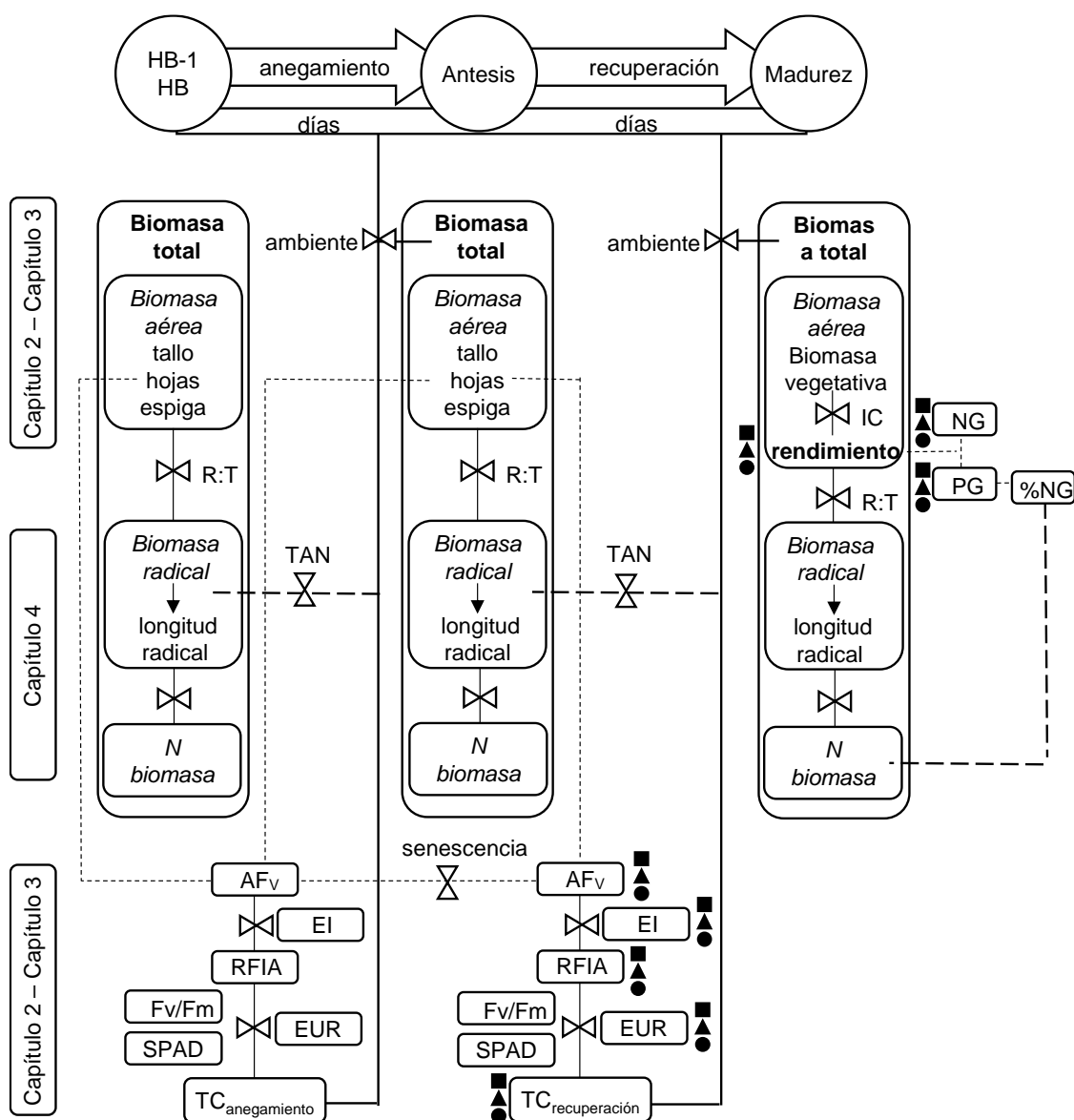


Figura 5.1. Esquema simplificado de generación del rendimiento en trigo y cebada considerando un evento de anegamiento durante el período previo a antesis y el periodo de recuperación. Se detallan las principales variables analizadas en esta tesis. Las líneas continuas hacen referencia al proceso de generación de biomasa, las líneas de puntos hacen referencia al proceso de captura y uso del recurso radiación y las líneas de guiones hacen referencia al proceso de captura y uso del recurso nitrógeno. Los símbolos negros señalan las principales variables modificadas por efecto del genotipo (trigo, triángulos; cebada, círculo) y del anegamiento (cuadrados). HB, estado ontogénico de hoja bandera o inferior a esa hoja (HB-1); R:T, relación raíz:tallo; AF_v, área foliar verde (por planta o por m²), EI, eficiencia de intercepción de radiación; RFIA, radiación fotosintética interceptada acumulada; Fv/Fm, fluorescencia foliar; EUR, eficiencia en el uso de la radiación; TC, tasa de crecimiento (por planta o del cultivo); TAN, tasa de absorción de nitrógeno; IC, índice de cosecha; NG, número de granos (por planta o por m²); PG, peso promedio del grano; %NG, concentración de N en el grano.

Cuando se analizó la respuesta de los diferentes cultivares en cada especie, se encontró que el mayor impacto del anegamiento en la fecha tardía hizo que las diferencias en susceptibilidad entre los cultivares fueron menores, principalmente en

trigo. Estos resultados son suficientes para rechazar la segunda hipótesis planteada, “*Cultivares de trigo y cebada intensifican sus diferencias en susceptibilidad al anegamiento cuando la fecha de siembra es más tardía (i.e. las temperaturas y el DPV después del anegamiento son mayores)*”. Haber expuesto en forma simultánea cultivares de trigo y cebada a un evento de anegamiento frente a condiciones ambientales diversas constituye un avance de la tesis respecto a los estudios previamente realizados.

En el Capítulo 2 y 3 se describieron en diferentes niveles de organización – planta y cultivo – los resultados para responder al **segundo objetivo** específico de la tesis que fue: “*Estudiar el rol de la tasa de crecimiento (cuantificada a escala de planta o de cultivo) como variable que define las variaciones en rendimiento por efecto genotipo o ambiente ante un anegamiento 20 días anteriores a antesis*”. El principal resultado a destacar es que la tasa de crecimiento durante el evento de estrés no fue una variable explicativa del rendimiento logrado, interesantemente fue la tasa de crecimiento posterior al periodo de anegamiento la variable que explicó gran parte de las diferencias en el rendimiento, así como también en el número y en el peso de los granos. La tasa de crecimiento durante el período previo a antesis define la magnitud del rendimiento logrado en condiciones potenciales de crecimiento (Abbate *et al.*, 1997; Arisnabarreta *et al.*, 2008); sin embargo, ello no se evidenció ante una condición de estrés por anegamiento sino que prevaleció el rol del período de recuperación como modulador de la respuesta del rendimiento (Striker, 2012). Los mayores valores de tasa de crecimiento con posterioridad al estrés se encontraron en los tratamientos controles, los valores de tasas intermedias correspondieron a los tratamientos anegados de los cultivares menos susceptibles al anegamiento y las tasas más bajas a los tratamientos anegados de los cultivares más susceptibles al anegamiento, entendiéndose la susceptibilidad como el cambio relativo en rendimiento de la condición anegada respecto al control. Este

resultado fue consistente tanto en el trabajo realizado a escala de planta (Capítulo 2) como a escala de cultivo (Capítulo 3). Con igual consistencia entre las escalas se encontró que la tasa de crecimiento durante el periodo de anegamiento no se asoció con los cambios en el rendimiento y tampoco con sus principales componentes numéricos. Las tasas de crecimiento posteriores al estrés por anegamiento estuvieron asociadas a nivel de hoja con el verdor de las hojas (SPAD) y al funcionamiento del fotosistema II (medido a través de la fluorescencia) y con la funcionalidad del canopeo a nivel de cultivo (EUR). A su vez, mantener el área foliar verde durante la etapa final del ciclo fue importante para mantener altas tasas de crecimiento, pero con un peso relativo menor que la funcionalidad foliar. La evidencia encontrada es suficiente para no rechazar la tercera hipótesis planteada: *“Cultivares de trigo o cebada clasificados como de menor susceptibilidad al estrés por anegamiento presentan mayor mantenimiento de su tasa de crecimiento al finalizar el evento de anegamiento, respecto de genotipos más susceptibles”*.

