

Ganancia de rendimiento en maíz y trigo en la Pampa Ondulada: bases eco-fisiológicas y respuesta a un gradiente de calidad ambiental

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

Facundo Curin
Ingeniero Agrónomo - UNNOBA - 2016

Lugar de trabajo: CIT-NOBA (CONICET-UNNOBA-UNSADA)



FAUBA

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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

María Elena Otegui

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae (Universidad Nacional de Mar del Plata)
Doctor (Université Paris XI, UFRS d'Orsay, France)

Co-director

Fernanda Gabriela González

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

José Luis Araus Ortega

Licenciado en Biología (Universidad de Barcelona)
Doctor en Biología (Universidad de Barcelona)

JURADO

Cesar Marino Cossani

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Doctor en Ciencia y Tecnología Agraria y Alimentaria (Universidad de Lleida)

JURADO

Carlos Daniel Messina

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)
Magister Scientiae (Universidad de Buenos Aires)
Ph D. in Agricultural and Biological Engineering (University of Florida)

Fecha de defensa de la tesis: 29 de diciembre de 2022

A mi familia y amigos

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer a mis directoras María y Fernanda por darme la oportunidad de llevar adelante este proyecto, por brindarme sus experiencias y conocimientos.

Agradezco a mis compañeros de oficina Yesi, Juani, Selva, Alan, Nicole por el compañerismo, los mates, la posibilidad de discutir e intercambiar ideas y brindarme su ayuda siempre.

Agradezco a los “maiceros de Buenos Aires” Ale, Lu y Nacho, por su buena predisposición y compañerismo como pasante de verano en el cultivo de maíz, como así también haber sido los inspiradores para transitar este camino.

Agradezco a los chicos del “Galpón de Ecofisiología” Octa, Luis, Yanel por su gran ayuda con los experimentos, y por la buena onda.

Agradezco al INTA y en especial a Alfredo Cirilo por brindarme la posibilidad de poder realizar todos los experimentos en esta institución.

Agradezco a las instituciones argentinas que permitieron mi formación profesional, tanto al sistema educativo como al de ciencia y técnica.

Agradezco a mi familia y amigos por haber sido un gran apoyo siempre en estos últimos años de carrera.

A todos, muchas gracias

DECLARACIÓN

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

Ing. Agr. Facundo Curin

PUBLICACIONES DERIVADAS DE ESTA TESIS

1- Trabajos científicos publicados en revistas con referato

Curin, F., Otegui, M., González. 2021. Wheat yield progress and stability during the last five decades in Argentina. *Field Crops Research* 269: 108183

Curin, F., D'Andrea, K.E., Luque, S.F., Cirilo, A.G., Otegui, M.E. 2021. Mejoramiento de maíz en Argentina: efecto sobre el progreso genético del rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos. *Agronomía y Ambiente. Revista. Facultad de Agronomía UBA*, 41 (2) 71-82

Curin, F., Severini, A.D., González, F.G., Otegui, M.E. 2020. Water and radiation use efficiencies in maize: breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. *Field Crops Research* 246: 107683

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE CUADROS	ix
ÍNDICE DE FIGURAS	xi
ABREVIATURAS	xiv
RESUMEN	xvi
ABSTRACT.....	xvii
CAPÍTULO 1	18
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	18
1. Planteo del problema y revisión de antecedentes	19
1.1. Seguridad alimentaria y ganancia de rendimiento: necesidades, tendencias y restricciones	19
1.2. Generación del rendimiento: captura y eficiencia en el uso de recursos.....	20
1.3. Efectos del mejoramiento genético sobre la generación del rendimiento en grano	22
1.3.1. <i>Impacto del mejoramiento genético bajo condiciones potenciales de crecimiento ..</i>	23
1.3.2. <i>Impacto del mejoramiento genético bajo condiciones ambientales limitantes</i>	24
1.4. Objetivos e hipótesis.....	27
1.4.1. Objetivo General	27
1.4.2. Objetivos Específicos.....	27
1.5. Estructura de la tesis.....	28
CAPÍTULO 2	29
PROGRESO GENÉTICO EN TRIGO: ANÁLISIS DEL RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS BAJO CONDICIONES POTENCIALES.....	29
2.1. Introducción.....	30
2.2. Materiales y Métodos	31
2.2.1. <i>Condiciones experimentales y material vegetal utilizado</i>	31
2.2.3. <i>Mediciones realizadas</i>	32
2.2.4. <i>Análisis de datos</i>	32
2.3. Resultados.....	33
2.3.1. <i>Caracterización Climática.....</i>	33
2.3.2 <i>Variación en la fenología de los cultivares: longitud del ciclo y duración de las etapas prefloración y postfloración</i>	35
2.3.2 <i>Rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos</i>	36
2.3.3. <i>Componentes numéricos del rendimiento en grano</i>	40
3.4. <i>Determinantes fisiológicos del número de granos.....</i>	42

2.4. Discusión	46
2.5. Conclusiones	49
CAPÍTULO 3	50
PROGRESO GENÉTICO EN MAIZ: ANÁLISIS DEL RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS BAJO CONDICIONES POTENCIALES.....	50
3.1. Introducción	51
3.2. Materiales y Métodos	52
3.2.1. <i>Condiciones experimentales y material vegetal utilizado</i>	52
3.2.2. <i>Mediciones realizadas</i>	52
3.2.4. <i>Análisis de los datos</i>	54
3.3. Resultados.....	55
3.3.1. <i>Caracterización Climática</i>	55
3.3.2 <i>Variación en la fenología de los cultivares: longitud del ciclo y duración de las etapas prefloración y postfloración</i>	55
3.3.2. <i>Rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos</i>	57
3.3.2. <i>Componentes numéricos del rendimiento en grano</i>	60
3.3.3. <i>Determinantes fisiológicos del número de granos</i>	60
3.4. Discusión	64
3.5. Conclusiones	65
CAPÍTULO 4	66
EFFECTOS DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE TRIGO SOBRE EL RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS A TRAVÉS DE UN GRADIENTE DE CALIDAD AMBIENTAL	66
4.1. Introducción.....	67
4.2. Materiales y Métodos.....	69
4.2.1. <i>Condiciones experimentales y material vegetal utilizado</i>	69
4.2.2. <i>Mediciones y estimaciones realizadas</i>	69
4.2.3. <i>Análisis de datos</i>	70
4.3. Resultados.....	71
4.3.1. <i>Variabilidad ambiental durante las campañas evaluadas</i>	71
4.3.2. <i>Producción de biomasa y su partición a granos</i>	74
4.3.3. <i>Captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación a través de los diferentes ambientes y cultivares</i>	78
4.3. Discusión	84
4.5. Conclusiones	87
CAPÍTULO 5	88

EFFECTOS DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE MAÍZ SOBRE EL RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS A TRAVÉS DE UN GRADIENTE DE CALIDAD AMBIENTAL	88
5.1. Introducción	89
5.2 Materiales y Métodos	91
5.2.1. <i>Condiciones experimentales y material vegetal utilizado</i>	91
5.2.2. <i>Mediciones y estimaciones realizadas</i>	92
5.2.3. <i>Diseño experimental y análisis de datos</i>	92
5.3. Resultados	93
5.3.1. <i>Variabilidad ambiental durante las campañas evaluadas</i>	93
5.3.2. <i>Producción de biomasa y partición a granos</i>	95
5.3.3. <i>Captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación a través de los diferentes ambientes y cultivares</i>	97
5.4. Discusión	101
5.5. Conclusiones	104
CAPÍTULO 6	105
DISCUSIÓN GENERAL	105
6.1. Introducción	106
6.2. Comparación de los efectos secundarios de la mejora genética por rendimiento en grano en trigo y maíz	108
6.3. Estabilidad del rendimiento en grano en los cultivos de trigo y maíz	111
6.4. Contraste de hipótesis	115
6.5. Nuevos interrogantes y propuestas de líneas de investigación.....	117
6.5.1 <i>Posibles vías futuras para el aumento del RG en trigo y maíz</i>	117
6.5.2 <i>El efecto del proceso de mejoramiento genético sobre la eficiencia y uso del nitrógeno</i>	117
6.5.3 <i>Importancia de la selección de genotipos en trigo y en maíz en la región de estudio</i>	119
ANEXO	120
Bibliografía	122

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Descripción de los cultivares de trigo utilizados	31
Cuadro 2.2. Descripción del Clima. Promedios correspondientes a los valores diarios de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_I), temperatura mínima (T_{MIN}), temperatura media (T_{MED}), temperatura máxima (T_{MAX}), cociente fototermal (Q) en ca. el periodo crítico, y lluvias mensuales (mm) durante las tres campañas. H representa los valores medios históricos de los últimos 30 años.	34
Cuadro 2.3. Duración en días de las etapas pre-floración, post-floración y total para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA. Se indica también la fecha media de floración de cada cultivar en cada ambiente evaluado.	35
Cuadro 2.4. Progreso genético relativo para el rendimiento en grano (RG) y rasgos secundarios asociados evaluados durante las tres campañas.	37
Cuadro 3.1. Descripción de los híbridos utilizados y su participación en los diferentes ambientes.	53
Cuadro 3.2. Modelos alométricos utilizados para estimar la producción de biomasa vegetativa y biomasa de espigas en los experimentos 3, 4, 5 y 6.	54
Cuadro 3.3. Caracterización climática de los diferentes ambientes. Valores promedios de radiación fotosintéticamente activa incidente diario (RFA_I), temperatura media diaria (T_{MED}), cociente fototermal (Q), número de días con temperaturas máximas por encima de $35^{\circ}C$ y lluvias acumuladas en el periodo vegetativo (Veg-desde siembra a 15 días previos a R1), crítico para la determinación del número de granos (PC- ca. 30 días centrados en R1) y el llenado de granos (LL-desde 15 días posteriores a R1 a madurez fisiológica) de los 6 ambientes evaluados	56
Cuadro 3.4. Valores medios del RG, sus determinantes fisiológicos (BT_{MF} e IC) y la $BT_{POSTFLO}$ de los híbridos evaluados en los 6 ambientes seleccionados para realizar el análisis de progreso genético.	58
Cuadro 3.5. Valores medios de los componentes numéricos del RG (NG y PG), y los determinantes fisiológicos del NG (TCC_{PC} , PSE y ER_{PSE}) de los híbridos evaluados en los 6 ambientes seleccionados para realizar el análisis de progreso genético.	61
Cuadro 4.1. Descripción de los ambientes evaluados.....	71
Cuadro 4.2. Valores promedio mensuales de la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_I), la temperatura media (T_{MED}), el déficit de presión diario (DPV) diarios, las lluvias y las evapotranspiraciones de referencia (ET_o) acumuladas mensuales	73
Cuadro 4.3. Valores medios y niveles de significancia del RG y sus determinantes fisiológicos para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA.....	75
Cuadro 4.4. Progreso genético relativo para el RG sus determinantes fisiológicos a través de los diez ambientes evaluados descritos en el Cuadro 4.2.	77
Cuadro 4.5. Valores promedios y niveles de significancia de la evapotranspiración del cultivo (ET_c), radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo ($IRFA_c$) y	

proporción del agua evapotranspirada prefloración ($ETC_{PRE-FLO} / ETC$) para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA 80

Cuadro 4.6. Valores promedios y niveles de significancia de la eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa ($EUA_{BT,ETC}$), granos ($EUA_{RG,ETC}$) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA 83

Cuadro 5.1. Descripción de los híbridos utilizados. Valores promedio de la duración en tiempo térmico de las etapas siembra-antesis y antesis-madurez fisiológica y la altura de planta. 91

Cuadro 5.2. Descripción de los ambientes evaluados..... 93

Cuadro 5.3. Descripción del clima: (i) Promedio de valores diarios para radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_i), temperatura media (T_{MED}) y déficit de presión de vapor (DPV), y (ii) valores acumulados para la lluvia, riego complementario y evapotranspiración de referencia (ET_0). Datos correspondientes a las 3 campañas experimentales (2014-15, 2015-16 y 2016-17) y a valores históricos (H) de 30 años (1985-2015)..... 94

Cuadro 5.4. Valores medios y resultados del ANOVA para rendimiento en grano (RG), biomasa total en madurez fisiológica (BT_{MF}) e índice de cosecha (IC). 96

Cuadro 5.5. Valores medios y resultados del ANOVA para la evapotranspiración del cultivo (ET_C), radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo ($IRFA_C$), proporción agua evapotranspirada pre floración ($ET_{C_{PREFLO}} / ETC$), eficiencia en el uso del agua para producir biomasa ($EUA_{BT,ETC}$) y granos ($EUA_{RG,ETC}$) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)..... 100

Cuadro 7.1. Progreso genético del RG y sus determinantes fisiológicos (BT_{MF} e IC) en ambientes restrictivos (i.e., RG menor a 300 g m^{-2})..... 121

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Respuesta del valor estandarizado de (a) el rendimiento en grano (RG), (b) el índice de cosecha (IC) y (c) la biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}) al año de liberación al mercado de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de los CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el cuadro 2.4. Variación de (d) RG, (e) BT_{MF} y (f) IC en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a-c” corresponden a los de los ambientes representados en “d-f” 38

Figura 2.2. Respuesta del valor estandarizado de (a) el número de granos por m^2 (NG), (b) el número de espigas por m^2 (NE) y (c) el número de granos por espiga (NGE) al año de liberación de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de ambos grupos de cultivares (línea llena), CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el Cuadro 2.4. Variación de (d) NG, (e) NE y (f) NGE en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a-c” corresponden a los de los ambientes representados en “d-f” 41

Figura 2.3. Respuesta del valor estandarizado de (a) la biomasa total en floración (BT_{FLO}), (b) la tasa de crecimiento del cultivo en el periodo de elongación del tallo (TCC_{ET}) y (c) la duración en días del periodo de elongación del tallo (DET) al año de liberación de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de los CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el cuadro 2.4. Variación de (d) BT_{FLO} , (e) TCC_{ET} y (f) DET en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a-c” corresponden a los de los ambientes representados en “d-f” 43

Figura 2.4. Respuesta del valor estandarizado de (a) el peso seco de las espigas (PSE) en floración y (b) la eficiencia reproductiva de las espigas (ER_{ESP}) al año de liberación de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de los CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el Cuadro 2.4. Variación de (c) PSE y (d) ER_{ESP} en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a y b” corresponden a los de los ambientes representados en “c y d”. 45

Figura 3.1. Respuesta del valor estandarizado de (a y e) el rendimiento en grano (RG), (b y f) el índice de cosecha (IC), (c y g) la biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}) y (d y h) la biomasa total postfloración ($BT_{POSTFLO}$) al año de liberación al mercado de los híbridos evaluados considerando todos los híbridos (a-d) o solamente los simples (e-h). Significancia al $^{\dagger}P<0,10$, $*P<0,05$, $**P<0,01$, $***P<0,001$, ns: no significativo..... 59

Figura 3.2. Respuesta del valor estandarizado de (a y c) el número de granos y (b y d) el peso de granos al año de liberación al mercado híbridos considerando todos los híbridos (a-b) o solamente los simples (c-d). Significancia al $^{\dagger}P<0,10$, $*P<0,05$, $**P<0,01$, $***P<0,001$, ns: no significativo. 62

Figura 3.3. Respuesta del valor estandarizado de (a y d) la tasa de crecimiento del cultivo en el periodo crítico (TCC_{PC}), (b y e) el peso seco de espiga final del periodo y (c y f) la eficiencia reproductiva de la espiga (ER_{ESP}) al año de liberación de los híbridos evaluados considerando todos los híbridos (a-c) o solamente los simples (d-f). Significancia al $^{\dagger}P<0,10$, $*P<0,05$, $**P<0,01$, $***P<0,001$, ns: no significativo. 63

Figura 4.1. Carpas de exclusión de lluvias utilizadas durante la campaña 2017 69

Figura 4.2. Respuesta de los valores estandarizados al año de liberación al mercado de cada cultivar. Los datos corresponden a (a) rendimiento en grano (RG), (b) índice de cosecha (IC) y (c) biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}). Los símbolos llenos corresponden a los ambientes fertilizados (N200/N220) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul), secano (rojo) y restricción hídrica mediante el uso de carpas (negro). Los símbolos circulares denotan a los cultivares de ciclo largo y los cuadrados a los de ciclo corto. Las líneas cortadas representan los modelos ajustados (Cuadro 4.4) para los cultivares de ciclo largo, mientras que las líneas punteadas a los cultivares de ciclo corto..... 78

Figura 4.3. Respuesta de los valores estandarizados al año de liberación al mercado de cada cultivar. Los datos corresponden a (a) la evapotranspiración del cultivo (ET_C), (b) radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo ($IRFA_C$) y (c) proporción del agua evapotranspirada previa a floración ($ET_{C\ PRE-FLO} / ET_C$). Los símbolos llenos identifican a los ambientes fertilizados (N200) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul), secano (rojo) y restricciones hídricas mediante el uso de carpas (negro). Los símbolos circulares son para los cultivares de ciclo largo y los cuadrados a los de ciclo corto. La línea cortada representa el modelo ajustado para los cultivares de ciclo largo (Cuadro 4.4)..... 81

Figura 4.4. Respuesta de los valores estandarizados al año de liberación al mercado (ALM) de cada cultivar. Los datos corresponden a las eficiencias en el uso de (a) el agua evapotranspirada para producir granos ($EUA_{RG,ETc}$), (b) el agua evapotranspirada para producir biomasa ($EUA_{BT,ETc}$), y (c) el uso de la radiación (EUR). Los símbolos llenos corresponden a los ambientes fertilizados (N200) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul), secano (rojo) y restricción hídrica mediante el uso de carpas (negro). Los símbolos circulares son para los cultivares de ciclo largo y los cuadrados para los de ciclo corto. Las líneas cortadas representan los modelos ajustados (Cuadro 4.4) para los cultivares de ciclo largo, mientras que la línea punteada a los cultivares de ciclo corto 84

Figura 5.1. Respuesta de los valores estandarizado al año de liberación al mercado (ALM) de cada híbrido. Los datos corresponden a (a) rendimiento en grano (RG), (c) biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}), (d) índice de cosecha (IC), (e) eficiencia en el uso del agua evapotranspirada

para producir granos ($EUA_{RG,ETc}$), (f) eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa ($EUA_{BT,ETc}$), y (f) eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Los símbolos llenos corresponden a los ambientes fertilizados (N200) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul) y seco (rojo). Las líneas representan modelos ajustados lineales (a y b) o bilineales (otras figuras). En las figuras principales, se realizó la estandarización para los valores medios a través de todas las densidades de plantas. En los recuadros, corresponde a la densidad de planta que maximizó el RG en cada combinación de ambiente e híbrido..... 99

Figura 6.1. Relación esperable entre la transpiración relativa (T_R : transpiración respecto a un cultivo creciendo a $ADC=1$) y la fracción de agua disponible para el cultivo (ADC) para dos especies contrastantes en época de crecimiento. Las flechas señalan el umbral de ADC (ADC_U) que cada especie tendría en respuesta a la evapotranspiración potencial promedio histórica alrededor del periodo crítico (3,4 y 5,6 mm día⁻¹ para trigo y maíz respectivamente) 107

Figura 6.2. Respuesta del rendimiento en grano (RG) de cada cultivar en función del índice ambiental para (a) 5 cultivares de trigo ciclo largo (CL), (b) 5 cultivares de trigo ciclo corto (CC), y (c) 4 híbridos de maíz liberados al mercado entre 1971 y 2012. (d) Respuesta del índice de estabilidad (pendiente de las relaciones establecidas en los paneles a-b) al año de liberación. Las líneas en cada panel representan el modelo lineal ajustado para $P \leq 0,05$ 113

Figura 6.3. Evolución del rendimiento en grano de trigo y maíz en la región de la Pampa Ondulada durante el periodo 1970-2012 114

Figura 6.4. Respuesta relativa del rendimiento en grano (RG) al nitrógeno absorbido por unidad de superficie para dos condiciones: (i) densidades de plantas para las cuales se alcanza elevada $fRFA_I$ (línea llena), y (ii) situaciones donde no se habría alcanzado elevada $fRFA_I$ (línea punteada). Los datos fueron obtenidos de los trabajos de Rossini et al. (2018) para densidades de 9 y 12 pl m⁻² y de Ciampitti et al. (2011) para densidades de 5,4; 7,4 y 10,4 pl m⁻²..... 119

ABREVIATURAS

ADC	Agua disponible para el cultivo
ADC_U	Agua disponible para el cultivo umbral
ALM	Año de liberación al mercado
ANOVA	Análisis de la variancia
AMB	Ambiente
AUS	Agua útil a la siembra
BT_{FLO}	Biomasa total en floración
BT_{MF}	Biomasa total en madurez fisiológica
BT_{POSTFLO}	Biomasa total postfloración
BT_{Z31}	Biomasa total en inicio de encañazón
CC	Ciclo corto
CL	Ciclo largo
DET	Duración del periodo de elongación del tallo
DMS	Diferencia mínima significativa
DP	Densidad de plantas
DPV	Déficit de presión de vapor
ER_{ESP}	Eficiencia reproductiva de las espigas
ES	Evaporación directa del suelo
ET₀	Evapotranspiración de referencia
ET_C	Evapotranspiración del cultivo
ET_{C PRE-FLO} / ET_C	Proporción del agua evapotranspirada prefloración
EU_{ABT,ETc}	Eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa
EU_{ABT,T}	Eficiencia en el uso del agua transpirada para producir biomasa
EU_{ARG,ETc}	Eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir granos
EUR	Eficiencia en el uso de la radiación
Exp.	Experimento
fRFA_I	Fracción de la radiación fotosintéticamente activa incidente capturada por el canopeo
gc	Conductancia del canopeo
HR	Híbrido de referencia
IA	Índice Ambiental
IC	Índice de cosecha
IRFA_C	Radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo
Mz	Maíz, Maize
N	Nitrógeno
NE	Número de espigas
NG	Número de granos por m ²
NGE	Número de granos por espiga
PE	Partición a espiga

PG	Peso individual de los granos
PSE	Peso seco de las espigas
Q	Cociente fototermal
RFA_I	Radiación fotosintéticamente activa incidente
RFA_{IT}	Radiación fotosintéticamente activa incidente transmitida
RG	Rendimiento en grano
RH	Restricción hídrica
T	Transpiración
TCC_{ET}	Tasa de crecimiento del cultivo en el periodo de elongación del tallo
TCC_{PC}	Tasa de crecimiento del cultivo en el periodo crítico
T_{MED}	Temperatura media
Tr	Trigo
Wh	Wheat

Ganancia de rendimiento en maíz y trigo en la Pampa Ondulada: bases eco-fisiológicas y respuesta a un gradiente de calidad ambiental

RESUMEN

Existe una creciente necesidad de aumentar el rendimiento en grano (RG) para cubrir la demanda futura esperada de trigo (Tr) y maíz (Mz). En Argentina, particularmente en la Pampa Ondulada, tanto el RG real de estas especies como la ganancia global de RG en los últimos años son cercanos a los niveles mundiales. Sin embargo, su productividad es mucho mayor. El mejoramiento genético ha contribuido con la mejora del RG en los últimos años, a través de la generación de cultivares de mayor RG tanto en condiciones potenciales como de restricciones abióticas. El objetivo de esta tesis fue establecer el progreso genético en RG y rasgos secundarios asociados registrado en las últimas décadas en Tr y Mz cuando son evaluados en el mismo ambiente productivo y creciendo bajo un rango amplio de condiciones ambientales. Para ello se utilizó un conjunto de (i) cultivares de Tr de ciclo largo (CL) y corto (CC) liberados al mercado entre 1971 y 2011, e (ii) híbridos de Mz liberados al mercado entre 1965 y 2012. Se observó que el progreso genético de RG fue de 0,74 % año⁻¹ en Tr y 1,11 % año⁻¹ en Mz. Dichas mejoras estuvieron acompañadas de aumentos de la biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}) y el índice de cosecha (IC) en ambos cultivos, aunque con diferente preponderancia de cada rasgo según el ciclo (Tr) o el nivel de heterosis (Mz). En ambas especies se identificó al número de granos por m² (NG) como el principal componente numérico asociado a las mejoras del RG. En general, tanto en Tr como en Mz no se registraron efectos positivos del mejoramiento en la captura de agua (ET_C) y radiación (IRF_{AC}), aunque entre los cultivares de Tr de CL se registró una reducción en la IRF_{AC} a partir de 1997. Se observaron efectos positivos del mejoramiento sobre (i) la eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir granos (EUA_{RG,ETC}) y para producir biomasa (EUA_{BT,ETC}) en Tr de CC y en Mz, y (ii) la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) de ambas especies. La mejora de la EUR permitió compensar las reducciones de IRF_{AC} en Tr de CL y aumentar la BT_{MF} en Tr de CC y en Mz. Los análisis de estabilidad realizados, utilizando todos los ambientes (10 en Tr y 12-24 en Mz), mostraron que los sucesivos genotipos liberados al mercado tendieron a superar en RG a sus predecesores en casi todo el rango ambiental analizado (219-602 g m⁻² en Tr y 520-1158 g m⁻² en Mz). Sin embargo, dicho análisis también mostró (i) una buena estabilidad general en los Tr de CC y el Mz, y (ii) una mayor adaptabilidad a la mejora del ambiente en los cultivares más modernos de Tr de CL. Las mejoras que explicarían estas tendencias serían las observadas en la eficiencia en el uso de los recursos para el primer grupo y el IC para el segundo.

Palabras Claves: eficiencia en el uso del agua, eficiencia en el uso de la radiación, índice ambiental, determinantes fisiológicos, componentes numéricos

Maize and wheat grain yield progress in the Rolling Pampas: Ecophysiological bases and response to a gradient of environmental quality

ABSTRACT

There is an increasing need for improvement of wheat (Wh) and maize (Mz) grain yield (GY) to cover the expected increase in their demand. In Argentina, and particularly in the Rolling Pampas region, actual GY of these species as well as their global GY gain are close to the world's figures. However, their potential GY is much higher. Breeding has contributed to the mentioned GY improvement through the production of cultivars with enhanced GY under both potential and abiotic stress conditions. The aim of this thesis was to assess the genetic progress in GY and associated secondary traits during the last decades in Wh and Mz when they are evaluated in the same site and growing under a broad range of environmental conditions. Field experiments included a collection of (i) late (LC) and early (EC) Wh cultivars released between 1971 and 2011, and (ii) Mz hybrids released between 1965 and 2012. GY progress was 0,74 % year⁻¹ for Wh and 1,11 % year⁻¹ for Mz. These trends were accompanied by an increase in total shoot biomass at physiological maturity (BT_{PM}) and harvest index (HI) for both crops, although with different prevalence according to the cycle (Wh) or the heterotic level (Mz). In both species, grain number per m⁻² (GN) was identified as the main numerical component associated with GY improvement among modern cultivars. In general, no positive breeding effects were recorded on water (ET_C) and radiation ($IRFA_C$) capture of any crop, although a reduction in $IRFA_C$ was registered among LC cultivars since 1997. Positive breeding effects were estimated for (i) water use efficiency to produce grains (WUE_{GY,ET_C}) as well as water use efficiency to produce biomass (WUE_{BT,ET_C}) among EC Wh cultivars and Mz, and (ii) radiation use efficiency (RUE) of both crops. Enhanced RUE allowed to compensate for the reductions in $IRFA_C$ among LC Wh cultivars and to increase the BT_{PM} among EC Wh cultivars and Mz. The stability analysis performed across all environments (10 for Tr and 12-24 for Mz) showed that successive genotypes released to the market tended to outperform their predecessors in almost the entire analysed environmental range (219-602 g m⁻² for Tr and 507-1233 g m⁻² for Mz). However, such analysis also showed a (i) good general stability among EC Wh cultivars and maize hybrids, and (ii) greater responsiveness to improved environmental quality among the latest LC Wh cultivars. These trends are explained by the improvement in resource use registered for the first group and in HI for registered for the second group.

Key words: water use efficiency, radiation use efficiency, environmental index, physiological determinants, numerical components

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. Planteo del problema y revisión de antecedentes

1.1. Seguridad alimentaria y ganancia de rendimiento: necesidades, tendencias y restricciones

El mundo prevé un aumento de la demanda de producción de granos debido al aumento de la población, la mejora en la calidad de la dieta en países en desarrollo y los crecientes requerimientos de biocombustibles y biomateriales (Andrade, 2020). Para cubrir dicha demanda, la producción mundial de granos deberá duplicarse en 2050 respecto al valor existente en 2008 (Fischer y Edmeades, 2010; Ray et al., 2013). Teóricamente, dos alternativas no excluyentes permitirían lograrlo: destinar más superficie a la agricultura y/o aumentar el rendimiento en grano (RG), en particular de algunos cereales ampliamente utilizados como trigo y maíz. Actualmente, la superficie con buena aptitud para la agricultura está casi en su totalidad aprovechada, por lo cual la alternativa más sustentable sería el aumento de la productividad por unidad de superficie. En el caso del trigo y el maíz, el RG promedio real del periodo 2010-2020 (3000 y 5200 kg ha⁻¹ para trigo y maíz, respectivamente; fao.org/faostat) ha mostrado una mejora mundial relativamente estable en los últimos años. Sin embargo, la tasa mundial de ganancia global (*i.e.*, genética y de manejo) porcentual (1 y 1,6 % año⁻¹ para trigo y maíz, respectivamente; Ray et al., 2013) se encuentra muy por debajo de la proyectada como necesaria (2,4 % año⁻¹) para cubrir la demanda esperada (Ray et al., 2013). En Argentina, tanto los RGs promedio reales (2800 y 6700 kg ha⁻¹ para trigo y maíz respectivamente; datosestimaciones.magyp.gob.ar) como sus ganancias en las últimas 5 décadas¹ (1,6 y 2,5 % año⁻¹ para trigo y maíz respectivamente entre los años 1970 y 2020, datosestimaciones.magyp.gob.ar) son cercanos a los valores mundiales; sin embargo, su productividad potencial es mucho mayor (Aramburu Merlos et al., 2015).

En Argentina, el Relevamiento de Tecnología Agrícola Aplicada (ReTAA) realizado por el Departamento de Investigación y Prospectiva de la Bolsa de Cereales de Buenos Aires identificó 17 regiones productivas y las agrupó en base a criterios agroecológicos homogéneos (*e.g.*, tipo de suelo, régimen de precipitaciones). El norte de la provincia de Buenos Aires es una de ellas e integra la denominada región de la Pampa Ondulada, una de las más productivas de la Argentina aportando el 11 % de la producción nacional de trigo y maíz (promedio 2010-2020, datosestimaciones.magyp.gob.ar). El área dedicada en ella a estos cultivos es de 436.500 y 505.200 ha, respectivamente (promedio 2010-2020, datosestimaciones.magyp.gob.ar), compitiendo entre sí por superficie, en especial los planteos de siembras tempranas de maíz. En la región y para el mismo periodo, el RG promedio en la última década fue de 4100 kg ha⁻¹ en trigo y 8700 kg ha⁻¹ en maíz (datosestimaciones.magyp.gob.ar). Dada la importancia agronómica, tanto en

¹ En trigo la tendencia de aumento de RG en Argentina ha sido constante a través del periodo analizado (González et al., 2018). En maíz, en cambio, se pueden distinguir tres subperiodos con variaciones importantes entre ellos y una tendencia al estancamiento de la ganancia en la última década (2008-2017), atribuible a la adopción generalizada de siembras tardías (Otegui et al., 2021b).

productividad como en producción de granos, la región de la Pampa Ondulada ha sido uno de los principales ambientes objetivo de los programas de mejoramiento de ambas especies, concentrando un número importante de empresas semilleras (Bayer, Corteva, ACA, Limagrain e INTA en Pergamino, Don Mario en Chacabuco, y Klein en Alberti, por citar algunas cuya base de operaciones se encuentra en el norte de la provincia de Buenos Aires).

Entre los principales factores determinantes de la brecha entre el RG real y potencial, tanto en Argentina como en la región de la Pampa Ondulada, se puede mencionar a los déficits de nitrógeno (N) y agua (Aramburu Merlos et al., 2015). El primer aspecto generalmente es atendido mediante la fertilización, aunque con fuerte impacto en la rentabilidad económica (García, 2008) y, a futuro, en la sustentabilidad ambiental (García et al., 2013). El segundo aspecto es aún más crítico. Las variaciones interanuales debido a déficits hídricos en la región pueden ser importantes. Según la Oficina de Riesgo Agropecuario (ORA, www.ora.gob.ar), la probabilidad de la ocurrencia de déficit hídrico durante el periodo crítico de generación de RG en la zona oscila entre 10 y 40% en trigo y entre 20 y 50% en maíz, dependiendo de la fecha de siembra y el cultivar utilizado. El riego complementario podría mitigar estos efectos, pero resulta económicamente inviable en la región (Cataldo y Cabrini, 2014). Una alternativa para aumentar la productividad y su estabilidad consiste en desarrollar cultivares adaptados a la región, que presenten buen potencial de RG y que logren mantener su productividad en ambientes donde el N y/o el agua resulten limitantes, por ejemplo, a través de un uso más eficiente de los recursos. Sin embargo, no es simple sostener ganancias de RG aceptables cuando la variabilidad ambiental aumenta y la fertilización es insuficiente, y menos aún incrementarlas porcentualmente cuando la tendencia histórica mundial no muestra cambios disruptivos aun considerando los principales cambios tecnológicos que han tenido lugar (Hall y Richards, 2013; Otegui et al., 2015).

1.2. Generación del rendimiento: captura y eficiencia en el uso de recursos

El RG de un cultivo es una característica cuantitativa compleja (*i.e.*, determinada por muchos genes) con una alta interacción ambiental, pero que puede desagregarse en rasgos menores relevantes para su determinación (ecuación 1.1), los cuales están asociados a la captura y la eficiencia en el uso de los recursos (ecuación 1.2) (Reynolds et al., 2007; Salekdeh et al., 2009).

$$RG = BT_{MF} \times IC \quad (1.1)$$

$$BT_{MF} = \text{Oferta del recurso} \times \text{Captura del recurso} \times \text{Eficiencia en el uso del recurso} \quad (1.2)$$

En la primera aproximación (ecuación 1.1), la producción de biomasa total en madurez fisiológica (BT_{MF}) y el índice de cosecha (IC: proporción de la BT_{MF} que es particionada a los granos) son los principales rasgos determinantes del RG. Cuando no existen limitaciones nutricionales e hídricas al crecimiento, Monteith (1977) propuso estimar la BT_{MF} como el producto de la radiación fotosintéticamente activa incidente

(RFA_I), la fracción de dicha radiación es interceptada por el canopeo (fRFA_I) y la eficiencia de conversión de dicha radiación en biomasa o eficiencia en el uso de la radiación (EUR). De manera similar, Passioura (1996) propuso entender la producción de BT_{MF} como el resultado del producto entre el consumo total de agua o evapotranspiración del cultivo (ET_C) y la eficiencia para convertir la ET_C en biomasa. La ET_C comprende dos formas de pérdida de agua (Loomis y Connor, 1992), una relacionada con la transpiración de las plantas (T) y otra con la evaporación directa del suelo (E_S). La transpiración influye directamente en el crecimiento de las plantas (Sinclair et al., 1984), mientras que la E_S representa una pérdida improductiva de agua de los primeros 30 cm de los horizontes superficiales del suelo (Villalobos y Fereres, 1990). Debido a que la T suele ser difícil de estimar con precisión en condiciones de campo, la eficiencia en el uso del agua (EUA) para la producción de biomasa total se calcula en base a ET_C y se describe como EUA_{BT,ETc} (Sinclair et al., 1984). Este enfoque puede extenderse al análisis de EUA para la producción de granos (*i.e.*, RG producido por unidad de agua evapotranspirada), descrito como EUA_{RG,ETc}.

Debido a la simultaneidad entre los procesos asociados a la captura de agua y radiación para la definición de la producción de biomasa en un cultivo, es posible estimar la eficiencia transpiratoria del uso del agua (EUA_{BT,T}) como el producto de la EUR y la inversa de la conductancia del canopeo (gc : cantidad de agua transpirada por unidad de radiación interceptada por el cultivo; Caviglia y Sadras, 2001) según la ecuación 1.3.

$$EUA_{BT,T} = EUR \times gc^{-1} \quad (1.3)$$

El mejoramiento genético, a través de la selección de cultivares de mayor RG, junto a diferentes estrategias de manejo (*e.g.*, fertilización con N, riego complementario, elección de la densidad de plantas) han tenido un impacto directo sobre los factores mencionados. En lo que respecta al manejo, la fertilización con N tiene un impacto positivo en la generación y duración del área foliar verde (Uhart y Andrade, 1995; Dreccer et al., 2000) provocando disminuciones en la radiación solar que es transmitida al suelo. Como resultado de esto, se logra una disminución de la E_S (Villalobos y Fereres, 1990) y una mejora en la EUA_{BT,ETc} de acuerdo a la ecuación 1.4 (Cooper et al., 1987). Adicionalmente, la disponibilidad de N también puede afectar la EUR por cambios en el N foliar específico (Sinclair y Muchow, 1999) sin afectar gc generando un impacto directo en la EUA_{BT,T} (ecuación 1.3, Caviglia y Sadras, 2001; Hernández et al., 2021) y consecuente EUA_{BT,ETc} (ecuación 1.4, Cooper et al., 1987).

$$EUA_{BT,ETc} = \frac{EUA_{BT,T}}{1 + E_s/T} \quad (1.4)$$

En maíz, donde el manejo de la densidad resulta clave, el aumento de la densidad de plantas produce un aumento anticipado del índice de área foliar (m² de hojas por m² de suelo) y consecuentemente de la cobertura del suelo (Westgate et al., 1997), aumentando T/ET_C respecto a E_S/ET_C (Ritchie y Burnett, 1971; Villalobos y Fereres,

1990) a lo largo del ciclo y reduciendo la gc sin grandes cambios en EUR. Esto mejora la $EUA_{BT,T}$ y consecuentemente la $EUA_{BT,ETc}$ (Hernández et al., 2021).