El **tercer objetivo** específico planteado, y último, fue: *“evaluar el impacto de un evento de anegamiento durante el periodo inmediatamente previo a antesis (periodo crítico) sobre el sistema radical y la economía del nitrógeno en plantas de trigo y cebada creciendo en estructura de cultivo”*. Los resultados presentados en el Capítulo 4 mostraron que, dentro del sistema de raíces, la longitud radical total fue la variable más afectada por el anegamiento, seguida del peso total de raíces. Esto estuvo fuertemente asociado con el impacto negativo del anegamiento sobre las raíces más finas (0-0,2 mm de diámetro), que son las raíces que aportan el mayor porcentaje de la longitud total (en promedio el 67% en condiciones control), mientras que su impacto sobre el peso de raíces fue relativamente menor. Si bien las raíces finas fueron afectadas por el anegamiento en todas las profundidades del suelo estudiadas (0-30 cm, 30-60 cm y 60-

90 cm), la mayor cantidad de raíces finas (y raíces en su totalidad) se ubicaron en el estrato más superficial. Como consecuencia, en la condición anegada aumentó la proporción de raíces gruesas en la longitud total. Los cambios en la longitud y peso de las raíces generaron cambios en la relación entre la biomasa radical y la biomasa aérea. Sin embargo, estos cambios no se relacionaron directamente con la caída en el rendimiento ocasionada por el anegamiento, ni hubo diferencias destacadas entre cultivares de las especies. La información generada alcanza para rechazar la cuarta hipótesis que dice: *“La pérdida de rendimiento por anegamiento se incrementa con una disminución en la relación biomasa radical:biomasa aérea”*. En relación con la economía del N, el anegamiento disminuyó la cantidad total de N en la biomasa (vegetativa y granos) a madurez. A su vez, en los tratamientos anegados, la cantidad total de N en la biomasa vegetativa aumentó en relación con los controles, mientras que la cantidad de N en los granos disminuyó. Estos resultados pueden asociarse con una menor absorción de N debido al impacto que generó el anegamiento en las raíces y a una menor removilización de N desde la biomasa vegetativa (donde persistió acumulado) hasta los granos. Estos cambios en las cantidades de N, junto a la disminución generada por el anegamiento en la biomasa y en el peso de los granos, generaron cambios en la concentración de N. En los tratamientos anegados, aumentó la concentración de N a madurez tanto en la biomasa vegetativa como en el grano, debido que el anegamiento aumentó el cociente ICN:IC. Los resultados que se destacaron previamente son suficientes para rechazar la quinta hipótesis que dice *“El anegamiento durante los 20 días previos a antesis aumenta la concentración de N en los granos por efecto dilución (disminuye el peso de los granos – rendimiento-, pero no la cantidad total de N)”*. Si bien es cierto que el anegamiento aumentó la concentración de N en los granos por efecto dilución, también es cierto que el anegamiento generó una caída en la

cantidad de N de los granos; aunque esa caída fue de menor proporción que la disminución generada en el peso de los granos.

De acuerdo a lo expuesto, merecen destacarse los siguientes resultados de la tesis:

(i) Las pérdidas en el rendimiento debido al anegamiento, relativas al control sin anegamiento, durante el periodo inmediatamente previo a antesis fueron mayores para trigo que para cebada en los ensayos en maceta y a la inversa en los ensayos en micro cultivo. Esto constituye un aspecto a profundizar, tal como se detalla en la sección siguiente de “Consideraciones a futuro”.

(ii) Trigo y cebada presentaron variabilidad intra-específica en la respuesta al anegamiento para la pérdida de rendimiento. Ello permitió identificar variables fisiológicas que explicaron las diferentes susceptibilidades del rendimiento al estrés por efecto genotipo.

(iii) La magnitud de la pérdida relativa de rendimiento en respuesta al anegamiento dependió de la condición ambiental, dado que esa pérdida fue mayor en fechas de siembra tardías que tempranas.

(iv) Pese a que el evento de anegamiento tuvo lugar durante el período crítico de la definición del rendimiento, fue la tasa de crecimiento post-estrés quien explicó positivamente la variabilidad en rendimiento. Ello estuvo asociado a la magnitud del área foliar verde al finalizar el anegamiento y al sostenimiento posterior de su funcionalidad dado que la EUR fue la variable que explicó las variaciones en la tasa de crecimiento una vez removido el anegamiento. Se determinó, a su vez, que como consecuencia del anegamiento se anticipa la segunda fase de senescencia foliar.

(v) Las raíces son los órganos primarios en registrar el estrés por anegamiento; sin embargo, la pérdida de rendimiento por anegamiento fue independiente de su impacto

sobre el tamaño del sistema radical (la longitud total de las raíces fue la principal variable radical afectada ante el evento de anegamiento).

(vi) Las plantas anegadas presentaron un aumento en la concentración de N en la biomasa vegetativa y en la cantidad total de N presente en esa biomasa vegetativa respecto a la condición control. Ello implica que las raíces mantuvieron su funcionalidad ante el estrés, y evidenciado en que la tasa de acumulación de N post-anegamiento fue una variable explicativa del N total presente en el cultivo a madurez.

5.3 Consideraciones a futuro

Un punto importante para analizar en el estrés por anegamiento es el impacto que genera sobre las raíces, ya que estos órganos son los que interactúan directamente con el exceso de agua y la anoxia que se genera. Para entender los resultados es importante considerar el momento de estrés y, desde el punto de vista metodológico, considerar el momento en el que se tomaron las mediciones. La toma de muestras de raíces en los ensayos de la presente tesis se realizó previo a la imposición del anegamiento y una vez concluido el mismo, coincidiendo con la antesis del cultivo y el momento donde las raíces cesan su crecimiento. Una muestra adicional tomada entre 10-15 días posteriores a la finalización del anegamiento permitiría conocer si el estrés genera diferencias en la mortandad de raíces, así como si lo hace en la senescencia de hojas (Capítulo 2 y 3). Este es un aspecto pendiente de ser explorado. Al respecto, resultados recientes en girasol, sugieren que la senescencia radical y aérea están coordinadas y moduladas por la generación y llegada de citoquininas desde raíces a parte aérea (Mangieri *et al.*, 2020).

El impacto del anegamiento en la biomasa aérea quedó en evidencia cuando se midió en la etapa posterior al anegamiento (etapa de recuperación). Eso se observó en

los cambios que generó el anegamiento en la tasa de crecimiento en el periodo desde el final del anegamiento (antesis) y la madurez del cultivo. A su vez la tasa de crecimiento estuvo fuertemente asociada a las variaciones en el rendimiento, número de granos y peso de grano. Por el contrario, la tasa de crecimiento durante el anegamiento no se modificó por efecto del anegamiento, ni se asoció a las variables explicativas del rendimiento. Estos resultados refuerzan que el anegamiento genera un impacto retrasado sobre diferentes variables del cultivo. Dicho resultado se evidencia en anegamientos durante etapas avanzadas del ciclo. No sucede lo mismo con anegamientos en estadios iniciales, donde los resultados del estrés pueden visualizarse tanto en el momento donde se impone el estrés (*e.g.* en variables fisiológicas o en crecimiento de hojas) como también durante la etapa posterior al anegamiento. Nuevamente el momento en el que se realizó el anegamiento, así como también el momento en el que se realizó las mediciones del impacto del anegamiento son relevantes para comprender los resultados obtenidos. A futuro, cobra importancia manipular las condiciones ambientales posteriores al estrés para evaluar si factores ambientales (temperatura, DPV), del cultivo (mantenimiento del área foliar verde) o su interacción controlan los efectos del estrés por anegamiento. Una línea de trabajo consideraría explorar si incrementos en disponibilidad de nitrógeno con posterioridad a la remoción del anegamiento mitigan su efecto negativo sobre el rendimiento.

El impacto del anegamiento en la biomasa, así como también en el IC, generó caídas en el rendimiento y sus principales componentes numéricos. El comportamiento difirió entre variedades, donde se observó diferentes niveles de susceptibilidad. En la presente tesis se trabajó con un estrés de magnitud y duración prolongada, con objeto de exponer los cultivares a condiciones que permitieran caracterizar fehacientemente las respuestas. En futuros trabajos para analizar diferencias entre cultivares sería importante

considerar diferentes duraciones o magnitudes del evento de anegamiento, ya sea con una menor duración a los utilizados aquí o considerando anegamientos en solo una porción del perfil edáfico (*e.g.* luego de los primeros 15 cm) simulando napas freáticas de diferente nivel.

A pesar de sus similitudes, entre los cultivos de trigo y cebada, suelen encontrarse diferencias que van desde la morfología botánica hasta funcionamiento a nivel fisiológico o eco-fisiológico. En el presente trabajo se encontraron diferencias en la respuesta al anegamiento entre el promedio de los cultivares de trigo y cebada. Sin embargo, dichas respuestas se modificaron según la escala de trabajo utilizada (ensayos a macetas de 10 L o contenedores de 1000 L). La búsqueda bibliográfica no permite encontrar un patrón claro para definir cuál especie estudiada presenta una menor susceptibilidad que la otra. Por un lado, hay trabajos donde el trigo parece ser el cultivo menos susceptible que la cebada (Arduini *et al.*, 2016; Cannell *et al.*, 1984; Ploschuk *et al.*, 2018, 2020, 2021), coincidiendo con los resultados del Capítulo 3 (escala de microcultivo). Por otro lado, hay trabajos (de San Celedonio *et al.*, 2014b; Watson *et al.*, 1976), al igual que los ensayos en macetas del Capítulo 2, que muestran lo contrario. Dichos trabajos fueron realizados en situaciones muy diferentes entre sí (*e.g.* momentos del ciclo, escalas, duraciones del anegamiento, condiciones ambientales, etc), por lo cual caracterizar de manera general cual especie es más susceptible al anegamiento no sería posible.

Distintos trabajos muestran cómo el tamaño de la maceta o recipiente puede modificar los resultados de los experimentos, generando conclusiones erróneas (Potter *et al.*, 2012; Dambreville *et al.*, 2016). Sin embargo, no pareciera que el tamaño del recipiente fue el motivo directo del cambio de resultados ante el cambio de estructura de ensayo, ya que tanto en las macetas como en los contenedores los tratamientos control

obtuvieron, para el rendimiento y sus componentes, valores esperados y dentro del rango a los que se obtienen con trabajos a campo. Sin embargo, pareciera que hubo una interacción entre el tamaño o forma del recipiente y la especie para la condición de anegamiento. Algunas de las variables explicativas sirvieron para dilucidar los resultados independientemente de la escala de trabajo (por ejemplo, TCP/C recuperación, duración del AF_v, etc.). Sin embargo, la forma en que se modificaron dichas variables dependió de la especie y la escala de trabajo. Esto permite concluir que si se propone entender cuáles son y cómo se modifican las variables ambas escalas se complementan y podrían ser útiles (tal como se ha demostrado para otras especies de cultivos de granos y en diversos estreses; Booker *et al.*, 2005 para soja), pero si el objeto es hacer comparaciones entre especies o cultivares la escala utilizada puede influir fuertemente en los resultados.

5.4 Consideraciones finales

Trigo y cebada cultivados en forma extensiva están expuestos a estreses que difieren en su tipo, frecuencia e intensidad, y provocan mermas variables en el rendimiento logrado. El estudio de cómo un estrés impacta sobre una especie ha estado tradicionalmente condicionado por el tipo de estrés. Por ejemplo, los estreses nutricionales cuando han sido analizados a escala de cultivo y a campo se los ha estudiado considerando su impacto desde un momento dado (*e.g.* cambios en la disponibilidad de nitrógeno desde siembra, desde floración) o a escala de planta y en condiciones controladas cuando se consideró su impacto para una etapa dada (*e.g.* de espiguilla terminal a floración). La manipulación del estrés por anegamiento en condiciones experimentales de campo es compleja, por la dificultad de implementar la condición de anegamiento y luego removerla (Ding *et al.*, 2020); de ahí que los estudios

sobre el tema se hayan realizado primeramente para etapas ontogénicas iniciales y en condiciones controladas de macetas o, más recientemente, combinando condiciones controladas en macetas y en estructura de cultivo (Byrne *et al.*, 2022), siendo este último foco el seguido en esta tesis. Conocer la respuesta de trigo y cebada al estrés por anegamiento conlleva la oportunidad de diagramar estrategias de manejo para mitigar su efecto a nivel productivo en el mediano plazo o asistir al mejoramiento en la comprensión de la interacción entre el genotipo y el ambiente.

Referencias

- Abbate, P. E. Andrade, F. H. Culot, J. P. Bindraban, P. S. 1997. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Research*, 54(2–3), 245–257.
- Abeledo, L. G. 2002. Physiological Changes Associated with Genetic Improvement of Grain. *Barley Science: Recent Advances from Molecular Biology to Agronomy of Yield and Quality*, 361.
- Abeledo, L. G. Calderini, D. F. Slafer, G. A. 2003. Genetic improvement of barley yield potential and its physiological determinants in Argentina (1944–1998). *Euphytica*, 130(3), 325–334.
- Abeledo, L. G. Calderini, D. F. Slafer, G. A. 2004. Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Research*, 86(1), 23–32.
- Adamsen, F. J. Pinter Jr., P. J. Barnes, E. M. LaMorte, R. L. Wall, G. W. Leavitt, S. W. Kimball, B. A. 1999. Measuring Wheat Senescence with a Digital Camera. *Crop Science*, 39(3), [crops1999.0011183X003900030019x](https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X003900030019x).
<https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X003900030019x>
- Aggarwal, P. K. Kalra, N. Chander, S. Pathak, H. 2006. InfoCrop: a dynamic simulation model for the assessment of crop yields, losses due to pests, and environmental impact of agro-ecosystems in tropical environments. I. Model description. *Agricultural Systems*, 89(1), 1–25.
- Ahmadi, A. Joudi, M. Janmohammadi, M. 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113(1), 90–93. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.04.010>
- Ahmed, A. M. Passioura, J. Carminati, A. 2018. Hydraulic processes in roots and the rhizosphere pertinent to increasing yield of water-limited grain crops: a critical review. *Journal of Experimental Botany*, 69(13), 3255–3265.
- Ahmed, S. Nawata, E. Hosokawa, M. Domae, Y. Sakuratani, T. 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. *Plant Science*, 163(1), 117–123.
- Aisawi, K. A. B. Reynolds, M. P. Singh, R. P. Foulkes, M. J. 2015. The Physiological Basis of the Genetic Progress in Yield Potential of CIMMYT Spring Wheat Cultivars from 1966 to 2009. *Crop Science*, 55(4), 1749–1764. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci2014.09.0601>
- Alexander, L. V. Zhang, X. Peterson, T. C. Caesar, J. Gleason, B. Klein Tank, A. M. G. Haylock, M. Collins, D. Trewin, B. Rahimzadeh, F. 2006. Global observed changes in daily climate extremes of temperature and precipitation. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111(D5).
- Alvarez Prado, S. Gallardo, J. M. Kruk, B. C. Miralles, D. J. 2017. Strategies for yield determination of bread wheat and two-row barley growing under different environments: A comparative study. *Field Crops Research*, 203, 94–105.
- Alvarez Prado, S. Gallardo, J. M. Serrago, R. A. Kruk, B. C. Miralles, D. J. 2013. Comparative behavior of wheat and barley associated with field release and grain

weight determination. *Field Crops Research*, 144.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.12.018>