1.3. Efectos del mejoramiento genético sobre la generación del rendimiento en grano

Los esfuerzos del mejoramiento genético en trigo y maíz se han enfocado casi exclusivamente en la selección por RG y algunos caracteres “defensivos” (*i.e.*, tolerancia a estreses bióticos y al vuelco). Simultáneamente, la estabilidad del RG en un amplio rango de ambientes se obtiene mediante la evaluación de los nuevos cultivares en una extensa red de localidades y campañas agrícolas. Esta aproximación ha sido exitosa en sostener las ganancias globales de RG, con estimaciones que le atribuyen hasta un 50 % a la mejora genética en ambos cultivos (Duvick, 2005b; Turner y Asseng, 2005), sin embargo, la misma no resultaría suficiente para satisfacer la demanda estimada futura (Hall y Richards, 2013; Otegui et al., 2015). Entre los principales problemas se puede identificar la baja heredabilidad del RG y su elevada interacción con el ambiente, el cual se prevé será cada vez más variable. Una alternativa para mejorar la tasa de ganancia genética consistiría en identificar rasgos secundarios asociados al RG en dichos ambientes que aún sean pasibles de ser mejorados. Dichos rasgos podrían luego utilizarse para la elección de líneas de parentales y/o para selección indirecta (Jackson et al., 1996).

Los análisis retrospectivos, donde se evalúan cultivares de diferentes años de liberación al mercado (ALM) bajo las mismas condiciones de manejo y ambiente (clima y suelo), han sido una de las herramientas ampliamente utilizadas para la interpretación fehaciente de los efectos del mejoramiento genético sobre el RG (Calderini et al., 1995; Duvick, 2005a; Luque et al., 2006; Lo Valvo et al., 2018). Por un lado, entre los aspectos criticables de la aproximación se señala que los cultivares antiguos no son evaluados bajo las condiciones ambientales para las cuales fueron seleccionados, pudiendo en ese sentido requerir especial atención el cuidado de los agentes bióticos (Austin, 1993). Por otro lado, la aproximación tiene la ventaja de comparar a todos los cultivares en las mismas condiciones, permitiendo de esta manera eliminar los efectos confundidos del ambiente que podrían surgir al cotejar resultados de trabajos realizados en diferentes épocas si dichos efectos no son estandarizados o relativizados mediante modelos estadísticos apropiados (de la Vega et al., 2007).

En Argentina, los estudios retrospectivos en trigo se han enfocado en los efectos de la mejora genética solamente en cultivares de ciclo largo (Slafer y Andrade, 1989; Calderini et al., 1995; Lo Valvo et al., 2018), soslayando a los cultivares de ciclo corto que representan el 36% del área sembrada de trigo en la región de la Pampa Ondulada (www.bolsadecerales.com/retaa-informes-anales). La principal diferencia entre ambos grupos de cultivares radica en la longitud de la etapa prefloración. Esta diversidad permite a los productores ampliar la ventana de siembra en la región, desde finales de mayo con los cultivares de ciclo largo (CL) hasta mediados de julio con los

de ciclo corto (CC), pero logrando la convergencia de la floración en una misma ventana temporal tendiente a maximizar la relación entre la radiación y la temperatura o cociente fototermal (Q; Fischer, 1985). Entre los diferentes grupos de cultivares se han descrito diferencias en la captura y eficiencia en el uso del agua, como así también en sus determinantes fisiológicos y componentes numéricos (González et al., 2011; Gastaldi et al., 2020). Por ello es posible especular que existen diferencias atribuibles a los efectos del mejoramiento entre dichos grupos, los cuales, en el caso de los CC, no han sido previamente estudiados.

En el caso del maíz, sólo existe un estudio reciente en que se estimó el progreso genético del RG y sus determinantes fisiológicos asociados incluyendo un número suficiente de híbridos representativos del mejoramiento en Argentina entre 1965 hasta la actualidad (Di Matteo et al., 2016). El mismo, sin embargo, presenta dos limitaciones. La primera es el ambiente elegido para el análisis (sudeste de provincia de Buenos Aires), que no corresponde por clima ni suelo al de los principales programas de mejoramiento de maíz templado en Argentina (norte de la provincia de Buenos Aires y sur de la de Santa Fe), lo cual imposibilita las comparaciones con estudios previos que incluyeron híbridos liberados hasta promediar la década de 1990 en el ambiente objetivo de selección (Eyherabide et al., 1994; Luque et al., 2006). La segunda, común a todos los estudios mencionados, es el tipo de cruzamiento incluido en el análisis, que abarcó desde cruza dobles y/o de tres líneas hasta híbridos simples o F1 en un número variable en cada caso. Esta última impide distinguir el progreso de RG atribuible al aumento de la heterosis del independiente de ella (Duvick, 2005a), imposibilitando además las comparaciones con otros estudios similares conducidos con germoplasma templado desarrollado para el hemisferio norte (Tollenaar, 1989, 1991). Como consecuencia de estas restricciones, las comparaciones entre estudios referidas a los efectos del mejoramiento de maíz deben tomarse con cautela y hacen recomendable una revisión exhaustiva del tema.

1.3.1. Impacto del mejoramiento genético bajo condiciones potenciales de crecimiento

Como resultado de la introducción de los genes de enanismo (*Rht*) durante la revolución verde, el aumento del RG potencial en trigo estuvo asociado al incremento del IC sin alterar la BT_{MF} (Siddique et al., 1989a; Slafer y Andrade, 1993; Calderini et al., 1995; Sayre et al., 1997). Luego de la revolución verde, en cultivares liberados desde la mitad de la década de 1980 en países como Méjico, Reino Unido y Australia, se observó que la mejora del RG estuvo más asociada a aumentos de la BT_{MF} que del IC (Reynolds et al., 1999; Donmez et al., 2001; Shearman et al., 2005; Sadras y Lawson, 2011). Sin embargo, en cultivares liberados en Argentina hasta el 2011 la ganancia de RG siguió asociada a mejoras del IC, sin variaciones de la BT_{MF} (Lo Valvo et al., 2018). Austin (1980) determinó los límites biológicos teóricos para el IC, considerando que era posible alcanzar valores cercanos al 60%. A pesar de este valor teórico propuesto, los trigos élite en el mundo no superan valores de IC de 55%,

sugiriendo al mismo como el máximo alcanzable (Reynolds et al., 2017; Duan et al., 2018; Rose y Kage, 2019). En Argentina, los cultivares modernos exploran valores cercanos al 40 % (González et al., 2011; Lo Valvo et al., 2018), indicando que aún se podría mejorar el IC para aumentar el RG potencial. En cuanto al maíz, tanto en Estados Unidos como en Argentina la mejora del RG estuvo asociada a aumentos de la BT_{MF} y del IC (Duvick, 2005a; Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016). Detrás de estas tendencias tuvo lugar principalmente una mayor tolerancia al aumento de la densidad de siembra en híbridos modernos y, en menor medida, un aumento del RG potencial por planta a bajas densidades (Luque et al., 2006; Assefa et al., 2018). Sin embargo, hasta el momento no se han detectados efectos claros del mejoramiento sobre la densidad que maximiza el RG entre híbridos argentinos de distinto ALM bajo condiciones potenciales de crecimiento (Echarte et al., 2000; Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016), aunque sí ha aumentado la tolerancia a las densidades supra-óptimas (Di Matteo et al., 2016).

En lo que respecta a los componentes numéricos del RG, tanto en trigo (Slafer y Andrade, 1989; Calderini et al., 1995; Sayre et al., 1997; Shearman et al., 2005; Acreche et al., 2008; Lo Valvo et al., 2018) como en maíz (Duvick, 2005; Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018), la literatura indica que el proceso de mejora genética estuvo asociado en mayor medida al número de granos por m^{-2} (NG) que al peso individual de los granos (PG). Más aún, en ninguna de las dos especies se verificó una disminución del PG en respuesta al aumento del NG (*i.e.*, una compensación o *trade-off*, parcial o total), debido a un aumento de (i) la partición de biomasa a los granos (*i.e.*, mayor IC), y (ii) el crecimiento postfloración en maíz. Esto resultados son coincidentes con el grado de limitación por fuente durante el periodo de llenado de grano en cada caso (Borrás et al., 2004).

Desde el punto de vista fisiológico, el NG guarda relación con la cantidad de biomasa acumulada en estructuras reproductivas (*i.e.*, espigas) y la eficiencia con que dicha biomasa es utilizada para fijar granos (Fischer, 1985). La acumulación de biomasa en estructuras reproductivas depende de la tasa de crecimiento del cultivo en el periodo de crítico (TCC_{PC}), de la duración de dicho periodo y de la partición de dicho crecimiento a las estructuras reproductivas. El mejoramiento reciente en Argentina ha generado (i) incrementos de la eficiencia reproductiva de las espigas (ER_{ESP}) sin cambios en el peso seco de las espigas (PSE) en floración en trigo (Lo Valvo et al., 2018) y (ii) un aumento en la TCC_{PC} que produjo aumentos en el PSE en maíz (Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018). En ambos casos la consecuencia fue un aumento del NG.

1.3.2. Impacto del mejoramiento genético bajo condiciones ambientales limitantes

La mejora del RG bajo condiciones potenciales suele conllevar incrementos del RG también en ambientes con limitaciones hídricas (Sadras y Lawson, 2013; Cooper et al., 2014; Nagore et al., 2017) o nutricionales (Ortiz-Monasterio et al., 1997; Haegele

et al., 2013; Mueller et al., 2019). Como resultado de esto, los cultivares modernos de trigo y maíz presentan mayores RG en un amplio rango de condiciones ambientales. En trigo la selección por RG ha traccionado la generación de cultivares de mayor adaptabilidad a las mejoras del ambiente (*i.e.*, una disminución en la estabilidad del RG, Calderini y Slafer, 1999) mientras que en maíz ocurrió lo contrario (*i.e.*, se registró una mejora en la estabilidad de los RG en híbridos modernos, Di Matteo et al., 2016). El aumento en el IC, producto principalmente de una reducción en la altura de la planta y una disminución en el vuelco en condiciones de alta disponibilidad de recursos, explicaría dicha mejora en trigo (Calderini y Slafer, 1999). Mientras en maíz, la selección bajo condiciones de alta densidad de plantas y un amplio rango de ambientes explicarían las mejoras en la estabilidad del RG registradas en los híbridos modernos (Di Matteo et al., 2016). Este cultivo es muy sensible a la tasa de crecimiento por planta durante el periodo de definición del NG (Andrade et al., 1999), producto del desacople en el crecimiento de la espiga por tratarse de un órgano relegado en la competencia por asimilados. Esto sugiere la posibilidad de encontrar una mejora indirecta en la eficiencia en el uso de los recursos que permitan optimizar los bajos recursos por planta en híbridos modernos y así sostener las tasas de crecimiento en el periodo crítico de determinación del NG. Esta respuesta, sin embargo, no ha sido acompañada por estudios de progreso genético en condiciones variables de oferta de recursos en el mismo ambiente, que permitirían una mejor identificación de las variaciones relativas entre los rasgos eco-fisiológicos determinantes del RG. El estudio de los efectos indirectos de la mejora genética sobre la captura y eficiencia en el uso de los recursos en un rango de ambientes obtenido mediante disponibilidad variable de N y agua permitiría asistir en el diseño de estrategias para aumentar el RG bajo deficiencias de esos recursos (Araus et al., 2008).

En relación al consumo y eficiencia en el uso del agua, los primeros trabajos realizados en Australia comparando cultivares de trigo liberados entre 1860 y 1984 identificaron a la EUA_{RG,ET_C} como la principal responsable de los aumentos de RG. La variación de esta eficiencia estuvo asociada principalmente al aumento del IC y no a la producción de BT_{MF} ni la capacidad de captura de agua (Siddique et al., 1990). Estudios más recientes en México y EEUU, en cambio, atribuyeron el aumento del RG producto de la mejora genética a un aumento de la BT_{MF} como resultado de una mayor ET_C (Pask y Reynolds, 2013; Thapa et al., 2020). Sin embargo, otro trabajo de Australia (Sadras y Lawson, 2013) no detectó cambios en la capacidad de captura de agua a pesar de que la mejora del RG estuvo asociada a un aumento en la BT_{MF} . En Argentina, hasta el momento no se han documentado trabajos que hayan analizado los efectos indirectos del mejoramiento sobre este recurso en trigo, aunque es posible especular mejoras en la EUA_{RG,ET_C} producto de una mejora del IC (Lo Valvo et al., 2018) tal lo ocurrido en una primera etapa del mejoramiento en Australia (Siddique et al., 1990). En maíz, a partir de trabajos de modelización realizados en Estados Unidos, aprovechando una amplia base de datos proveniente de diversos experimentos a campo, se hipotetizó que la mejora del RG estaría más asociada al aumento de la ET_C , atribuible a una mayor profundización del sistema radical, que a modificaciones de la

captura y eficiencia en el uso de la radiación atribuibles a un hábito foliar más erectófilo (Hammer et al., 2009). Sin embargo, un estudio de progreso genético utilizando una única densidad de siembra no detectó cambios de ET_C (Reyes et al., 2015), y un estudio reciente (Messina et al., 2021) sugiere una reducción en la dimensión del sistema radical de híbridos modernos con mayor asignación de biomasa a la parte aérea producto del aumento en la densidad de plantas, pero sin compromiso de la capacidad de captura de agua. En Argentina, un trabajo realizado comparando dos híbridos modernos con uno antiguo (Nagore et al., 2014) no permitió detectar cambios asociados a ET_C . Sin embargo, tanto los estudios de EEUU como el local conllevan el efecto confundido de pasar de híbridos dobles a simples y no cuantifican claramente una tendencia producida por el mejoramiento (*i.e.*, progreso genético) pues no incluyen el número mínimo de genotipos del mismo nivel heterótico necesarios para evaluarla.

En estudios previos con énfasis en la captura y eficiencia en el uso de la radiación se señalaron efectos positivos sobre la EUR producto de la mejora genética en trigo. Para este cultivo, los aumentos de EUR permitieron (i) compensar las reducciones de la capacidad de intercepción de la radiación, producto de una reducción de la duración de la etapa prefloración, sin cambios de la producción de la BT_{MF} (Calderini et al., 19997; Acreche et al., 2009), o (ii) aumentar la producción de BT_{MF} (Shearman et al., 2005; Sadras y Lawson, 2011). Mientras que en maíz, todos los trabajos de progreso genético reportaron aumentos de BT_{MF} , principalmente asociados a mayor captura de radiación (Tollenaar, 1989; Luque et al., 2006) particularmente durante el llenado de granos (Rajcan y Tollenaar, 1999), atribuible a una mayor permanencia verde (Valentinuz y Tollenaar, 2004) que a mejoras de la capacidad fotosintética *per se* durante esta etapa (Lee y Tollenaar, 2007). Estas respuestas, a su vez, serían consecuencia del aumento del número de destinos fijados durante el periodo crítico (mayor NG), atribuidas a mejoras de la TCC_{PC} (Luque et al., 2006). Aparentemente, la mejora en la TCC_{PC} respondería a la selección de un hábito más erecto (Lacasa et al., 2022), especialmente entre los híbridos simples, y a la mejora del intercambio neto de carbono en la hoja de la espiga producto de menores tasas respiratorias (Cagnola et al., 2021). Las mejoras registradas en la distribución de la radiación, producto de la selección de híbridos más erectos, permitiría especular que el mejoramiento produjo indirectamente una mejora en la EUR en híbridos modernos tal como lo registrado en EEUU (Duvick et al., 2005a; Messina et al., 2022).

En el presente estudio se profundizó el análisis de las bases eco-fisiológicas de la ganancia de RG y rasgos secundarios asociados al mismo en los cultivos de trigo y maíz, dos cereales de gran importancia para la región, que compiten en superficie y que poseen plasticidad vegetativa y reproductiva contrastante. Dichos análisis se realizaron tanto bajo condiciones potenciales de crecimiento como en un amplio rango de ambientes generados por la combinación no factorial de niveles hídricos y nitrogenados. En la primera parte se hará hincapié en los determinantes y componentes numéricos del RG, mientras que en la segunda parte se focalizará en la eficiencia y uso

de los recursos (agua y radiación). Esto permitirá, (i) analizar cuándo una vía de mejora se encuentra agotada por haber alcanzado los niveles (máximos o mínimos según el rasgo) esperables, (ii) identificar características promisorias para mejorar el RG y la estabilidad (Araus et al., 2008) y (iii) comparar los cambios relativos en las variables analizadas para las dos especies elegidas. Hasta el momento, ningún trabajo ha estudiado de manera comparada el impacto del mejoramiento genético reciente (últimos 30-40 años) en trigo y maíz bajo recursos edáficos limitantes (*i.e.*, agua y N) en el mismo ambiente (Pampa Ondulada), y menos aún lo han analizado cuando dichos estreses actúan en forma conjunta (Bänziger et al., 2000; Reynolds et al., 2007).

1.4. Objetivos e hipótesis

1.4.1. Objetivo General

Establecer el progreso en RG y rasgos secundarios asociados registrado en las últimas décadas en trigo y maíz cuando son evaluados en un mismo ambiente productivo y creciendo tanto bajo condiciones potenciales como de restricciones abióticas. De esta forma, se busca comprender las posibles similitudes y diferencias entre estas especies, una otoño-invernal y otra primavera-estival, que presentan estrategias de generación de RG contrastantes, pero comparten importancia productiva y económica local (Pampa Ondulada) y nacional.

1.4.2. Objetivos Específicos

1) Analizar el progreso genético alcanzado para el RG de trigo bajo condiciones potenciales en cultivares de diferente ciclo como así también identificar rasgos secundarios asociados a dicha mejora.

HIPOTESIS 1: El mejoramiento genético de trigo ha incrementado el RG debido a mejoras del IC y el NG, asociadas a una mayor ER_{ESP} .

2) Analizar el progreso genético alcanzado para el RG de maíz bajo condiciones potenciales en híbridos con diferente nivel de heterosis identificando rasgos secundarios asociados a dicha mejora.

HIPOTESIS 2: El mejoramiento genético de maíz ha incrementado el RG producto de aumentos de la BT_{MF} y del NG asociados a un mayor PSE debido a mejoras de la TCC_{PC} .

3) Determinar los efectos de la mejora genética en trigo sobre el RG y sus determinantes fisiológicos, incluyendo la captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación, para cultivos creciendo en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N.

HIPOTESIS 3: Los cultivares de trigo de mayor RG potencial (*i.e.*, los de reciente liberación al mercado) presentan mejoras en el RG también en condiciones de

limitaciones hídricas y/o nutricionales. Dichas mejoras son explicadas por un incremento del IC sin cambio en la captura de agua y radiación, resultando así en mayores eficiencias de uso (en especial $EUA_{RG,ETc}$).

4) Determinar los efectos de la mejora genética en maíz sobre el RG y sus determinantes fisiológicos, incluyendo la captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación, para cultivos creciendo en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N.

HIPOTESIS 4: Los híbridos de mayor RG potencial presentan mejoras del RG también en condiciones de limitaciones hídricas y/o nutricionales. Dichas mejoras en el RG están asociadas a mayor producción de BT_{MF} sin cambio en la captura de agua y radiación, generando así aumentos de las EUAs y la EUR.

5) Comparar los procesos asociados a la mejora genética y la estabilidad del RG de ambos cultivos en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N.

HIPOTESIS 5: El mejoramiento genético ha incrementado la respuesta a las mejoras en la calidad ambiental en trigo (*i.e.*, mayor adaptabilidad), mientras que ha generado híbridos de mayor estabilidad a cambios en la calidad ambiental en maíz. Estos cambios fueron producto de una mejora en la partición de biomasa a granos en trigo y de una mejora en la eficiencia en el uso del agua y la radiación en maíz.

1.5. Estructura de la tesis

Para cumplir con los objetivos propuestos y poner a prueba las hipótesis planteadas se analizaron datos correspondientes a 6 experimentos conducidos a campo en los cultivos de trigo y maíz. Para cumplir con el objetivo 1, en el capítulo 2 (experimentos realizados en 2015, 2016 y 2017) se evaluó el efecto del mejoramiento genético de trigo sobre el RG y sus determinantes fisiológicos, en los últimos años bajo condiciones potenciales. Mientras que, para cubrir el objetivo 2, en capítulo 3 se evaluó lo mismo para el cultivo de maíz, utilizando datos provenientes de los experimentos (experimentos realizados en 2014-2015 y 2016-17) como así también de publicaciones previas (experimentos realizados en 1996-97 y 1997-98, Luque et al., 2006; 2001-02 y 2002-03, D'Andrea et al., 2008). Finalmente, en los capítulos 4 y 5 se atendieron los objetivos 3 y 4. Allí se analizaron los efectos del mejoramiento genético sobre la captura y eficiencia en el uso de agua y radiación de cada especie (en el 4 trigo y en el 5 maíz) creciendo en un rango de ambientes generados por la oferta variable de agua y N. La tesis concluye con el capítulo 6, en el cual se integran los hallazgos principales como así las contribuciones del mejoramiento en las mejoras de los RGs reales y el efecto del mejoramiento sobre la estabilidad de los cultivares de diferentes eras frente a limitaciones hídricas y nutricionales en ambos cultivos (cubriendo el objetivo 5). Finalmente se discuten sus implicancias respecto de lo conocido hasta el momento y nuevos interrogantes y propuestas de líneas de investigación futuras.

**PROGRESO GENÉTICO EN TRIGO: ANÁLISIS DEL RENDIMIENTO EN
GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS BAJO CONDICIONES
POTENCIALES²**

² El contenido de este capítulo fue publicado en Curin, F., Otegui, M., González. 2021. Wheat yield progress and stability during the last five decades in Argentina. Field Crops Research 269: 108183

2.1. Introducción

La ganancia global (*i.e.*, genética y de manejo) mundial de RG de trigo ha registrado valores cercanos al 1 % año⁻¹ para el periodo 1989-2008, la cual resulta insuficiente para cubrir la demanda esperada hacia 2050 (Ray et al., 2013). En los últimos 30-40 años, se han registrado valores cercanos al 0,6% año⁻¹ de incremento en el RG potencial, variando entre un 0,3 a 1,1 % año⁻¹ dependiendo de la región considerada (Fischer et al., 2014; Yao et al., 2019). Sin embargo, algunos autores refieren efectos nulos de la mejora genética sobre el RG potencial, como Beche et al. (2014) para Brasil (periodo 1999-2009), Acreche et al. (2008) y Sanchez-Garcia et al. (2013) para España (1970 hasta la actualidad), y Graybosch y Peterson (2010) para EEUU (periodo 1984-2008).

La mejora genética en los últimos años en Argentina, al igual que en algunas regiones de China, ha sido consecuencia de un aumento del IC sin cambios en la BT_{MF} (Tian et al., 2011; Zheng et al., 2011; Lo Valvo et al., 2018). Sin embargo, en países como Australia, Reino Unido, Méjico y otras regiones de China el aumento del RG estuvo asociado principalmente a mejoras de la BT_{MF}. Dicho efecto indirecto del mejoramiento estuvo asociado a un mayor crecimiento del cultivo durante la etapa prefloración en Australia y Reino Unido (Shearman et al., 2005; Sadras y Lawson, 2011) y una mayor fotosíntesis y/o producción de biomasa en postfloración en Méjico y China (Xiao et al., 2012; Aisawi et al., 2015).

Entre los componentes numéricos afectados por la mejora genética se identificó al NG como el principal responsable de las mejoras del RG en países como Brasil, Argentina y algunas regiones de China (Xiao et al., 2012; Beche et al., 2018; Lo Valvo et al., 2018). El NG puede a su vez ser desagregado en componentes menores, como el NG por espiga (NGE) y el número de espigas por m⁻² (NE). Adicionalmente, desde el punto de vista fisiológico, el NG guarda una estrecha relación con el peso seco de las espigas (PSE) en floración y la eficiencia reproductiva de las espigas (ER_{ESP}, en NG g PSE⁻¹) (Fischer, 1985). El PSE en floración depende de la duración del periodo de elongación del tallo (DET), la tasa de crecimiento del cultivo en dicho periodo (TCC_{ET}) y la partición de la biomasa prefloración a espiga (Fischer, 1985). Pocos trabajos han analizado el efecto del mejoramiento genético sobre estos caracteres (Aisawi et al., 2015; Beche et al., 2018; Lo Valvo et al., 2018). En Brasil, el aumento del NG estuvo asociado a mejoras del NGE y la ER_{ESP} como también a un mayor PSE en floración producto de una mayor DET (Beche et al., 2018). En cambio, un trabajo reciente de Argentina muestra que el aumento del NG ha sido consecuencia de una mayor ER_{ESP} sin cambios del PSE en floración (Lo Valvo et al., 2018). Sin embargo, este último trabajo sólo se enfocó en cultivares de CL, sin considerar a los de CC que representan un 36% del área sembrada en la Pampa Ondulada.

El objetivo del presente capítulo fue analizar el progreso genético alcanzado para el RG de trigo bajo condiciones potenciales. Para ello se consideraron cultivares de diferente longitud de ciclo a floración (cultivares de CL y CC). Fue también un

objetivo de este capítulo identificar el progreso genético para los determinantes fisiológicos (*i.e.*, producción de BT_{MF} e IC) y componentes numéricos (*i.e.*, NG, PG, NGE y NE) del RG, como así también los determinantes fisiológicos del NG (PSE, ER_{ESP} , DET y TCC_{ET}).

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Condiciones experimentales y material vegetal utilizado

Los experimentos fueron conducidos en el campo experimental de la EEA Pergamino, INTA (33°56' S, 60°34' O) durante las campañas 2015, 2016 y 2017. El suelo fue siempre un Argiudol típico serie Pergamino. Diez cultivares de trigo, cinco de CL y cinco de CC (Cuadro 2.1), liberados al mercado entre los años 1971 y 2011, fueron seleccionados para este estudio. Los cultivares de CL fueron sembrados a principio de junio y los de CC a principios de julio con una densidad de 280 y 320 pl m^{-2} , respectivamente. En cada uno de los experimentos se utilizó un diseño en bloques completamente aleatorizado con tres repeticiones. Cada parcela experimental tuvo 7 surcos, distanciados a 0,20 m entre sí, con una longitud de 5 m (*i.e.*, 7 m^2 por unidad experimental).

Cuadro 2.1. Descripción de los cultivares de trigo utilizados

CULTIVARES	CODIGO	ALM	CICLO	ORIGEN
Buck Pucará	BP	1980	Largo	Argentina
Klein Cacique	KC	1991	Largo	Argentina
Klein Pegasso	KP	1997	Largo	Argentina
Baguette Premium 11	BP11	2004	Largo	Francia
Baguette 601	B601	2011	Largo	Argentina/ Francia
Marcos Juárez INTA	MJI	1971	Corto	Argentina
Prointa Federal	PIF	1990	Corto	Argentina
Prointa Gaucho ^a	PIG	2000	Corto	Argentina
ADM Cronox	ACR	2005	Corto	Brasil
Buck Sy 300	BSY	2010	Corto	Francia

^a Prointa Gaucho no se incluyó en la campaña 2017.

ALM: año de liberación al mercado

Se utilizó riego complementario durante el ciclo de crecimiento en las campañas 2016 y 2017 (solo seco en 2015) y los cultivos fueron fertilizados con urea. El objetivo de la fertilización fue alcanzar los 220 (2015 y 2016) o 200 $kg\ ha^{-1}$ (en 2017) de N disponible entre lo aportado por el suelo a la siembra (N inicial 0-60 cm) y el fertilizante. La fertilización se realizó en dos momentos: macollaje (Z2.5, Zadoks et al., 1974) y comienzo del periodo de elongación del tallo (primer nudo detectable, Z3.1). Los cultivos se condujeron con un adecuado control de insectos, malezas y

enfermedades para garantizar, junto con el riego complementario y la fertilización con N, las condiciones potenciales de crecimiento.

Los datos meteorológicos (temperatura media, radiación fotosintéticamente activa incidente y precipitaciones) fueron obtenidos de la central meteorológica perteneciente a la EEA Pergamino, INTA (siga2.inta.gob.ar), ubicada a menos de 1000 m de distancia de los sitios experimentales.

2.2.3. Mediciones realizadas

En todas las parcelas experimentales se registró el comienzo del periodo de elongación del tallo (Z3.1, Zadoks et al., 1974), la floración (primeras anteras expuestas, Z6.1) y la madurez fisiológica (estimada como pedúnculo amarillo, Z9.1). También en todas las parcelas se realizaron muestreos destructivos en los 5 surcos centrales para la determinación de la biomasa total aérea. Los sitios de muestreo, seleccionados en la etapa temprana del cultivo, fueron de 0,5 m en Z3.1 y de 1 m lineal en Z6.1 y Z9.1. A partir de dichas muestras, las cuales fueron secadas durante 72 horas en estufa a 65°C, se estimó la biomasa total en inicio de encañazon ($BT_{Z3.1}$), en floración (BT_{FLO}) y en madurez fisiológica (BT_{MF}).

Las espigas presentes en el muestreo de floración fueron contabilizadas y pesadas para determinar el PSE. Mientras que en el muestreo de madurez fisiológica, las espigas fueron contabilizadas y trilladas a mano para determinar el RG. El PG fue determinado contando los granos presentes en dos submuestras de 2 g cada una, que permitieron a su vez determinar el NG. El NE se estimó como el promedio de los recuentos de espigas en floración y madurez fisiológica, mientras que el NGE se estimó como el cociente entre el NG y el NE. Finalmente se realizaron estimaciones de los determinantes fisiológicos del NG: (i) PSE en floración, (ii) ER_{ESP} , calculado como el cociente entre el NG y el PSE en floración de acuerdo a Fischer (1985), (iii) DET, estimado como la diferencia entre los días desde la siembra a floración (Z6.1) y los días desde la siembra a un nudo detectable (Z3.1), y (iv) TCC_{ET} calculada como:

$$TCC_{ET} (g m^{-2} d^{-1}) = [BT_{FLO} - BT_{Z3.1}] / [DET] \quad (2.1)$$

2.2.4. Análisis de datos

Los efectos de los tratamientos y la interacción de ellos para cada uno de los rasgos evaluados a nivel de cultivo fueron analizados mediante un análisis de la variancia (ANOVA) utilizando el programa estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2017). El mismo fue realizado combinando el ambiente (AMB) y el ALM de los cultivares evaluados como variables de efectos fijos. El modelo descrito por la ecuación 2.2 fue el utilizado para el análisis de los datos:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_{j(i)} + \gamma_k + (\alpha \times \gamma)_{ik} + [\beta \times \alpha]_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (2.2)$$

donde μ es la gran media; α_i es el efecto del i-ésimo ambiente ($i = 3$); $\beta_j(i)$ es el efecto del j-ésimo bloque anidado dentro de cada ambiente ($j = 3$), γ_k es el efecto del k-ésimo

ALM de cada cultivar ($k = 10$). El término $(\alpha \times \gamma)_{ik}$ corresponde a la interacción ambiente por ALM del cultivar; $[\beta \times \gamma]_{ij}$ es el error tipo a y ε_{ijk} es el error tipo b.

Para determinar el progreso genético, el valor de cada uno de los rasgos evaluados fue estimado en términos relativos para cada ambiente con el objetivo de remover el efecto ambiental y expresar el progreso genético en forma porcentual. Para esto, se calculó el índice ambiental (IA) para cada uno de los rasgos evaluados como el promedio de todos los cultivares en un ambiente en particular (*i.e.*, tres IAs para cada rasgo). Seguidamente, los valores de cada uno de los cultivares fueron estandarizados como se describe en la ecuación 2.3.

$$\text{Valor estandarizado} = (\text{Media del cultivar} - \text{IA}) / \text{IA} \quad (2.3)$$

Finalmente, mediante regresiones lineales entre los valores estandarizados de los rasgos evaluados de los cultivares y su ALM se estimó el progreso genético calculado como la pendiente de dicha regresión expresada en términos porcentuales. Para la determinación de los valores absolutos de progreso genético se utilizaron los valores medios para cada rasgo a través de las tres campañas evaluadas (*i.e.*, un valor promedio de las tres campañas para cada rasgo).

2.3. Resultados

2.3.1. Caracterización Climática

Las condiciones climáticas variaron entre estaciones de crecimiento (Cuadro 2.2). Durante la etapa vegetativa del cultivo (*i.e.*, junio a agosto), los menores valores de temperatura media (T_{MED}) fueron registrados durante 2016, siendo estos similares a los registros históricos (H) y 21% menores a los de las campañas 2015 y 2017. Dichas disminuciones de T_{MED} estuvieron promovidas por una disminución en las temperaturas mínimas (T_{MIN}). Para este periodo, los valores de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_I) no difirieron entre campañas, pero sí lo hicieron los valores de lluvias, que fueron 3 veces mayores durante 2015 respecto al promedio registrado en 2016 y 2017.

Durante la etapa crítica de determinación del NG (*i.e.*, meses de septiembre y octubre), los valores de RFA_I fueron similares para las tres campañas evaluadas, mientras que los valores promedio de T_{MED} fueron 12% mayores durante 2017 que durante 2015 y 2016. Estos mayores registros de T_{MED} en 2017 reflejaron el aumento de T_{MIN} que tuvo lugar durante 2017 en esta etapa. Al analizar la relación entre RFA_I y T_{MED} durante la etapa crítica, los menores registros de cociente fototermal (Q) correspondieron a la campaña 2015 (Cuadro 2.2).

Finalmente, durante el llenado de granos (*i.e.*, noviembre), los menores valores de RFA_I se registraron durante 2015, mientras que los menores valores de T_{MED} correspondieron a 2017 y respondieron a la disminución de T_{MIN} durante ese año.

Cuadro 2.2. Descripción del Clima. Promedios correspondientes a los valores diarios de radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_I), temperatura mínima (T_{MIN}), temperatura media (T_{MED}), temperatura máxima (T_{MAX}), cociente fototermal (Q) en ca. el periodo crítico, y lluvias mensuales (mm) durante las tres campañas. H representa los valores medios históricos de los últimos 30 años.

MESES	RFA_I (MJ m ⁻² d ⁻¹)				T_{MIN} (°C)				T_{MED} (°C)				T_{MAX} (°C)				Q (MJ °C ⁻¹ m ⁻² d ⁻¹)				Lluvias (mm)			
	2015	2016	2017	H	2015	2016	2017	H	2015	2016	2017	H	2015	2016	2017	H	2015	2016	2017	H	2015	2016	2017	H
JUN	3,7	3,3	3,3	3,4	6,0	3,5	6,5	4,87	12,1	9,3	12,3	10,4	18,2	15	18,2	16,0					54	36	10	27
JUL	4,1	3,0	3,5	3,8	4,5	5,0	7,9	3,87	10,8	9,6	12,6	9,6	17,0	14,1	17,4	15,4					66	17	32	23
AGO	4,7	5,4	4,5	5,1	9,3	3,5	8,8	5,06	13,6	10,8	14,0	11,7	17,9	18,2	19,2	18,1					262	12	112	37
SEP	6,0	6,2	6,4	6,7	7,8	6,5	9,5	7,05	13,6	12,9	14,9	13,7	19,4	19,3	20,4	20,3	0,96	1,12	0,97	1,11	62	33	86	49
OCT	6,3	7,0	8,4	8,0	9,1	11	11,3	10,5	14,9	16,4	17,4	17,0	20,8	21,7	23,4	23,2	0,99	0,96	1,07	1,27	89	129	43	124
NOV	8,4	10,3	10,1	6,2	12,8	12,5	8,2	13,22	19,3	19,3	16,9	20,0	25,8	26,1	25,6	26,5	0,96	1,19	1,33	1,18	195	75	25	111
PROMEDIO / TOTAL	5,5	5,9	6,0	6,2	8,3	7,0	8,7	7,4	14,1	13	14,7	13,8	19,9	19,0	20,7	19,9	0,97	1,09	1,12	1,19	728	302	308	371

2.3.2 Variación en la fenología de los cultivares: longitud del ciclo y duración de las etapas prefloración y postfloración

Los cultivares evaluados registraron diferencias significativas ($P < 0,01$, Cuadro 2.3) en su longitud del ciclo. En promedio, las duraciones totales del ciclo del cultivo fueron un 20 % menores (30 días, Cuadro 2.3) entre los cultivares de CC respecto a los cultivares de CL. Dichas reducciones estarían explicadas por una menor duración de la etapa prefloración entre los cultivares de CC (Cuadro 2.3). Los análisis de regresión entre los valores estandarizados de las duraciones de cada una de las etapas del ciclo (*i.e.*, prefloración, postfloración y total) y el ALM de los cultivares evaluados no detectaron efectos significativos en longitud total del ciclo, pero sí en la longitud de la etapa previa a floración dentro de cada grupo. Entre los cultivares de CL, se registró una reducción de $0,32 \text{ \% año}^{-1}$ ($P < 0,05$) en la duración de la etapa prefloración mientras que entre los cultivares de CC, se registró un incremento de $0,13 \text{ \% año}^{-1}$ en la misma etapa producto de la mejora genética (Cuadro 2.4).

Cuadro 2.3. Duración en días de las etapas pre-floración, post-floración y total para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA. Se indica también la fecha media de floración de cada cultivar en cada ambiente evaluado.