- Andrade, F. H. Echarte, L. Rizzalli, R. Della Maggiora, A. Casanovas, M. 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Science*, 42(4), 1173–1179.
- Andrade, F. H. Vega, C. Uhart, S. Cirilo, A. Cantarero, M. Valentinuz, O. 1999. Kernel number determination in maize. *Crop Science*, 39(2), 453–459.
- Antonietta, M. Fanello, D. D. Acciaresi, H. A. Guiamet, J. J. 2014. Senescence and yield responses to plant density in stay green and earlier-senescing maize hybrids from Argentina. *Field Crops Research*, 155, 111–119.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.016>
- Araki, H. Hamada, A. Hossain, M. A. Takahashi, T. 2012. Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crops Research*, 137, 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.09.006>
- Arduini, I. Baldanzi, M. Pampana, S. 2019. Reduced Growth and Nitrogen Uptake During Waterlogging at Tillering Permanently Affect Yield Components in Late Sown Oats. *Frontiers in Plant Science*, 10(September), 1–18.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01087>
- Arduini, I. Orlandi, C. Pampana, S. Masoni, A. 2016. Waterlogging at tillering affects spike and spikelet formation in wheat. *Crop and Pasture Science*, 67(7), 703–711.
<https://doi.org/10.1071/CP15417>
- Arduini, I. Orlandi, O. Ercoli, L. Masoni, A. 2016. Submergence sensitivity of durum wheat, bread wheat and barley at the germination stage. *Italian Journal of Agronomy*, 11(2), 100–106. <https://doi.org/10.4081/ija.2016.706>
- Arisnabarreta, S. Miralles, D. J. 2008. Critical period for grain number establishment of near isogenic lines of two- and six-rowed barley. *Field Crops Research*, 107(3), 196–202. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.02.009>
- Aziz, M. M. Palta, J. A. Siddique, K. H. M. Sadras, V. O. 2017. Five decades of selection for yield reduced root length density and increased nitrogen uptake per unit root length in Australian wheat varieties. *Plant and Soil*, 413(1), 181–192.
- Bange, M. P. Milroy, S. P. Thongbai, P. 2004. Growth and yield of cotton in response to waterlogging. *Field Crops Research*, 88(2–3), 129–142.
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.12.002>
- BCR. 2022. Cuadros de normas de calidad para la comercialización. Cámara Arbitral de Cereales, Bolsa de Comercio de Rosario. <https://www.cac.bcr.com.ar/es/verificado-febrero-2022>.
- Becheran, D. E. Miralles, D. J. Abeledo, L. G. Alvarez Prado, S. de San Celedonio, R. P. 2022. Source-sink limitations for grain weight in wheat and barley under waterlogging conditions during pre-anthesis. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(1), 76–88.
- Bingham, I. J. Blake, J. Foulkes, M. J. Spink, J. 2007. Is barley yield in the UK sink limited?. I. Post-anthesis radiation interception, radiation-use efficiency and source-sink balance. *Field Crops Research*, 101(2), 198–211.

<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.11.005>

- Bonachela, S. 1996. Root growth of triticale and barley grown for grain or for forage-plus-grain in a Mediterranean climate. *Plant and Soil*, 183(2), 239–251. <https://doi.org/10.1007/BF00011439>
- Booker, F. L. Miller, J. E. Fiscus, E. L. Pursley, W. A. Stefanski, L. A. 2005. Comparative responses of container-versus ground-grown soybean to elevated carbon dioxide and ozone. *Crop Science*, 45(3), 883–895. <https://doi.org/https://doi.org/10.2135/cropsci2004.0198>
- Borrás, L. Maddonni, G. A. Otegui, M. E. 2003. Leaf senescence in maize hybrids: plant population, row spacing and kernel set effects. *Field Crops Research*, 82(1), 13–26. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(03\)00002-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-4290(03)00002-9)
- Borrás, L. Slafer, G. A. Otegui, M. E. 2004a. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86, 131–146.
- Borrás, L. Slafer, G. A. Otegui, M. E. 2004b. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86(2–3), 131–146.
- Boyer, J. S. 1982. Plant productivity and environment. *Science*, 218(4571), 443–448.
- Bramley, H. Tyerman, S. D. Turner, D. W. Turner, N. C. 2011. Root growth of lupins is more sensitive to waterlogging than wheat. *Functional Plant Biology*, 38(11), 910–918. <https://doi.org/10.1071/FP11148>
- Byrne, T. Grant, J. Kock-Appelgren, P. Förster, L. Michel, T. Miricescu, A. Thomas, W. T. B. Graciet, E. Spink, J. Ng, C. K. Y. 2022. Improving phenotyping in winter barley cultivars towards waterlogging tolerance by combining field trials under natural conditions with controlled growth condition experiments. *European Journal of Agronomy*, 133, 126432.
- Calderini, D. F. Abeledo, L. G. Savin, R. Slafer, G. A. 1999. Effect of temperature and carpel size during pre-anthesis on potential grain weight in wheat. *The Journal of Agricultural Science*, 132(4), 453–459.
- Calvo, N. I. R. Echeverría, H. E. 2006. Estrategias de fertilización nitrogenada en trigo: Balance hídrico para el sur Bonaerense. *Ciencia Del Suelo*, 24(2), 115–122.
- Cannell, R. Q. Belford, R. K. Gales, K. Thomson, R. J. Webster, C. P. 1984. Effects of waterlogging and drought on winter wheat and winter barley grown on a clay and a sandy loam soil - I. Crop growth and yield. *Plant and Soil*, 80(1), 53–66. <https://doi.org/10.1007/BF02232939>
- Caviglia, O. P. Sadras, V. O. 2001. Effect of nitrogen supply on crop conductance, water-and radiation-use efficiency of wheat. *Field Crops Research*, 69(3), 259–266.
- Chapman, E. A. Orford, S. Lage, J. Griffiths, S. 2021. Capturing and Selecting Senescence Variation in Wheat . In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 12). <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.638738>
- Colmer, T. D. Greenway, H. 2011. Ion transport in seminal and adventitious roots of