FUENTE DE VARIACIÓN		DURACIÓN ETAPA PRE-FLORACIÓN			DURACIÓN ETAPA POST-FLORACIÓN			DURACIÓN TOTAL			FECHA DE FLORACIÓN			
AMBIENTE	2015	125			38			163			22-oct			
	2016	119			39			159			19-oct			
	2017	124			34			158			18-oct			
ALM	C. LARGOS	1980	145			33			177			----		
		1991	141			37			177			----		
		1997	141			37			178			----		
		2004	138			38			176			----		
		2011	131			41			172			----		
	C. CORTOS	1971	103			39			142			----		
		1990	103			38			141			----		
		2000	104			39			143			----		
		2005	106			36			142			----		
		2010	111			34			145			----		
AMBIENTE × ALM	C. LARGOS	1980	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017
		1991	149	139	146	31	38	29	179	177	175	28-oct	19-oct	25-oct
		1997	144	136	142	35	40	35	179	176	177	23-oct	16-oct	21-oct
		2004	145	136	141	36	41	35	181	177	176	25-oct	16-oct	20-oct
		2011	139	137	137	42	42	31	181	179	168	19-oct	17-oct	16-oct
	C. CORTOS	1971	134	133	127	41	42	40	175	175	166	14-oct	12-oct	5-oct
		1990	105	100	103	41	40	37	145	141	140	20-oct	21-oct	16-oct
		1997	105	99	105	40	39	34	145	138	139	21-oct	20-oct	18-oct
		2000	106	103	---	40	37	---	146	140	---	21-oct	24-oct	---
		2005	110	101	107	36	37	34	146	138	141	26-oct	22-oct	19-oct
2010	112	108	112	35	36	31	147	144	143	28-oct	28-oct	25-oct		
% SUMA CUADRADO	AMBIENTE	2	*(1) ^a		31	*** (1)		1	*** (1)					
	ALM	89	*** (2)		33	*** (2)		89	*** (2)					
	AMBIENTE × ALM	9	*** (3)		20	* (3)		9	ns					

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con $P \leq 0,05$

2.3.2 Rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos

El RG y sus determinantes fisiológicos (*i.e.*, BT_{MF} e IC) difirieron significativamente ($P < 0,05$, Cuadro 2.5) entre los ambientes y el ALM de los cultivares evaluados, mientras que solamente se detectaron interacciones significativas del ambiente con el ALM de los cultivares en el RG y la BT_{MF} ($P < 0,05$; Cuadro 2.5). La mayor proporción de la variancia total correspondió al ALM de los cultivares ($>27\%$, Cuadro 2.5) para los tres rasgos evaluados. Entre los diferentes ambientes, los mayores valores de RG se registraron en 2016 (602 g m^{-2}), superando en un 10% a los registrados en 2017 y 2015 (552 y 548 g m^{-2} , respectivamente; Cuadro 2.5). Esta tendencia también se observó en el IC, con valores máximos en 2016 ($0,41$) y similares en 2017 y 2015 ($0,35$ y $0,34$, respectivamente). Mientras para la BT_{MF} , los mayores valores se registraron en 2017 (1617 g m^{-2} , Cuadro 2.5). Entre los dos grupos de cultivares no se evidenciaron diferencias de RG (572 y 563 g m^{-2} , en cultivares de CL y CC, respectivamente) pero sí en sus determinantes, siendo la BT_{MF} un 13 % mayor y el IC un 11% menor en los cultivares de CL respecto a los de CC (1639 comparado con 1450 g m^{-2} en el caso de BT_{MF} y $0,35$ comparado con $0,39$ para IC en los cultivares de CL y CC, respectivamente). Finalmente, respecto a la interacción del ambiente con el ALM de los cultivares, los máximos RG (925 g m^{-2}) y BT_{MF} (2032 g m^{-2}) fueron registrados en el cultivar más moderno de los CL (ALM:2011) en 2016, mientras que los valores mínimos de RG (394 g m^{-2}) y de BT_{MF} (1244 g m^{-2}) fueron registrados en el cultivar más antiguo de los CL (ALM:1980) en 2017 y de los CC (ALM:1971) en 2015, respectivamente (Cuadro 2.5).

El análisis de regresión entre los valores estandarizados del RG para cada uno de los cultivares y su ALM, registró un incremento significativo de $0,74 \text{ \% año}^{-1}$ o de $4,20 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ cuando todos los cultivares fueron considerados (Cuadro 2.4). Sin embargo, al analizar entre grupos de cultivares, los de CL presentaron una mayor tasa de progreso genético ($1,26 \text{ \% año}^{-1}$ o $7,14 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Cuadro 2.4) que los de CC ($0,43 \text{ \% año}^{-1}$ o $2,44 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Cuadro 2.4). En relación a los determinantes fisiológicos del RG, IC y BT_{MF} , solamente se registró un incremento significativo del IC cuando todos los cultivares fueron considerados ($0,42\% \text{ año}^{-1}$). Sin embargo, la respuesta de la mejora difirió según el ciclo, siendo solamente significativa para el IC en los cultivares de CL ($0,99 \text{ \% año}^{-1}$, Figura 2.2b, Cuadro 2.4) y solamente significativa para la BT_{MF} en los de CC ($0,32\% \text{ año}^{-1}$, Figura 2.2c, Cuadro 2.4).

Cuadro 2.4. Progreso genético relativo para el rendimiento en grano (RG) y rasgos secundarios asociados evaluados durante las tres campañas.

RASGOS ²	PROGRESO GENÉTICO (% año ⁻¹) ¹						MEDIA AMBIENTAL ³	
	TODOS LOS CULTIVARES	R ²	CULTIVARES CICLO LARGO	R ²	CULTIVARES CICLO CORTO	R ²	VALORES ABSOLUTOS	UNIDADES
DSF ⁴	-----	---	-0,32 ± 0,06	*** 0,67	0,13 ± 0,03	*** 0,61	123	d
DSC	-----	---	-0,03 ± 0,08	ns ---	0,03 ± 0,08	ns ---	160	d
RG	0,74 ± 0,20	*** 0,31	1,26 ± 0,40	** 0,43	0,43 ± 0,14	* 0,44	567	g m ⁻²
IC	0,42 ± 0,15	** 0,23	0,99 ± 0,14	*** 0,79	0,12 ± 0,11	ns -	0,37	
BT _{MF}	0,33 ± 0,19	ns -	0,27 ± 0,37	ns -	0,32 ± 0,11	* 0,43	1546	g m ⁻²
NG	0,63 ± 0,18	** 0,31	0,89 ± 0,34	* 0,35	0,45 ± 0,18	* 0,34	17080	granos m ⁻²
PG	0,11 ± 0,14	ns -	0,37 ± 0,19	† 0,17	-0,03 ± 0,21	ns -	33,4	mg
NE	0,18 ± 0,18	ns -	0,47 ± 0,21	* 0,29	0,03 ± 0,27	ns -	536	espigas m ⁻²
NGE	0,47 ± 0,16	** 0,23	0,37 ± 0,27	ns -	0,50 ± 0,21	* 0,32	32	granos espiga ⁻¹
BT _{FLO}	0,30 ± 0,27	ns -	-0,36 ± 0,38	ns -	0,61 ± 0,19	** 0,47	985	g m ⁻²
DET	-0,33 ± 0,26	ns -	-1,16 ± 0,13	*** 0,85	0,05 ± 0,09	ns -	42	días
TCC _{ET}	0,68 ± 0,18	*** 0,35	0,56 ± 0,30	† 0,21	0,81 ± 0,21	** 0,56	18,4	g m ⁻² día ⁻¹
PSE	-0,08 ± 0,28	ns -	-0,83 ± 0,51	ns -	0,31 ± 0,19	ns -	140	g m ⁻²
ER _{ESP}	0,07 ± 0,03	* 0,17	1,82 ± 0,42	** 0,51	0,07 ± 0,24	ns -	128	granos g ⁻¹ PSE

¹Las tasas de progreso genético fueron computadas para todos los cultivares en conjunto, como así también para los cultivares de ciclo largo (CL) y corto (CC) por separado de acuerdo con las relativizaciones descritas en la sección 2.2.4. Significancia al †P<0,10, *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001, ns: no significativo, n=30 para todos los cultivares y n=15 para cada grupo de cultivares (CL y CC).

²BT_{FLO}: biomasa en floración, BT_{MF}: biomasa total a madurez fisiológica, DET: duración del periodo de elongación del tallo, DSC: días desde siembra a cosecha, DSF: días desde siembra a floración, ER_{ESP}: eficiencia reproductiva de las espigas, IC: índice de cosecha, NE: número de espigas por m⁻², NG: número de granos por m⁻², NGE: número de granos por espiga, PG: peso individual de los granos, PSE: peso seco de las espigas, RG: rendimiento en grano, TCC_{ET}: tasa de crecimiento del cultivo en el periodo de elongación del tallo.

³Valores promedios de los 3 ambientes evaluados.

⁴Los valores de progreso genético para DSF y DSC no fueron establecidos para todos los cultivares en conjunto dado el contraste en ciclo entre ambos grupo

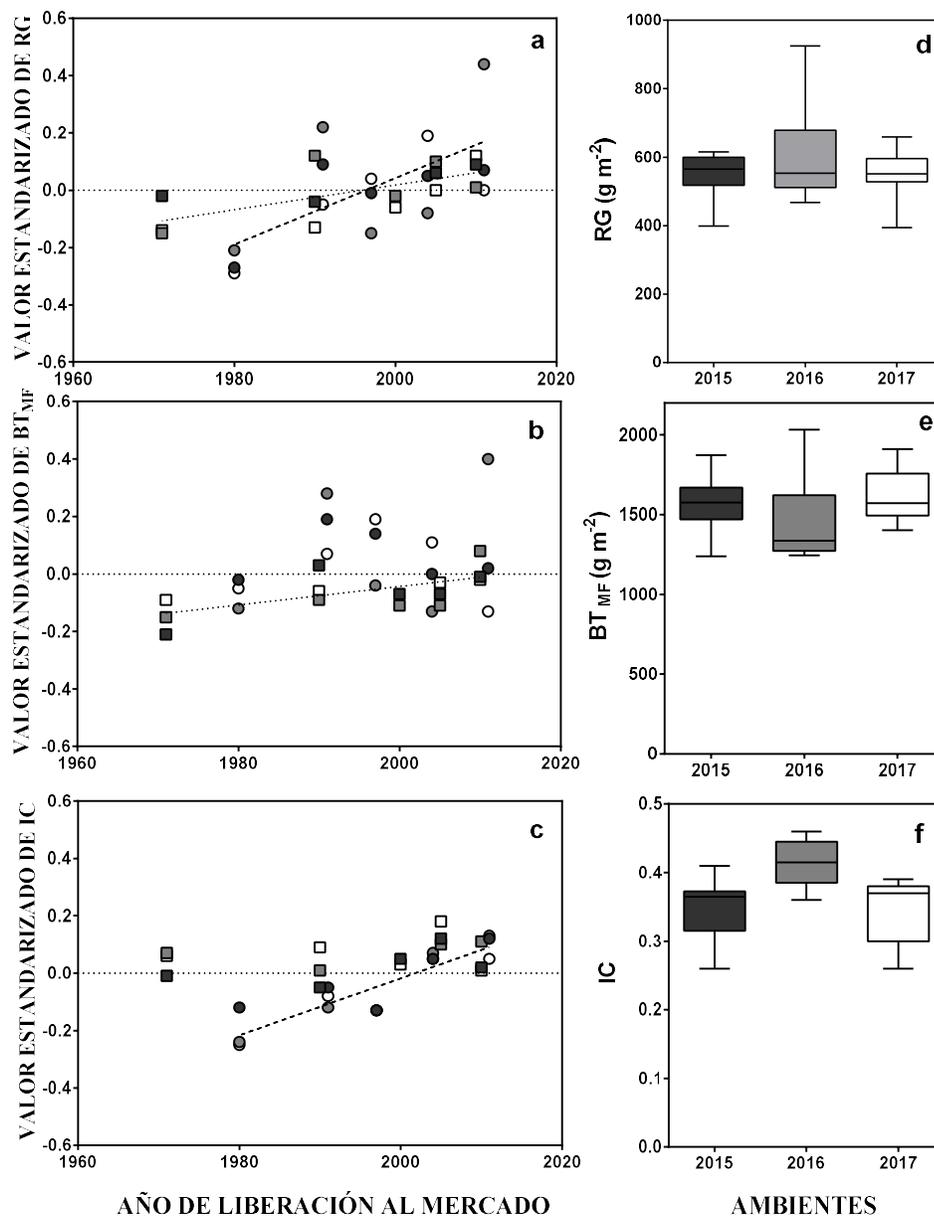


Figura 2.1. Respuesta del valor estandarizado de (a) el rendimiento en grano (RG), (b) el índice de cosecha (IC) y (c) la biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}) al año de liberación al mercado de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de los CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el cuadro 2.4. Variación de (d) RG, (e) BT_{MF} y (f) IC en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a-c” corresponden a los de los ambientes representados en “d-f”.

Cuadro 2.5. Valores promedios, error estándar, proporción de la suma cuadrado total, y niveles de significancia del RG, sus determinantes fisiológicos y componentes numéricos para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA.

FUENTE DE VARIACIÓN		RG (g m ⁻²)			BT _{MF} (g m ⁻²)			IC			NG (n° m ⁻²)			PG (mg)			NE (n° m ⁻²)			NGE (n° ESP ⁻¹)																							
AMBIENTE	2015	548			1577			0,35			16657			33			527			32																							
	2016	602			1450			0,41			17311			35			535			32																							
	2017	552			1612			0,34			17271			32			545			32																							
ALM	C. LARGOS	1980	420			1451			0,29			14398			29			493			30																						
		1991	616			1782			0,35			17455			35			491			36																						
		1997	541			1701			0,32			18040			31			524			34																						
		2004	595			1546			0,39			17338			35			544			32																						
		2011	687			1681			0,40			20005			34			569			35																						
	C. CORTOS	1971	506			1317			0,39			15864			32			567			28																						
		1990	555			1491			0,37			14560			39			507			29																						
		2000	547			1405			0,39			16026			34			458			35																						
		2005	595			1444			0,41			17952			33			657			28																						
		2010	607			1576			0,38			18744			32			520			36																						
AMBIENTE × ALM	C. LARGOS	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017																					
		1980	399	467	394	1540	1276	1537	0,26	0,37	0,26	14423	14215	14557	28	33	27	551	447	481	26	32	31																				
		1991	599	724	526	1873	1751	1721	0,32	0,41	0,31	16288	19156	16922	37	38	31	479	531	463	34	36	37																				
		1997	544	504	575	1798	1394	1911	0,30	0,36	0,30	19850	14732	19538	28	34	30	536	493	542	37	30	36																				
		2004	577	548	659	1581	1265	1793	0,37	0,43	0,37	17105	14886	20022	34	37	33	581	466	584	30	32	34																				
	2011	586	925	551	1608	2032	1403	0,36	0,46	0,39	17986	24576	17452	33	38	32	513	618	577	36	40	30																					
	C. CORTOS	1971	465	514	539	1238	1244	1468	0,38	0,41	0,37	14650	15315	17628	31	34	31	559	570	571	26	27	31																				
		1990	616	520	530	1625	1331	1518	0,38	0,39	0,35	14685	15768	13227	42	34	40	485	525	510	30	31	26																				
		2000	536	558	---	1469	1342	---	0,36	0,42	---	15479	16572	---	34	34	---	433	482	---	36	34	---																				
		2005	603	594	588	1471	1290	1571	0,41	0,46	0,37	18789	16890	18178	32	36	33	627	629	714	30	27	28																				
2010		553	664	604	1569	1577	1583	0,35	0,42	0,38	17316	21003	17912	32	32	34	505	588	468	34	36	39																					
% SUMA CUADRADO	AMBIENTE	4			*(57) ^a			6			*** (138)			33			*** (0,01)			1			ns			8,3			*(1,6)			3			ns			0,5			ns		
	ALM	34			*** (132)			27			*** (411)			44			*** (0,05)			26			** (5534)			39			*** (4,4)			38			*** (117)			46			** (10)		
	AMBIENTE × ALM	28			*** (293)			25			* (709)			4			ns			25			ns			25			*** (8,3)			21			ns			23			** (14)		

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con $P \leq 0,05$. BT_{MF}: biomasa total a madurez fisiológica, IC: índice de cosecha, NE: número de espigas, NG: número de granos por m⁻², NGE: número de granos por espiga, PG: peso individual de los granos, RG: rendimiento en grano

2.3.3. Componentes numéricos del rendimiento en grano

De los componentes numéricos del RG, el PG fue el único que varió significativamente entre los ambientes ($P < 0,05$), con valores entre 32,2 mg (2017) y 34,9 mg (2016) (Cuadro 2.5). Por el contrario, se detectó efecto del ALM de los cultivares y de su interacción con el ambiente para todos los componentes numéricos del RG (NG, PG, NE, y NGE). El efecto del ALM fue 1,5, 1,8 y 2,3 veces mayor que el efecto de la interacción para PG, NE y NGE, respectivamente, y similar al efecto de la interacción para el NG (Cuadro 2.5). Al comparar entre grupos de cultivares, los de CL registraron un 4,6 % más de NG (16672 y 17477 granos m^{-2} , en los cultivares de CC y CL, respectivamente) y un 3,9% menos de PG (32,8 vs 34,1 mg, en los cultivares de CL y CC, respectivamente) que los cultivares de CC. El mayor valor de NG (24576 granos m^{-2}) correspondió al cultivar más moderno de los CL (ALM: 2011) en 2016 y el menor al cultivar liberado en 1990 en 2015 (13227 granos m^{-2}), mientras que el PG varió entre 27,2 mg en el cultivar más antiguo de los CL (ALM:1980) en 2017 y 41,9 mg en el cultivar liberado en 1990 durante 2016 (Cuadro 2.5). El NG se incrementó producto de la mejora genética (0,63 % $año^{-1}$) al considerar todos los cultivares (Cuadro 2.4), no así el PG. Coincidiendo con dicho resultado, se observaron incrementos de 0,89 y 0,45 % $año^{-1}$ en los cultivares de CL y CC, respectivamente, sin embargo, dichos incrementos no resultaron ser estadísticamente diferentes entre sí ($p = 0,25$). La mejora del NG estuvo asociada al aumento del NE en los cultivares de CL y del incremento del NGE en los cultivares de CC (Figura 2.3b y 2.3c, Cuadro 2.4).

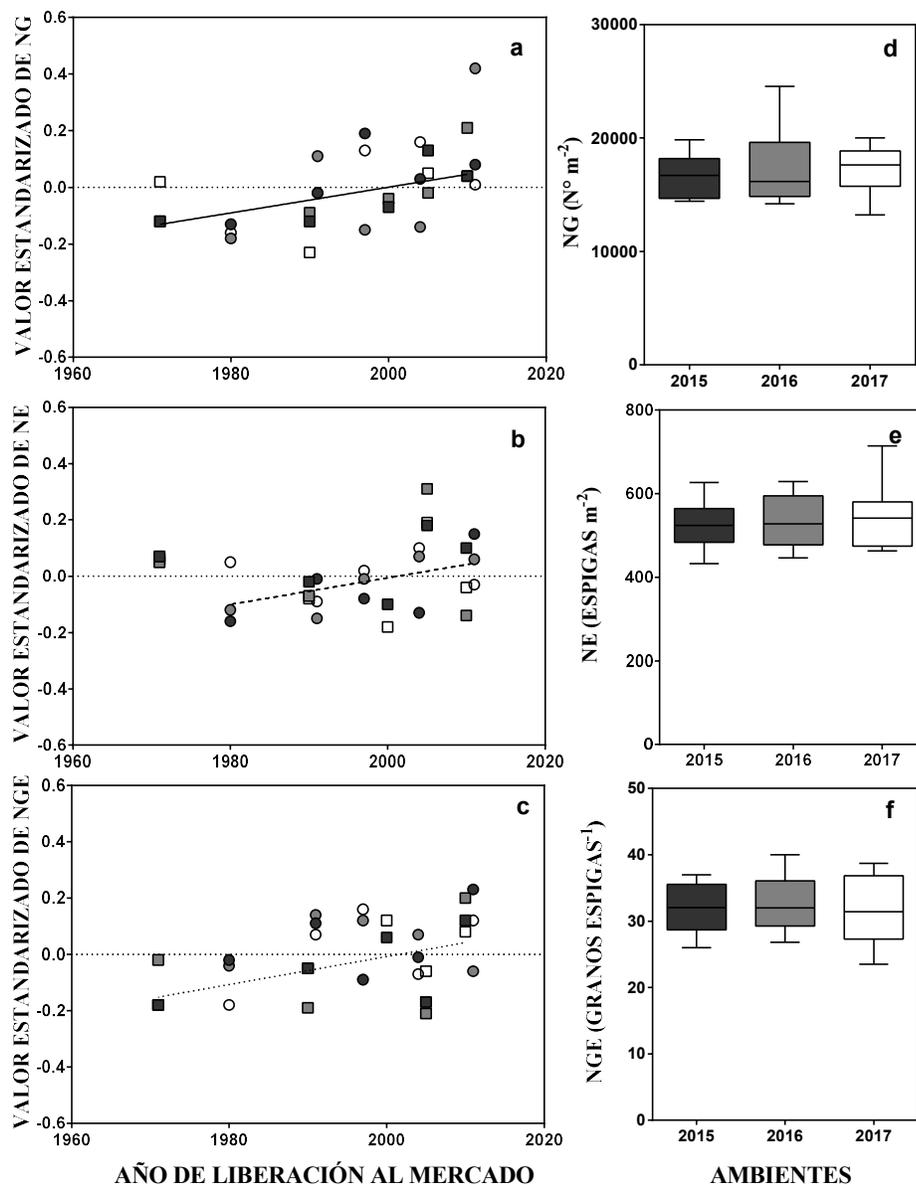


Figura 2.2. Respuesta del valor estandarizado de (a) el número de granos por m⁻² (NG), (b) el número de espigas por m⁻² (NE) y (c) el número de granos por espiga (NGE) al año de liberación de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de ambos grupos de cultivares (línea llena), CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el Cuadro 2.4. Variación de (d) NG, (e) NE y (f) NGE en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a-c” corresponden a los de los ambientes representados en “d-f”.

3.4. *Determinantes fisiológicos del número de granos*

La BT_{FLO} y el PSE en floración, estuvieron significativamente afectados por el ambiente, el ALM de los cultivares evaluados y la interacción de ambos, mientras que solamente el ambiente y su interacción con el ALM afectaron a la TCC_{ET} y ER_{ESP} ($P < 0,05$, Cuadro 2.6). Las variancias producto de los ALM fueron 2 a 10 veces mayores que las variancias explicadas por la interacción ambiente \times ALM para casi todos los rasgos excepto la TCC_{ET} , para la cual fueron similares (Cuadro 2.6). Los menores valores de BT_{FLO} y DET fueron registrados en 2016, siendo en promedio un 22 % menores a los registrados en 2015 y 2017 (Cuadro 2.6). Similarmente, el PSE en floración durante 2016 registró un valor promedio 22 y 11 % menor a lo registrado en 2015 y 2017, respectivamente (Cuadro 2.6). Al comparar entre grupos de cultivares, la DET, la BT_{FLO} y el PSE en floración fueron 36, 28 y 14 % mayores en cultivares de CL (DET= 47,6 días; BT_{FLO} = 1097 g m⁻²; PSE= 148 g m⁻²) que en los de CC (DET= 34,9 días; BT_{FLO} = 858 g m⁻²; PSE= 132 g m⁻²). Por el contrario, la TCC_{ET} fue 8% menor en los de CL (17,7 g m⁻² día⁻¹) que en los de CC (19,1 g m⁻² día⁻¹).

El análisis de regresión entre los valores estandarizados de los diferentes determinantes fisiológicos del NG y el ALM de los cultivares evaluados detectó mejoras de la BT_{FLO} solamente en los cultivares de CC (0,61 % año⁻¹, Cuadro 2.4, Figura 2.4a), las cuales estuvieron acompañadas por incrementos de la TCC_{ET} (0,81 % año⁻¹, Cuadro 2.4, Figura 2.3b) sin cambios de la DET (Cuadro 2.4, Figura 2.4c). Por el contrario, la DET se redujo producto del mejoramiento en los cultivares de CL (Figura 2.5c), aunque esta tendencia no provocó cambios en la BT_{FLO} probablemente porque fue compensada por el aumento ($P < 0,10$) en la TCC_{ET} (Cuadro 2.4). Finalmente, no se detectaron efectos significativos del mejoramiento en el PSE en floración, pero sí positivos en la ER_{ESP} cuando todos los cultivares fueron considerados, aunque este último ha sido producto de una mejora de este carácter entre los cultivares de CL (Figura 2.5b).

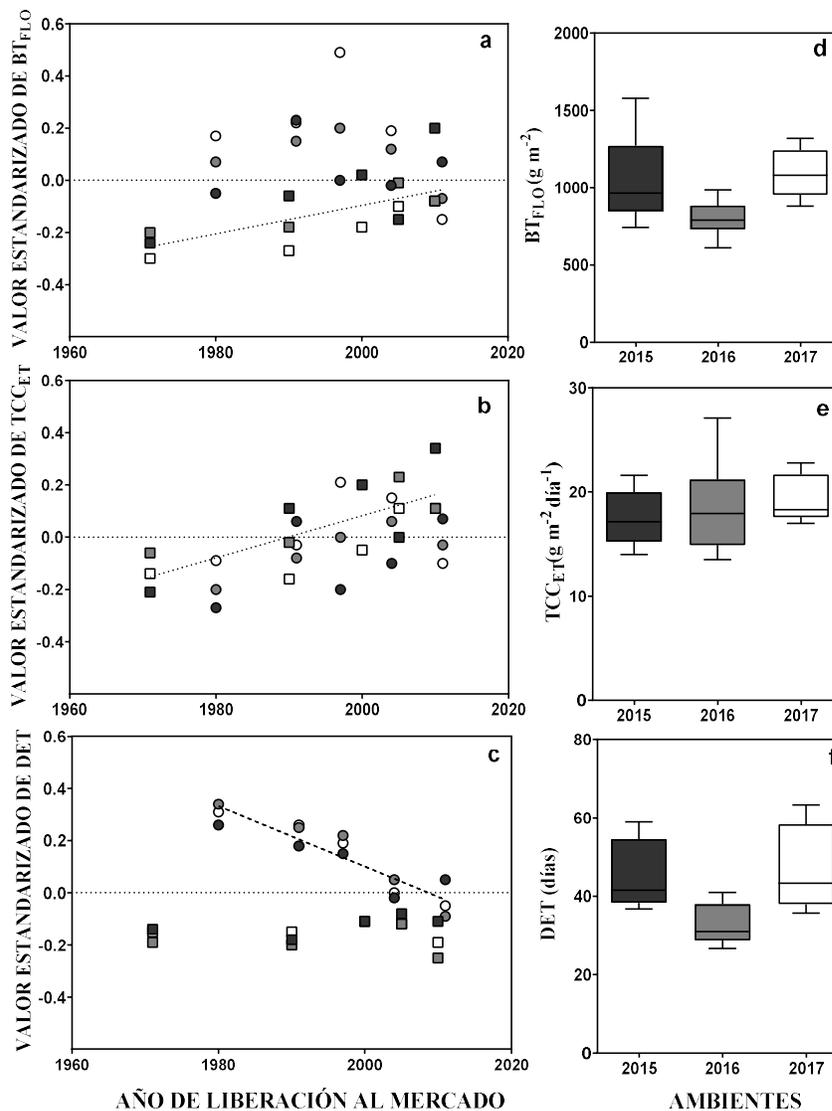


Figura 2.3. Respuesta del valor estandarizado de (a) la biomasa total en floración (BT_{FLO}), (b) la tasa de crecimiento del cultivo en el periodo de elongación del tallo (TCC_{ET}) y (c) la duración en días del periodo de elongación del tallo (DET) al año de liberación de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de los CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el cuadro 2.4. Variación de (d) BT_{FLO} , (e) TCC_{ET} y (f) DET en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a-c” corresponden a los de los ambientes representados en “d-f”.

Cuadro 2.6. Valores promedio, proporción de la suma de cuadrado total y niveles de significancia de la BT_{FLO} y los determinantes fisiológicos del NG (TCC_{ET} , PSE y ER_{ESP}) para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA.

FUENTE DE VARIACIÓN			BT_{FLO} ($g\ m^{-2}$)	DET (days)	TCC_{ET} ($g\ m^{-2}\ days^{-1}$)	PSE ($g\ m^{-2}$)	ER_{ESP} ($NG\ g^{-1}\ PSE$)										
AMBIENTE	2015		1059	45	17,8	159	109										
	2016		800	33	18,6	123	149										
	2017		1097	47	18,6	139	127										
ALM	C. LARGOS	1980	1059	44	14,9	150	119										
		1991	1178	44	18,1	172	109										
		1997	1234	43	18,6	184	102										
		2004	1091	37	19,0	113	153										
		2011	923	36	18,2	130	147										
	C. CORTOS	1971	745	35	15,9	118	122										
		1990	808	34	18,0	131	109										
		2000	844	35	19,7	144	110										
		2005	906	37	20,4	134	147										
		2010	982	34	21,6	133	161										
AMBIENTE × ALM	C. LARGOS	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	2015	2016	2017	
		1980	1239	761	1176	59	41	31	16,2	13,5	14,8	184	120	145	78	176	102
		1991	1288	986	1260	57	39	37	17,4	19,7	17,2	181	170	165	90	134	102
		1997	1579	801	1321	54	38	36	2,16	15,0	18,6	236	134	182	85	113	109
		2004	1265	782	1226	45	32	34	20,5	16,8	19,7	114	92	132	153	153	152
	2011	896	857	1015	43	34	30	16,0	19,9	18,1	164	114	111	112	171	158	
	C. CORTOS	1971	744	611	881	38	28	38	15,3	14,6	17,6	131	89	133	112	121	133
		1990	776	750	899	38	27	38	15,0	20,8	18,3	134	127	131	110	114	103
		2000	872	816	---	40	29	---	16,9	22,4	---	142	146	---	110	109	---
		2005	958	678	1082	40	30	42	19,7	18,6	22,8	159	114	129	119	176	146
2010		973	964	1010	37	29	36	19,8	25,0	20,6	144	128	126	121	224	138	
% SUMA CUADRADO	AMBIENTE	28	*** (84) ^a	40	*** (1)	33	*** (2)	18	*** (12)	18	** (18)						
	ALM	38	*** (238)	52	*** (4)	44	*** (6)	41	*** (40)	32	** (68)						
	AMBIENTE × ALM	18	*** (429)	5	*** (6)	4	ns	20	*** (63)	4	ns						

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con $P \leq 0,05$. BT_{FLO} : biomasa total en floración, DET: duración del periodo de elongación del tallo, ER_{ESP} : eficiencia reproductiva de la espiga, PSE: peso seco de las espigas, TCC_{ET} : tasa de crecimiento del cultivo en el periodo de elongación del tallo.

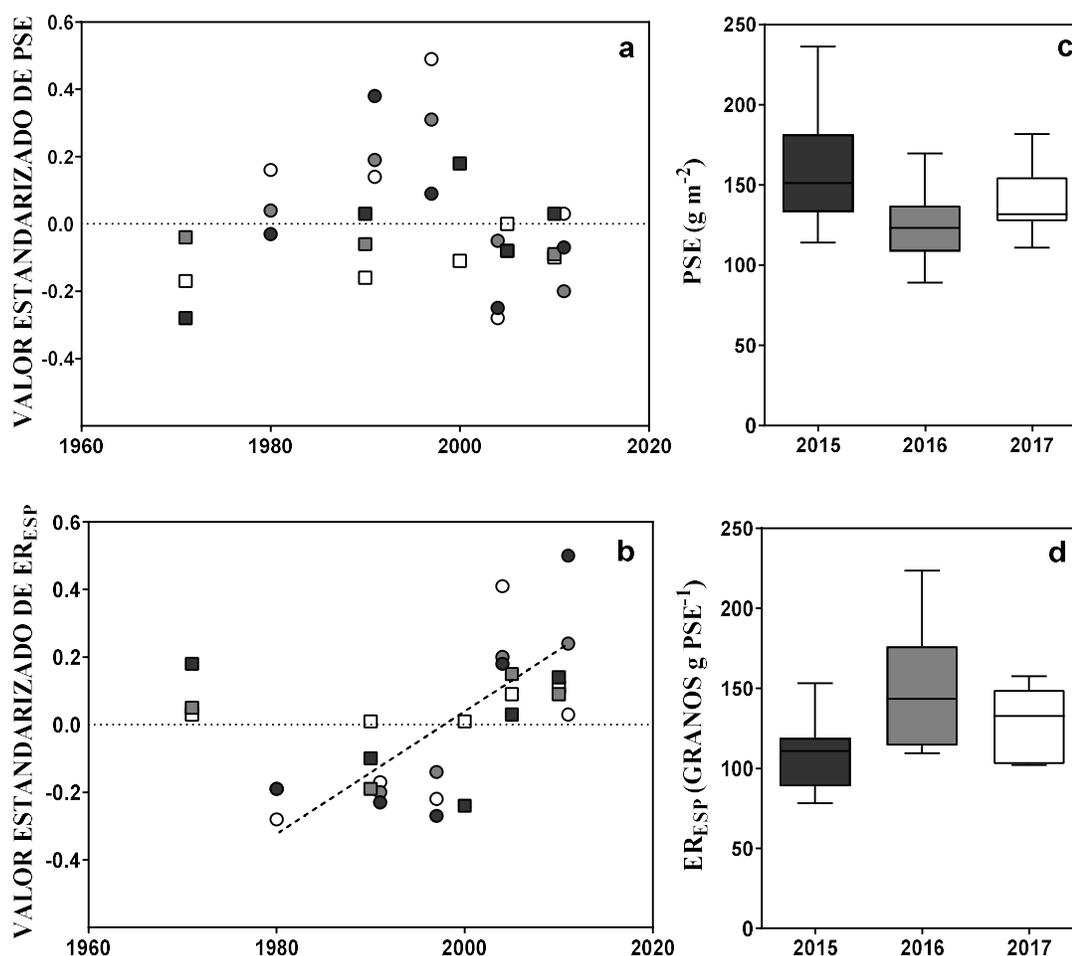


Figura 2.4. Respuesta del valor estandarizado de (a) el peso seco de las espigas (PSE) en floración y (b) la eficiencia reproductiva de las espigas (ER_{ESP}) al año de liberación de los cultivares de trigo. Los símbolos redondos corresponden a los cultivares de ciclo largo (CL) y los cuadrados a los de ciclo corto (CC). Las líneas representan los efectos significativos de la mejora genética de los CL (línea cortada) y CC (línea punteada) sólo cuando resultó significativa ($P \leq 0,05$). Los valores de las pendientes de cada ajuste lineal están descritos en el Cuadro 2.4. Variación de (c) PSE y (d) ER_{ESP} en los tres ambientes evaluados. Los límites de las cajas representan el 25 % (inferior) y 75% (superior) de la distribución, la línea horizontal interna corresponde a la mediana y las barras verticales se extienden entre los percentiles 5% (inferior) y 95% (superior). Los colores de los símbolos en “a y b” corresponden a los de los ambientes representados en “c y d”.

2.4. Discusión

El presente capítulo permitió cuantificar el efecto del mejoramiento genético sobre el RG potencial y rasgos secundarios asociados en cultivares argentinos en los últimos 40 años (1971-2011). Este trabajo resulta una fuente valiosa para explicar lo ocurrido en trigo en Argentina ya que considera los cultivares de CC, los cuales no han sido incluidos en los estudios de progreso genético previos pese a representar un 30-36% del área sembrada (www.bolsadecereales.com/retaa-informes-anuales) y un 49 % de los cultivares liberados al mercado durante el periodo 1970-2011 ([gestión.inase.gob.ar](http://gestion.inase.gob.ar)).

El progreso genético del RG potencial registrado en este capítulo (0,74% ó $4,20 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) resultó ser levemente mayor a las tasas reportadas a nivel mundial (0,60% año^{-1}); sin embargo, el mismo resulta insuficiente para satisfacer la demanda esperada de producción de trigo (Fischer y Edmeades, 2010; Ray et al., 2013). En términos absolutos el valor de progreso genético aquí estimado para el conjunto de cultivares se encuentra levemente por encima del valor esperado para el RG potencial explorado (Figura 2.5). Sin embargo, dicho aumento difirió según el grupo de cultivares a considerar. En el caso de los cultivares de CL, el aumento de 1,26% o $7,14 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ registrado entre los cultivares de CL resultó ser similar al reportado en Reino Unido (1,20% año^{-1} , Shearman et al., 2005) pero mayor al registrado en China (0,60-0,82% año^{-1} ; Tian et al., 2011; Zheng et al., 2011; Xiao et al., 2012; Yao et al., 2019), EEUU (0,86% año^{-1} ; Graybosch y Peterson, 2010), Europa (0-0,60% año^{-1} ; Acreche et al., 2008; Brisson et al., 2010; Lichthardt et al., 2020) y Brasil (0-0,92% año^{-1} ; Beche et al., 2014). En Argentina, un trabajo previo (Lo Valvo et al., 2018) registró un incremento de 1,17% año^{-1} (o $5,10 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) con cultivares liberados entre 1940 a 2000, pero sólo 0,18% año^{-1} ($1,40 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) con cultivares liberados entre 2000 a 2011, lo cual contrasta con las estimaciones realizadas en el presente capítulo. Es de destacar que en el trabajo de Lo Valvo et al. (2018) se utilizaron 5 cultivares diferentes para representar la última década (BioINTA 3005 -2009- ACA 906 y Klein Gladiador -2010 y Baguette 601 y Buck Sy 110-2011). Si sólo se consideraran los cultivares de mayor rendimiento en el análisis, no se detectaría una estabilización entre 2000 y 2011. Así, como se pudo estimar en esta tesis, el progreso genético de los cultivares de CL se encuentran por encima del ajuste global (Figura 2.5), tal como lo registrado en estudios previos para el Reino Unido (Shearman et al., 2005) y Argentina (Lo Valvo et al., 2018), mientras que en el caso de los cultivares de CC el progreso genético alcanzando (0,42% año^{-1} ó $2,44 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) fue menor que el observado para los de CL. Este valor concuerda (Figura 2.5) con aquellos observados para cultivares primaverales y de ciclo similar en Australia (Sadras y Lawson, 2011) y CIMMYT-Méjico (Aisawi et al., 2015).

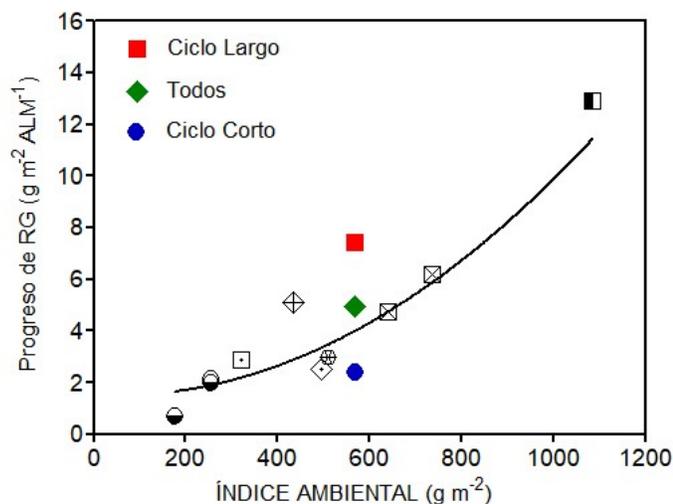


Figura 2.5. Comparación de los valores de progreso genético registrados en este capítulo (en rojo, verde y azul) respecto al progreso genético esperado en función del índice ambiental (línea negra) según estimación base a información obtenida de la literatura (línea negra). Los datos utilizados para el ajuste global entre el progreso de RG y el índice ambiental fueron obtenidos de Graybosch y Peterson (2010); Shearman et al. (2005); Xiao et al. (2012); Yao et al. (2019); Beche et al., (2014); Lo Valvo et al. (2018); Aisawi et al. (2015); Siddique et al. (1989); Sadras y Lawson, (2011).

El progreso del RG potencial entre los cultivares se explicó principalmente por una mejora de $0,42\% \text{ año}^{-1}$ del IC. El máximo IC registrado en el presente capítulo (0,46) se encuentra por debajo del máximo reportado (0,55) para trigos de élite a nivel mundial (Reynolds et al., 2017; Duan et al., 2018; Rose y Kage, 2019). Esto indicaría que el IC sigue siendo un rasgo secundario promisorio para aumentar el RG potencial en Argentina (González et al., 2011), aunque en el caso del presente estudio ese aumento del IC fue impulsado casi exclusivamente por los cultivares de CL ($0,99\% \text{ año}^{-1}$) sin una tendencia clara entre los cultivares de CC. Por el contrario, los cultivares de CC mostraron una mejora de la BT_{MF} indicando una cierta limitación de esta última sobre el RG debido a una menor duración del ciclo. La mejora del IC producto de la mejora reciente en cultivares de CL concuerda con reportes previos de Argentina (Lo Valvo et al., 2018), y de las provincias de Henan y Hebei en China (Zheng et al., 2011; Tian et al., 2011; Yao et al., 2019). Por otro lado, el cultivar Marcos Juárez INTA fue el primer cultivar semi-enano introducido en Argentina y representó un hito en la mejora por partición de biomasa a granos entre los cultivares de CC, ya que no se produjeron mejoras del IC luego de su introducción en este grupo. La mejora de la BT_{MF} registrada entre los cultivares de CC en Argentina no tiene precedentes, pero concuerda con los trabajos previos del Reino Unido, Australia, algunas regiones de China y Méjico (Shearman et al., 2005; Sadras y Lawson, 2011; Wu et al., 2014; Aisawi et al., 2015). El incremento de la BT_{MF} puede atribuirse a

mejoras en BT_{FLO} ($0,61\% \text{ año}^{-1}$), asociadas con la mejora de TCC_{ET} , en concordancia a lo reportado por Sadras y Lawson (2011).

El incremento del NG, como el registrado en el presente capítulo, ha contribuido a la mejora del RG en la provincia de Shandong de China, en Brasil (Xiao et al., 2012; Beche et al., 2018) y también en Argentina (Lo Valvo et al., 2018). Dicho aumento no ha generado reducción del PG, lo cual sugiere que los materiales modernos aún no se encuentran limitados por fuente durante el llenado de granos (González et al. 2014), siendo factible su incremento en el futuro para lograr mejoras del RG. El aumento del NG fue explicado por una mejora del NGE entre los cultivares de CC, tal lo observado en otras regiones del mundo (Siddique et al., 1989a; Sayre et al., 1997), y por aumento del NE entre los de CL, contrastando con lo publicado previamente en trigos de ese ciclo en Argentina (Slafer y Andrade, 1993; Lo Valvo et al., 2018). Si bien González et al. (2011) mostraron una asociación entre el RG potencial y el NE entre cultivares de CL, solamente un trabajo ha reportado un efecto positivo del mejoramiento sobre este rasgo (Shearman et al., 2005). Según lo reportado por Sadras y Lawson (2011), los efectos positivos del mejoramiento del NE indicarían una mejora en la tolerancia al aumento de la densidad debido a una reducción registrada en la respuesta a la competencia en los cultivares modernos en Australia. El aumento de dicha tolerancia también se ha reportado como principal atributo responsable de los aumentos de RG en cebada (*Hordeum vulgare L.*) en diferentes regiones del mundo (Wych y Rasmusson, 1983; Martintello et al., 1987; Abeledo et al., 2003).

Entre los determinantes fisiológicos del NG, no se detectaron efectos significativos del mejoramiento para el PSE en floración, pero sí para la ER_{ESP} , particularmente en los cultivares de CL, en coincidencia con lo reportado por Lo Valvo et al. (2018) en cultivares de Argentina. Según lo observado en el presente capítulo, la mejora de la ER_{ESP} entre los cultivares de CL estaría asociada a aumentos del NE ya que las espigas de macollo presentan mayor ER_{ESP} que las de vástago principal (Terrile et al., 2017). Estudios previos han resaltado la importancia de la ER_{ESP} en contraposición a PSE en floración en la determinación del RG potencial en cultivares de trigo modernos (González et al., 2011; Pretini et al., 2020). Curiosamente, el efecto negativo del mejoramiento sobre la DET, particularmente para los cultivares de CL, fue contrarrestado por un incremento de la TCC_{ET} en contraposición a lo registrado en Brasil (Beche et al., 2018) y lo sugerido previamente para incrementar el RG potencial (Slafer et al., 2001; González et al., 2003, 2011).

2.5. Conclusiones

El mejoramiento reciente en Argentina ha mejorado el RG a una tasa de 0,74 % año⁻¹. Ese incremento estuvo asociado un incremento del IC en los cultivares de CL y a un incremento de la producción de BT_{MF} en los de CC. Debido a que el máximo IC registrado entre los cultivares modernos es menor al máximo reportado a nivel mundial, el mismo resultaría un rasgo posible de ser incrementado en los cultivares de CL. Sin embargo, los esfuerzos del mejoramiento deberán asegurar una alta producción de BT_{FLO} en los cultivares de CC, ya que parecería ser un rasgo limitante del RG entre ellos. El incremento del NG estuvo asociado a mejoras del NGE y la ER_{ESP} lo que sugiere que estos rasgos podrían ser mejorados, mientras que no se observaron respuestas del PSE en floración.

**PROGRESO GENÉTICO EN MAÍZ: ANÁLISIS DEL RENDIMIENTO EN
GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS BAJO CONDICIONES
POTENCIALES³**

³ El contenido de este capítulo fue publicado en Curin, F., D'Andrea, K.E., Luque, S.F., Cirilo, A.G., Otegui, M.E. 2021. Mejoramiento de maíz en Argentina: efecto sobre el progreso genético del rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos. *Agronomía y Ambiente. Revista. Facultad de Agronomía UBA*, 41 (2) 71-82

3.1. Introducción

La ganancia global de RG del maíz a nivel mundial ha sido de aproximadamente de 1,77 % año⁻¹ desde 1960 hasta la actualidad (Otegui et al., 2021a) ubicándose por debajo de lo necesario para cubrir la demanda esperada hacia 2050 (Ray et al., 2013). En Argentina, los estudios de progreso genético estimaron mejoras de 1,30 % año⁻¹ al comparar híbridos liberados al mercado entre 1965 y 1993 (Luque et al., 2006), para declinar a 0,83 % año⁻¹ al extender el periodo de evaluación desde 1965 y 2012 (Di Matteo et al., 2016; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018). Una parte importante de la mejora del RG fue resultado de una explotación creciente de la heterosis (*i.e.*, pasar de poblaciones a híbridos dobles y luego a híbridos simples) la cual se puede evidenciar en una reducción de la tasa de ganancia porcentual registrada en los trabajos recientes que incluyeron una mayor proporción de híbridos simples (Di Matteo et al., 2016; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018) respecto a los previos (Luque et al., 2006).

Entre los rasgos secundarios que permitieron la mejora de RG por parte del mejoramiento genético, se identifica a la mejora del NG como la principal responsable de la misma (Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018), aunque destacando también que dicho incremento fue posible gracias a una mejora sostenida de la fuente de asimilados en postfloración (es decir, mayor crecimiento durante el periodo después de floración, Tollenaar, 1991, Luque et al., 2006). Esta última evitó una caída compensatoria del PG (Luque et al., 2006), generando así aumentos en la producción de BT_{MF} (Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016). Dichos aumentos en el NG estuvieron explicados por mejoras en el PSE sin cambio en la ER_{ESP} (Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018). Los incrementos del PSE estarían principalmente asociados a aumentos en la TCC_{PC} (Luque et al., 2006; Cagnola et al., 2021).

Todos los trabajos orientados a estimar el progreso genético incluyeron híbridos con distinto nivel de heterosis (Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018), por lo que se desconoce el efecto del mejoramiento genético correspondiente exclusivamente a híbridos simples, cuya adopción cobró importancia a partir de la década de 1990. El objetivo del presente capítulo fue analizar el progreso genético alcanzado para el RG de maíz bajo condiciones potenciales. Para ello se consideraron tanto híbridos con diferente nivel de heterosis (*i.e.*, dobles, de tres vías y simples) como también sólo híbridos simples representativos del mercado argentino desde la década de 1960. Fue también un objetivo de este capítulo identificar el progreso genético para los determinantes fisiológicos (*i.e.*, BT_{MF} e IC) y componentes numéricos del RG (*i.e.*, NG y PG) como así también los determinantes fisiológicos del NG en los grupos genotípicos de diferente nivel de heterosis. Para dar cumplimiento a este objetivo se utilizaron datos correspondientes a experimentos desarrollados en esta tesis como también de experimentos previos conducidos en el mismo sitio experimental.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Condiciones experimentales y material vegetal utilizado

Los experimentos fueron conducidos en el campo experimental de la EEA Pergamino de INTA (33°56' S, 60°34' O) durante las campañas 1996-1997 (Exp. 1), 1997-1998 (Exp. 2) (Luque et al., 2006), 2001–2002 (Exp. 3), 2002-2003 (Exp. 4) D'Andrea et al., 2008)⁴, 2014–2015 (Exp.5) y 2016-2017 (Exp 6). Las siembras tuvieron lugar durante el mes de octubre, excepto en Exp.2 (24 de septiembre) y Exp. 3 (5 de noviembre). El suelo fue siempre un Argiudol típico. El diseño experimental fue siempre en parcelas divididas, con la densidad de plantas en la parcela principal y los híbridos en la subparcela. Se utilizaron diferentes densidades, pero en este análisis sólo se consideró la de 9 plantas m⁻², que fue común a todos los experimentos y maximizó los rendimientos tanto en híbridos antiguos como modernos. Las parcelas tuvieron siempre 5 surcos distanciados a 0,70 m y una longitud mínima de 7 m. Todos los experimentos tuvieron tres repeticiones, fueron regados y fertilizados para evitar restricciones hídrico-nutricionales, y recibieron los controles químicos y mecánicos necesarios para evitar la incidencia de agentes bióticos.

En total se evaluaron 14 híbridos de maíz a lo largo de los 6 experimentos, incluyendo híbridos dobles, de tres vías y simples pudiendo ser de endosperma duro o *flint*, semidentado o dentado (Cuadro 3.1).

3.2.2. Mediciones realizadas

En madurez fisiológica (R6; capa negra visible en los granos del centro de la espiga), en todas las parcelas experimentales se muestrearon 9 plantas representativas de los 2 surcos centrales para la determinación del RG, NG, PG, BT_{MF} e IC luego de secar el material en estufa a 65°C durante al menos 72 horas. Durante el ciclo del cultivo, adicionalmente, se realizaron estimaciones de biomasa acumulada alrededor de floración mediante muestreos destructivos en los Exp. 1 y 2 (7 días previos y 21 días posteriores a floración) y el uso de modelos alométricos no destructivos basados en la relación entre la biomasa de la planta y variables morfométricas (Vega et. al., 2000; Borrás y Otegui, 2001) en el resto de los experimentos (30 días aproximadamente centrados en floración). Esto permitió calcular la TCC_{PC} y el PSE a los 15 días (Exp 3 a 6) y 21 días (Exp 1 y 2) posteriores a floración y la E_{RESP} calculado como el cociente entre el NG y el PSE. Finalmente, la producción de biomasa total postfloración (BT_{POSTFLO}) fue calculada como la diferencia de la BT_{MF} y la biomasa total a los 15 o 21 días posterior a floración.

⁴ Los registros de los Exp 1, Exp. 2 (Luque et al., 2006) y los Exp. 3 y 4 (D'Andrea et al., 2008) fueron derivados de publicaciones previas.

Cuadro 3.1. Descripción de los híbridos utilizados y su participación en los diferentes ambientes.

HÍBRIDO	CRUZA	ALM	TIPO ENDOSPERMA	AMBIENTES						
				1997-96	1997-98	2001-02	2002-03	2014-15	2016-17	
F880	DOBLE	1965	DURO	x	x					
M400	DOBLE	1978	DURO	x	x					
DK 2F10	SIMPLE	1980	DURO			x	x	x		
AX 252	SIMPLE	1981	SEMI-DENTADO			x	x			
DK 3F24	TRES VÍAS	1984	SEMI-DENTADO			x	x			
MAIZAL	SIMPLE	1985	SEMI-DENTADO	x	x					
DK 4F37	DOBLE	1988	SEMI-DENTADO	x	x					
AX 258	TRES VÍAS	1990	SEMI-DENTADO			x	x			
DK 752	SIMPLE	1993	SEMI-DENTADO	x	x	x	x	x		
DK 664	SIMPLE	1993	SEMI-DENTADO							x
C 280	SIMPLE	1995	DURO	x	x					
AX889	SIMPLE	2001	DENTADO			x	x			
AW 190	SIMPLE	2002	DENTADO					x		x
DK 7210	SIMPLE	2012	DENTADO					x		x

Los modelos alométricos se basaron en el volumen de tallo en V14 y R2, y en el diámetro máximo de la espiga apical en R2. Las variables morfométricas que permitieron calcular el volumen del tallo fueron la altura de la planta desde el nivel del suelo hasta la lígula visible más alta, y el diámetro del tallo en la base de la planta (promedio del valor máximo y mínimo). Para la construcción de los modelos alométricos se cosecharon plantas extras de cada uno de los híbridos, a las cuales se les determinó la biomasa vegetativa y de las espigas además de las mediciones morfométricas mencionadas. Todos los modelos fueron significativos ($P < 0,001$), con valores de R^2 entre 0,89 y 0,95 para las estimaciones de biomasa vegetativa, y entre 0,69 y 0,98 para las estimaciones biomasa de espiga (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2. Modelos alométricos utilizados para estimar la producción de biomasa vegetativa y biomasa de espigas en los experimentos 3, 4, 5 y 6.

AMBIENTES	HÍBRIDOS	BIOMASA VEGETATIVA		BIOMASA DE ESPIGA	
		ECUACIÓN	R ²	ECUACIÓN	R ²
2001-02 2002-03	AX 252	$y = -0,000011x^2 + 0,148x$	0,92	$1,43e^{0,64x}$	0,93
	AX 258	$y = -0,000023x^2 + 0,167x$	0,89	$1,50e^{0,67x}$	0,81
	AX 889	$y = -0,000022x^2 + 0,145x$	0,91	$1,51e^{0,62x}$	0,69
	DK 2F10	$y = -0,000043x^2 + 0,166x$	0,92	$1,61e^{0,62x}$	0,79
	DK 3F24	$y = -0,000031x^2 + 0,160x$	0,94	$0,77e^{0,82x}$	0,80
	DK 752	$y = -0,000042x^2 + 0,173x$	0,95	$1,43e^{0,64x}$	0,74
2014-15 2016-17	DK 2F10	$y = -0,000068x^2 + 0,198x$	0,92	$0,22e^{1,15x}$	0,98
	DK 752	$y = -0,000075x^2 + 0,205x$	0,95	$0,21e^{1,15x}$	0,97
	DK 664	$y = -0,000075x^2 + 0,205x$	0,95	$0,36e^{1,08x}$	0,97
	AW 190	$y = 0,000045x^2 + 0,185x$	0,93	$0,26e^{1,12x}$	0,88
	DK 7210	$y = 0,000078x^2 + 0,202x$	0,95	$0,29e^{1,08x}$	0,85

3.2.4. Análisis de los datos

Los valores de cada híbrido para cada rasgo evaluado fueron estandarizados en forma relativa al valor correspondiente a un híbrido de referencia (HR) tal como se describe en la ecuación 3.1. Dicha estandarización permitió combinar todos los ambientes y establecer un único análisis de progreso genético. Para tal fin se tomó a los híbridos liberados en 1993, como en Di Matteo et al. (2016). En el presente capítulo, los híbridos elegidos fueron el DK752 (en todos los experimentos excepto en 2016-2017) y el DK 664 (2016-2017).

$$\text{Valor estandarizado} = (\text{Media del híbrido} - \text{Media del HR}) / \text{Media del HR} \quad (3.1)$$

El progreso genético de cada rasgo se evaluó mediante análisis de regresión de los valores estandarizados (Ecuación 3.1) respecto al ALM y se expresó en forma porcentual (% año⁻¹). Para esto último, los valores (cada punto corresponde a la combinación de

híbrido × ambiente evaluado) se agruparon en (i) todos los híbridos, independientemente del nivel de heterosis (n= 31) y (ii) sólo los híbridos simples (n= 21).

3.3. Resultados

3.3.1. Caracterización Climática

Los experimentos fueron evaluados en campañas con diferente influencia de las fases El Niño Oscilación del Sur (ENOS), siendo tres de ellas clasificadas como *El Niño* (1997-98, 2002-03, 2014-15), una como *La Niña débil* (Exp 6), y dos de ellas como neutras (1996-97 y 2001-02) (<https://ggweather.com/enso/oni.htm>). En general, las campañas que corresponden al evento de tipo el *El Niño* generan lluvias por arriba de lo normal (Bert et al., 2006), lo cual quedó en evidencia con un 14% más de lluvia (en promedio) que el valor histórico durante las campañas influenciadas por la fase del ENOS mencionada. Dichos eventos de precipitaciones estuvieron concentrados durante la etapa vegetativa de las campañas 1997-98 y 2014-15 y durante todo el ciclo durante en la campaña 2002-03.

Los registros de radiación solar fotosintéticamente activa incidente (RFA_I), en general, fueron similares para todos los ambientes evaluados durante la etapa vegetativa y el periodo crítico (definido 15 días alrededor de floración), aunque levemente menores durante las campañas 1997-98 y 2014-15. Mientras que, durante el llenado de granos, los menores valores de RFA_I se registraron durante las campañas 2001-02, 2002-03 y 2016-17 asociados a un incremento en las lluvias en dicho periodo. Mientras que con respecto a las temperaturas medias (T_{MED}) durante la etapa vegetativa correspondieron a la campaña 1997-98, aunque luego experimentó las mayores T_{MED} durante el periodo crítico junto con la campaña 2016-17. Finalmente, el mayor cociente fototermal en el periodo crítico de determinación del RG se alcanzó durante las campañas 2001-02, aunque estuvo acompañado de una mayor frecuencia de días con temperaturas máximas de 35 °C que el resto de las campañas.

3.3.2 Variación en la fenología de los cultivares: longitud del ciclo y duración de las etapas prefloración y postfloración

Las duraciones de las diferentes etapas del HR registraron variaciones de entre el 8 y el 10 % y medias de 62 y 75 días en las etapas postfloración y prefloración, respectivamente, a través de las campañas de evaluación (Cuadro 3.4). Las menores duraciones de ambas etapas del HR se registraron durante la campaña 2001-02, mientras que las mayores correspondieron a la campaña 1997-98. Al analizar los efectos del mejoramiento sobre las duraciones de las diferentes etapas (*i.e.*, regresión entre los valores estandarizados al HR y el ALM de cada uno de los híbridos analizados) no se registraron efectos significativos del mejoramiento en la longitud total del ciclo ni de las subetapas mencionadas.

Cuadro 3.3. Caracterización climática de los diferentes ambientes. Valores promedios de radiación fotosintéticamente activa incidente diario (RFA_i), temperatura media diaria (T_{MED}), cociente fototermal (Q), número de días con temperaturas máximas por encima de 35°C y lluvias acumuladas en el periodo vegetativo (Veg-desde siembra a 15 días previos a R1), crítico para la determinación del número de granos (PC- ca. 30 días centrados en R1) y el llenado de granos (LL- desde 15 días posteriores a R1 a madurez fisiológica) de los 6 ambientes evaluados

Ambientes	RFA_i ($\text{MJ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$)			Temperatura media ($^\circ\text{C}$)			Cociente fototermal (Q)			Días con T_{MAX} mayores a 35°C			Precipitaciones (mm)			
	Veg	PC	LL	Veg	PC	LL	Veg	PC	LL	Veg	PC	LL	Veg	PC	LL	Total
1996-97	9,9	10,9	11,1	19,8	24,1	23,1	---	0,95	1,00	1	1	0	137	113	208	458
1997-98	8,8	9,7	9,8	17,8	21,3	21,4	---	0,95	0,96	0	0	1	407	152	206	765
2001-02	11,3	11,2	7,9	21,0	22,9	22,0	---	1,02	0,75	2	2	2	159	146	312	617
2002-03	10,6	11,0	9,2	20,9	22,4	22,7	---	0,95	0,84	2	0	3	271	168	288	726
2014-15	9,6	9,9	10,1	20,3	21,7	20,7	---	0,95	1,01	1	0	0	402	306	174	882
2016-17	10,6	10,8	8,4	21,1	23,8	21,6	---	0,95	0,81	1	0	0	377	159	186	722
Media	10,1	10,6	9,4	20,1	22,7	21,9	---	0,97	0,89	1,2	0,5	1	292	174	229	695

3.3.2. Rendimiento en grano y sus determinantes fisiológicos

Los valores de RG del HR registraron una variación del 9,8 % y un valor medio de 1215 g m⁻² a través de todos los ambientes evaluados (Cuadro 3.4). El valor mínimo correspondió a 2014-15 (1099 g m⁻²), mientras que el máximo se obtuvo en 1997-98 (1393 g m⁻²). De los determinantes fisiológicos del RG, el IC registró menor variación entre ambientes que la BT_{MF} (5,3 % y 13,6 %, respectivamente). El valor máximo de IC correspondió a 2014-15 (0,54), mientras que el valor mínimo no estuvo asociado a un único ambiente (Cuadro 3.4). En el caso de la BT_{MF}, el valor mínimo se registró en 2014-15 (2035 g m⁻²), mientras que el máximo tuvo lugar en 1997-98 (2925 g m⁻², Cuadro 3.4). Finalmente, en relación a la BT_{POSTFLO}, el HR registró una variación del 25 % y un valor medio de 842 g m⁻² a través de todos los ambientes evaluados (Cuadro 3.4).

El análisis de regresión entre los valores estandarizados de RG y ALM de cada uno de los híbridos evaluados registró un incremento significativo de 1,11 % año⁻¹ cuando se consideró a todos los híbridos en el análisis, mientras que ese valor se redujo a 0,84 % año⁻¹ cuando solamente se consideró a los híbridos simples (Figura 3.1). Estos incrementos del RG estuvieron acompañados con mejoras de la BT_{MF} y el IC. Para la BT_{MF} fueron constantes y positivas durante todo el periodo evaluado, con valores de 0,60 y 0,42 % año⁻¹ para cada grupo de híbridos, respectivamente (Figura 3.1). La mejora del IC, en cambio, solamente tuvo lugar hasta 1993, año a partir del cual permaneció constante (Figura 3.1). Finalmente, se detectó una mejora significativa de la BT_{POSTFLO}, con valores de 0,93 y 0,81 % año⁻¹, respectivamente (Figura 3.1).

Cuadro 3.4. Valores medios del RG, sus determinantes fisiológicos (BT_{MF} e IC) y la $BT_{POSTFLO}$ de los híbridos evaluados en los 6 ambientes seleccionados para realizar el análisis de progreso genético.

AMB	HÍBRIDOS	ALM	RG (g m ⁻²)	IC	BT_{MF} (g m ⁻²)	$BT_{POSTFLO}^a$ (g m ⁻²)	DURACIÓN EN DÍAS		
							S-R1	R1-R6	S-R6
1996-97	F880	1965	760	0.37	2049	505	80	62	142
	M400	1978	757	0.40	1876	398	84	60	144
	Maizal	1985	949	0.43	2196	446	81	64	145
	DK4F37	1988	983	0.46	2159	489	83	63	146
	DK752	1993	1103	0.48	2295	538	81	65	146
	C280	1995	1066	0.45	2364	499	81	64	145
1997-98	F880	1965	720	0.33	2191	559	87	64	151
	M400	1978	994	0.39	2538	1005	87	66	153
	Maizal	1985	1081	0.39	2746	1072	88	65	153
	DK4F37	1988	1122	0.45	2516	754	89	67	156
	DK752	1993	1393	0.48	2925	969	86	69	155
	C280	1995	1224	0.44	2771	1035	87	71	158
2001-02	DK2F10	1980	1282	0.46	2752	1142	72	55	127
	AX252	1981	1166	0.39	2956	1055	70	61	131
	DK3F24	1984	1257	0.45	2778	1081	71	54	125
	AX258	1990	1270	0.45	2795	982	71	60	131
	DK752	1993	1270	0.50	2550	951	67	60	127
	AX889	2001	1473	0.48	3037	1121	71	61	132
2002-03	DK2F10	1980	1060	0.45	2364	867	69	63	132
	AX252	1981	1003	0.40	2518	1152	71	59	130
	DK3F24	1984	1252	0.47	2672	1202	66	59	125
	AX258	1990	1097	0.44	2492	1039	69	63	132
	DK752	1993	1282	0.48	2686	1120	71	61	132
	AX889	2001	1255	0.46	2708	1113	73	59	132
2014-15	DK2F10	1980	1068	0.51	2097	912	76	62	138
	DK752	1993	1099	0.54	2035	769	72	68	140
	AW190	2002	1234	0.55	2260	927	75	66	141
	DK7210	2012	1344	0.54	2487	1062	74	64	138
2016-17	DK664	1993	1143	0.52	2193	706	71	56	127
	AW190	2002	1172	0.53	2204	774	75	58	133
	DK7210	2012	1286	0.54	2384	985	74	59	133
MEDIA ^b		Y_{HR}	1215	0.50	2448	842	75	62	137
CV			9.8%	5.3%	13.6%	25%	10%	8%	8%

^a Valor promedio y coeficiente de variación a través de todos los ambientes evaluados del híbrido de referencia (HR). BT_{MF} : biomasa total a madurez fisiológica, $BT_{POSTFLO}$: biomasa total postfloración, IC: índice de cosecha, RG: rendimiento en grano

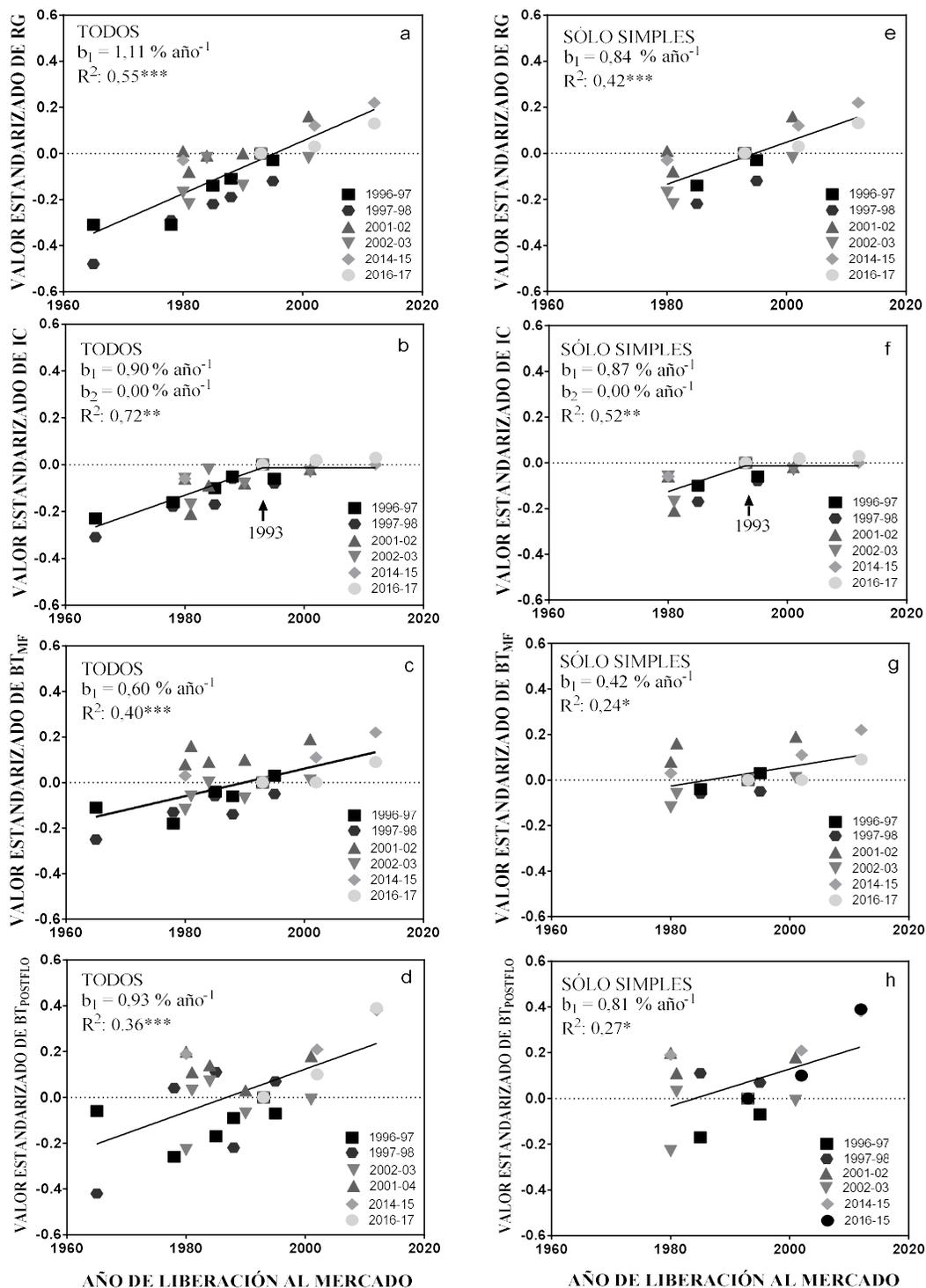


Figura 3.1. Respuesta del valor estandarizado de (a y e) el rendimiento en grano (RG), (b y f) el índice de cosecha (IC), (c y g) la biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}) y (d y h) la biomasa total postfloración ($BT_{POSTFLO}$) al año de liberación al mercado de los híbridos evaluados considerando todos los híbridos (a-d) o solamente los simples (e-h). Significancia al $^{\dagger}P < 0,10$, $^*P < 0,05$, $^{**}P < 0,01$, $^{***}P < 0,001$, ns: no significativo.

3.3.2. Componentes numéricos del rendimiento en grano

De los componentes numéricos del RG, el PG del HR registró menor variación a través de los ambientes evaluados (9 %) que el NG (15,5 %). El valor mínimo de PG se registró durante 2001-02 (220 mg) y el máximo durante 2016-17 (274 mg), mientras que para el NG, el valor mínimo se registró en 2014-15 (4123) y el máximo en 2001-02 (5782, Cuadro 3.5).

El análisis de regresión entre los valores estandarizados del NG y PG y el ALM de cada uno de los híbridos evaluados detectó un efecto positivo y significativo del NG, de 1,12 y 1,23 % año⁻¹ cuando se consideraron a todos o solamente los híbridos simples en el análisis, respectivamente (Figura 3.2). Mientras que en el caso del PG, no se registraron efectos significativos del PG producto de la mejora genética en ambos análisis (Figura 3.2).

3.3.3. Determinantes fisiológicos del número de granos

De los determinantes fisiológicos del NG, la TCC_{PC} fue la que menor variación registró en el HR a través de los diferentes ambientes evaluados, con valores de 7,6, 40,3 y 48,5 % para la TCC_{PC}, PSE y ER_{ESP} respectivamente. Los valores mínimos y máximos de ER_{ESP} y PSE fueron registrados en los dos primeros ambientes (1996-97 y 1997-98, Cuadro 3.5) probablemente debido a que las determinaciones del PSE y consiguiente ER_{ESP} se realizaron 21 días después de floración a diferencia de los otros ambientes que se realizaron 15 días posteriores a floración. Dichas diferencias no impidieron el análisis de progreso genético ya que se realizaron las estandarizaciones correspondientes de los datos tal como fue indicado en la ecuación 3.1.

Los análisis de regresión de los valores estandarizados de la TCC_{PC}, el PSE y la ER_{ESP} y en relación al año de liberación de cada uno de los híbridos evaluados detectó un efecto positivo y significativo en la TCC_{PC} y el PSE de 0,73 y 0,68 % año⁻¹ cuando todos los híbridos fueron considerados. Dichas tendencias positivas se redujeron a valores de 0,37 y 0,66 % año⁻¹ para TCC_{PC} y PSE, respectivamente, al considerar solamente a los híbridos simples (Figura 3.3). Finalmente, no se registraron efectos significativos del mejoramiento en la ER_{ESP} en ambos análisis.

Cuadro 3.5. Valores medios de los componentes numéricos del RG (NG y PG), y los determinantes fisiológicos del NG (TCC_{PC}, PSE y ER_{PSE}) de los híbridos evaluados en los 6 ambientes seleccionados para realizar el análisis de progreso genético.

AMBIENTES	HÍBRIDOS	ALM	NG (granos m ⁻²)	PG (mg)	TCC _{PC} (g m ⁻² d ⁻¹)	PSE (g m ⁻²)	ER _{ESP} (granos g PSE ⁻¹)
1996-97	F880	1965	2802	273	23,2	509	5,5
	M400	1978	3102	247	27,1	542	5,9
	Maizal	1985	3450	276	30,5	676	5,2
	DK4F37	1988	3761	262	30,3	620	6,1
	DK752	1993	4417	250	32,4	777	6,1
	C280	1995	4190	256	34,2	808	5,2
1997-98	F880	1965	2654	272	26,2	514	5,5
	M400	1978	3592	277	22,5	436	7,9
	Maizal	1985	3680	294	26,8	492	7,5
	DK4F37	1988	4388	256	29,9	488	9,1
	DK752	1993	5345	261	33,7	707	7,6
	C280	1995	4354	281	30,4	620	7,0
2001-02	DK2F10	1980	4403	290	27,0	185	24,1
	AX252	1981	3570	327	28,3	317	11,4
	DK3F24	1984	5760	219	28,2	262	22,2
	AX258	1990	4146	306	28,3	249	16,7
	DK752	1993	5782	220	29,1	293	20,0
	AX889	2001	4534	326	32,2	321	14,2
2002-03	DK2F10	1980	3835	276	32,4	295	13,1
	AX252	1981	3320	303	33,2	249	13,5
	DK3F24	1984	4853	258	32,8	335	14,5
	AX258	1990	4228	260	31,0	278	15,7
	DK752	1993	5714	225	31,3	331	17,3
	AX889	2001	4326	290	33,6	242	17,9
2014-15	DK2F10	1980	3662	291	25,3	261	14,7
	DK752	1993	4123	266	32,8	394	10,5
	AW190	2002	4818	256	35,6	374	12,9
	DK7210	2012	4457	301	34,3	457	10,1
2016-17	DK664	1993	4219	274	36,5	493	8,6
	AW190	2002	4545	259	35,6	412	11,1
	DK7210	2012	4624	278	34,9	426	10,9
MEDIA ^a		Y _{HR}	4934	249	32,6	499	11,7
CV			15,5%	9,0%	7,6%	40,3%	48,5%

^a Valor promedio y coeficiente de variación a través de todos los ambientes evaluados del híbrido de referencia (HR).

ER_{ESP}: eficiencia reproductiva de las espigas, NG: número de granos por m⁻², PG: peso individual de los granos, PSE: Peso seco de las espigas, TCC_{PC}: tasa de crecimiento en el periodo crítico.

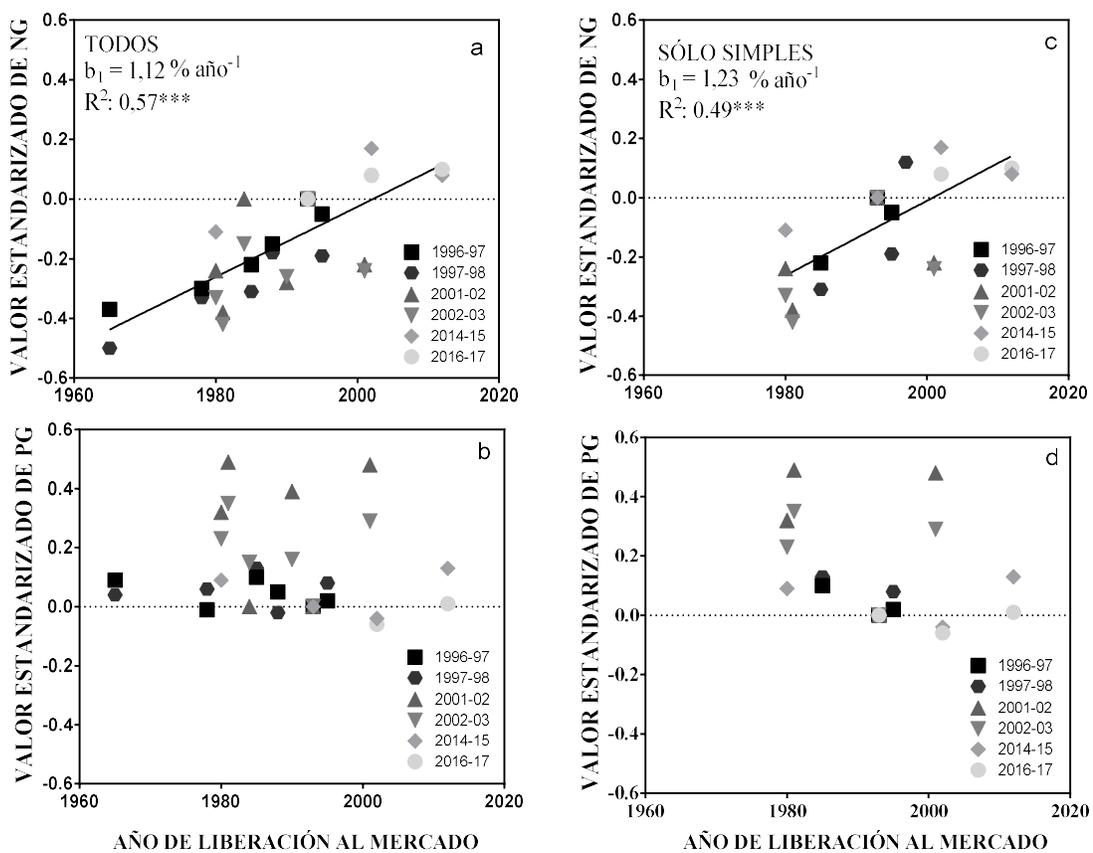


Figura 3.2. Respuesta del valor estandarizado de (a y c) el número de granos y (b y d) el peso de granos al año de liberación al mercado híbridos considerando todos los híbridos (a-b) o solamente los simples (c-d). Significancia al $^{\dagger}P < 0,10$, $*P < 0,05$, $**P < 0,01$, $***P < 0,001$, ns: no significativo.