- cereals during O₂ deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62(1), 39–57. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq271>
- Cossani, C. M. Sadras, V. O. 2019. Increasing co-limitation of water and nitrogen drives genetic yield gain in Australian wheat. *European Journal of Agronomy*, 106, 23–29.
- Cossani, C. M. Slafer, G. A. Savin, R. 2011. Do barley and wheat (bread and durum) differ in grain weight stability through seasons and water–nitrogen treatments in a Mediterranean location? *Field Crops Research*, 121(2), 240–247.
- Dambreville, A. Griolet, M. Rolland, G. Dauzat, M. Bédiée, A. Balsera, C. Muller, B. Vile, D. Granier, C. 2016. Phenotyping oilseed rape growth-related traits and their responses to water deficit: the disturbing pot size effect. *Functional Plant Biology*, 44(1), 35–45.
- Datta, K. K. Jong, C. De. 2002. Adverse effect of waterlogging and soil salinity on crop and land productivity in northwest region of Haryana, India. *Agricultural Water Management*, 57(3), 223–238. [https://doi.org/10.1016/S0378-3774\(02\)00058-6](https://doi.org/10.1016/S0378-3774(02)00058-6)
- de San Celedonio, R. P. 2015. *Sensibilidad de trigo y cebada al anegamiento y su interacción con la disponibilidad de nitrógeno. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias. Escuela para Grados “Ing. Agr. Alberto Soriano.*
- de San Celedonio, R. P. Abeledo, L. G. Brihet, J. M. Miralles, D. J. 2016. Waterlogging Affects Leaf and Tillering Dynamics in Wheat and Barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 202(5), 409–420. <https://doi.org/10.1111/jac.12151>
- de San Celedonio, R. P. Abeledo, L. G. Mantese, A. I. Miralles, D. J. 2017. Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering. *Plant and Soil*, 417(1–2), 481–498. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3274-1>
- de San Celedonio, R. P. Abeledo, L. G. Miralles, D. J. 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. *Plant and Soil*, 378(1–2), 265–277. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2028-6>
- de San Celedonio, R. P. Abeledo, L. G. Striker, G. G. Miralles, D. J. 2022. Nitrogen accumulation and remobilisation in wheat and barley plants exposed to waterlogging at different developmental stages. *Crop and Pasture Science*, 73(6), 615–626.
- de San Celedonio, R. P. Micheloud, J. R. Slafer, G. A. Abeledo, L. G. Miralles, D. J. 2014. Riesgo de anegamiento en trigo (*Triticum aestivum* L.) para distintas localidades de la región triguera Argentina. *Ciencia Del Suelo*, 32(2), 233–246.
- Di Rienzo, J. Balzarini, M. Gonzalez, L. Casanoves, F. Tablada, M. Walter Robledo, C. 2010. *Infostat: software para análisis estadístico.*
- Dickin, E. Wright, D. 2008. The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *European Journal of Agronomy*, 28(3), 234–244. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2007.07.010>
- Ding, J. Liang, P. Wu, P. Zhu, M. Li, C. Zhu, X. Gao, D. Chen, Y. Guo, W. 2020. Effects of waterlogging on grain yield and associated traits of historic wheat

- cultivars in the middle and lower reaches of the Yangtze River, China. *Field Crops Research*, 246(November 2019), 107695. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107695>
- Ehdaie, B. 1995. Variation in water-use efficiency and its components in wheat: II. Pot and field experiments. *Crop Science*, 35(6), 1617–1626.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia*, 78(1), 9–19.
- Evans, L. T. Fischer, R. A. 1999. Yield Potential: Its Definition, Measurement, and Significance. *Crop Science*, 39(6), 1544–1551. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961544x>
- Ewert, F. Pleijel, H. 1999. Phenological development, leaf emergence, tillering and leaf area index, and duration of spring wheat across Europe in response to CO₂ and ozone. *European Journal of Agronomy*, 10(3–4), 171–184.
- FAOSTAT. 2022. *Datos sobre alimentación y agricultura, Cultivos y productos de ganadería Verificado mayo 2022*. <https://www.fao.org/faostat/en/#home>
- Fernández Gómez, J. Wilson, Z. A. 2012. Non-destructive staging of barley reproductive development for molecular analysis based upon external morphology. *Journal of Experimental Botany*, 63(11), 4085–4094.
- Fischer, R. A. 1975. Yield Potential in a Dwarf Spring Wheat and the Effect of Shading. *Crop Science*, 15(5), 607–613. <https://doi.org/10.2135/cropsci1975.0011183x001500050002x>
- Fischer, R. A. 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *The Journal of Agricultural Science*, 105(2), 447–461. <https://doi.org/10.1017/S0021859600056495>
- Fischer, R. A. Howe, G. N. Ibrahim, Z. 1993. Irrigated spring wheat and timing and amount of nitrogen fertilizer. I. Grain yield and protein content. *Field Crops Research*, 33(1–2), 37–56.
- Gardner, W. K. Flood, R. G. 1993. Less waterlogging damage with long season wheats. *Cereal Research Communications*, 21(4), 337–343.
- Ghobadi, M. E. Ghobadi, M. Zebarjadi, A. 2017. Effect of waterlogging at different growth stages on some morphological traits of wheat varieties. *International Journal of Biometeorology*, 61(4), 635–645. <https://doi.org/10.1007/s00484-016-1240-x>
- Giunta, F. Pruneddu, G. Motzo, R. 2009. Radiation interception and biomass and nitrogen accumulation in different cereal and grain legume species. *Field Crops Research*, 110(1), 76–84.
- González, F. G. Slafer, G. A. Miralles, D. J. 2005. Photoperiod during stem elongation in wheat: is its impact on fertile floret and grain number determination similar to that of radiation? *Functional Plant Biology*, 32(3), 181–188.
- Grable, A. R. 1966. Soil Aeration and Plant Growth. *Advances in Agronomy*, 18(C), 57–106. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60648-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60648-3)
- Grassini, P. Indaco, G. V. Pereira, M. L. Hall, A. J. Trápani, N. 2007. Responses to short-term waterlogging during grain filling in sunflower. *Field Crops Research*,

101(3), 352–363. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.12.009>

- Hafsi, M. Mechmeche, W. Bouamama, L. Djekoune, A. Zaharieva, M. Monneveux, P. 2000. Flag Leaf Senescence, as Evaluated by Numerical Image Analysis, and its Relationship with Yield under Drought in Durum Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 185(4), 275–280. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.2000.00436.x>
- Hayashi, T. Yoshida, T. Fujii, K. Mitsuya, S. Tsuji, T. Okada, Y. Hayashi, E. Yamauchi, A. 2013. Maintained root length density contributes to the waterlogging tolerance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Research*, 152, 27–35. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.03.020>
- Hebbar, K. B. Rane, J. Ramana, S. Panwar, N. R. Ajay, S. Rao, A. S. Prasad, P. V. V. 2014. Natural variation in the regulation of leaf senescence and relation to N and root traits in wheat. *Plant and Soil*, 378(1), 99–112. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-2012-6>
- Herrera, J. M. Delgado, J. A. Dillon, M. Barbarick, K. A. McMaster, G. S. 2011. Accumulation of Late-Applied Nitrogen and Root Dynamics during Grain Filling in Irrigated Spring Wheat. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 42(18), 2235–2249. <https://doi.org/10.1080/00103624.2011.602455>
- Herzog, M. Striker, G. G. Colmer, T. D. Pedersen, O. 2016. Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat - a review of root and shoot physiology. *Plant Cell and Environment*, 39(5), 1068–1086. <https://doi.org/10.1111/pce.12676>
- Hipps, L. E. 1983. Assessing the interception of photosynthetically active radiation in winter wheat. *Agricultural Meteorology*, 28(3), 253–259.
- Hirel, B. Le Gouis, J. Ney, B. Gallais, A. 2007. The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *Journal of Experimental Botany*, 58(9), 2369–2387.
- Hoffman, E. Viega, L. 2011. CARACTERIZACIÓN PRELIMINAR DE CULTIVARES DE TRIGO Y CEBADA POR SU COMPORTAMIENTO AL ESTRÉS HÍDRICO. Limitaciones Para La Productividad de Trigo y Cebada, 53–57.
- Hossain, M. A. Araki, H. Takahashi, T. 2011. Poor grain filling induced by waterlogging is similar to that in abnormal early ripening in wheat in Western Japan. *Field Crops Research*, 123(2), 100–108. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.05.005>
- Huang, B. Johnson, J. W. 1995. Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. *Annals of Botany*, 75(4), 427–432.
- Huang, B. Johnson, J. W. Box, J. E. NeSmith, D. S. 1997. Root characteristics and hormone activity of wheat in response to hypoxia and ethylene. *Crop Science*, 37(3), 812–818.
- Huang, B. Johnson, J. W. NeSmith, D. S. Bridges, D. C. 1994. Root and shoot growth of wheat genotypes in response to hypoxia and subsequent resumption of aeration. *Crop Science*, 34(6), 1538–1544.

<https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183x003400060023x>

- Huang, B. Johnson, J. W. NeSmith, D. S. Bridges, D. C. 1995. Nutrient accumulation and distribution of wheat genotypes in response to waterlogging and nutrient supply. *Plant and Soil*, 173(1), 47–54. <https://doi.org/10.1007/BF00155517>
- Huang, B. Johnson, J. W. Nesmith, S. Bridges, D. C. 1994. Growth, physiological and anatomical responses of two wheat genotypes to waterlogging and nutrient supply. *Journal of Experimental Botany*, 45(2), 193–202. <https://doi.org/10.1093/jxb/45.2.193>
- IPCC. 2022. Climate change 2022: Impacts, adaptation and vulnerability. IPCC Sixth Assessment Report.
- Jiang, D. Fan, X. Dai, T. Cao, W. 2008. Nitrogen fertiliser rate and post-anthesis waterlogging effects on carbohydrate and nitrogen dynamics in wheat. *Plant and Soil*, 304(1–2), 301–314. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9556-x>
- Jobbágy, E. G. Nosoetto, M. D. Santoni, C. S. Baldi, G. 2008. El desafío ecohidrológico de las transiciones entre sistemas leñosos y herbáceos en la llanura Chaco-Pampeana. *Ecología Austral*, 18(3), 305–322.
- Kar, G. Kumar, A. Sahoo, N. Mohapatra, S. 2014. Radiation utilization efficiency, latent heat flux, and crop growth simulation in irrigated rice during post-flood period in east coast of India. *Paddy and Water Environment*, 12(2), 285–297. <https://doi.org/10.1007/s10333-013-0381-3>
- Kaur, G. Singh, G. Motavalli, P. P. Nelson, K. A. Orlowski, J. M. Golden, B. R. 2020. Impacts and management strategies for crop production in waterlogged or flooded soils: A review. *Agronomy Journal*, 112(3), 1475–1501.
- Kawaletz, H. Mölder, I. Annighöfer, P. Terwei, A. Zerbe, S. Ammer, C. 2014. Pot experiments with woody species – a review. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 87(4), 482–491. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpu017>
- Kumar, K. Prihar, S. S. Gajri, P. R. 1993. Determination of root distribution of wheat by auger sampling. *Plant and Soil*, 149(2), 245–253.
- Kuppel, S. Houspanossian, J. Nosoetto, M. D. Jobbágy, E. G. 2015. What does it take to flood the Pampas?: Lessons from a decade of strong hydrological fluctuations. *Water Resources Research*, 51(4), 2937–2950. <https://doi.org/10.1002/2015WR016966>
- Lambers, H. Chapin, F. Pons, T. 2008. *Plant Physiological Ecology* (2nd Editio). Springer Science.
- Lázaro, L. Abbate, P. E. Cogliatti, D. H. Andrade, F. H. 2010. Relationship between yield, growth and spike weight in wheat under phosphorus deficiency and shading. *Journal of Agricultural Science*, 148, 83–93. <https://doi.org/10.1017/S0021859609990402>
- Lazzari, M. A. Landriscini, M. R. Echagüe, M. 2007. Nitrogen uptake by malting barley grown under conditions found in Buenos Aires province, Argentina. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 38(3–4), 371–388.
- Lee, K. W. Chen, P. W. Yu, S. M. 2014. Metabolic adaptation to sugar/O₂ deficiency

- for anaerobic germination and seedling growth in rice. *Plant, Cell and Environment*, 37(10), 2234–2244. <https://doi.org/10.1111/pce.12311>
- Lemaire, G. van Oosterom, E. Sheehy, J. Jeuffroy, M. H. Massignam, A. Rossato, L. 2007. Is crop N demand more closely related to dry matter accumulation or leaf area expansion during vegetative growth? *Field Crops Research*, 100(1), 91–106.
- Levitt, J. 1980. Response of plants to environmental stresses. In *Water, radiation, salt and other stresses responses of plants to environmental stresses* (Vol. II). Academic Press.
- Li, C. Jiang, D. Wollenweber, B. Li, Y. Dai, T. Cao, W. 2011. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Science*, 180(5), 672–678. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.01.009>
- Li, H. Cai, J. Jiang, D. Liu, F. Dai, T. Cao, W. 2013. Carbohydrates Accumulation and Remobilization in Wheat Plants as Influenced by Combined Waterlogging and Shading Stress During Grain Filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 199(1), 38–48. <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2012.00532.x>
- Lim, P. O. Kim, H. J. Gil Nam, H. 2007. Leaf senescence. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 58, 115–136.
- Liu, K. Harrison, M. T. Ibrahim, A. Manik, S. M. N. Johnson, P. Tian, X. Meinke, H. Zhou, M. 2020. Genetic factors increasing barley grain yields under soil waterlogging. *Food and Energy Security*, 9(4), 1–12. <https://doi.org/10.1002/fes3.238>
- Lo Valvo, P. J. Miralles, D. J. Serrago, R. A. 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.
- Loreti, E. van Veen, H. Perata, P. 2016. Plant responses to flooding stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 33, 64–71. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.005>
- Malik, A. I. Colmer, T. D. Lambers, H. Schortemeyer, M. 2001. Wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28, 1121–1131.
- Malik, A. I. Colmer, T. D. Lambers, H. Setter, T. L. Schortemeyer, M. 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*, 153(2), 225–236. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00318.x>
- Mangieri, M. A. Hall, A. J. Chimenti, C. A. 2020. Cytokinin dynamics in xylem sap and leaves of fruiting and de-fruited sunflower hybrids of contrasting post-anthesis canopy senescence patterns during flowering and grain-filling. *Plant and Soil*, 448(1), 165–181.
- Mariotti, A. Germon, J. C. Hubert, P. Kaiser, P. Letolle, R. Tardieux, A. Tardieux, P. 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation: some principles; illustration for the denitrification and nitrification processes. *Plant and Soil*, 62(3), 413–430.
- Marti, J. Savin, R. Slafer, G. A. 2015. Wheat Yield as Affected by Length of Exposure to Waterlogging During Stem Elongation. *Journal of Agronomy and Crop Science*,