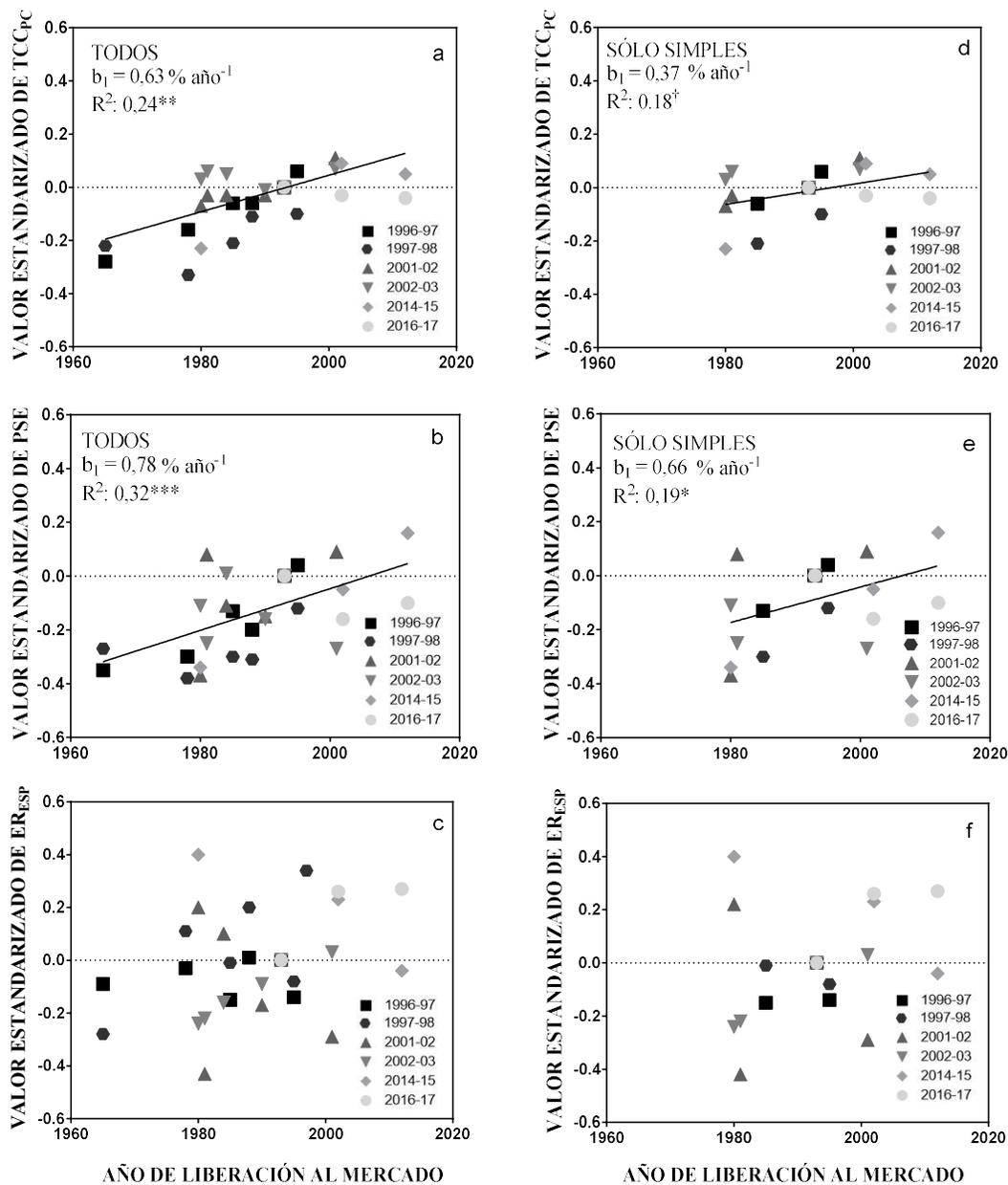


Figura 3.3. Respuesta del valor estandarizado de (a y d) la tasa de crecimiento del cultivo en el periodo crítico (TCC_{PC}), (b y e) el peso seco de espiga final del periodo y (c y f) la eficiencia reproductiva de la espiga (ER_{ESP}) al año de liberación de los híbridos evaluados considerando todos los híbridos (a-c) o solamente los simples (d-f). Significancia al $^{\dagger}P < 0,10$, $^*P < 0,05$, $^{**}P < 0,01$, $^{***}P < 0,001$, ns: no significativo.

3.4. Discusión

El presente capítulo permitió comparar el efecto del mejoramiento genético debido a la explotación creciente de la heterosis (*i.e.*, cuando todos los híbridos fueron considerados) respecto a la asociada exclusivamente a la de los híbridos simples, cuya adopción cobró importancia a partir de la década de 1990 en Argentina. Las disminuciones registradas en los valores de progreso genético entre los distintos grupos considerados son coincidentes con las disminuciones de progreso genético registradas al comparar los primeros estudios (Eyhéabide, et al., 1994; Luque et al., 2006) respecto a los más recientes (Di Matteo et al., 2016; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018). La principal causa para esta tendencia es el cambio en el nivel de heterosis del germoplasma incluido en el análisis (mayor cuando se incluyen híbridos de diferente nivel de heterosis que cuando sólo se incluyen híbridos simples), que conlleva al menos dos consecuencias contrapuestas. Por un lado, el aspecto negativo de no contar con la ganancia en productividad producto de explotar un aumento del vigor híbrido al pasar de híbridos dobles a simples. Por otro lado, el aspecto positivo de reducir la variabilidad entre plantas producto de la segregación genética y con ello mejorar la respuesta al aumento de densidad, como ya fuera señalado por Luque et al. (1996). Los aspectos positivos de esta última no compensarían la caída en explotación del vigor híbrido de la primera.

La introducción en nuestro país de híbridos simples estuvo acompañado de la incorporación de germoplasma de origen dentado americano, el cual se caracteriza por tener un mayor potencial de RG respecto al germoplasma de endosperma duro o *flint* (Tamagno et al., 2015) ampliamente utilizado en Argentina hasta principio de la década de los '90 (Rapela y Banchemo, 1999). Aparentemente, este cambio mejoró la partición de biomasa a los granos (Echarte y Andrade, 2003) respecto a los tradicionales *flint*, caracterizados por una menor producción de biomasa y partición a espiga durante el periodo crítico, características que reducen su RG potencial (Tamagno et al., 2015). El beneficio de su introducción representó un hito en la partición de BT_{MF} , ya que no se evidenció incremento en el IC luego de su introducción (Figura 3.1). Esta estabilización del IC, respalda la idea de los valores máximos estimado para maíz de 0,55 (Hütsch y Schubert, 2017) alcanzado en los híbridos a partir de la década de 1990. De manera similar, el aumento de la producción de biomasa estaría relacionado con el mayor potencial de RG que generalmente se atribuye al germoplasma dentado (Duvick, 2005a); en otras palabras, la mayor parte de la mejora en la producción de biomasa tiene lugar en la etapa reproductiva y está asociada al aumento del RG. Desde la introducción de los híbridos simples, esta tendencia se atribuye a la mejora constante registrada en el RG de las líneas parentales de origen dentado (*i.e.*, efectos aditivos predominantes) más que a la mejora de la heterosis (*i.e.*, efectos heteróticos), de acuerdo a estudios realizados por Duvick et al., (2010) comparando el efecto del mejoramiento sobre híbridos y líneas parentales en conjunto.

El aumento del RG por parte del mejoramiento estuvo asociado a mejoras en el NG en coincidencia con lo reportado previamente en Argentina (Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018), pero sin cambio en el PG. Esto último contrasta con los resultados obtenidos en otros ambientes del hemisferio norte y a mayor latitud que la del presente trabajo (Chen et al., 2016), y podría atribuirse a la mayor limitación por fuente para el llenado de los granos en esas condiciones (Borrás et al., 2004), las cuales requieren de un esfuerzo del mejoramiento para evitar una compensación total entre el NG y el PG. Es importante destacar que ese aumento en NG fue posible gracias a una mejora sostenida de la fuente de asimilados en postfloración (Tollenaar, 1991), que evitó una caída compensatoria del PG (Luque et al., 2006). Dichas mejoras pueden ser aún más importantes en países como Argentina respecto a ambientes de alta latitud como Canadá y el norte de EEUU, en los cuales el llenado de granos se ubica en una época menos favorable. El ambiente durante el llenado del grano en latitudes intermedias como la de esta tesis permitiría sostener mejor los incrementos en el NG respecto a los mencionados de alta latitud.

Finalmente, el incremento del NG asociado principalmente a mejoras del PSE, producto de aumentos en la TCC_{PC} , y efectos nulos en la ER_{ESP} coinciden con estudios de progreso genético previos de maíz bajo condiciones potenciales (Luque et al., 2006; Borrás y Vitantonio-Mazzini, 2018). Dichas mejoras estarían sustentadas en una mayor tasa de asimilación de carbono en la hoja de la espiga producto de un mayor intercambio neto de carbono asociado a una menor respiración registrada en los híbridos modernos (Cagnola et al., 2021).

3.5. Conclusiones

El mejoramiento genético de maíz ocurrido entre 1965 y 2012 ha sido capaz de sostener una ganancia de rendimiento de $1,11 \text{ \% año}^{-1}$ en condiciones potenciales de producción. Sin embargo, dicha mejora disminuyó a $0,84 \text{ \%}$ al considerar solo híbridos simples, indicando que van ser necesarios mayores esfuerzos para lograr cubrir la demanda esperada de este cereal. Debido a que los híbridos modernos ya alcanzaron los máximos teóricos de IC, los esfuerzos del mejoramiento deberán asegurar una alta producción de biomasa durante todo el ciclo, en especial durante el periodo postfloración con el objetivo de evitar caídas en PG que compensen el beneficio del aumento en el NG.

**EFFECTOS DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE TRIGO SOBRE EL
RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS A
TRAVÉS DE UN GRADIENTE DE CALIDAD AMBIENTAL**

4.1. Introducción

Como se mencionara en el Capítulo 1 (sección 1.1), el déficit hídrico y la disponibilidad de N son los principales determinantes de la brecha entre el RG potencial y real en trigo en la Pampa Ondulada. Los eventos de déficit hídrico se dan en general durante la etapa prefloración del cultivo y, a veces, durante el llenado de granos, particularmente cuando el agua almacenada en el perfil a la siembra es menor al 50 % y las lluvias durante el ciclo son menores a 160 mm (Gastaldi et al., 2020; Pellegrini et al., 2022). Como factor secundario, en los años con mayor riesgo productivo dado por la alta probabilidad de ocurrencia de eventos de déficit hídrico y/o la mala relación relativa de precios (grano/fertilizante), una reducción en el uso de fertilizantes nitrogenados limita el RG alcanzable (Aramburu Merlos et al., 2015; Pellegrini et al., 2022) principalmente por menor captura y eficiencia en el uso de la radiación y del agua (Capítulo 1, sección 1.3). Por ello es importante que los cultivares modernos no solo posean un alto RG potencial, sino también una buena estabilidad del RG ante ambientes con limitantes hídricas y nutricionales a través de una mayor eficiencia en el uso de los recursos.

El mejoramiento del RG de trigo durante el siglo pasado se basó en la adaptación amplia, es decir, la selección de cultivares de alto RG en ambientes sin restricciones al crecimiento y buena estabilidad en aquellos con limitaciones. Como consecuencia de ello, los cultivares modernos poseen un mayor RG que sus predecesores en un amplio rango de condiciones ambientales (Ortiz-Monasterio et al., 1997; De Vita et al., 2010; Lopes et al., 2012) pero con una mayor respuesta a la mejora de la calidad del ambiente (Calderini y Slafer, 1999, De Vita et al., 2010; Ahrends et al., 2018). Esto último implicaría una disminución en la tasa relativa de progreso genético en ambientes con restricciones abióticas, donde el RG se reduce a valores por debajo de 300 g m⁻² y suele existir un cambio en el ordenamiento (*ranking*) de los cultivares (Ortiz-Monasterio et al., 1997, Blum, 2011). Si bien el mejoramiento reciente ha aumentado del RG potencial, de acuerdo a lo presentado en el Capítulo 2 de esta tesis, se desconoce la respuesta de la mejora genética reciente cuando existen limitaciones hídricas y nutricionales.

Los efectos indirectos del mejoramiento genético sobre la captura y eficiencia en el uso del agua han variado entre épocas y regiones del mundo. En Australia, el mejoramiento temprano (*i.e.*, desde principio del siglo XX hasta promediar la década de 1980) produjo un aumento del RG a través de un aumento en la EUA_{RG,ET_c} sin cambios en sus determinantes (*i.e.*, la ET_c y la BT_{MF}). Dicha mejora resultó de un uso conservativo del agua durante el periodo prefloración, producto de un acortamiento en la duración de dicha etapa (y del ciclo completo), y el consecuente aumento del agua disponible para el cultivo (ADC) durante el llenado de los granos (Siddique et al., 1990). En otras regiones como Méjico y EEUU, la mejora del RG estuvo asociada a la selección de cultivares con una mayor producción de BT_{MF} y una mayor ET_c . Dicha mejora estuvo explicada por una mayor capacidad de profundización del sistema

radical y captura de agua de los estratos de suelo más profundo (Pask y Reynolds, 2013; Thapa et al., 2017, 2020). Como resultado de esto, los cultivares modernos en dichas regiones poseen una mayor capacidad de refrigeración del canopeo durante el llenado de granos que sus predecesores, atenuando de esta manera los efectos de las altas temperaturas características en dichas regiones (Aisawi et al., 2015). Estos hallazgos, sin embargo, contrastan con los resultados publicados recientemente en Australia, comparando cultivares liberados al mercado entre 1958 y 2007, donde la mejora del RG asociada a un aumento en la BT_{MF} (Sadras y Lawson, 2011) no estuvo acompañada de una mayor ET_C sino de una mejora de la $EU_{A_{BT,ET_C}}$ (Sadras y Lawson, 2013). Detrás de esta tendencia tuvo lugar principalmente un aumento en la producción de BT_{FLO} , lo cual generó un aumento en la cantidad de carbohidratos almacenados en los tallos en floración (Sadras y Lawson, 2011), rasgo importante para sostener el llenado de granos en situaciones de déficits hídricos terminales (Dreccer et al., 2009). Un trabajo posterior, analizando el mismo grupo de cultivares, identificó una reducción del sistema radical que permitió mayor asignación de asimilados a estructuras aéreas (*i.e.*, tallo, hoja, granos) producto de la mejora indirecta por RG (Aziz et al., 2017).

En relación a la captura y eficiencia en el uso de la radiación, estudios retrospectivos previos reportaron que las mejoras por RG en países como Australia (desde 1860 a 1984, Siddique et al., 1989b), Argentina (desde 1920 a 1990, Calderini et al., 1997) y España (desde 1940 a 1998, Acreche et al., 2009) estuvieron acompañadas de mejoras en la EUR sin cambios en la captura de radiación. Dichos aumentos de la EUR se han identificado en etapas avanzadas del ciclo, asociadas principalmente a aumentos de la demanda de fotoasimilados durante el llenado de los granos, producto de mejoras en el NG (Siddique et al., 1989b; Calderini et al., 1997; Acreche et al., 2009). Sin embargo, estos cambios no generaron efectos positivos en la producción de BT_{MF} , debido a que solamente permitieron compensar las menores producciones de BT_{FLO} , producto de una reducción de la duración de la etapa prefloración, registradas en los países mencionados. Por otra parte, estudios más recientes realizados en Australia y Reino Unido (Shearman et al., 2005; Sadras y Lawson, 2011) identificaron mejoras de la EUR durante la etapa prefloración que afectaron positivamente la producción de BT_{FLO} y BT_{MF} . Dichas mejoras han sido producto de una mejora en la arquitectura del canopeo en el Reino Unido (Shearman et al., 2005), y una mejor distribución del N foliar específico a través del canopeo en Australia (Sadras et al., 2012).

El objetivo de este capítulo fue determinar los efectos de la mejora genética en trigo en Argentina sobre el RG y sus determinantes fisiológicos, incluyendo la captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación, para cultivos creciendo en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Condiciones experimentales y material vegetal utilizado

Los experimentos fueron conducidos en el campo experimental de la EEA Pergamino, INTA (33°56' S, 60°34' O) utilizando los mismos cultivares, fechas de siembra y densidad de plantas descritos en el Capítulo 2. Adicionalmente a las condiciones potenciales planteadas durante las campañas 2016 y 2017 se agregaron tratamientos de niveles hídricos y fertilización nitrogenada. De esta forma se generaron diez ambientes contrastantes mediante la combinación no factorial de (i) dos años de experimentación (2016 y 2017), (ii) dos niveles de fertilización nitrogenada (N0: no fertilizado; N200 o N220: fertilizado con urea para alcanzar los 200 o 220 kg ha⁻¹ de N disponible entre lo aportado por el suelo a la siembra y el fertilizante) y (iii) dos niveles de disponibilidad hídrica (riego complementario y seco) durante 2016 o tres niveles de disponibilidad hídrica (riego complementario, seco y restricción hídrica, mediante el uso de carpas de exclusión de lluvias) durante 2017 (Cuadro 4.1).

En cada ambiente de evaluación se utilizó un diseño en bloques completamente aleatorizado con tres repeticiones, con excepción de los ambientes bajo las carpas donde solamente hubo dos repeticiones. Las parcelas tuvieron un tamaño de 7 surcos distanciados a 0,20 m entre ellos y una longitud total de 5 m en todos los ambientes con excepción de aquellas bajo las carpas que fueron de 1,2 m de largo. Las carpas de exclusión de lluvias consistieron en estructuras tubulares similares a invernáculos, las cuales eran cubiertas con un polietileno cristal solamente cuando había pronóstico de lluvias (Figura 4.1).



Figura 4.1. Carpas de exclusión de lluvias utilizadas durante la campaña 2017

4.2.2. Mediciones y estimaciones realizadas

En todas las parcelas experimentales se monitoreó el contenido de agua en el suelo hasta 1,5 metros de profundidad con una frecuencia de 15-20 días, mediante muestreos gravimétricos en los primeros 30 cm de suelo y el uso de sonda de neutrones (Troxler Electronic Lab., Troxler 4300, NC, USA), cada 30 cm de profundidad, en el resto del perfil. Los tubos necesarios para la medición con sonda se colocaron previo a la

siembra de forma que quedaran en el entre surco central de la parcela. El contenido volumétrico de agua en el suelo se utilizó para el cálculo de las variaciones de agua almacenada (Δ Agua Almacenada) y así estimar la evapotranspiración del cultivo (ET_C) de acuerdo a la ecuación 4.1.

$$ET_C = \Delta \text{ Agua Almacenada} + \text{Lluvia} + \text{Riegos} - \text{Escorrentía} \quad (4.1)$$

Donde Δ Agua Almacenada fue calculada como la diferencia entre dos mediciones sucesivas de contenido de agua en el suelo y las pérdidas de agua por escorrentía fueron estimadas según el modelo descrito por Andriani et. al. (2016). Seguidamente, se estimó la evapotranspiración previa a floración ($ET_{C \text{ PRE-FLO}}$) mediante la interpolación de dos mediciones del contenido de agua en el suelo consecutivas alrededor de floración y la fecha de ocurrencia de la misma. Esto permitió cuantificar la proporción de agua evapotranspirada previa a floración ($ET_{C \text{ PRE-FLO}} / ET_C$).

Adicionalmente, en cada parcela se realizaron estimaciones de la fracción interceptada de la radiación fotosintéticamente activa incidente ($fRFA_I$) mediante el uso de un ceptómetro lineal (Cavadevices, Argentina) cada 15-20 días desde emergencia hasta madurez fisiológica. Para ello, entre las 11:30 y 14:30 hs en días diáfanos se realizaron mediciones instantáneas de: (i) RFA_I (una sobre el tope del canopeo), y (ii) RFA_I transmitida (RFA_{IT}), promedio de tres mediciones tomadas por debajo de las hojas verdes basales y por sobre las senescentes, ubicando el sensor en posición paralela a los surcos para minimizar la perturbación del canopeo (Calderini et al., 1997). La $fRFA_I$ fue calculada de acuerdo a la ecuación 4.2.

$$fRFA_I = 1 - RFA_{IT} / RFA_I \quad (4.2)$$

Estos valores fueron utilizados para calcular la dinámica de la $fRFA_I$ diaria, la cual se estimó mediante interpolación lineal. La RFA_I interceptada y acumulada por el cultivo ($IRFAC$) entre emergencia (Z1.1, considerado como día 0) y madurez fisiológica (Z9.1) se estimó como el producto de la RFA_I y de la $fRFA_I$ (ecuación 4.3).

$$IRFAC = \sum_{Z1.1}^{Z9.1} fRFA_I \times RFA_I \quad (4.3)$$

Finalmente, a madurez fisiológica, en cada unidad experimental se realizó un muestreo de biomasa de 1 m lineal de uno de los surcos centrales para las determinaciones de RG y sus determinantes fisiológicos, siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 2. La EUA_{RG,ET_C} fue calculada como el cociente entre RG y ET_C , mientras que la EUA_{BT,ET_C} y la EUR fueron estimadas como el cociente entre BT_{MF} y ET_C y entre BT_{MF} y $IRFAC$, respectivamente.

4.2.3. Análisis de datos

Los efectos de los tratamientos y la interacción de ellos para cada uno de los rasgos evaluados a nivel de cultivo fueron analizados mediante un ANOVA utilizando el

programa estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2017). El mismo fue realizado combinando ambiente y el ALM de los cultivares evaluados como variables de efectos fijos. El modelo descrito por la ecuación 4.4 fue el utilizado para el análisis de los datos:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_{j(i)} + \gamma_k + (\alpha \times \gamma)_{ik} + [\beta \times \alpha]_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (4.4)$$

donde μ es la gran media; α_i es el efecto del i -ésimo ambiente ($i = 10$); $\beta_j(i)$ es el efecto del j -ésimo bloque anidado dentro de cada ambiente ($j = 3$), γ_k es el efecto del k -ésimo ALM de cada cultivar ($k = 10$). El término $(\alpha \times \gamma)_{ik}$ corresponde a la interacción ambiente por ALM del cultivar; $[\beta \times \alpha]_{ij}$ es el error tipo a y ε_{ijk} es el error tipo b.

Los valores de cada rasgo evaluado fueron estandarizados de acuerdo a lo descrito en el Capítulo 2 y mediante regresiones lineales de dichos valores estandarizados para cada cultivar y su ALM se estimó el progreso genético calculado como la pendiente de dicha regresión, los cuales fueron expresados en términos porcentuales.

4.3. Resultados

4.3.1. Variabilidad ambiental durante las campañas evaluadas

Los diferentes ambientes exploraron un rango de oferta de agua amplio (Cuadro 4.1), que varió entre 303 y 659 mm (200 %) considerando la lluvia y el agua útil a la siembra en los cultivares de CL y entre 303 y 636 mm (209 %) en los cultivares de CC. También fue amplio el rango de disponibilidad de N (Cuadro 4.1), que varió entre 22 a 220 kg ha⁻¹ (1100 %) en los cultivares de CL y entre 44 y 220 kg ha⁻¹ (500%) en los cultivares de CC. Estas condiciones de crecimiento generaron una variación de RG entre 219 y 602 g m⁻² (275 % variación).

Cuadro 4.1. Descripción de los ambientes evaluados.

AMBIENTES	AUS ^a (mm)	LLUVIA + RIEGO ^b (mm)	NITRÓGENO ^c (kg ha ⁻¹)	ÍNDICE AMBIENTAL (g m ⁻²)
2016 RIEGO N220	281-301	362-318	220-220	602
2016 RIEGO N0	281-301	362-318	22-44	277
2016 SECANO N220	281-301	302-258	220-220	522
2016 SECANO N0	281-301	302-258	22-44	219
2017 RIEGO N220	283-278	376-358	200-200	552
2017 RIEGO N0	283-278	376-358	63-92	434
2017 SECANO N220	283-278	309-291	200-200	492
2017 SECANO N0	283-278	309-291	63-92	407
2017 RESTRICCIÓN HIDRICA N200	283-278	42-25	220-220	252
2017 RESTRICCIÓN HIDRICA N0	283-278	42-25	63-92	250

^a AUS: Agua útil a la siembra hasta 1,5 metros de profundidad

^b Lluvia efectiva más riego entre la siembra y la madurez fisiológica.

^c Disponible a la siembra más lo fertilizado en macollaje y primer nudo detectable.

Los valores de oferta de agua y N corresponden a los cultivares de CL (izq) y de CC (der).

En relación a las variables climáticas, no se registraron diferencias en RFA_1 entre los años, pero sí se registró mayor T_{MED} durante 2017, principalmente durante la etapa vegetativa del cultivo (junio a agosto) e incluso respecto a los valores históricos (Cuadro 4.2). La evapotranspiración de referencia (ET_0) fue similar entre las dos campañas de evaluación, pero 16 % mayor a los valores históricos (Cuadro 4.2). En cuanto a su distribución, en los meses de octubre y noviembre del 2017 se observó una reducción respecto al 2016 (33 %) y a los valores históricos para dichos meses (29 %) (Cuadro 4.2). El valor promedio de DPV de ambos años fue similar a los valores históricos, aunque con diferencias en tendencias según los meses y un claro aumento en ambas campañas respecto al histórico al final del ciclo (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Valores promedio mensuales de la radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_I), la temperatura media (T_{MED}), el déficit de presión diario (DPV) diarios, las lluvias y las evapotranspiraciones de referencia (ETo) acumuladas mensuales

	RFA _I (MJ m ⁻² d ⁻¹)			T _{MED} (°C)			DPV (kPa)			Lluvias (mm)			ETo (mm)		
	2016	2017	H	2016	2017	H	2016	2017	H	2016	2017	H	2016	2017	H
Junio	3,5	3,6	4,0	9,2	12,3	10,5	0,53	0,71	0,52	36	10	27	35	47	26
Julio	3,2	3,7	4,4	9,5	12,6	9,6	0,43	0,61	0,53	17	32	27	37	52	28
Agosto	5,8	4,7	6,0	10,8	13,9	11,6	0,86	0,68	0,74	12	112	37	73	64	49
Septiembre	6,5	6,8	7,9	12,9	14,9	13,7	0,96	0,68	0,91	33	86	49	95	75	123
Octubre	7,5	8,9	9,4	16,4	17,4	16,9	0,89	1,13	1,07	129	43	124	109	125	110
Noviembre	10,9	10,7	11,3	19,3	16,9	19,9	1,50	1,49	1,40	75	25	111	167	168	123
Promedio Suma	6,2	6,4	7,2	13,0	14,7	13,7	0,86	0,88	0,86	302	309	376	517	532	459

4.3.2. Producción de biomasa y su partición a granos

El RG y sus determinantes fisiológicos (*i.e.*, BT_{MF} e IC) presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre los ambientes y el ALM de los cultivares evaluados, como así también interacción entre ambas fuentes de variación (Cuadro 4.3). Entre los ambientes, los mayores valores de RG se registraron en la condición potencial del 2016 (602 g m^{-2} , Cuadro 4.3) y las mayores BT_{MF} en la condición potencial del 2017 (1612 g m^{-2} , Cuadro 4.3). Mientras que, los menores valores de RG y BT_{MF} fueron registrados en el ambiente con limitaciones de agua y N durante 2016 (219 y 511 g m^{-2} respectivamente, Cuadro 4.3), siendo un 63 % menores respecto a aquellos observados en los mejores ambientes en ambos rasgos. Las variaciones en el IC entre ambientes fueron menos pronunciadas, con una diferencia solamente del 20% registrado en los peores (0,34) respecto a los mejores (0,43) ambientes. Los efectos negativos sobre el RG y la BT_{MF} producto de la disminución en la oferta de N (34,4 y 32,6 % en promedio a través de todos los ambientes, comparando los ambientes fertilizados y sin fertilizar con N, para el RG y la BT_{MF} respectivamente) fueron mayores que los efectos negativos de la reducción en la oferta hídrica (23,4 y 22,3 % en promedio a través de todos los ambientes, comparando los ambientes bajo riego con aquellos bajo secano y restricción hídrica, para el RG y la BT_{MF} respectivamente). Los mayores efectos negativos de los déficits de nitrógeno fueron registrados durante el primer año (16 y 56 % de RG y BT_{MF} de reducción en el segundo y primer año respectivamente), mientras que los mayores efectos de la reducción de la oferta hídrica se registraron durante el segundo año (16 y 30 % de RG y BT_{MF} de reducción en el primer y segundo año respectivamente).

La interacción ambiente por ALM ($P < 0,05$) de los cultivares evaluados quedó en evidencia por la respuesta diferencial a la restricción de N o agua de cada grupo de cultivares. Por un lado, los cultivares de CL tuvieron una mayor reducción de la BT_{MF} y el RG en respuesta a la disminución de la oferta de N (36 y 47 % promedio a través de todos los ambientes para BT_{MF} y RG, respectivamente) que los cultivares de CC (26 y 38 % promedio a través de todos los ambientes, respectivamente). El cultivar más moderno de los CL (ALM: 2011) fue el que presentó una mayor reducción del RG y la BT_{MF} , mientras que el más moderno de los CC (ALM:2010) fue el más estable a la reducción de la oferta de N. Por otro lado, los cultivares de CL mostraron una menor reducción de la BT_{MF} y RG ante una reducción de la oferta hídrica (entre 16 y 20% promedio a través de todos los ambientes, respectivamente) respecto a los cultivares de CC (19 y 26 % promedio a través de todos los ambientes respectivamente). Dentro de estos grupos, el cultivar más antiguo de los CC (ALM: 1971) fue el que presentó mayor reducción de la BT_{MF} y RG, mientras que el más antiguo de los CL (ALM:1980) fue el más estable a la reducción de la oferta de hídrica. En relación al IC, los cultivares de CL presentaron mayores reducciones producto de una disminución de la oferta hídrica que los de CC, aunque nunca superior al 10 %; lo opuesto ocurrió ante la disminución de la oferta de N, aunque nunca superior al 5%.

Cuadro 4.3. Valores medios y niveles de significancia del RG y sus determinantes fisiológicos para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA.

FUENTE DE VARIACIÓN	TRATAMIENTO	BT _{MF} g m ⁻²							RG g m ⁻²							IC					
AMBIENTE	2016	RIEGO N220	1424							602							0,42				
		RIEGO Ni	658							277							0,43				
		SECANO N220	1238							522							0,43				
		SECANO Ni	511							219							0,43				
	2017	RIEGO N200	1612							552							0,34				
		RIEGO Ni	1289							434							0,34				
		SECANO N200	1454							492							0,34				
		SECANO Ni	1185							407							0,35				
	RH N200	717							252							0,36					
	RH Ni	701							250							0,36					
ALM	C. LARGOS	1980	1042							330							0,33				
		1991	1253							417							0,34				
		1997	1253							406							0,33				
		2004	999							409							0,42				
		2011	1115							461							0,42				
	C. CORTOS	1971	957							371							0,39				
		1990	1017							367							0,36				
		2000	905							384							0,43				
		2005	1074							405							0,42				
		2010	1114							447							0,40				
AMBIENTE × ALM	2016	C. LARGOS	1980	1991	1997	2004	2011	Media	1980	1991	1997	2004	2011	Media	1980	1991	1997	2004	2011	Media	
		RIEGO N220	1276	1751	1394	1265	1771	1491	467	724	504	548	925	634	0,37	0,41	0,36	0,43	0,48	0,41	
		RIEGO Ni	525	640	580	550	491	557	224	265	225	269	259	248	0,43	0,42	0,39	0,49	0,53	0,45	
		SECANO N220	1367	1447	1491	1278	1332	1383	503	529	547	582	656	563	0,37	0,36	0,37	0,46	0,49	0,41	
		SECANO Ni	472	461	606	480	445	493	159	202	235	217	230	209	0,34	0,44	0,39	0,46	0,52	0,43	
	2017	RIEGO N200	1537	1721	1911	1403	1793	1673	394	526	575	551	659	541	0,26	0,30	0,30	0,39	0,37	0,32	
		RIEGO Ni	1181	1507	1605	1038	1138	1294	347	460	477	407	423	423	0,29	0,31	0,30	0,40	0,37	0,33	
		SECANO N200	1506	1745	2021	1400	1515	1637	390	544	643	498	499	515	0,26	0,31	0,32	0,36	0,33	0,32	
		SECANO NI	1118	1582	1319	1194	1215	1285	340	446	381	474	418	412	0,30	0,28	0,29	0,40	0,35	0,32	
		RH N200	720	854	789	748	870	796	221	234	227	293	312	258	0,32	0,27	0,29	0,39	0,36	0,33	
		RH Ni	716	822	817	637	581	715	256	240	245	254	226	244	0,36	0,29	0,31	0,40	0,39	0,35	
	2016	C. CORTOS	1971	1990	2000	2005	2010	Media	1971	1990	2000	2005	2010	Media	1971	1990	2000	2005	2010	Media	
		RIEGO N220	1244	1331	1342	1290	1577	1357	514	520	558	594	664	570	0,41	0,39	0,42	0,46	0,42	0,42	
		RIEGO Ni	666	659	806	710	955	759	246	235	343	324	383	306	0,37	0,36	0,43	0,46	0,40	0,40	
		SECANO N220	1113	1117	936	1073	1229	1094	460	438	404	543	560	481	0,41	0,39	0,43	0,51	0,46	0,44	
		SECANO Ni	445	492	537	586	585	529	198	203	233	272	240	229	0,44	0,41	0,43	0,46	0,41	0,43	
	2017	RIEGO N200	1468	1518	---	1571	1583	1535	539	530	---	588	604	565	0,37	0,35	---	0,37	0,38	0,37	
		RIEGO Ni	1357	1329	---	1183	1263	1283	492	444	---	361	491	447	0,36	0,33	---	0,31	0,39	0,35	
		SECANO N200	1116	1303	---	1207	1272	1225	438	445	---	489	479	463	0,39	0,34	---	0,4	0,38	0,38	
		SECANO NI	997	1078	---	927	1238	1060	387	372	---	373	470	400	0,39	0,35	---	0,40	0,38	0,38	
		RH N200	537	598	---	629	707	618	213	221	---	257	292	246	0,40	0,37	---	0,41	0,41	0,40	
		RH Ni	631	744	---	633	732	685	229	258	---	253	289	257	0,36	0,35	---	0,4	0,39	0,37	
	NIVEL de SIGNIFICANCIA	AMBIENTE	*** (144) ^a							*** (59)							*** (0,03)				
		ALM	*** (189)							*** (62)							*** (0,03)				
AMBIENTE × ALM		*** (595)							*** (244)							*** (0,14)					

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con P ≤ 0,05. **ALM**: Año de liberación al mercado, **RH**: Restricción hídrica.

El análisis de regresión entre los valores estandarizados de RG y el ALM de los cultivares evaluados registró un incremento significativo de 0,60 % año⁻¹ (Cuadro 4.4) cuando todos los cultivares y ambientes fueron considerados. Al analizar por grupo de cultivares (Figura 4.2a), dicho valor fue de 0,79 % año⁻¹ y de 0,50 % año⁻¹ al considerar solamente a los cultivares de CL y CC respectivamente (Cuadro 4.4). Entre los cultivares de CL, la estimación de progreso genético disminuyó al considerar solamente los ambientes restrictivos (*i.e.*, aquellos cuyo RG promedio fue menor a 300

g m^{-2}), a valores de $0,59 \text{ \% año}^{-1}$ (Cuadro 7.1, Anexo). Mientras que entre los cultivares de CC, la estimación de progreso genético aumento en dichos ambientes a valores de $0,81 \text{ \% año}^{-1}$ (Cuadro 7.1, Anexo). En términos absolutos los valores de progreso para el RG fueron de $4,75$ y $3,01 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para los cultivares de CL y CC en el ambiente potencial del primer año (*i.e.*, primer ambiente del Cuadro 4.2, $\text{IA} = 602 \text{ g m}^{-2}$), mientras que dichos valores se redujeron a $1,29$ y $1,77 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el ambiente con restricciones de agua y N del primer año (*i.e.*, cuarto ambiente del Cuadro 4.2, 219 g m^{-2}). Los aumentos de RG, producto de la mejora genética, estuvieron acompañados por mejoras del IC entre los cultivares de CL y por mejoras de la BT_{MF} en los cultivares de CC (Figura 4.2b y 4.2b. Cuadro 4.4). En coincidencia con lo ocurrido para el RG, el valor de progreso genético para el IC disminuyó entre los cultivares de CL al considerar solamente los ambientes restrictivos, mientras que dicho valor aumentó para la BT_{MF} entre los cultivares de CC (Cuadro 7.1, Anexo).

Cuadro 4.4. Progreso genético relativo para el RG sus determinantes fisiológicos a través de los diez ambientes evaluados descritos en el Cuadro 4.2.

RASGOS	PROGRESO GENÉTICO (% año ⁻¹)								
	TODOS CULTIVARES			CULTIVARES CICLO LARGOS			CULTIVARES CICLO CORTOS		
			R ²			R ²			R ²
RG	0,60 ± 0,10	***	0,28	0,79 ± 0,17	***	0,30	0,48 ± 0,11	***	0,29
IC	0,39 ± 0,09	***	0,19	0,86 ± 0,12	***	0,51	0,16 ± 0,08	†	0,07
BT_{MF}	0,02 ± 0,01	ns	-	-0,09 ± 0,20	ns	-	0,33 ± 0,13	*	0,14
ET_C	0,02 ± 0,04	ns	-	-0,09 ± 0,07	ns	-	0,03 ± 0,04	ns	-
ET_C PREFLO / ET_C	-0,00 ± 0,07	ns	-	-0,33 ± 0,11	**	0,18	0,23 ± 0,07	**	0,18
IRFAC	-0,08 ± 0,01	ns	-	-1,1 ± 0,04	**	0,35 ^a	-0,01 ± 0,00	ns	-
EU_{ARG,ETc}	0,57 ± 0,01	***	0,27	0,83 ± 0,16	***	0,37	0,49 ± 0,12	***	0,27
EU_{ABT,ETc}	-0,01 ± 0,01	ns	-	-0,01 ± 0,17	ns	-	0,29 ± 0,12	*	0,13
EUR	0,27 ± 0,11	*	0,06	0,27 ± 0,16	†	0,06	0,35 ± 0,12	**	0,16

¹ Las tasas de progreso genético fueron computadas para todos los cultivares en conjunto, como así también para los cultivares de ciclo largo y corto por separado de acuerdo a las relativizaciones descritas en la sección 2.2.4 del Capítulo 2. Significancia al †P<0,10, *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001, ns: no significativo

² BT_{MF}: Biomasa total a madurez fisiológica, ET_C: Evapotranspiración del cultivo, ET_C PREFLO / ET_C: Proporción del agua evapotranspirada previo a floración. EU_{ABT,ETc}: Eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa, EU_{ARG,ETc}: Eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir granos, EUR: Eficiencia en el uso de la radiación, IC: Índice de cosecha, IRFAC: Radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo, RG: Rendimiento en grano.