201(6), 473–486. <https://doi.org/10.1111/jac.12118>

- Masoni, A. Pampana, S. Arduini, I. 2016. Barley response to waterlogging duration at tillering. *Crop Science*, 56(5), 2722–2730. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.02.0106>
- Medlyn, B. Barrett, D. Landsberg, J. Sands, P. Clement, R. 2003. Corrigendum to: Conversion of canopy intercepted radiation to photosynthate: a review of modelling approaches for regional scales. *Functional Plant Biology*, 30(7), 829.
- Mercau, J. L. Nosoetto, M. D. Bert, F. Giménez, R. Jobbágy, E. G. 2016. Shallow groundwater dynamics in the Pampas: Climate, landscape and crop choice effects. *Agricultural Water Management*, 163, 159–168. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2015.09.013>
- Midmore, D. J. Cartwright, P. M. Fischer, R. A. 1984. Wheat in tropical environments. II. Crop growth and grain yield. *Field Crops Research*, 8, 207–227.
- Milroy, S. P. Bange, M. P. 2013. Reduction in radiation use efficiency of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) under repeated transient waterlogging in the field. *Field Crops Research*, 140, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.10.016>
- Miralles, D. J. Slafer, G. A. 1991. A simple model for non-destructive estimates of leaf area in wheat. *Cereal Research Communications*, 439–444.
- Miralles, D. J. Slafer, G. A. 1997. Radiation interception and radiation use efficiency of near-isogenic wheat lines with different height. *Euphytica*, 97(2), 201–208.
- Monteith, J. L. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 281(980), 277–294.
- Motulsky, H. Christopoulos, A. 2003. *Fitting Models to Biological Data Using Linear and Non Linear Regression. A Practical Guide to Curve Fitting*. GraphPad Software Inc., San Diego, CA, USA.
- Muchow, R. C. Robertson, M. J. Pengelly, B. C. 1993. Radiation-use efficiency of soybean, mugbean and cowpea under different environmental conditions. *Field Crops Research*, 32(1–2), 1–16.
- Mustroph, A. 2018. Improving flooding tolerance of crop plants. *Agronomy*, 8(9). <https://doi.org/10.3390/agronomy8090160>
- Narayanan, S. Mohan, A. Gill, K. S. Prasad, P. V. V. 2014. Variability of root traits in spring wheat germplasm. *PLoS One*, 9(6), e100317.
- Pampana, S. Masoni, A. Arduini, I. 2016. Grain yield of durum wheat as affected by waterlogging at tillering. *Cereal Research Communications*, 44(4), 706–716. <https://doi.org/10.1556/0806.44.2016.026>
- Pedró, A. Savin, R. Slafer, G. A. 2012. Crop productivity as related to single-plant traits at key phenological stages in durum wheat. *Field Crops Research*, 138, 42–51.
- Peltonen-Sainio, P. Kangas, A. Salo, Y. Jauhiainen, L. 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research*, 100(2–3), 179–188.

- Penel, M. 1988. Conduites des céréales en conditions d'excès d'eau: l'hydraulicien et l'excès d'eau. *Perspect. Agric*, 126, 22–30.
- Ploschuk, R. A. Miralles, D. J. Colmer, T. D. Ploschuk, E. L. Striker, G. G. 2018. Waterlogging of winter crops at early and late stages: impacts on leaf physiology, growth and yield. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1863.
- Ploschuk, R. A. Miralles, D. J. Colmer, T. D. Striker, G. G. 2020. Waterlogging differentially affects yield and its components in wheat, barley, rapeseed and field pea depending on the timing of occurrence. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 206(3), 363–375. <https://doi.org/10.1111/jac.12396>
- Ploschuk, R. A. Miralles, D. J. Striker, G. G. 2021. Early-And late-waterlogging differentially affect the yield of wheat, barley, oilseed rape and field pea through changes in leaf area index, radiation interception and radiation use efficiency. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 207(3), 504–520.
- Ponnamperuma, F. N. 1972. The chemistry of submerged soils. *Advances in Agronomy*, 24, 29–96.
- Poorter, H. Bühler, J. van Dusschoten, D. Climent, J. Postma, J. A. 2012. Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology*, 39(11), 839–850.
- Prystupa, P. Savin, R. Slafer, G. A. 2004. Grain number and its relationship with dry matter, N and P in the spikes at heading in response to N×P fertilization in barley. *Field Crops Research*, 90(2–3), 245–254.
- Przulj, N. Momcilovic, V. 2001. Genetic variation for dry matter and nitrogen accumulation and translocation in two-rowed spring barley: II. Nitrogen translocation. *European Journal of Agronomy*, 15(4), 255–265.
- Puckridge, D. W. Ratkowsky, D. A. 1971. Photosynthesis of wheat under field conditions. IV. The influence of density and leaf area index on the response to radiation. *Australian Journal of Agricultural Research*, 22(1), 11–20.
- Reboredo, E. 2021. *Correlación entre valores de SPAD, contenido de clorofila en hoja, GreenSeeker y porcentaje de proteína en grano en trigo y cebada*. Tesis de grado para optar por el título de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- RET. 2020. *Red de Ensayos Comparativos de Variedades de Trigo. Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca Instituto Nacional de Semillas (INASE). Verificado junio 2020*. <https://www.argentina.gob.ar/inase/red-variedades-de-trigo>.
- Robertson, D. Zhang, H. Palta, J. A. Colmer, T. Turner, N. C. 2009. Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. *Crop and Pasture Science*, 60(6), 578–586. <https://doi.org/10.1071/CP08440>
- Royo, C. Aparicio, N. Blanco, R. Villegas, D. 2004. Leaf and green area development of durum wheat genotypes grown under Mediterranean conditions. *European Journal of Agronomy*, 20(4), 419–430. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(03\)00058-3](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(03)00058-3)
- Sadras, V. O. Slafer, G. A. 2012. Environmental modulation of yield components in

- cereals: Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crops Research*, 127, 215–224. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.11.014>
- Samad, A. Meisner, C. Saifuzzaman, M. Ginkel, M. . 2001. Waterlogging tolerance. *Application of Physiology in Wheat Breeding*.
- Sayre, K. D. Van Ginkel, M. Rajaram, S. Ortiz-Monasterio, I. 1994. Tolerance to waterlogging losses in spring bread wheat: effect of time of onset on expression. *Annual Wheat Newsletter*, 40(December), 165–171.
- Scott, W. R. Appleyard, M. Fellowes, G. Kirby, E. J. M. 1983. Effect of genotype and position in the ear on carpel and grain growth and mature grain weight of spring barley. *The Journal of Agricultural Science*, 100(2), 383–391.
- Setter, T. L. Burgess, P. Waters, I. Kuo, J. 1999. Genetic diversity of barley and wheat for waterlogging tolerance in Western Australia. *Proceedings of the 9th Australian Barley Technical Symposium*, 1–7.
- Setter, T. L. Waters, I. 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil*, 253(1), 1–34. <https://doi.org/10.1023/A:1024573305997>
- Setter, T. L. Waters, I. Sharma, S. K. Singh, K. N. Kulshreshtha, N. Yaduvanshi, N. P. S. Ram, P. C. Singh, B. N. Rane, J. McDonald, G. Khabaz-Saberi, H. Biddulph, T. B. Wilson, R. Barclay, I. McLean, R. Cakir, M. 2009. Review of wheat improvement for waterlogging tolerance in Australia and India: The importance of anaerobiosis and element toxicities associated with different soils. *Annals of Botany*, 103(2), 221–235. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn137>
- Shaw, R. E. Meyer, W. S. McNeill, A. Tyerman, S. D. 2013. Waterlogging in Australian agricultural landscapes: A review of plant responses and crop models. *Crop and Pasture Science*, 64(6), 549–562. <https://doi.org/10.1071/CP13080>
- Shearman, V. J. Sylvester-Bradley, R. Scott, R. K. Foulkes, M. J. 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science*, 45(1), 175–185.
- Slafer, G. A. Andrade, F. H. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica*, 58(1), 37–49.
- Slafer, G. A. Andrade, F. H. 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Research*, 31(3–4), 351–367.
- Striker, G. G. 2012. Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research*, 27(5), 983–987.
- Sultana, N. Islam, S. Juhasz, A. Ma, W. 2021. Wheat leaf senescence and its regulatory gene network. *The Crop Journal*, 9(4), 703–717. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cj.2021.01.004>
- Sundgren, T. K. Uhlen, A. K. Waalen, W. Lillemo, M. 2018. Field screening of waterlogging tolerance in spring wheat and spring barley. *Agronomy*, 8(4), 1–17. <https://doi.org/10.3390/agronomy8040038>