^a El progreso genético de la IRFAC registrado se dio a partir de 1997 (Figura 4.2)

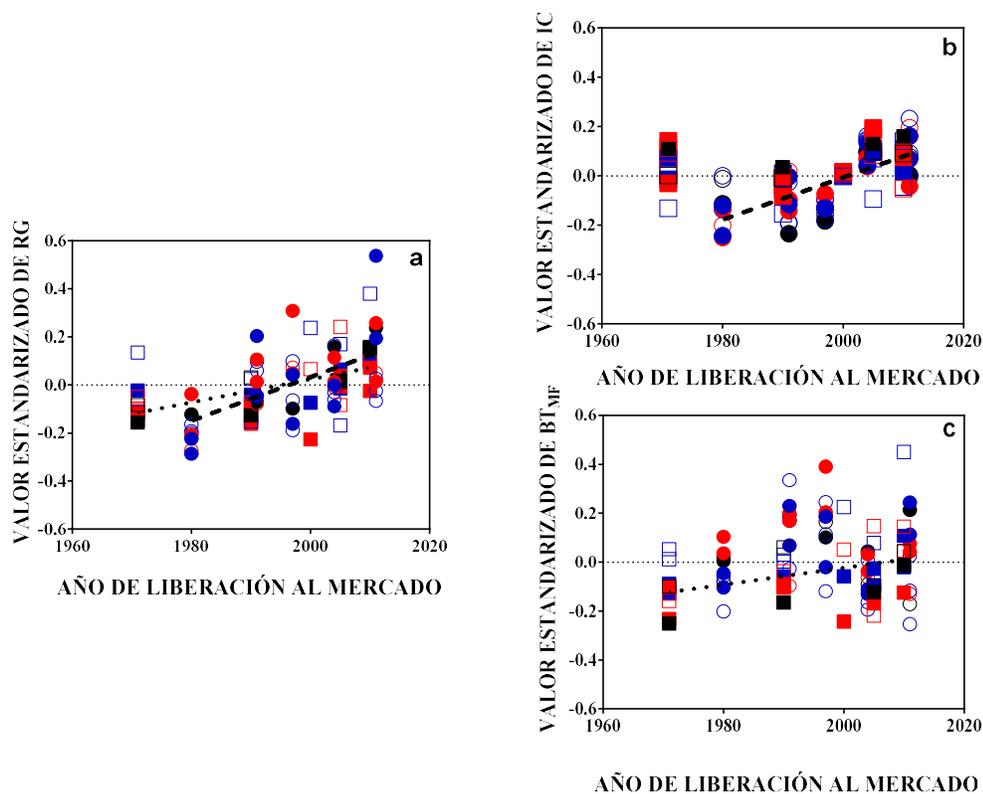


Figura 4.2. Respuesta de los valores estandarizados al año de liberación al mercado de cada cultivar. Los datos corresponden a (a) rendimiento en grano (RG), (b) índice de cosecha (IC) y (c) biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}). Los símbolos llenos corresponden a los ambientes fertilizados (N200/N220) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul), seco (rojo) y restricción hídrica mediante el uso de carpas (negro). Los símbolos circulares denotan a los cultivares de ciclo largo y los cuadrados a los de ciclo corto. Las líneas cortadas representan los modelos ajustados (Cuadro 4.4) para los cultivares de ciclo largo, mientras que las líneas punteadas a los cultivares de ciclo corto

4.3.3. Captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación a través de los diferentes ambientes y cultivares

La ET_C , $IRFAC$, como la ET_C PRE-FLO / ET_C registraron variaciones significativas ($P < 0,05$) entre los ambientes y el ALM de los cultivares evaluados. Los mayores valores de ET_C fueron registrados en el ambiente sin restricción hídrica ni nutricional durante el 2016 (469 mm, Cuadro 4.5), mientras que los menores se observaron en los ambientes con restricción hídrica durante 2017, independientemente del nivel de N (236 mm, Cuadro 4.5), siendo un 50 % menores a los valores máximos registrados. Por otro lado, el mayor valor de $IRFAC$ se registró en el ambiente sin restricciones hídricas ni nutricionales durante el 2017 (749 MJ m⁻², Cuadro 4.5), mientras que el menor correspondió al ambiente con limitaciones hídricas y nutricionales del 2016 (343 MJ m⁻², Cuadro 4.5), siendo un 46 % menor a los valores máximos registrados.

Mientras que en el caso de la $ET_{C \text{ PRE-FLO}} / ET_C$, los mayores valores se registraron durante 2017, especialmente en las condiciones de restricción hídrica e independientemente del nivel de N (0,70, Cuadro 4.5). En promedio a través de los ambientes evaluados, para la ET_C fue mayor el efecto negativo de una reducción en la oferta hídrica (22%) que el de una reducción en el suministro de N (8,3%), mientras que la tendencia opuesta se verificó en la $IRFAC$ (reducciones del 9% y 20% para la disminución en el suministro de N y agua, respectivamente). Por otro lado, la fertilización nitrogenada redujo la $ET_{C \text{ PRE-FLO}} / ET_C$ en un 15%, principalmente durante el primer año. Los mayores efectos de la reducción de la oferta de N se registraron entonces (12 y 35 % respecto al 4 y 11 % de aumento en la ET_C e $IRFAC$ producto de la fertilización nitrogenada en el primer y segundo año respectivamente, Cuadro 4.5), mientras que lo opuesto ocurrió con los mayores efectos de la reducción de la oferta hídrica (16 y 27 % respecto al 9% de aumento en la $IRFAC$ y ET_C producto de un aumento de la oferta hídrica en el segundo y primer año respectivamente, Cuadro 4.5).

Solamente se detectó interacción significativa ($P < 0,05$) entre el ambiente y el ALM para la $IRFAC$ y $ET_{C \text{ PRE-FLO}} / ET_C$ (Cuadro 4.5). En general, los cultivares de CC mostraron una menor reducción en la $IRFAC$ (6 y 17 % de reducción en CC y CL, respectivamente) como así también un menor incremento en la $ET_{C \text{ PRE-FLO}} / ET_C$ (3 y 11 % de incremento en CC y CL, respectivamente) producto de una reducción de la oferta de N. Dentro de cada grupo, el cultivar más antiguo de los CC (ALM:1971) fue el que presentó mayor caída producto de la reducción de la oferta de N, mientras que el más antiguo de los CL (ALM:1980) fue el más estable a dicha reducción. En el caso de la $ET_{C \text{ PRE-FLO}} / ET_C$ el cultivar más antiguo de los CC (ALM: 1971) fue el que presentó el menor incremento y el cultivar liberado en 2004 fue el de mayor entre los cultivares de CL.

El análisis de regresión entre los valores estandarizados y el ALM de los cultivares evaluados no detectó efectos significativos del mejoramiento sobre la ET_C en cada grupo de cultivares, aunque sí se detectó una reducción del 1,1 % a partir de 1997 de la $IRFAC$ en los cultivares de CL (Figura 4.3, Cuadro 4.4). Mientras al analizar la partición ET_C en el ciclo del cultivo, se detectó una reducción significativa ($P < 0,05$) de un 0,33 % año⁻¹ en la $ET_{C \text{ PRE-FLO}} / ET_C$ entre los cultivares de CL y un incremento de un 0,23 % año⁻¹ entre los cultivares de CC producto de la mejora genética.

Cuadro 4.5. Valores promedios y niveles de significancia de la evapotranspiración del cultivo (ET_C), radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo (IRF_{AC}) y proporción del agua evapotranspirada prefloración (ET_C PRE-FLO / ET_C) para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA

FUENTE DE VARIACIÓN	TRATAMIENTO	ET_C mm	IRF_{AC} $Mj\ m^{-2}$	ET_C PRE-FLO / ET_C	
AMBIENTE	2016	RIEGO N220	469	590	0,48
		RIEGO Ni	412	390	0,54
		SECANO N220	426	546	0,44
		SECANO Ni	372	343	0,54
	2017	RIEGO N200	434	749	0,63
		RIEGO Ni	405	656	0,64
		SECANO N200	382	685	0,67
		SECANO Ni	359	617	0,69
		RH N200	236	558	0,70
		RH Ni	237	499	0,71
ALM	C. LARGOS	1980	380	633	0,62
		1991	398	663	0,60
		1997	389	672	0,60
		2004	376	579	0,54
		2011	377	585	0,58
	C. CORTOS	1971	361	492	0,59
		1990	352	496	0,62
		2000	427	421	0,54
		2005	358	470	0,61
		2010	364	507	0,66
AMBIENTE × ALM	2016	C. LARGOS	1980 1991 1997 2004 2011 Media	1980 1991 1997 2004 2011 Media	1980 1991 1997 2004 2011 Media
		RIEGO N220	473 475 478 479 463 474	743 708 684 635 632 680	0,49 0,42 0,43 0,41 0,39 0,43
		RIEGO Ni	407 419 398 419 444 417	411 481 439 413 380 425	0,52 0,50 0,52 0,52 0,49 0,51
		SECANO N220	443 430 430 425 418 429	657 677 636 602 568 628	0,38 0,38 0,37 0,33 0,38 0,37
	SECANO Ni	355 432 364 369 358 376	372 432 440 259 327 366	0,53 0,53 0,51 0,53 0,53 0,53	
	2017	RIEGO N200	421 479 466 430 448 449	802 883 898 764 785 826	0,76 0,72 0,70 0,58 0,66 0,68
		RIEGO Ni	417 441 435 408 402 420	718 715 785 670 665 711	0,75 0,69 0,72 0,64 0,69 0,70
		SECANO N200	411 423 410 392 390 405	743 798 837 755 725 772	0,74 0,72 0,68 0,59 0,67 0,68
		SECANO NI	373 392 389 368 380 380	653 731 725 679 709 699	0,73 0,73 0,73 0,73 0,61 0,71
	RH N200	258 250 254 246 257 253	666 681 691 550 601 638	0,64 0,66 0,70 0,52 0,61 0,62	
	RH Ni	245 238 268 226 213 238	562 526 580 465 459 518	0,65 0,67 0,67 0,60 0,63 0,65	
	2016	C. CORTOS	1971 1990 2000 2005 2010 Media	1971 1990 2000 2005 2010 Media	1971 1990 2000 2005 2010 Media
		RIEGO N220	472 451 479 450 475 465	488 503 525 491 492 500	0,53 0,52 0,54 0,52 0,55 0,53
		RIEGO Ni	399 402 426 412 396 407	396 376 366 331 305 355	0,53 0,57 0,55 0,56 0,65 0,57
		SECANO N220	423 419 423 421 426 422	468 451 487 448 465 464	0,47 0,51 0,51 0,50 0,55 0,51
	SECANO Ni	368 353 379 365 377 368	344 330 305 306 315 320	0,48 0,53 0,57 0,53 0,63 0,55	
	2017	RIEGO N200	411 404 --- 415 430 415	639 664 --- 626 680 652	0,62 0,65 --- 0,63 0,69 0,65
		RIEGO Ni	387 376 --- 389 387 385	563 600 --- 594 594 588	0,67 0,67 --- 0,67 0,70 0,68
		SECANO N200	367 341 --- 355 348 353	537 618 --- 562 589 577	0,67 0,77 --- 0,68 0,76 0,72
		SECANO NI	331 330 --- 328 340 332	543 536 --- 487 574 535	0,69 0,72 --- 0,73 0,75 0,72
	RH N200	221 204 --- 225 212 215	470 425 --- 418 521 459	0,63 0,68 --- 0,61 0,67 0,65	
	RH Ni	233 237 --- 224 247 235	468 461 --- 439 532 475	0,62 0,61 --- 0,65 0,65 0,63	
	NIVEL de SIGNIFICANCIA	AMBIENTE	*** (20) ^a	*** (38)	*** (0,03)
		ALM	*** (21)	*** (60)	*** (0,03)
		AMBIENTE × ALM	ns	*** (157)	*** (0,12)

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con $P \leq 0,05$. **ALM**: Año de liberación al mercado, **RH**: Restricción hídrica.

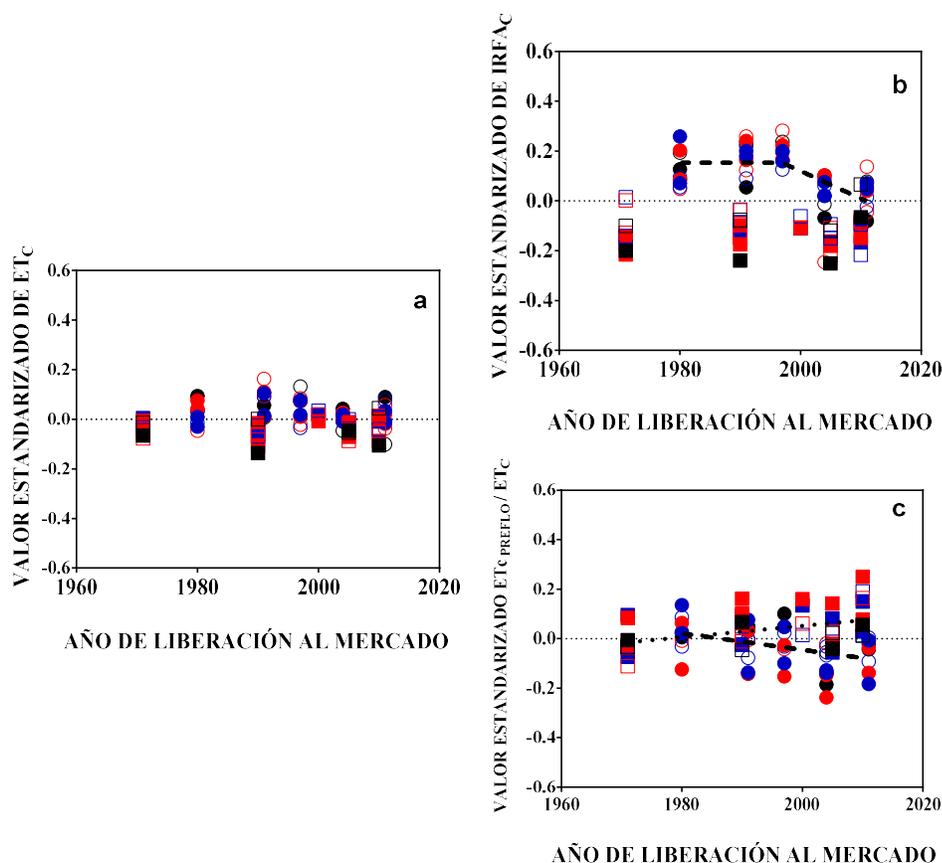


Figura 4.3. Respuesta de los valores estandarizados al año de liberación al mercado de cada cultivar. Los datos corresponden a (a) la evapotranspiración del cultivo (ET_c), (b) radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo (IRFAC) y (c) proporción del agua evapotranspirada previa a floración (ET_c PRE-FLO / ET_c). Los símbolos llenos identifican a los ambientes fertilizados (N200) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul), secano (rojo) y restricciones hídricas mediante el uso de carpas (negro). Los símbolos circulares son para los cultivares de ciclo largo y los cuadrados a los de ciclo corto. La línea cortada representa el modelo ajustado para los cultivares de ciclo largo (Cuadro 4.4).

Las eficiencias en el uso de agua (EU_{ABT,ET_c} , EU_{ARG,ET_c}) y radiación (EUR) presentaron diferencias significativas entre los ambientes y el ALM de los cultivares evaluados ($P < 0,05$, Cuadro 4.6). Las mayores variaciones ambientales se registraron en las EUAs, con valores para EU_{ABT,ET_c} y EU_{ARG,ET_c} desde 1,38 y 0,59 $g\ mm^{-1}\ m^{-2}$, en el ambiente con limitaciones hídricas y nutricionales durante 2016, hasta 3,79 y 1,29 $g\ mm^{-1}\ m^{-2}$ en el ambiente bajo condiciones de secano y fertilizado de 2017, respectivamente (Cuadro 4.6). Mientras que, para la EUR, los valores máximos se registraron en la condición potencial del 2016 (2,46 $g\ MJ^{-1}$, Cuadro 4.6) y los valores menores correspondieron a los ambientes con restricciones hídricas del 2017,

independientemente de la condición de N (1,30 y 1,41g MJ⁻¹ para RH N200 y RH Ni, respectivamente; Cuadro 4.6). En relación a las dos variables empleadas para generar diferentes condiciones ambientales, solamente el N tuvo un efecto sobre las EUAs, con reducciones del 25 % producto de disminuciones de la oferta de N a través de todos los ambientes explorados. En el caso de la EUR las disminuciones producto de una deficiencia hídrica (16%) fueron similares a las disminuciones observadas producto de una deficiencia de N (17%). Por otro lado, solamente se observaron disminuciones en la EUR producto de la reducción de la oferta de N durante el primer año (31 %) y debido a la reducción de la oferta hídrica durante el segundo año (19 %). Finalmente, al comparar los grupos de cultivares a través de todos los ambientes, se observó que los de CL presentaron un 10 % más de EUA_{BT,ETc} (2,93 y 2,68 g mm⁻¹ m² en los cultivares de CL y CC respectivamente) y un 15 % menos de EUR (1,75 y 2,06 g MJ⁻¹ en los cultivares de CL y CC respectivamente) que los cultivares de CC, mientras que no variaron entre sí en la EUA_{RG,ETc}.

Efectos significativos ($P < 0,05$) del ambiente y el ALM de los cultivares para todas las eficiencias de uso fueron detectados por el ANOVA. En general, el mayor efecto de la deficiencia de N sobre las EUAs se detectó entre los cultivares de CL (20 y 29 % de reducción promedio en los cultivares de CL y CC, respectivamente), mientras que lo contrario ocurrió para la EUR (18 y 22 % de reducción en promedio en cultivares de CL y CC respectivamente). Este efecto también se verificó al reducir la oferta hídrica, pues la EUR de los cultivares de CL se redujo un 9% (promedio de secano y RH respecto a riego) mientras que la de los CC fue del 23 %.

El análisis de regresión entre los valores estandarizados y el ALM de los cultivares evaluados registró un progreso significativo del 0,57 % año⁻¹ en la EUA_{RG,ETc} al considerar todos los cultivares y ambientes evaluados. Dicho valor fue de 0,83 % año⁻¹ y de 0,49 % año⁻¹ al considerar a los cultivares de CL y CC respectivamente (Cuadro 4.4). Coincidente con la respuesta del RG, el progreso relativo varió de acuerdo a la calidad del ambiente (fue menor en ambientes restrictivos en los CL y a la inversa en los CC). En relación a la EUA_{BT,ETc}, solamente se registró una ganancia significativa entre los cultivares de CC (0,29 % año⁻¹, Cuadro 4.3), siendo ésta mayor al considerar solamente los ambientes restrictivos (0,55 % año⁻¹, Cuadro 7.1, Anexo). Finalmente, el valor de progreso genético para la EUR fue de 0,27 % año⁻¹ cuando todos los cultivares y ambientes fueron considerados. Dicho valor fue menor al registrado entre los cultivares de CC (0,39 % año⁻¹) y similar al observado entre los cultivares de CL (0,27 % año⁻¹). Al considerar solamente los ambientes restrictivos, se registró un efecto significativo del mejoramiento sobre la EUR únicamente entre los cultivares de CC, el cual fue mayor al observado a través de todos los ambientes (0,69 % año⁻¹, Cuadro 7.1, Anexo).

Cuadro 4.6. Valores promedios y niveles de significancia de la eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa ($EUA_{BT,ETc}$), granos ($EUA_{RG,ETc}$) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR) para todas las fuentes de variación consideradas por el ANOVA

FUENTE DE VARIACIÓN	TRATAMIENTO	$EUA_{RG,ETc}$ g mm ⁻¹ m ⁻²						$EUA_{BT,ETc}$ g mm ⁻¹ m ⁻²						EUR g MJ ⁻¹						
AMBIENTE	2016	RIEGO N220	1,28						3,03						2,46					
		RIEGO Ni	0,67						1,60						1,75					
		SECANO N220	1,23						2,91						2,28					
		SECANO Ni	0,59						1,38						1,52					
	2017	RIEGO N200	1,27						3,71						2,17					
		RIEGO Ni	1,07						3,18						1,98					
		SECANO N200	1,29						3,79						2,12					
		SECANO Ni	1,14						3,29						1,90					
	RH N200	1,07						3,03						1,30						
	RH Ni	1,06						2,96						1,41						
ALM	C. LARGOS	1980	0,87						2,73						1,60					
		1991	1,04						3,17						1,85					
		1997	1,02						3,18						1,80					
		2004	1,09						2,67						1,70					
		2011	1,20						2,94						1,83					
	C. CORTOS	1971	1,02						2,64						1,90					
		1990	1,05						2,91						2,00					
		2000	0,89						2,08						2,11					
		2005	1,13						2,74						2,06					
		2010	1,23						3,07						2,23					
AMBIENTE × ALM	2016	C. LARGOS	1980	1991	1997	2004	2011	Media	1980	1991	1997	2004	2011	Media	1980	1991	1997	2004	2011	Media
		RIEGO N220	0,99	1,52	1,06	1,15	2,00	1,34	2,69	3,68	2,92	2,64	3,83	3,15	1,72	2,47	2,04	1,99	2,80	2,20
		RIEGO Ni	0,55	0,63	0,57	0,64	0,58	0,59	1,29	1,53	1,46	1,31	1,11	1,34	1,28	1,33	1,32	1,33	1,29	1,31
		SECANO N220	1,13	1,23	1,27	1,37	1,57	1,31	3,08	3,37	3,47	3,01	3,19	3,22	2,08	2,14	2,34	2,12	2,35	2,21
	SECANO Ni	0,45	0,47	0,65	0,59	0,64	0,56	1,33	1,07	1,67	1,30	1,24	1,32	1,27	1,07	1,38	1,85	1,36	1,39	
	2017	RIEGO N200	0,94	1,10	1,23	1,28	1,47	1,20	3,65	3,59	4,10	3,27	4,00	3,72	1,92	1,95	2,13	1,84	2,28	2,02
		RIEGO Ni	0,83	1,04	1,10	1,00	1,05	1,00	2,83	3,42	3,69	2,54	2,83	3,06	1,65	2,11	2,05	1,55	1,71	1,81
		SECANO N200	0,95	1,28	1,57	1,27	1,28	1,27	3,67	4,12	4,93	3,57	3,89	4,04	2,03	2,19	2,41	1,86	2,09	2,12
		SECANO NI	0,91	1,14	0,98	1,29	1,1	1,08	2,99	4,03	3,39	3,25	3,20	3,37	1,71	2,16	1,82	1,76	1,71	1,83
	RH N200	0,86	0,94	0,90	1,19	1,21	1,02	2,79	3,42	3,11	3,04	3,38	3,15	1,08	1,25	1,14	1,36	1,45	1,26	
	RH Ni	1,05	1,01	0,92	1,13	1,06	1,03	2,93	3,45	3,05	2,82	2,73	3,00	1,27	1,56	1,41	1,37	1,27	1,38	
	2016	C. CORTOS	1971	1990	2000	2005	2010	Media	1971	1990	2000	2005	2010	Media	1971	1990	2000	2005	2010	Media
		RIEGO N220	1,09	1,15	1,16	1,32	1,40	1,22	2,64	2,95	2,8	2,86	3,32	2,91	2,55	2,64	2,56	2,63	3,21	2,72
		RIEGO Ni	0,62	0,58	0,80	0,79	0,97	0,75	1,67	1,64	1,89	1,72	2,41	1,87	1,68	1,75	2,2	2,14	3,13	2,18
		SECANO N220	1,09	1,05	0,96	1,29	1,31	1,14	2,63	2,66	2,21	2,55	2,88	2,59	2,38	2,48	1,92	2,40	2,64	2,36
	SECANO Ni	0,54	0,58	0,62	0,74	0,64	0,62	1,21	1,4	1,42	1,61	1,55	1,44	1,30	1,49	1,76	1,92	1,86	1,67	
	2017	RIEGO N200	1,31	1,31	---	1,42	1,41	1,36	3,57	3,76	---	3,78	3,69	3,70	2,30	2,28	---	2,51	2,33	2,36
		RIEGO Ni	1,27	1,18	---	0,93	1,27	1,16	3,51	3,53	---	3,04	3,26	3,34	2,41	2,21	---	1,99	2,13	2,19
		SECANO N200	1,19	1,31	---	1,38	1,38	1,32	3,04	3,82	---	3,41	3,65	3,48	2,08	2,11	---	2,15	2,16	2,13
		SECANO NI	1,17	1,13	---	1,14	1,38	1,21	3,01	3,27	---	2,83	3,64	3,19	1,83	2,01	---	1,90	2,15	1,97
	RH N200	0,96	1,08	---	1,14	1,38	1,14	2,43	2,93	---	2,79	3,34	2,87	1,14	1,41	---	1,51	1,36	1,36	
	RH Ni	0,98	1,09	---	1,13	1,17	1,09	2,70	3,14	---	2,82	2,96	2,91	1,35	1,61	---	1,44	1,38	1,45	
	NIVEL de SIGNIFICANCIA	AMBIENTE	*** (0,15) ^a						*** (0,36)						*** (0,27)					
		ALM	*** (0,13)						*** (0,43)						*** (0,33)					
AMBIENTE × ALM		*** (0,61)						*** (1,52)						*** (1,13)						

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con P ≤ 0,05. **ALM**: Año de liberación al mercado, **RH**: Restricción hídrica.

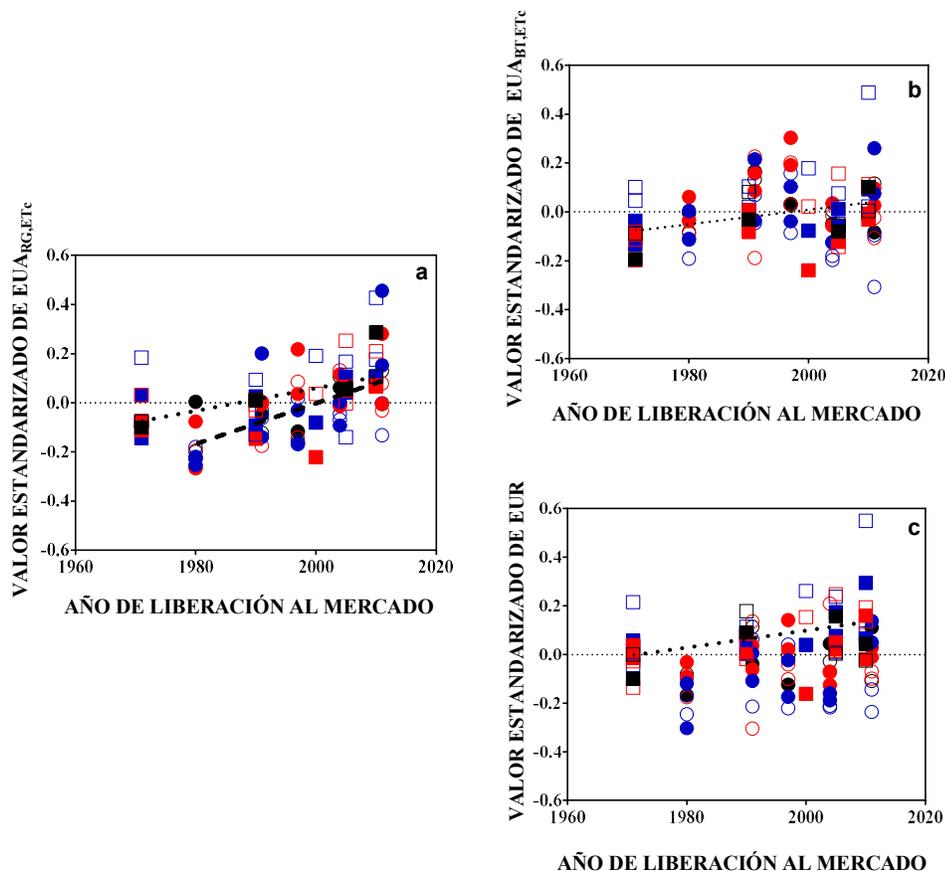


Figura 4.4. Respuesta de los valores estandarizados al año de liberación al mercado (ALM) de cada cultivar. Los datos corresponden a las eficiencias en el uso de (a) el agua evapotranspirada para producir granos ($EUA_{RG,ETc}$), (b) el agua evapotranspirada para producir biomasa ($EUA_{BT,ETc}$), y (c) el uso de la radiación (EUR). Los símbolos llenos corresponden a los ambientes fertilizados (N200) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul), secano (rojo) y restricción hídrica mediante el uso de carpas (negro). Los símbolos circulares son para los cultivares de ciclo largo y los cuadrados para los de ciclo corto. Las líneas cortadas representan los modelos ajustados (Cuadro 4.4) para los cultivares de ciclo largo, mientras que la línea punteada a los cultivares de ciclo corto

4.3. Discusión

Los efectos de la mejora genética sobre la captura y eficiencia de agua y radiación han sido desarrollados en este capítulo, siendo el primero que aborda esta temática sobre un rango amplio de ambientes contrastantes de agua y nitrógeno representativos de la producción en Argentina. De acuerdo con investigaciones previas (Cossani y

Sadras, 2018), las reducciones observadas debido a deficiencias tanto de nitrógeno como de agua del RG estuvieron asociadas principalmente a reducciones de la BT_{MF} , no así del IC. La menor BT_{MF} , producto de una deficiencia de N en el suelo, estuvo asociada a reducciones en la EUR, en especial durante el primer año, como a reducción en la $IRFAC$ (Cuadro 4.3). Las menores $IRFAC$ registradas en estos ambientes estarían asociadas a un efecto sobre la generación de área foliar previo a antesis (Fletcher et al., 2013) como así también a una menor generación de macollos por planta (Alzueta et al., 2012), mientras que en el caso de la EUR estarían asociadas a una reducción significativa del nitrógeno foliar específico (Estrada-Campuzano et al., 2012; Salvagiotti y Miralles, 2008). Por otro lado, las reducciones asociadas a las restricciones hídricas durante el segundo año fueron consecuencia principalmente de una menor ET_C y una menor EUR (Estrada-Campuzano et al., 2012), que pueden atribuirse a periodos de déficit hídrico que afectan el intercambio de CO_2 para la fotosíntesis (Sadras y Milroy, 1996). La ET_C solamente se vio afectada ante reducciones de la disponibilidad de nitrógeno durante el primer año, producto de reducciones severas de la $IRFAC$ (mayores al 30%) en coincidencia con lo registrado por estudios previos (Drerup et al., 2020; Nielsen y Halvorson, 1991). Dichas reducciones en la $IRFAC$, observadas en ambos años, tuvieron un impacto sobre la EUA, probablemente porque dicho efecto alteró la participación relativa de la transpiración del cultivo (T) y la evaporación del suelo (Es) con respecto a ET_C (es decir, T/ET_C y Es/ET_C , respectivamente), aumentando la segunda con respecto a la primera bajo condiciones de menor oferta ambiental de nitrógeno (Villalobos y Fereres, 1990), con el consiguiente efecto negativo sobre la eficiencia del uso del agua (Caviglia y Sadras, 2001).

Los efectos del mejoramiento genético sobre el RG y sus determinantes fisiológicos (Figura 4.2) coinciden con los observados en el Capítulo 2, lo cual refuerza la idea de que la mejora registrada bajo condiciones potenciales también se observa en condiciones sub-óptimas (Fischer y Edmeades, 2010). Sin embargo, en los ambientes más restrictivos (*i.e.*, ambientes con RG menores a 300 g m^{-2}) los valores de progreso genético relativo disminuyeron entre los cultivares de CL, en coincidencia con lo reportado previamente (Ortiz-Monasterio et al., 1997; Ahrends et al., 2018; Crespo-Herrera et al., 2018), y aumentaron entre los cultivares de CC. Una mayor respuesta a la calidad ambiental en los cultivares modernos de CL y una mayor estabilidad general en los cultivares de CC explicarían dichas respuestas, como se discute en el Capítulo 6.

Al comparar la respuesta al ambiente entre grupos de cultivares, en general, los cultivares de CL tuvieron una mayor respuesta a la disponibilidad de N pero una menor respuesta a la variación de la oferta de agua respecto a los de CC. Estas respuestas estarían asociadas a la menor disponibilidad de N a la siembra registrada entre los cultivares de CL (Cuadro 4.2). Mientras que la menor respuesta a la reducción en la oferta de agua (o mayor estabilidad a deficiencias hídricas) estaría asociada a una mejora (ca. 10 %) en la captura del recurso en los ambientes limitados por agua (362

y 330 mm promedio en los ambientes de secano y RH para los cultivares de CL y CC respectivamente). Esta respuesta coincidiría con la supuesta mejora en la capacidad de extracción de agua de los CL según estudios de modelización (Gastaldi et al., 2020).

El efecto nulo del mejoramiento genético sobre la ET_C observado en este capítulo coincide con los reportes realizados para Australia (Cossani y Sadras, 2019; Sadras y Lawson, 2013; Siddique et al., 1990). Si bien no se detectaron efectos significativos sobre la ET_C total a lo largo del ciclo, sí se registraron cambios en la partición de la misma (Cuadro 4.4 Figura 4.3). Un uso conservativo del agua durante la etapa previa a floración entre los CL explicaría los aumentos en el IC producto de la mejora genética observado en este grupo de cultivares (Passioura, 2002). Estos resultados coinciden con lo reportado por Siddique et al. (1990), atribuible a una menor duración de la etapa prefloración (Capítulo 2). Por otro lado, las mejoras en BT_{MF} reportadas entre los cultivares de CC estarían asociadas a una mejora en la producción de biomasa durante el periodo prefloración (Capítulo 2) y explicarían las diferencias entre los resultados observados en este capítulo con aquellos registrados para Méjico y EEUU (Pask y Reynolds, 2013; Thapa et al., 2017). Mejores condiciones ambientales durante la etapa prefloración, asociadas a menores temperaturas y consiguientes menores déficits de presión de vapor (DPV), favorecen a la $EUA_{BT,T}$ de los cultivos (Blum, 2009; Sinclair, 2012) con la consiguiente mejora en la $EUA_{BT,ETc}$ (Capítulo 1), tal como se verificó para los cultivares de CC (Figura 4.2).

Finalmente, solo se detectó una reducción, a partir de la 1997, en la capacidad del cultivo de interceptar radiación (*i.e.*, IRF_{Ac}) entre los cultivares de CL. Una mejora en la EUR entre los cultivares más modernos de este grupo les permitió sostener la producción de BT_{MF} . Las reducciones de IRF_{Ac} registradas en este grupo de cultivares son coincidentes a lo observado por Calderini et al. (1997), en especial durante la etapa prefloración. Sin embargo, a diferencia de lo reportado y a pesar de las reducciones registradas en la DET (Capítulo 2), no se registraron disminuciones de la BT_{FLO} (Capítulo 2). Estas tendencias podrían indicar que las mejoras observadas en la EUR, a través de todo el ciclo, estarían adjudicadas a etapas previas a floración a diferencia de lo registrado por Calderini et al. (1997), donde las mejoras de EUR fueron registradas en postfloración. Mientras que en el caso de los cultivares de CC, las mejoras en BT_{MF} registradas fueron producto de aumento de la EUR tal como lo registrado en trabajos recientes de Reino Unido y Australia (Shearman et. al., 2005; Sadras y Lawson, 2011). Esta tendencia en la EUR podría atribuirse a la mejora de uno o más de los siguientes rasgos, como ya ha sido documentado: (i) capacidad fotosintética del canopeo (Sadras et al., 2012), (ii) tasa de crecimiento del cultivo (Shearman et. al., 2005, Sadras y Lawson 2011), (iii) capacidad de mantener la tasa fotosintética durante el llenado de granos (Xiao et al., 2012), y (iv) estructura del cultivo, que incluye un hábito más erectófilo que permite una mejor distribución de la luz a través del canopeo (Richards et al., 2020). Estas características deben evaluarse en los trigos argentinos, ya que la mejora en la EUR parecería ser la principal fuerza motriz de las mejoras observadas en el RG de ambos grupos de cultivares.

4.5. Conclusiones

El progreso genético del RG en trigo se evidenció en un amplio rango de calidad ambiental (600 a 219 g m⁻²), variando entre 4,75 - 3,01 g m⁻² año⁻¹ y 1,29-1,77 g m⁻² año⁻¹ (CL y CC, respectivamente) entre ambientes de buena y mala calidad. En términos relativos, el valor de progreso genético disminuyó en aquellos ambientes restrictivos entre los cultivares de CL pero aumentó entre los de CC respecto al análisis conjunto a través de todos los ambientes para cada grupo en particular. Esto indicaría un comportamiento diferencial entre estos grupos. El progreso genético del RG estuvo asociado a una mejora de las EUAs (EUA_{RG,ETc} en ambos ciclos y EUA_{BT,ETc} solo en CC) y no se pudo atribuir a variaciones en el uso del agua (*i.e.*, ET_C). Una mayor EUR en los cultivares más reciente entre los CC asistió la mejora de la EUA_{BT,ETc}.

**EFFECTOS DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE MAIZ SOBRE EL
RENDIMIENTO EN GRANO Y SUS DETERMINANTES FISIOLÓGICOS A
TRAVÉS DE UN GRADIENTE DE CALIDAD AMBIENTAL ⁵**

⁵ Los contenidos de este capítulo han sido publicados en Curin, F., Severini, A.D., González, F.G., Otegui, M.E. 2020 Water and radiation use efficiencies in maize: breeding effects on single-cross Argentine hybrids released between 1980 and 2012. Field Crops Research 246: 107683

5.1. Introducción

En forma similar a la planteado para trigo, el RG de maíz se encuentra limitado por la ocurrencia de déficits hídricos, los cuales pueden llegar a ser importantes en siembras tempranas (Otegui et al., 2021b) debido a que gran parte de la producción se realiza bajo condiciones de secano. Como factor secundario, en los años con mayor riesgo productivo, dado por la probabilidad de déficit hídrico y/o la mala relación relativa de precios (grano/fertilizante), una reducción en el uso de fertilizantes nitrogenados suele también limitar el RG alcanzable (Aramburu Merlos et al., 2015) producto de una menor captura y eficiencia en el uso de los recursos radiación solar y agua (Capítulo 1, sección 1.3). Por ello es importante que los híbridos modernos no sólo posean un alto RG potencial, sino también una buena estabilidad ante condiciones limitantes para el crecimiento a través de una mejora en la eficiencia en el uso de los recursos.