- Syme, J. R. 1972. Single-plant characters as a measure of field plot performance of wheat cultivars. *Australian Journal of Agricultural Research*, 23(5), 753–760.
- Thomas, H. Smart, C. M. 1993. Crops that stay green. *Annals of Applied Biology*, 123(1), 193–219.
- Thorne, G. N. 1962. Effect of applying nitrogen to cereals in the spring or at ear emergence. *The Journal of Agricultural Science*, 58(1), 89–96.
- Trought, M. C. T. Drew, M. C. 1980a. The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum Aestivum* L.) I. Shoot and root growth in relation to changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution. b. *Plant and Soil*, 94, 77–94.
- Trought, M. C. T. Drew, M. C. 1980b. The development of waterlogging damage in young wheat plants in anaerobic solution cultures. a. *Journal of Experimental Botany*, 31(6), 1573–1585. <https://doi.org/10.1093/jxb/31.6.1573>
- Trought, M. C. T. Drew, M. C. 1982. Effects of waterlogging on young wheat plants (*Triticum aestivum* L.) and on soil solutes at different soil temperatures. *Plant and Soil*, 69(3), 311–326. <https://doi.org/10.1007/BF02372453>
- Van't Woudt, B. D. Hagan, R. M. 1957. Crop responses at excessively high soil moisture levels. *Drainage of Agricultural Lands*. Ed. JN Luthin, 514–578.
- Vega, C. R. C. Andrade, F. H. Sadras, V. O. 2001. Reproductive partitioning and seed set efficiency in soybean, sunflower and maize. *Field Crops Research*, 72(3), 163–175.
- Viglizzo, E. F. Jobbágy, E. G. Carreño, L. Frank, F. C. Aragón, R. De Oro, L. Salvador, V. 2009. The dynamics of cultivation and floods in arable lands of Central Argentina. *Hydrology and Earth System Sciences*, 13(4), 491–502. <https://doi.org/10.5194/hess-13-491-2009>
- Voesenek, L. A. C. J. Bailey-Serres, J. 2015. Flood adaptive traits and processes: An overview. *New Phytologist*, 206(1), 57–73. <https://doi.org/10.1111/nph.13209>
- Waddington, S. R. Cartwright, P. M. Wall, P. C. 1983. A quantitative scale of spike initial and pistil development in barley and wheat. *Annals of Botany*, 51(1), 119–130.
- Watson, E. R. Lapins, P. Barron, R. J. W. 1976. Effect of waterlogging on the growth, grain and straw yield of wheat, barley and oats. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 16(78), 114–122. <https://doi.org/10.1071/EA9760114>
- Wollmer, A. C. Pitann, B. Mühlhng, K. H. 2018. Nutrient deficiencies do not contribute to yield loss after waterlogging events in winter wheat (*Triticum aestivum*). *Annals of Applied Biology*, 173(2), 141–153. <https://doi.org/10.1111/aab.12449>
- Wu, X. Tang, Y. Li, C. McHugh, A. D. Li, Z. Wu, C. 2018. Individual and combined effects of soil waterlogging and compaction on physiological characteristics of wheat in southwestern China. *Field Crops Research*, 215(August 2017), 163–172. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.10.016>
- Zadoks, J. C. Chang, T. T. Konzak, C. F. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14(6), 415–421.

Zhang, X. Shabala, S. Koutoulis, A. Shabala, L. Johnson, P. Hayes, D. Nichols, D. S. Zhou, M. 2015. Waterlogging tolerance in barley is associated with faster aerenchyma formation in adventitious roots. *Plant and Soil*, 394(1–2), 355–372. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2536-z>

ANEXO

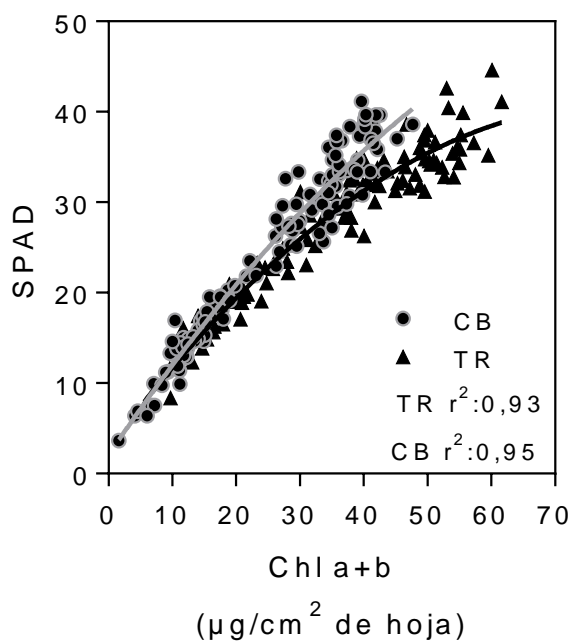


Figura suplementaria 2.1. SPAD en función del contenido de clorofila a+b ($\mu\text{g}/\text{cm}^2$ de hoja) para trigo (TR; cultivares: ACA 602, Baguette 13, Don Mario Arex, Klein Guerrero, Saeta, SY100) y cebada (CB; cultivares: Andreia, Explorer, Scarlett, Scrabble, Shakira y Traveler). Cada punto representa el valor de SPAD y el contenido de clorofila de una muestra de hoja de cada genotipo en diferentes momentos del ciclo ontogénico. Se ajustó un polinomio de segundo orden, la línea negra representa la especie trigo (TR) y la línea gris a cebada (CB). Ensayo realizado a campo con dos disponibilidades de nitrógeno en suelo (50 y 150 kg N ha^{-1}). Los detalles experimentales se describen en Reboledo, (2021).

Cuadro suplementario 4.1. Análisis de varianza para el peso seco (PS) y longitud radical (LR) por m³ en trigo y cebada. Muestreo realizado en antesis (*i.e.* finalización del tratamiento de anegamiento), en las diferentes profundidades estudiadas para tres factores: cultivares (C), tratamientos de anegamiento (A) y fecha de siembra (F).

Estrato		Trigo		Cebada	
		PS ANT (g m ³)	LR ANT (m m ³)	PS ANT (g m ³)	LR ANT (m m ³)
0–30 cm	F	ns	ns	***	**
	C	*	**	ns	ns
	A	**	**	ns	**
	F*C	ns	ns	ns	**
	F*A	ns	ns	ns	ns
	C*A	ns	ns	ns	ns
	F*C*A	ns	ns	ns	ns
30–60 cm	F	*	ns	*	**
	C	ns	ns	*	†
	A	†	*	ns	†
	F*C	ns	ns	ns	ns
	F*A	ns	ns	ns	ns
	C*A	ns	ns	ns	ns
	F*C*A	ns	ns	ns	ns
60–90 cm	F	ns	ns	ns	ns
	C	*	ns	*	*
	A	**	*	**	*
	F*C	ns	ns	ns	ns
	F*A	ns	ns	ns	ns
	C*A	ns	ns	ns	ns
	F*C*A	ns	ns	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,1$); † $p < 0,1$; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$.

Cuadro suplementario 4.2. Análisis de varianza para la longitud radical de los diferentes diámetros de raíces en trigo. Muestreo realizado en antesis (i.e. finalización del tratamiento de anegamiento), en las diferentes profundidades para tres factores: cultivares (C), tratamientos de anegamiento (A) y fecha de siembra (F).

		Trigo				Cebada			
		0-0,2	0,2-0,4	0,4-1,0	>1,0	0-0,2	0,2-0,4	0,4-1,0	>1,0
		mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
0-30 cm	F	**	ns	*	***	ns	ns	ns	ns
	C	ns	ns	ns	ns	**	*	**	*
	A	**	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns
	F*C	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	F*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	C*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	F*C*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
30-60 cm	F	**	**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	C	*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	A	*	ns	ns	ns	**	ns	ns	ns
	F*C	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	F*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	C*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	F*C*A	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
60-90 cm	F	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	C	ns	ns	ns	ns	ns	*	*	ns
	A	*	*	ns	ns	*	*	ns	ns
	F*C	ns	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns
	F*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	C*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	F*C*A	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

En cada columna se indican los siguientes niveles de significancia: ns, no significativo ($p \geq 0,05$); * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ y *** $p < 0,001$.