Estudios previos con énfasis en las bases fisiológicas del progreso genético reportaron aumentos en el RG asociados al aumento en BT_{MF} (Tollenaar, 1989; Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016). Este último se debió principalmente a una mayor captura de radiación (Luque et al., 2006), particularmente durante el llenado de granos (Rajcan y Tollenaar, 1999), producto de una mayor persistencia de área foliar verde funcional (Valentinuz y Tollenaar, 2004). Detrás de esta tendencia estuvo un aumento en la tolerancia a la densidad por parte de los híbridos modernos (Tollenaar, 1989; Sangoi et al., 2002; Di Matteo et al., 2016; Assefa et al., 2018). Sin embargo, todos los trabajos mencionados fueron realizados bajo condiciones potenciales de crecimiento, y hasta el momento no existen estudios que hayan abordado esta temática en ambientes donde la oferta de agua y N varíen en conjunto.

La elección de la densidad de plantas (DP) es una práctica de manejo importante que modula la capacidad de captura de radiación a partir de modificaciones en el índice de área foliar (Maddonni et al., 2001). Dichas variaciones tienen consecuencias directas en la partición de la ET_C , es decir en la proporción de ET_C destinada a T (T/ET_C) y a E_S (E_S/ET_C). Esta última puede ser particularmente importante en cultivos *en hileras* como el maíz (Ritchie, 1983). Cambios en la disponibilidad hídrica que experimentan los cultivos y el área foliar como determinante de la cobertura del suelo pueden alterar las relaciones entre T/ET_C y E_S/ET_C (Villalobos y Fereres, 1990), logrando así afectar las EUAs. Junto con estas consideraciones, la adecuada selección de la DP es crítica en maíz, dada la alta sensibilidad de la tasa de crecimiento en el periodo crítico de determinación del RG a la oferta de recursos por planta (Andrade et al., 2002; Echarte y Tollenaar, 2006). Esta característica promueve una respuesta de tipo óptima del RG a la densidad de plantas en esta especie (Duncan, 1958), la cual varía entre híbridos (Sarlangue et al., 2007; Hernández et al., 2014; Mansfield y Mumm, 2014) y entre niveles de oferta de recursos (Boomsma y Vyn, 2008; Ciampitti y Vyn, 2013; Assefa et al., 2016). Si bien la mejora genética en Argentina no ha modificado sustancialmente la densidad óptima para maximizar el RG en los híbridos

modernos bajo condiciones potenciales (Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016), las diferencias en estabilidad del RG a través de ambientes (Di Matteo et al., 2016) sugieren que sería posible esperar diferencias en densidad óptima entre híbridos de diferente época del mejoramiento en ambientes con limitaciones hídrico y nutricionales (e.g. agua y N). Tal posibilidad demanda la inclusión de un rango de densidades amplio cuando se realizan comparaciones del efecto del mejoramiento genético en dichos ambientes.

En relación a la captura y EUA en el cultivo de maíz, a partir de trabajos de modelización realizados en Estados Unidos, aprovechando una amplia base de datos provenientes de diversos experimentos a campo, se hipotetizó que la mejora del RG estaría más asociada al aumento de la ET_C atribuible a cambios en el sistema radical que a modificaciones de la captura y uso de radiación atribuibles a un hábito foliar más erectófilo (Hammer et al., 2009). Sin embargo, un estudio de progreso genético utilizando una única densidad de siembra no detectó cambios de ET_C (Reyes et al., 2015). Más aún, una investigación reciente del mismo grupo de trabajo demostró que un híbrido simple moderno conseguía sostener la ET_C con un sistema radical de menor tamaño que los híbridos dobles antiguos evaluados (Messina et al., 2021). En función de dicho resultado los autores sugirieron que tal cambio era producto de la selección por mejor adaptación a alta DP, y que un sistema radical de menor tamaño habría favorecido una mayor asignación de asimilados a las estructuras reproductivas, haciéndolas más resilientes a los estreses abióticos. En Argentina, un trabajo realizado comparando sólo dos híbridos modernos con uno antiguo (Nagore et al., 2014) no permitió detectar cambios genotípicos asociados a la ET_C . Sin embargo, tanto los estudios de EEUU como el local conllevan el efecto confundido de pasar de híbridos dobles a simples y no cuantifican claramente una tendencia producida por el mejoramiento (*i.e.*, progreso genético) pues no incluyen el número mínimo de genotipos del mismo nivel heterótico necesario para evaluarla. El mejoramiento comercial en Argentina ha contribuido a la mejora de la tolerancia general a estrés a través del mejoramiento por estabilidad del RG a través de ambientes (Di Matteo et al., 2016), lo cual sugiere la posibilidad de encontrar diferencias de ET_C y/o EUA entre híbridos simples pertenecientes a diferentes épocas de mejora. Esta posibilidad cobra importancia al considerar las diferencias en el tipo de suelo y clima entre los estudios mencionados y el principal ambiente objetivo de selección de los híbridos templados de Argentina. Este último se caracteriza por la presencia de una discontinuidad textural (horizonte Bt) en el primer metro de profundidad, que genera cambios importantes en la funcionalidad radical de los cultivos (Dardanelli et al., 1997, 2004), en particular cuando están expuestos a altas demandas atmosféricas (Sadras et al., 1993).

El objetivo de este capítulo fue determinar los efectos de la mejora genética en maíz en Argentina sobre el RG y sus determinantes fisiológicos, incluyendo la captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación, para cultivos creciendo en un amplio rango de condiciones ambientales producto de la variación en la oferta de agua y/o N.

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1. Condiciones experimentales y material vegetal utilizado

Los experimentos fueron conducidos en el campo experimental de la EEA Pergamino, INTA (33°56' S, 60°34' O) durante las campañas 2014-2015, 2015-2016 y 2016-2017. El suelo fue siempre un Argiudol típico serie Pergamino. Las siembras fueron el 15 de octubre del 2014 (2014-15), 22 de octubre del 2015 (2015-16) y 31 de octubre del 2016 (2016-17). Se generaron ocho ambientes producto de la combinación no factorial de (i) tres campañas (2014-15, 2015-16 y 2016-17), (ii) dos regímenes hídricos (riego y seco) en 2014-15 y 2016-17 (solamente seco en 2015-16), y (iii) dos niveles de N (N0: sin fertilizar; N200: fertilizado con urea a un equivalente de 200 kg ha⁻¹ de N cuando el cultivo presentó 6 hojas completamente expandidas) en 2015-16 y 2016-17 (solamente N200 en 2014-15). Durante 2014-15 y 2016-17, se utilizó riego complementario durante el ciclo de crecimiento del cultivo para generar diferencias entre los niveles hídricos (Cuadro 5.2). Todos los experimentos tuvieron un adecuado control de insectos, malezas y enfermedades para garantizar ausencia de mermas de RG producto de agentes bióticos.

En cada ambiente de evaluación, los tratamientos incluyeron una combinación factorial de (i) tres densidades de planta como parcela principal (6, 9 y 12 plantas m⁻²) y (ii) cuatro (2014-15 y 2015-16) o tres (2016-17) híbridos simples de maíz liberados al mercado argentino en las últimas cuatro décadas (Cuadro 5.1) como sub parcelas. En todos los experimentos, las parcelas tuvieron un tamaño de 5 surcos separados a 0,70 m entre sí, y una longitud de 5 m con tres repeticiones.

Cuadro 5.1. Descripción de los híbridos utilizados. Valores promedio de la duración en tiempo térmico de las etapas siembra-antesis y antesis-madurez fisiológica y la altura de planta.

HÍBRIDO	ALM	TT _A (°Cdía)	TT _{MF}	ALTURA (cm)	CAMPAÑAS DE EVALUACIÓN
DK 2F10	1980	980	1070	211	2014-15 y 2015-16
DK 752	1993	930	1250	175	2014-15 y 2015-16
DK 664	1993	950	1250	178	2016-17
AW 190*	2002	970	1250	205	2014-15, 2015-16 y 2016-17
DK 72-10*	2012	970	1250	202	2014-15, 2015-16 y 2016-17

ALM: año de liberación al mercado, **TT_A:** Tiempo térmico a antesis, **TT_{MF}:** Tiempo térmico a madurez fisiológica. Los tiempos térmicos y altura fueron computados como el promedio de los datos de las campañas evaluadas para cada híbrido en ambientes sin limitaciones hídricas y nutricionales. La altura está representada como la distancia entre el suelo y la inserción de la hoja bandera. * Híbridos genéticamente modificados.

Los datos meteorológicos (temperatura media, radiación fotosintéticamente activa incidente, precipitaciones y evapotranspiración potencial) fueron obtenidos de la central meteorológica perteneciente a la EEA Pergamino (siga2.inta.gov.ar), ubicada

a menos de 1000 metros de distancia de los sitios experimentales. El déficit de presión de vapor (DPV) fue estimado de acuerdo a Abbate et al. (2004).

5.2.2. Mediciones y estimaciones realizadas

En todas las parcelas experimentales se monitoreó el contenido de agua en el suelo como se describiera en el Capítulo 4, pero llegando hasta 2 m de profundidad. Los tubos para las mediciones con sondas fueron instalados previo a la siembra de los experimentos en el surco central de cada una de las parcelas. Adicionalmente, en cada parcela, se realizaron estimaciones de la $fRFA_I$ cada 15-20 días entre emergencia y madurez fisiológica realizando mediciones instantáneas de la RFA_I como se describiera en el Capítulo 4, pero ubicando el sensor en forma diagonal entre dos entresurcos y centrado en el surco en el caso de las mediciones bajo el canopeo. Los datos de $fRFA_I$ fueron utilizados para calcular $fRFA_I$ diaria mediante interpolación lineal entre mediciones sucesivas. Los valores diarios de $fRFA_I$ fueron utilizados para estimar la RFA_I interceptada y acumulada por el cultivo ($IRFAC$) entre emergencia (VE, considerada como día 0) y madurez fisiológica según la ecuación 4.2. Finalmente, a madurez fisiológica, en cada parcela se muestreó la cantidad de plantas presentes en 1 m² de superficie de alguno de los surcos centrales para las determinaciones de RG y sus determinantes fisiológicos (BT_{MF} e IC), siguiendo la metodología descrita en el Capítulo 3. Los valores de RG fueron utilizados para estimar la $EUA_{RG,ETc}$, calculada como el cociente entre RG y ET_c , mientras que la BT_{MF} fue utilizada para los cálculos de $EUA_{BT,ETc}$ y EUR computadas como los cocientes BT_{MF}/ET_c y $BT_{MF}/IRFAC$, respectivamente.

5.2.3. Diseño experimental y análisis de datos

Los efectos del ambiente, los tratamientos y sus interacciones para cada uno de los caracteres evaluados a nivel de cultivo fueron analizados mediante un análisis de la variancia (ANOVA) utilizando el programa estadístico Infostat (Di Rienzo et al., 2017). El mismo fue realizado combinando ambiente (AMB), densidad de plantas (DP) y año de liberación al mercado (ALM) de los híbridos como variables de efectos fijos. El modelo descrito por la ecuación 5.4 fue el utilizado para el análisis de los datos.

$$y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + (\alpha \times \gamma)_{ik} + (\alpha \times \delta)_{il} + (\alpha \times \gamma \times \delta)_{ikl} + \beta_{j(i)} + \gamma_k + [\beta \times \gamma]_{jk} + \delta_{l(k)} + (\gamma \times \delta)_{kl} + [\beta \times \gamma \times \delta]_{jkl} + \varepsilon_{ijkl} \quad (5.4)$$

donde μ es la media general; α_i es el efecto del i th ambiente ($i = 8$); $\beta_{j(i)}$ es el efecto del j th bloque anidado dentro de cada ambiente ($j = 3$); γ_k es el efecto de la k th densidad de planta ($k = 3$); $\delta_{l(k)}$ es el efecto del l th del año de liberación al mercado de cada híbrido anidado dentro de cada DP ($l = 4$). Los términos en paréntesis corresponden a las interacciones a través de los factores; $[\beta \times \gamma]_{jk}$ es el error tipo (a); $[\beta \times \gamma \times \delta]_{jkl}$ es el error (b); ε_{ijkl} es el error (c).

Para determinar el progreso genético, el valor de cada uno de los rasgos evaluados fue estimado en términos relativos para cada AMB con el objetivo de remover el efecto

ambiental y expresar el progreso genético en forma porcentual. Para esto, se calcularon índices ambientales (IA) de cada uno de los rasgos analizados con dos criterios. Primero, como el promedio de todos los valores obtenidos a través de todas las densidades en un ambiente dado (es decir, 8 IAs para cada carácter) y segundo como el promedio de los valores correspondiente a la densidad que maximizó el RG en cada ambiente de evaluación. Seguidamente, los valores de cada uno de los híbridos fueron estandarizados como en la ecuación 2.3 y el progreso genético estimado porcentualmente como se describiera en el Capítulo 2.

5.3. Resultados

5.3.1. Variabilidad ambiental durante las campañas evaluadas

Los diferentes ambientes exploraron un rango de oferta de agua (Cuadro 5.2), que varió entre 499 y 770 mm (154 % de variación). También fue amplio el rango de N disponible a la siembra más el fertilizante (Cuadro 5.2), que varió entre 40 y 246 kg ha⁻¹ (600 % de variación). Estas condiciones de crecimiento generaron una variación de RG entre 520 y 1158 g m⁻² (222 % variación).

Cuadro 5.2. Descripción de los ambientes evaluados.

AMBIENTES	AUS ^a (mm)	LLUVIA + RIEGO ^b (mm)	NITRÓGENO ^c (kg ha ⁻¹)	ÍNDICE AMBIENTAL (g m ⁻²)
2014-15 RIEGO N200	245	525	246	1156
2014-15 SECANO N200	245	420	246	1064
2015-16 SECANO N200	306	193	240	520
2015-16 SECANO N0	306	193	40	845
2016-17 RIEGO N200	297	465	242	1158
2016-17 RIEGO N0	297	465	42	753
2016-17 SECANO N200	297	385	242	1079
2016-17 SECANO N0	297	385	42	708

^a AUS: Agua útil a la siembra hasta los 2 m de profundidad

^b Lluvia efectiva + riego entre la siembra y la madurez fisiológica

^c Disponible a la siembra + fertilizante en V6 (kg ha⁻¹ de N-NO₃⁻)

En relación a las variables climáticas, cada campaña de evaluación correspondió a una fase diferente de “El Niño Oscilación del Sur” (ENOS), siendo las campañas 2014-15 y 2015-16 clasificadas como *El Niño* y la 2016-17 como *La Niña* de baja intensidad (<https://ggweather.com/enso/oni.htm>). Estas tendencias fueron verificadas en este capítulo (Cuadro 5.2), con mayores precipitaciones durante 2014-15 (900 mm) que durante 2015-16 (720 mm) y 2016-17 (699 mm) como así también respecto al promedio histórico (720 mm). El incremento en lluvias de 2014-15 fue acompañado por la reducción del DPV medio (1,39 kPa con respecto a 1,44 y 1,43 en 2015-16 y 2016-17 respectivamente). Por el contrario, las mayores ET₀ durante el ciclo correspondieron a la campaña 2016-17 (937 mm), como también ocurrió con la RFA_I (10,1 MJ m⁻² d⁻¹) y la T_{MED} del aire (21,5°C). Finalmente, durante la campaña 2015-16, se registró un evento de granizo a los 20 días previos a floración, que provocó una defoliación parcial del canopeo, alcanzando en dicha campaña un valor máximo medio menor (64%) que en 2014-15 (94%) y 2016-17 (92%).

Cuadro 5.3. Descripción del clima: (i) Promedio de valores diarios para radiación fotosintéticamente activa incidente (RFA_i), temperatura media (T_{MED}) y déficit de presión de vapor (DPV), y (ii) valores acumulados para la lluvia, riego complementario y evapotranspiración de referencia (ET_O). Datos correspondientes a las 3 campañas experimentales (2014-15, 2015-16 y 2016-17) y a valores históricos (H) de 30 años (1985-2015).

	RFA _i (MJ m ⁻² d ⁻¹)				T _{MED} (°C)				DPV (kPa)				Lluvia (mm)				Riego (mm)			ET _O (mm)			
	2014-15	2015-16	2016-17	H	2014-15	2015-16	2016-17	H	2014-15	2015-16	2016-17	H	2014-15	2015-16	2016-17	H	2014-15	2015-16	2016-17	2014-15	2015-16	2016-17	H
Octubre	8,8	7,2	---	8,5	18,6	14,9	---	16,9	1,27	0,84	1,02	1,22	130	94	---	126	---	---	---	129	102	125	110
Noviembre	10,5	9,5	11,7	10,5	19,4	19,2	19,3	20,0	1,61	1,32	1,70	1,59	206	195	79	112	---	---	---	160	132	170	143
Diciembre	10,6	11,9	11,0	11,1	21,6	21,8	22,2	22,5	1,65	1,81	2,11	1,88	219	73	277	120	20	---	---	166	178	176	156
Enero	11,3	10,9	11,6	10,8	21,3	22,9	23,6	23,5	1,36	1,66	1,49	1,88	311	131	149	124	15	---	15	153	163	175	160
Febrero	10,1	11,5	8,8	9,5	20,5	23,2	23,0	22,1	1,29	1,66	1,16	1,46	41	213	119	113	70	---	65	120	145	151	118
Marzo	8,9	8,6	7,6	8,1	20,3	20,9	19,6	20,4	1,17	1,32	1,10	1,28	83	14	75	125	---	---	---	110	116	140	102
Promedio Suma	10,0	9,9	10,1	9,8	20,3	20,5	21,5	20,9	1,39	1,44	1,43	1,55	990	720	699	720	105	0	80	838	836	937	789

5.3.2. Producción de biomasa y partición a granos

El RG y sus determinantes fisiológicos difirieron significativamente ($P < 0,05$, Cuadro 5.4) entre los AMBs, las DPs y el ALM de los híbridos evaluados. Los mayores (y casi idénticos) valores de RG fueron registrados bajo condiciones de riego y fertilización en 2014-15 (*i.e.*, el primer ambiente en el Cuadro 5.4) y 2016-17 (*i.e.*, el quinto ambiente en el Cuadro 5.4), los cuales estuvieron asociados a cambios de la BT_{MF} , mientras que el mínimo correspondió a la condición de secano sin fertilizar que sufrió la incidencia de granizo (*i.e.*, el cuarto ambiente del Cuadro 5.4). Las tendencias entre registros extremos fueron similares para el RG y la BT_{MF} , que declinaron 55 y 49 %, respectivamente, en el peor ambiente, mientras que el IC se redujo sólo 11%. Los efectos negativos sobre la BT_{MF} y el RG de una disminución de la oferta de N (30,4 y 36,7 % en promedio a través de todos los ambientes, respectivamente) fueron mayores que los efectos negativos de la reducción en la oferta hídrica (6,4 y 6,9 % en promedio a través de todos los ambientes, respectivamente).

Se detectó una interacción significativa $AMB \times DP$ ($P < 0,05$, Cuadro 5.4) para el RG y la BT_{MF} , evidenciada en el único efecto negativo del incremento de la DP (-14%) registrado durante la campaña 2015-16 en el ambiente sin fertilizar (*i.e.*, el cuarto ambiente en el Cuadro 5.4). En dicha condición, el mayor RG correspondió a la DP más baja (*i.e.*, 6 plantas m^{-2}). Los mayores incrementos del RG y la BT_{MF} (24%) correspondieron al aumento de 6 a 9 plantas m^{-2} en el ambiente irrigado y fertilizado durante la campaña 2016-17 (Cuadro 5.4), mientras que el IC no varió significativamente con la DP. Todos los híbridos tuvieron una respuesta similar al aumento de 6 a 9 plantas m^{-2} , con excepción del híbrido más antiguo (ALM: 1980), el cual tendió a alcanzar su máximo RG en bajas DP (Cuadro 5.4). Sin embargo, hubo diferencias entre los híbridos al pasar de 9 a 12 plantas m^{-2} . El RG correspondiente a los híbridos liberados en 1993 y 2012 tendió a estabilizarse a partir de las 9 plantas m^{-2} , mientras que el híbrido liberado en 2002 siempre respondió positivamente al aumento de la DP. Dichos efectos fueron similares para BT_{MF} , mientras que el IC no tendió a modificarse entre las DP para algunos híbridos (los liberados en 1980 y 2002) pero sí tendió a disminuir en la densidad de 12 plantas m^{-2} en otros (los liberados en 1993 y 2012).

Existieron efectos significativos sobre el RG y sus determinantes fisiológicos para la interacción $AMB \times ALM$, pero no para la interacción $AMB \times DP \times ALM$ ($P < 0,05$). Cuando los efectos del ambiente se removieron por estandarización, empleando además el valor promedio a través de densidades, se cuantificó un aumento significativo de 0,5 % $año^{-1}$ en el progreso genético del RG (Figura 5.1a). Este aumento estuvo acompañado por incrementos de igual magnitud en la BT_{MF} y el IC, pero que no tuvieron lugar durante todo el periodo evaluado como fuera registrado para el RG. Para la BT_{MF} el aumento ocurrió recién a partir de 1993, mientras que para el IC ocurrió entre 1980 y 1993 (Figura 5.1b y 5.1c respectivamente). Estas tendencias no variaron al considerar solamente la DP que maximizó el RG en cada AMB (gráficos insertos Figura 5.1).

Cuadro 5.4. Valores medios y resultados del ANOVA para rendimiento en grano (RG), biomasa total en madurez fisiológica (BT_{MF}) e índice de cosecha (IC).

FUENTES DE VARIACIÓN	TRATAMIENTO	RG g m ⁻²				BT _{MF} g m ⁻²				IC			
AMB	2014-15 RIEGO N200	1156				2168				0,53			
	2014-15 SECANO N200	1064				2012				0,53			
	2015-16 SECANO N200	845				1674				0,50			
	2015-16 SECANO N0	520				1105				0,47			
	2016-17 RIEGO N200	1158				2170				0,53			
	2016-17 RIEGO N0	753				1586				0,47			
	2016-17 SECANO N200	1079				2026				0,53			
	2016-17 SECANO N0	708				1502				0,47			
AMB × DP		6	9	12	6	9	12	6	9	12			
	2014-15 RIEGO N200	1051	1186	1233	1981	2220	2303	0,53	0,53	0,53			
	2014-15 SECANO N200	1013	1080	1100	1924	2038	2073	0,53	0,53	0,53			
	2015-16 SECANO N200	799	838	898	1592	1667	1762	0,50	0,50	0,51			
	2015-16 SECANO N0	589	507	465	1226	1094	995	0,48	0,46	0,46			
	2016-17 RIEGO N200	969	1200	1304	1871	2223	2416	0,52	0,54	0,54			
	2016-17 RIEGO N0	739	757	762	1485	1591	1682	0,50	0,47	0,45			
	2016-17 SECANO N200	924	1091	1222	1757	2031	2291	0,53	0,54	0,53			
2016-17 SECANO N0	647	717	761	1318	1513	1673	0,49	0,47	0,45				
AMB × ALM		1980	1993	2002	2012	1980	1993	2002	2012	1980	1993	2002	2012
	2014-15 RIEGO N200	1070	1043	1231	1282	2105	1937	2252	2379	0,51	0,54	0,55	0,54
	2014-15 SECANO N200	1042	1018	1068	1129	2044	1910	1984	2110	0,51	0,53	0,54	0,54
	2015-16 SECANO N200	745	844	894	898	1570	1676	1722	1728	0,47	0,50	0,52	0,52
	2015-16 SECANO N0	419	521	558	583	977	1103	1159	1181	0,43	0,47	0,48	0,49
	2016-17 RIEGO N200	---	1099	1137	1237	---	2064	2136	2310	---	0,53	0,53	0,54
	2016-17 RIEGO N0	---	725	763	770	---	1521	1611	1626	---	0,48	0,47	0,47
	2016-17 SECANO N200	---	994	1090	1152	---	1878	2062	2139	---	0,53	0,53	0,54
2016-17 SECANO N0	---	728	652	745	---	1528	1406	1571	---	0,48	0,46	0,47	
DP × ALM		1980	1993	2002	2012	1980	1993	2002	2012	1980	1993	2002	2012
	6	820	795	832	919	1678	1544	1633	1757	0,48	0,51	0,51	0,52
	9	793	890	915	1017	1632	1728	1770	1955	0,48	0,51	0,51	0,52
	12	845	930	1026	987	1711	1833	1972	1929	0,48	0,50	0,51	0,50
NIVELES DE SIGNIFICANCIA	AMB ^a	*** (94)				*** (151)				*** (0,02)			
	DP	ns				*** (76)				** (0,01)			
	ALM	ns				*** (69)				* (0,01)			
	AMB × DP	** (193)				*** (352)				*** (0,03)			
	AMB × ALM	** (149)				*** (254)				*** (0,03)			
	DP × ALM	*** (89)				*** (152)				*** (0,02)			
	AMB × DP × ALM	ns				ns				ns			

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con $P \leq 0,05$. AMB: Ambientes; DP: densidad de plantas; ALM: año de liberación al mercado.

5.3.3. Captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación a través de los diferentes ambientes y cultivares

La ET_C y la $IRFA_C$ y la $ET_{C\text{ PREFLO}} / ET_C$ difirieron significativamente entre los AMBs evaluados ($P < 0,05$, Cuadro 5.5). Las variaciones entre los ambientes de menores ET_C (373 mm, 2015-16 Secano N0), $IRFA_C$ (509 MJ m⁻², 2015-16 Secano N0) y $ET_{C\text{ PREFLO}} / ET_C$ (0,44, 2014-15 Secano N200) y mayores ET_C (561 mm, 2014-15 Riego N200), $IRFA_C$ (831 MJ m⁻², 2014-15 Secano N200) y $ET_{C\text{ PREFLO}} / ET_C$ (0,68, 2015-16 Secano N200) fueron de 50%, 63% y 54 %, respectivamente. En promedio a través de las estaciones de crecimiento, para la ET_C fue mayor el efecto negativo de una reducción en la oferta hídrica (12,2%) que el de una reducción en el suministro de N (3,7%), mientras que la tendencia opuesta se verificó en la $IRFA_C$ (reducciones del 3,2% y 14,7% para la disminución en el suministro de N y agua, respectivamente). En el caso de la $ET_{C\text{ PREFLO}} / ET_C$, la reducción de la oferta de nitrógeno tuvo un efecto positivo del 10% en promedio a través de todos los ambientes y la reducción de la oferta hídrica un efecto negativo del 5 %.

La ET_C no presentó diferencias significativas entre las DPs y los ALMs analizados; sin embargo, se detectaron interacciones significativas $AMB \times DP$ y $AMB \times ALM$ ($P < 0,05$, Cuadro 5.5). Estas interacciones generaron algunas variaciones en la respuesta de ET_C a la DP, dependiendo del ambiente considerado (nunca mayor al 7%) y del híbrido (nunca mayor al 2%), pero no se detectaron efectos del mejoramiento genético para ET_C cuando los efectos ambientales fueron eliminados mediante las estandarizaciones realizadas.

La DP y el ALM sí tuvieron efecto significativo sobre la $IRFA_C$ y la $ET_{C\text{ PREFLO}} / ET_C$ ($P < 0,01$, Cuadro 5.5). Estos rasgos siempre aumentaron con el aumento de la DP (7,9% y 6,3 % de 6 a 9 plantas m⁻² y 5,3% y 2,3% de 9 a 12 plantas m⁻² respectivamente). Entre los híbridos, el *ranking* fue 1993 > 2002 > 1980 ≥ 2012 para $IRFA_C$, mientras que para $ET_{C\text{ PREFLO}} / ET_C$ fue 2002 ≥ 2012 > 1993 ≥ 1980. Hubo, sin embargo, efectos significativos ($P < 0,05$) de las interacciones simples (Cuadro 5.5). Respecto a la interacción $AMB \times ALM$, los efectos negativos de la reducción en la disponibilidad de recursos (8 y 15 % para el agua y el N, respectivamente, promediados a través de los ambientes evaluados) tendieron a ser mínimos para los híbridos de baja estatura liberados en 1993 (7 y 13% de reducción, respectivamente) y máximos para el híbrido más nuevo (reducción del 9 y 16%, respectivamente). Adicionalmente, la interacción $DP \times ALM$ significativa ($P < 0,05$, Cuadro 5.5) permitió establecer que el incremento de 6 a 9 plantas m⁻² tenía un menor efecto positivo sobre la $IRFA_C$ en los híbridos liberados en 1993 (7% de incremento al aumentar la DP) que en el resto de los híbridos (8-10 % de incremento al aumentar la DP), pero esta respuesta diferencial entre los híbridos casi desapareció al pasar de 9 a 12 plantas m⁻² (4-5%). Cuando se eliminaron los efectos ambientales mediante estandarización, tanto para $IRFA_C$ como para $ET_{C\text{ PREFLO}} / ET_C$ no se detectaron efectos significativos del mejoramiento genético en estas dos variables.

Los AMBs afectaron significativamente ($P < 0,01$, Cuadro 5.5) a las eficiencias de uso de recursos evaluadas (EUAs, y EUR). Como se observó tanto para el RG y la BT_{MF} como para los rasgos asociados a la captura de recursos (ET_C e $IRFA_C$), los valores mínimos de todas las eficiencias evaluadas ($2,19 \text{ g MJ}^{-1}$ para EUR, $2,97 \text{ g mm}^{-1} \text{ m}^{-2}$ para $EUA_{BT,ETc}$ y $1,39 \text{ g mm}^{-1} \text{ m}^{-2}$ para $EUA_{RG,ETc}$) correspondieron al ambiente no fertilizado del 2015-16 (*i.e.*, el cuarto ambiente en el Cuadro 5.5). Los valores máximos variaron de acuerdo a la eficiencia a considerar, siendo el ambiente bajo la condición de seco y fertilizado en la campaña 2016-17 (*i.e.*, el séptimo ambiente en el Cuadro 5.4) para las EUAs ($4,96 \text{ g mm}^{-1} \text{ m}^{-2}$ para $EUA_{BT,ETc}$ y $2,64 \text{ g mm}^{-1} \text{ m}^{-2}$ para $EUA_{RG,ETc}$) y el ambiente bajo riego y fertilizado en la campaña 2014-15 (*i.e.*, el primer ambiente en el Cuadro 5.5) para la EUR ($2,80 \text{ g MJ}^{-1}$). Las variaciones entre los valores mínimos y máximos de las eficiencias estuvieron en el orden del 20, 40 y 43% para EUR, $EUA_{BT,ETc}$ y $EUA_{RG,ETc}$, respectivamente. La reducción a través de los diferentes ambientes de la oferta de N tuvo mayores efectos negativos sobre las EUAs (27,7% para $EUA_{BT,ETc}$ y 34,2% para $EUA_{RG,ETc}$) que sobre la EUR (18,3%), mientras que la reducción de la oferta hídrica tuvo efectos positivos mínimos sobre las EUAs (aproximadamente del 6%) y negativos sobre la EUR (2,6%).

La DP tuvo un efecto diferencial sobre las eficiencias evaluadas, siendo altamente significativo sobre las EUAs ($P < 0,01$) y no significativo sobre la EUR (Cuadro 5.5). Sin embargo, estas respuestas a la DP variaron a través de los ambientes (interacción $AMB \times DP$ significativa; $P < 0,05$) e híbridos (interacción $DP \times ALM$ significativa; $P < 0,05$) evaluados. Para la primera ($AMB \times DP$), el aumento en la DP tuvo efecto negativo sobre todas las eficiencias evaluadas sólo en la condición sin fertilizar del ambiente de seco de 2015-16, y tuvo un efecto negativo adicional sólo sobre la EUR del ambiente fertilizado en seco de 2014-15. Para la segunda ($DP \times ALM$), las EUAs de todos los híbridos aumentaron en respuesta al incremento de la DP, excepto para el más antiguo que no mostró cambio alguno. Por el contrario, la EUR de los híbridos liberados a partir de 1993 no cambió en respuesta al aumento de la DP, mientras que esta práctica sí tuvo un efecto negativo claro sobre esta eficiencia en el híbrido más viejo.

Cuando los efectos ambientales fueron eliminados por medio de la estandarización, se detectaron efectos positivos significativos del mejoramiento genético sobre todas las eficiencias. Por un lado, la EUR y la $EUA_{BT,ETc}$ tuvieron incrementos del 0,7% y 0,6 % año^{-1} , respectivamente, recién a partir de 1993. Por otro lado, la $EUA_{RG,ETc}$ exhibió un progreso constante de 0,5% año^{-1} a lo largo de todo el periodo evaluado (Figura 5.1d). Como se observó para RG y sus principales determinantes fisiológicos (BT_{MF} e IC), los efectos del mejoramiento sobre las diferentes eficiencias no cambiaron cuando los desvíos relativos se basaron en los datos obtenidos a la DP que maximizó el RG de cada híbrido (recuadros en las figuras 5.1d, 5.1e y 5.1f).

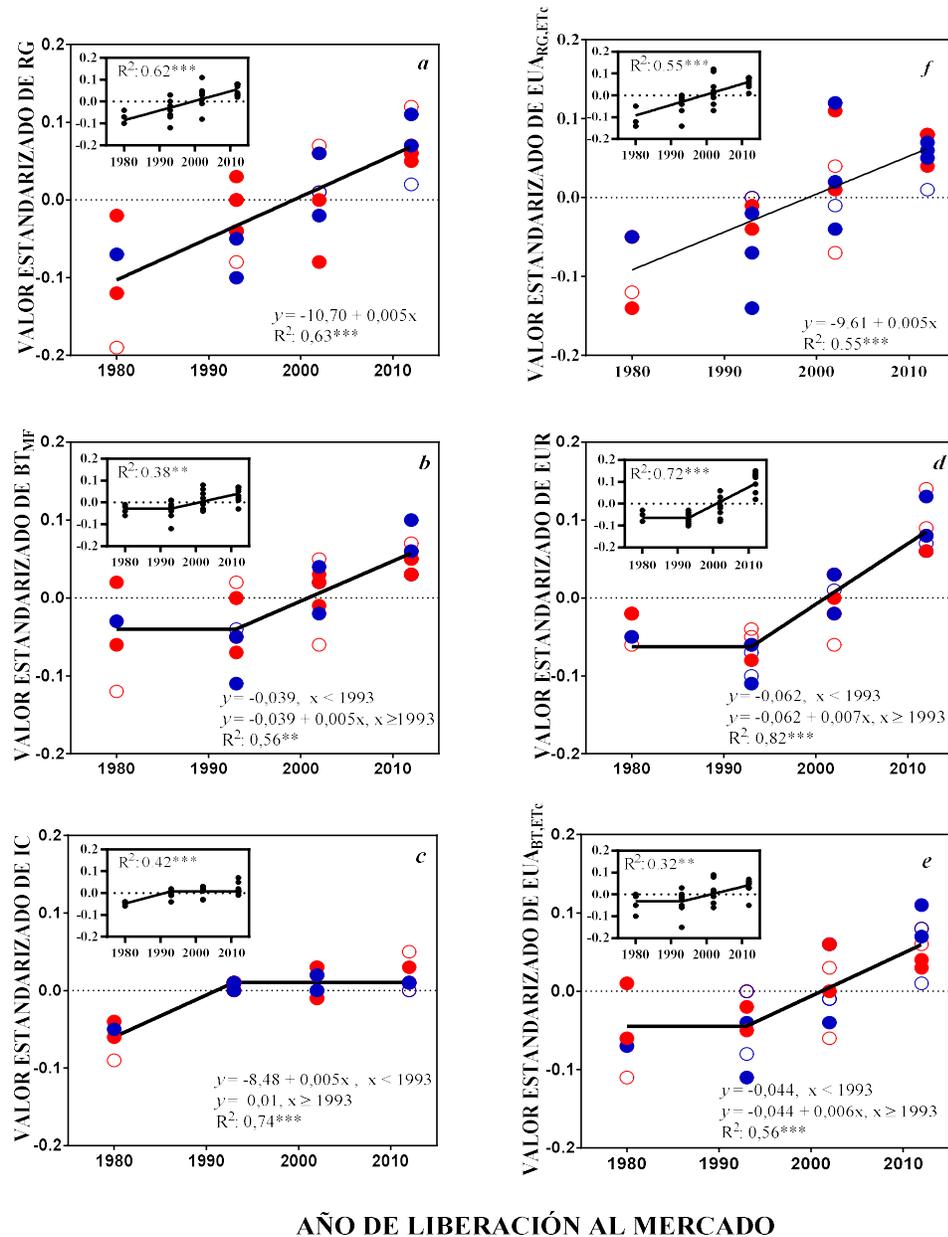


Figura 5.1. Respuesta de los valores estandarizado al año de liberación al mercado (ALM) de cada híbrido. Los datos corresponden a (a) rendimiento en grano (RG), (c) biomasa total a madurez fisiológica (BT_{MF}), (d) índice de cosecha (IC), (e) eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir granos (EUA_{RG,ETc}), (f) eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa (EUA_{BT,ETc}), y (f) eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Los símbolos llenos corresponden a los ambientes fertilizados (N200) y los vacíos a los no fertilizados (N0), mientras que el color denota los ambientes de riego (azul) y seco (rojo). Las líneas representan modelos ajustados lineales (a y b) o bilineales (otras figuras). En las figuras principales, se realizó la estandarización para los valores medios a través de todas las densidades de plantas. En los recuadros, corresponde a la densidad de planta que maximizó el RG en cada combinación de ambiente e híbrido.

Cuadro 5.5. Valores medios y resultados del ANOVA para la evapotranspiración del cultivo (ET_C), radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo ($IRFA_C$), proporción agua evapotranspirada pre floración ($ET_C \text{ PREFLO} / ET_C$), eficiencia en el uso del agua para producir biomasa (EU_{ABT,ET_C}) y granos (EU_{ARG,ET_C}) y eficiencia en el uso de la radiación (EUR)

FUENTES DE VARIACIÓN	TRATAMIENTO	ET_C mm			$IRFA_C$ $MJ m^{-2}$			$ET_C \text{ PREFLO} / ET_C$			EU_{ABT,ET_C} $g mm^{-1} m^{-2}$			EU_{ARG,ET_C} $g mm^{-1} m^{-2}$			EUR								
AMB	2014-15 RIEGO N200	531			776			0,46			4,11			2,20			2,80								
	2014-15 SECANO N200	490			831			0,44			4,11			2,17			2,44								
	2015-16 SECANO N200	394			615			0,59			4,26			2,15			2,74								
	2015-16 SECANO N0	373			509			0,68			2,97			1,40			2,19								
	2016-17 RIEGO N200	474			809			0,60			4,59			2,45			2,68								
	2016-17 RIEGO N0	468			711			0,64			3,43			1,63			2,24								
	2016-17 SECANO N200	411			746			0,59			4,96			2,64			2,72								
	2016-17 SECANO N0	394			648			0,64			3,82			1,80			2,32								
AMB × DP	2014-15 RIEGO N200	528	548	516	715	791	821	0,44	0,45	0,48	3,78	4,07	4,50	2,00	2,18	2,41	2,78	2,82	2,82						
	2014-15 SECANO N200	484	485	501	739	861	892	0,43	0,43	0,45	3,97	4,21	4,15	2,09	2,23	2,20	2,61	2,37	2,32						
	2015-16 SECANO N200	393	389	399	567	619	658	0,58	0,58	0,61	4,06	4,29	4,44	2,04	2,15	2,26	2,83	2,70	2,69						
	2015-16 SECANO N0	370	369	380	498	512	516	0,65	0,70	0,69	3,33	2,97	2,62	1,60	1,38	1,22	2,48	2,16	1,93						
	2016-17 RIEGO N200	477	470	475	753	819	856	0,57	0,61	0,61	3,92	4,73	5,10	2,03	2,56	2,75	2,50	2,72	2,82						
	2016-17 RIEGO N0	468	456	463	676	694	762	0,58	0,65	0,71	3,17	3,48	3,64	1,58	1,66	1,65	2,21	2,29	2,21						
	2016-17 SECANO N200	430	403	400	702	747	788	0,55	0,60	0,61	4,09	5,05	5,73	2,15	2,71	3,06	2,52	2,72	2,91						
	2016-17 SECANO N0	394	399	387	616	639	690	0,61	0,67	0,64	3,34	3,80	4,33	1,64	1,80	1,97	2,14	2,40	2,42						
AMB × ALM	2014-15 RIEGO N200	551	531	515	525	788	777	780	753	0,46	0,44	0,48	0,45	3,84	3,67	4,38	4,56	1,96	1,98	2,39	2,46	2,67	2,49	2,89	3,16
	2014-15 SECANO N200	494	488	485	495	857	850	788	814	0,46	0,42	0,43	0,44	4,14	3,92	4,10	4,28	2,11	2,09	2,20	2,29	2,39	2,25	2,52	2,59
	2015-16 SECANO N200	393	404	384	394	585	653	626	582	0,60	0,60	0,58	0,58	4,00	4,16	4,50	4,38	1,90	2,10	2,34	2,28	2,68	2,57	2,75	2,97
	2015-16 SECANO N0	371	373	381	368	474	533	543	474	0,71	0,66	0,68	0,67	2,64	2,98	3,05	3,23	1,13	1,41	1,47	1,59	2,06	2,07	2,13	2,49
	2016-17 RIEGO N200	---	469	484	470	---	824	812	797	---	0,58	0,61	0,60	---	4,41	4,42	4,93	---	2,35	2,35	2,64	---	2,50	2,63	2,90
	2016-17 RIEGO N0	---	443	472	471	---	730	713	686	---	0,63	0,65	0,65	---	3,44	3,40	3,45	---	1,64	1,61	1,63	---	2,08	2,26	2,37
	2016-17 SECANO N200	---	412	422	400	---	765	739	735	---	0,55	0,59	0,62	---	4,58	4,92	5,37	---	2,43	2,61	2,89	---	2,45	2,79	2,91
	2016-17 SECANO N0	---	399	391	390	---	683	641	621	---	0,61	0,66	0,66	---	3,84	3,60	4,04	---	1,83	1,67	1,91	---	2,24	2,19	2,53
DP × ALM	6	455	443	440	441	628	683	653	639	0,54	0,54	0,59	0,55	3,68	3,49	3,70	3,98	1,78	1,79	1,88	2,07	2,67	2,27	2,50	2,75
	9	451	436	442	441	690	729	714	690	0,55	0,57	0,59	0,60	3,57	3,97	3,98	4,42	1,71	2,03	2,05	2,29	2,36	2,34	2,45	2,83
	12	450	440	443	436	718	768	751	726	0,57	0,58	0,60	0,61	3,71	4,16	4,44	4,43	1,82	2,10	2,30	2,26	2,32	2,36	2,61	2,64
NIVELES DE SIGNIFICANCIA	AMB ^a	*** (35)			*** (61)			*** (0,05)			*** (0,47)			*** (0,27)			*** (0,21)								
	DP	ns			*** (94)			*** (0,02)			*** (0,18)			*** (0,10)			ns								
	ALM	ns			*** (17)			*** (0,02)			*** (0,81)			*** (0,10)			*** (0,11)								
	AMB × DP	** (49)			*** (94)			*** (0,10)			*** (0,82)			*** (0,46)			*** (0,46)								
	AMB × ALM	** (37)			** (62)			ns			*** (0,67)			*** (0,38)			ns								
	DP × ALM	ns			** (122)			ns			*** (0,40)			*** (0,23)			** (0,41)								
	AMB × DP × ALM	ns			ns			ns			ns			ns			ns								

^a Los símbolos indican los niveles de significancia al * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$; ns: no significativo y los números en paréntesis representan la diferencia mínima significativa (DMS) del test TUKEY para las medias con $P \leq 0,05$. AMB: Ambientes; DP: densidad de plantas; ALM: año de liberación al mercado.

5.4. Discusión

En este capítulo, se evaluó el efecto del mejoramiento genético de maíz en los últimos años sobre la eficiencia en el uso del agua y la radiación en un amplio rango de ambientes y densidades. De acuerdo con investigaciones previas (Ogola et al., 2002; Hernández et al., 2015), y a pesar de la leve intensidad de las restricciones hídricas respecto a las deficiencias de N, se verificó que la ET_C estuvo más afectada por las primeras. La tendencia opuesta se estableció para $IRFAC$ ($N >$ déficit hídrico), evidenciado en parte al marcado efecto del N sobre la generación de área foliar previo a floración (Bennett et al., 1989) así como la mejora de la persistencia del área foliar verde durante el llenado de granos (Wolfe et al., 1988; Lee y Tollenaar, 2007; Echarte et al., 2008). Es de esperar que las tendencias mencionadas alteren la participación relativa de T y E_s con respecto a ET_C (*i.e.*, T/ET_C y E_s/ET_C , respectivamente), aumentando la primera con respecto a la segunda (Villalobos y Fereres, 1990) y afectando positivamente la eficiencia en el uso del agua basada en la ET_C (Cooper et al., 1987).

La DP tuvo un impacto nulo sobre la ET_C , lo cual coincide con estudios previos (Ogola et al., 2005; Jia et al., 2018) y positivos sobre la $IRFAC$ (Cuadro 5.4). Esto último afectó positivamente la producción de biomasa y la EUA_{BT,ET_C} . El efecto diferencial del aumento de DP sobre la ET_C con respecto a $IRFAC$ y EUA_{BT,ET_C} se puede explicar a través de sus efectos positivos sobre el área foliar y la cobertura del suelo (Maddonni et al., 2001), que aumentan $IRFAC$ y, en consecuencia, aumentan T a expensas de E_s con efecto mínimo en ET_C . Ambos efectos (ET_C estable y mayor $IRFAC$) se verificaron en gran medida en este capítulo. Las variaciones nulas observadas en ET_C a través de DP pueden ser atribuidas a los efectos diferenciales en las variaciones de la cobertura del suelo sobre las relaciones T/ET_C y E_s/ET_C , particularmente cuando los horizontes superficiales pasan por largos periodos con bajos contenidos de agua (Ritchie, 1972; Basso y Ritchie, 2018), condición frecuente entre los cultivos de verano (Villalobos y Fereres, 1990).

Debido a que la eficiencia en el uso de la radiación (EUR) incluyó los efectos del ambiente durante todo el ciclo del cultivo (*i.e.*, tanto crecimiento vegetativo como de granos), los valores aquí reportados fueron menores a los estimados sólo para el crecimiento prefloración de maíz (Otegui et al., 1995; Sinclair y Muchow, 1999). Tanto los ambientes bajo condiciones de secano como los no fertilizados con N evidenciaron los efectos negativos esperados sobre la EUR (Muchow, 1989; Uhart y Andrade, 1995). En el primer caso puede atribuirse a episodios de déficit hídrico que afectan el intercambio gaseoso (Sadras y Milroy, 1996). En el segundo a la reducción del N foliar específico que afecta la tasa de asimilación de CO_2 (Sinclair y Horie, 1989). Sin embargo, hubo efectos comparativamente más pequeños sobre la EUR producto de la reducción de la disponibilidad de agua que de N, lo que puede explicarse por el menor grado de estrés

alcanzado para los ambientes con limitación hídrica que para los ambientes con limitación de N en los experimentos de esta tesis. Los efectos de la DP sobre la EUR fueron menos evidentes (Cuadro 5.5), excepto cuando el aumento de la DP alcanzó niveles que implicaron una clara disminución del RG (Hernández et al., 2014), como se observó en el ambiente no fertilizado del 2015-16.

Se detectaron efectos del mejoramiento (*i.e.*, % de ganancia por año) para el RG y sus principales determinantes fisiológicos (Figuras 5.1a, b y c), coincidente con lo observado al utilizar un conjunto más amplio de híbridos en condiciones potenciales de crecimiento (Capítulo 3) y refuerza la idea de que la mejora del RG estimada para condiciones potenciales se expresa también en condiciones sub-óptimas (Fischer y Edmeades, 2010). El aumento a la tolerancia a altas densidades, como la estabilidad del RG producto de la mejora constante utilizando redes amplias de experimentos que incluyen esta condición, explicarían las tendencias reportadas en este capítulo. La tasa de progreso de RG aquí estimada ($0,50\% \text{ año}^{-1}$), sin embargo, fue menor a la de $0,83\% \text{ año}^{-1}$ estimada por Di Matteo et al. (2016). Las diferencias serían atribuibles a la inclusión por estos autores de híbridos con diferente nivel de heterosis (Capítulo 3). Cuando los híbridos dobles son quitados del análisis de Di Matteo et al. (2016), el progreso genético para RG cae a sólo $0,39\% \text{ año}^{-1}$, el cual es inferior al del presente capítulo y respaldatorio de las disminuciones registradas para híbridos simples de maíz (Capítulo 3). Las ganancias calculadas para la BT_{MF} y el IC merecen comentarios similares. Di Matteo et al. (2016) estimaron para estos rasgos valores de $0,37\% \text{ año}^{-1}$ y $0,62\% \text{ año}^{-1}$, respectivamente, al incluir todos los híbridos, que se redujeron a niveles (no significativos) de $0,34\% \text{ año}^{-1}$ y $0,06\% \text{ año}^{-1}$, respectivamente, al considerar sólo híbridos simples. Más aún, en la presente tesis se demostró que la ganancia de $0,50\% \text{ año}^{-1}$ para los rasgos secundarios no se sostuvo en todo el periodo evaluado. Sólo fue evidente a partir de 1993 para la BT_{MF} y en el periodo 1980-1993 para el IC. Lo referido al IC coincide con lo evaluado en el Capítulo 3 y es atribuible al cambio puntual que tuvo lugar en el tipo de germoplasma al pasar más masivamente de *flint* a dentado en la década de 1990 en Argentina (Capítulo 3). En el caso de la mejora en la BT_{MF} , en cambio, en el presente capítulo se detectó un punto de inflexión desde 1993 que no había sido puesto en evidencia previamente (Capítulo 3). Esta diferencia puede explicarse en la base genética utilizada, que correspondió a más de una empresa para el estudio en condiciones potenciales (Cuadro 3.1) y a sólo una en el presente capítulo. En el primer caso ya se habían incluido híbridos simples con participación de germoplasma dentado en el análisis (Cuadro 3.1), lo cual puede explicar el incremento a lo largo de todo el periodo evaluado (Figura 3.1g). En el presente capítulo, el único híbrido simple previo a 1993 (DK 2F10) fue de tipo *flint*. Adicionalmente, los híbridos simples representativos de la década de 1990 del presente capítulo (DK 752 y DK 664) tienen la particularidad de su baja estatura, lo cual puede explicar que aún para ese periodo no se registrara un aumento de la BT_{MF} acompañando a la introducción de híbridos dentados. Esa característica del fenotipo cambió marcadamente a partir de entonces.

Con respecto a la ET_C , no se detectaron efectos del mejoramiento genético en concordancia con trabajos previos con un número limitado de híbridos argentinos (Nagore et al., 2014) o con un gran número de híbridos de EEUU (Reyes et al., 2015). Los nulos efectos registrados en $ET_C / ET_C \text{ PREFLO}$ contrastan con lo registrado por Reyes et al. (2015). De acuerdo con estos autores, la mejora en la proporción de ET_C durante el periodo postfloración estuvo asociada principalmente a una reducción del ciclo emergencia – floración en los híbridos modernos, algo no registrado en Argentina (Capítulo 3). En conjunto los resultados reportados recientemente en por diferentes estudios sugieren que el mejoramiento genético no produjo una mejora en la captura de agua, a diferencia de lo propuesto (Hammer et al., 2009) y en coincidencia con lo reportado recientemente en EEUU (Messina et al., 2021) para la comparación de híbridos dobles antiguos (1934-1952) y simples más modernos (1991-2011). Sin embargo, ninguno de los trabajos mencionados informa sobre las tendencias en EUAs relacionadas con el año de liberación del híbrido (*i.e.*, la ganancia % por año), debido a la cantidad reducida de genotipos evaluados y/o experimentos para producir un análisis confiable. Tales incrementos pudieron documentarse con los resultados del trabajo realizado en el presente capítulo, tanto para la EUA_{RG,ET_C} (Figura 5.1d) como para la EUA_{BT,ET_C} (Figura 5.1e). Las tendencias observadas prácticamente copian las descritas para el RG y la BT_{MF} , como era de esperar debido al efecto nulo del mejoramiento genético sobre el denominador de dichas eficiencias (*i.e.*, en ET_C). Las ganancias en EUA_{BT,ET_C} ($0,6 \text{ \% año}^{-1}$) se hicieron evidentes a partir de 1993, como en el caso de la BT_{MF} , mientras que el incremento en EUA_{RG,ET_C} ($0,5 \text{ \% año}^{-1}$) fue evidente durante todo el periodo evaluado debido a la ya mencionada alternancia en ganancia para los determinantes fisiológicos del RG. Esta tendencia en EUA_{RG,ET_C} respalda hallazgos previos (EUA_{RG,ET_C} híbridos modernos > EUA_{RG,ET_C} híbrido antiguo) obtenidos con tres híbridos estrechamente relacionados con los utilizados en el presente estudio (Nagore et al., 2017). En otras palabras, parece que los esfuerzos de mejoramiento enfocados en la mejora de RG han sido más efectivos para mejorar la productividad del agua que el uso del agua por los cultivos de maíz. Por un lado, este resultado no intencional del mejoramiento es bienvenido a nivel mundial, considerando las tendencias predichas de aumento de la demanda para uso humano de agua (Hatfield y Dold, 2019).

Finalmente, no se detectó un efecto de mejoramiento claro sobre la capacidad del cultivo para interceptar la radiación (*i.e.*, $IRFA_C$ en la investigación actual), en contraposición a estudios previos realizados tanto con germoplasma argentino (Luque et al., 2006) como extranjero (Rajcan y Tollenaar, 1999). En consecuencia, la mejora de la producción de BT_{MF} registrada a partir de 1993 podría atribuirse principalmente a la mejora registrada de la eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Dado que los efectos ambientales por disponibilidad de agua y N fueron removidos del análisis sin que hubiera evidencia de efectos adicionales sobre la EUR, la ganancia registrada en esta variable sería atribuible a efectos del mejoramiento sobre rasgos que afectan la producción de biomasa.

La tendencia mencionada no varió cuando el análisis se basó en la DP que maximizó el RG. Existen evidencias de efectos positivos del mejoramiento sobre (i) la capacidad fotosintética (Dwyer et al., 1991), (ii) la tasa de crecimiento del cultivo (Tollenaar y Aguilera, 1992), (iii) la capacidad de mantener el área foliar verde durante el llenado de granos (Lee y Tollenaar, 2007; Valentinuz y Tollenaar, 2004), (iv) la estructura del cultivo, que incluye un hábito más erectófilo que permite una mejor distribución de la luz a través del canopeo (Fischer y Edmeades, 2010) y (v) la relación entre el sistema radical y la biomasa área producida (Messina et al., 2021). Si bien algunas de estas características han sido estudiadas en híbridos argentinos de diferentes ALM, como la selección de un hábito más erecto (Lacasa et al., 2022) que explicó las mejoras en el intercambio neto de carbono durante el periodo crítico de la fijación de granos en maíz (Cagnola et al., 2021), otras aquí mencionadas deberían ser evaluadas entre los híbridos utilizados. Esto es importante ya que las ganancias registradas en EUR aparentemente se encuentran entre las principales fuerzas impulsoras de las mejoras observadas en la BT_{MF} , principal responsable de las ganancias registradas tanto en RG como en EUAs de los híbridos más utilizados en Argentina a partir de la década de 1990.

5.5. Conclusiones

El estrecho vínculo entre la productividad del maíz, el uso de los recursos y la eficiencia en el uso de los recursos, así como su relevancia relativa como resultado del mejoramiento del maíz centrado en la mejora del RG, se han reunido claramente en este capítulo. El mejoramiento del maíz tuvo un efecto marcado en las EUAs, que no se pudo atribuir a variaciones en el uso del agua de los cultivos (*i.e.*, ET_C) y parecería estar exclusivamente relacionado con las variaciones registradas en EUR. Las tendencias observadas en las EUAs tienen dos consecuencias importantes. Una es la aparente estabilidad en la funcionalidad del sistema radical con respecto a los efectos del mejoramiento, que en estudios recientes se atribuye más a un cambio en la asignación de biomasa (menor hacia raíz) sin afectar la capacidad de capturar agua. Estos rasgos merecen atención en el futuro para confirmar la falta de variación o resultados compensatorios en respuesta al mejoramiento. El otro es el beneficio de la mejora del RG como de la BT_{MF} y las EUAs sin cambio en el uso del agua del cultivo.

DISCUSIÓN GENERAL

6.1. Introducción

Existe un consenso general de que la mejora de la producción mundial de granos, en particular de los cereales trigo y maíz, necesaria para cubrir su demanda a futuro deberá sustentarse en aumentar el RG (Fischer y Edmeades, 2010; Ray et al., 2013). El mejoramiento genético, a través de la selección de cultivares de mayor RG, ha contribuido de manera importante a alcanzar con éxito ese objetivo, con estimaciones que indican una participación del 50 % en la mejora tanto de trigo (Turner y Asseng, 2005) como de maíz (Duvick et al., 2005a). En este escenario, el estudio de los procesos fisiológicos asociados a la mejora genética del RG es central para identificar rasgos secundarios posibles de ser mejorados en el futuro y así acelerar el proceso de ganancia de RG (Araus et al., 2008).

En Argentina en general y en la región de la Pampa Ondulada en particular, ambas especies cubren una parte importante del área agrícola. La Pampa Ondulada aporta el 11% de la producción nacional de ambos cereales, y en ella el RG se encuentra limitado por la ocurrencia de eventos de déficit hídrico y deficiencia en el nivel de fertilización nitrogenada (Capítulo 1) de variada intensidad y duración. Sin embargo, al momento de iniciar esta tesis, pocos trabajos habían estudiado en ambos cultivos el impacto del mejoramiento genético reciente (últimos 30-40 años) bajo condiciones limitantes de dichos recursos, y ninguno lo había hecho en la misma época (*i.e.*, clima dominante), en el mismo sitio (*i.e.*, misma serie de suelo) y similar manejo agrícola (*i.e.*, control de plagas y enfermedades, fecha de siembra y densidad con manejo actual dentro de cada cultivo). Esta posibilidad cobra importancia al considerar dos cultivos que comparten un mismo tipo de suelo, que se caracteriza por la presencia de una discontinuidad textural (horizonte Bt) en el primer metro de profundidad, que genera cambios notables en la funcionalidad de las raíces (Dardanelli et al., 1997, 2004), pero que exploran diferentes demandas atmosféricas al no compartir la misma estación de crecimiento. Esta discontinuidad genera cambios importantes en la funcionalidad de las raíces de los cultivos (Dardanelli et al., 1997, 2004), en particular cuando crecen bajo diferentes demandas atmosféricas de agua (Sadras et al., 1993). La demanda atmosférica es inherente a cada ambiente y se caracteriza a través de la evapotranspiración potencial de referencia (ET_0) la cual determina: (i) los niveles de consumo de agua por parte de los cultivos a través de la T y (ii) el nivel de agua disponible para el cultivo (ADC) que determina reducciones de la tasa transpiratoria (Figura 1.1) o ADC umbral (ADC_U). El ADC_U aumenta con el nivel de demanda atmosférica de acuerdo Dardanelli et al. (2003) con el aumento del contenido de arcilla en el suelo (Dardanelli et al., 2004). Este contraste provoca diferencias en la sensibilidad de ambos cultivos a las reducciones en la disponibilidad de agua de acuerdo al modelo conceptual definido en la Figura 6.1 para el periodo crítico de cada cultivo. Estos cambios, junto a diferencias en atributos propios de cada especie (*e.g.*, plasticidad vegetativa y reproductiva) podrían explicar diferencias en los efectos del mejoramiento de ambas. Dichas diferencias serían importantes de ser consideradas al momento de evaluar la incorporación de un rasgo secundario como criterio de selección, en particular

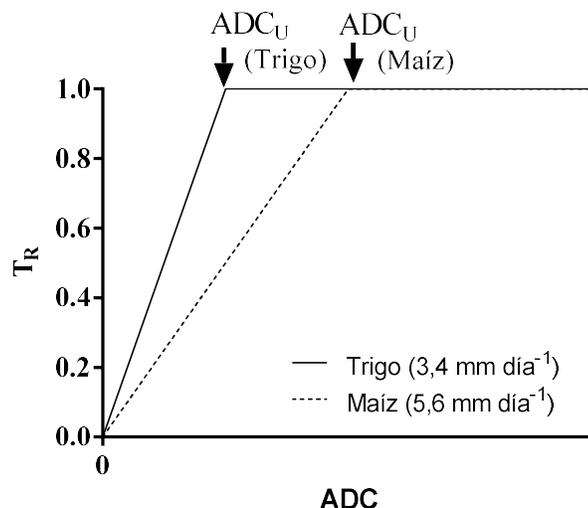


Figura 6.1. Relación esperable entre la transpiración relativa (T_R : transpiración respecto a un cultivo creciendo a $ADC=1$) y la fracción de agua disponible para el cultivo (ADC) para dos especies contrastantes en época de crecimiento. Las flechas señalan el umbral de ADC (ADC_U) que cada especie tendría en respuesta a la evapotranspiración potencial promedio histórica alrededor del periodo crítico (3,4 y 5,6 mm día⁻¹ para trigo y maíz respectivamente)

para ambientes con influencia de estreses abióticos (Tardieu, 2012). Bajo este contexto, el objetivo principal de esta tesis fue: “establecer el progreso en RG y rasgos secundarios asociados registrado en las últimas décadas en trigo y maíz cuando son evaluados en un mismo ambiente productivo y creciendo tanto bajo condiciones potenciales como de restricciones abióticas”. De esta forma, se buscó comprender las posibles similitudes y diferencias entre estas especies, una otoño-invernal y otra primavera-estival, que presentan estrategias de generación de RG contrastantes, pero comparten importancia productiva y económica local (Pampa Ondulada) y nacional.

En este capítulo, en una primera sección, se discuten los principales hallazgos registrados en los procesos de mejora genética en los cultivos de trigo y maíz haciendo hincapié en las diferencias y similitudes en ambos cultivos. Luego se analiza cómo el mejoramiento genético ha impactado en la estabilidad del RG frente a limitaciones hídricas y/o de N en ambos cultivos y cuál fue la contribución del mejoramiento al aumento de RG en la región de la Pampa Ondulada. Finalmente, se ponen a prueba las hipótesis planteadas y se detalla brevemente los nuevos interrogantes surgidos, en conexión con los cuales se plantean posibles líneas de investigación futuras.

6.2. Comparación de los efectos secundarios de la mejora genética por rendimiento en grano en trigo y maíz

A partir de los resultados descritos en los diferentes capítulos que componen el cuerpo de la tesis, resumidos en la Figura 6.1, se logró comprender el efecto de la mejora genética sobre los determinantes fisiológicos y componentes numéricos del RG en trigo y maíz, como así también sobre aquellos relacionados con la eficiencia y captura de recursos. En relación a los determinantes fisiológicos (*i.e.*, la BT_{MF} y el IC), se observó que el proceso de mejora estuvo acompañado por aumentos de la BT_{MF} y el IC en ambos cultivos, aunque con diferente preponderancia de cada rasgo de acuerdo al ciclo (trigo) o a lo largo del proceso de mejora (maíz). La BT_{MF} fue un rasgo importante en el mejoramiento de cultivares de CC en trigo. El incremento de la producción de biomasa en trigo se ha observado en otras regiones al utilizar germoplasma de ciclo corto (Aisawi et al., 2015; Sadras y Lawson, 2011), reforzando la importancia de este rasgo en la mejora del RG. Por su parte, la mejora del IC se dio solamente en cultivares de CL en trigo y hasta 1993 en los híbridos de maíz. Los niveles óptimos de partición (*i.e.*, los máximos valores de IC explorables) han sido alcanzado solamente en el cultivo de maíz (Capítulo 3), mientras que en trigo todavía es posible algún grado de mejora del IC puesto que los valores máximos registrados en esta tesis (0,46) se encuentran por debajo de los máximos reportados en la literatura (0,55) (Reynolds et al., 2017; Duan et al., 2018; Rose y Kage, 2019; Capítulo 2).

En relación a los componentes numéricos, el proceso de mejora de ambos cultivos estuvo asociado principalmente a un aumento en el NG (Figura 6.2). Dicho aumento no generó, en contrapartida, una disminución del PG (*i.e.*, una compensación o *trade-off* parcial o total) pues estuvo acompañado por un aumento de (i) la partición de biomasa a los granos, particularmente en cultivares de trigo de CL, y (ii) el crecimiento del cultivo en postfloración en maíz. Las diferentes estrategias para sostener el PG entre ambos cultivos pueden ser explicadas por la mayor capacidad de (i) re movilizar reservas en trigo respecto a maíz (Borrás et al., 2004), y (ii) mantener un área foliar verde fotosintéticamente activa (*i.e.*, *staygreen* funcional) durante el llenado de granos en los híbridos modernos de maíz (Tollenaar y Lee, 2011), en buena medida por haber mejorado la absorción de N en postfloración (Ciampitti y Vyn, 2012). A su vez, el aumento del NG producto del mejoramiento genético estuvo explicado principalmente por el aumento registrado en la ER_{ESP} en trigo y el PSE en maíz. El PSE en floración en trigo ha sido uno de los principales caracteres fisiológicos mejorados al momento de la introducción de los genes de enanismo (Siddique et al., 1989a; Slafer y Andrade, 1991). Sin embargo, en los últimos años se ha destacado la importancia de la ER_{ESP} como responsable de la mejora del NG en Argentina (González et al., 2011, Lo Valvo et al., 2018). Dicha mejora estaría asociada a la introducción de germoplasma francés de mayor RG potencial y de espigas más compactas con mayor ER_{ESP} (Pretini et al. 2021). Mientras que en maíz, la mejora del NG estuvo asociada al aumento del PSE, producto principalmente del incremento de

la TCC_{PC} . Este último evitó la caída en la tasa de crecimiento de planta a niveles muy bajos, usualmente tendientes a producir individuos estériles (Andrade et al., 1999), producto del desacople en el crecimiento de la espiga por tratarse de un órgano relegado en la competencia por asimilados. Esta característica desventajosa no tiene lugar en el caso del trigo. Las diferencias entre ambos cultivos podrían así ser explicadas por la mayor dependencia de la fijación de granos en maíz de la producción de biomasa destinada a sostener el crecimiento de la espiga durante el periodo crítico de polinización y fecundación de ovarios, todos aspectos que se han visto favorecidos por el mejoramiento genético (Borrás y Vitantonio, 2018; Cagnola et al., 2021).

En relación al proceso de mejora por RG sobre la eficiencia y captura del agua, en esta tesis se pudo establecer que en ninguna de las dos especies se verificaron cambios en la ET_C , lo cual resulta *a priori* beneficioso considerando el aumento esperable de la demanda de agua para consumo humano conjuntamente con la necesidad de mayor RG a nivel mundial (Hatfield y Dold, 2019). En trigo, sin embargo, sí existió un leve cambio en la distribución de la ET_C a lo largo del ciclo como producto del mejoramiento genético (Capítulo 4), que tendió a disminuir la proporción del consumo total en etapa prefloración para los de CL y aumentar entre los de CC. Consecuentemente con ello (Passioura, 2002), el aumento de la EUA_{RG,ET_C} observado en esta especie estuvo asociado al ya mencionado aumento del IC en el caso de primeros y a una mayor producción BT_{MF} en el caso de los segundos. En maíz, en cambio, la mejora en EUA sería exclusivamente atribuible a la mejora en producción de biomasa durante la etapa reproductiva pues no hubo cambios en la vegetativa (Figura 6.2), y se explicaría a través de la ya analizada mejora en el NG (asociada a la mejora en tolerancia a estrés durante la etapa crítica) sin detrimento del PG (por mejora del *staygreen* funcional).

En relación con la captura y eficiencia en el uso de la radiación, la mejora del RG ha estado principalmente asociada al aumento de la EUR en ambos cultivos. Dicha mejora en la EUR no tuvo efecto sobre la producción de BT_{MF} entre los cultivares de CL, ya que solamente permitió compensar los efectos negativos de la reducción que simultáneamente tuvo lugar en la captura de radiación. Por el contrario, en los cultivares de CC de trigo y los híbridos de maíz, dicha mejora en la EUR se trasladó a aumentos en la producción de BT_{MF} (Figura 6.2). Estos resultados indicarían la necesidad de mejorar a futuro la eficiencia fotosintética (*i.e.*, EUR) en ambos cultivos. Dos trabajos previos evaluando híbridos de maíz de diferentes eras en Argentina han identificado mejoras en la arquitectura foliar, producto de una selección indirecta de porte erecto (Lacasa et al., 2022), y mejoras en el intercambio neto de carbono en los híbridos modernos producto de la mejora genética (Cagnola et al., 2021). Mientras que en trigo, algunos trabajos de Australia y Reino Unido han reportado mejoras en la arquitectura del canopeo (Shearman et al., 2005) y mejoras en la distribución del N foliar específico a través de los diferentes estratos del canopeo (Sadras et al., 2013), los cuales explicarían las mejoras registradas en EUR en dichos trabajos y serían rasgos deseables de ser considerados en estudios futuros.

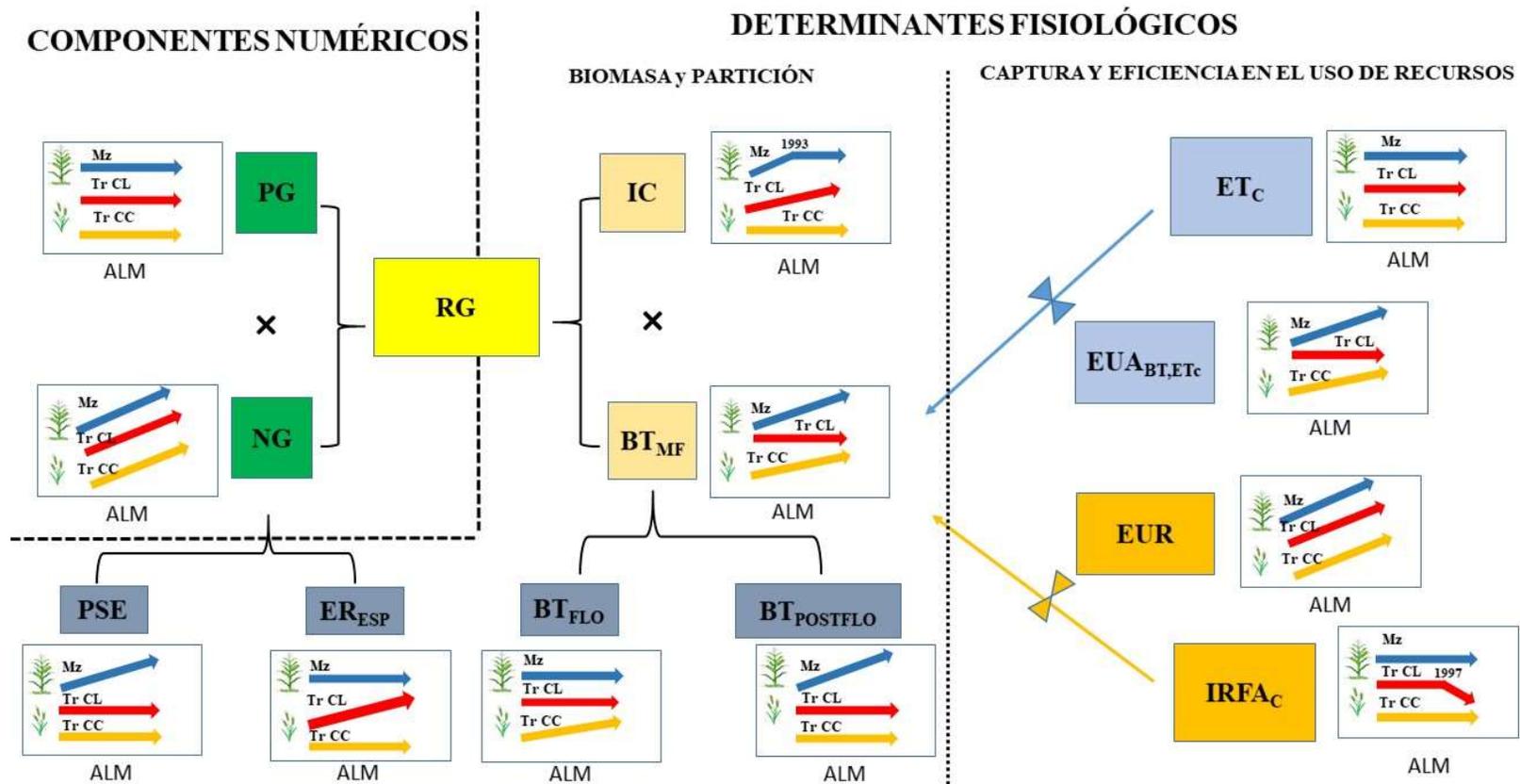


Figura 6.2. Representación gráfica de los efectos del mejoramiento genético en trigo y maíz en los últimos años en Argentina.

* BT_{FLO} : biomasa total en floración; BT_{MF} : biomasa total a madurez fisiológica; $BT_{POSTFLO}$: biomasa total postfloración; ER_{ESP} : eficiencia reproductiva de las espigas, ET_C : evapotranspiración del cultivo; $EUA_{BT,ETc}$: eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa; EUR : Eficiencia en el uso de la radiación; IC : índice de cosecha; $IRFA_C$: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo; PG : peso individual de los granos; PSE : peso seco de espiga; RG : rendimiento en grano.

* Las flechas indican el cambio de cada uno de los caracteres evaluados producto de la mejora genética para cada uno de los grupos de cultivares de interés (Mz: Maíz, Tr CL: Trigo Ciclo Largo, Tr CC: Trigo Ciclo Corto)

6.3. Estabilidad del rendimiento en grano en los cultivos de trigo y maíz

Como se pudo constatar a lo largo de los diferentes capítulos de esta tesis, la mejora del RG y los rasgos secundarios evaluados tuvo lugar tanto en los estudios conducidos bajo condiciones potenciales (Capítulos 2 y 3) como en aquellos caracterizados por la ocurrencia de limitaciones de agua y/o N (Capítulos 4 y 5). Si bien estos resultados concuerdan con los reportados por la literatura (Capítulo 1), no permiten cuantificar el impacto del mejoramiento sobre la estabilidad de los genotipos. Una aproximación muy generalizada para hacerlo es a través del análisis de estabilidad propuesto por Finlay y Wilkinson (1963). El mismo caracteriza a cada genotipo por medio de dos parámetros: (i) su RG medio a través de ambientes y (ii) su estabilidad, representada por la pendiente (coeficiente b) de la regresión lineal entre su RG en diferentes ambientes y el índice ambiental (IA= promedio del RG de todos los cultivares evaluados en cada ambiente). El valor de la pendiente define el grado de estabilidad de un genotipo como de: (i) estabilidad promedio ($b = 1$), (ii) alta estabilidad ($b < 1$, su RG no se modifica pronunciadamente ante cambios en la calidad ambiental), o (iii) baja estabilidad o alta adaptabilidad ($b > 1$, su RG responde fuertemente a cambios en la calidad ambiental). Así, un genotipo con alta estabilidad y alto RG medio se considera de buena adaptabilidad general, mientras que aquel cuyo RG cae pronunciadamente en malos ambientes, pero sobresale en los mejores se considera con adaptación específica.

En el presente estudio, los sucesivos genotipos liberados al mercado tendieron a superar en RG a sus predecesores en casi todo el rango ambiental analizado (Figura 6.2), lo cual concuerda con estudios previos tanto en trigo (Ortiz-Monasterio et al., 1997; Calderini y Slafer, 1999; De Vita et al., 2010; Lopes et al., 2012; Crespo-Herrera et al., 2018) como en maíz (Eyherabide et al., 1994; Eyherabide y Damilano, 2001; Duvick, 2005b; Luque et al., 2006; Di Matteo et al., 2016). Sin embargo, el análisis de estabilidad de los diferentes grupos incluidos en esta tesis (Figura 6.2) mostró una buena estabilidad general en los trigos de CC (Figura 6.2a) y maíz (Figura 6.2c) respecto a una mayor adaptabilidad a la mejora del ambiente en los cultivares más modernos de trigos de CL (Figura 6.2b). Al analizar directamente el impacto del mejoramiento sobre la estabilidad/adaptabilidad, se pudo observar que el mejoramiento no introdujo cambios en dicho parámetro para los cultivares de trigo de CC y el maíz (Figura 6.2d). En cambio, en los cultivares de trigo de CL se mejoró la adaptabilidad (Figura 6.2d). Estas tendencias resultaron en la ausencia de un claro *crossover* entre genotipos en el caso de trigo CC y maíz, que sí tuvo lugar para IAs $< 270 \text{ g m}^{-2}$ entre los trigos de CL. Para este último grupo, las diferencias entre cultivares se reducen por debajo de dicho umbral de RG. Tal comportamiento sería atribuible a que el NG estuvo asociado al NE entre los trigos de CL y al NGE entre los de CC, siendo el primer rasgo más plástico que el segundo (Sadras y Slafer, 2012; Sadras y Rebetzke, 2013). La respuesta observada en los trigos de CL sugiere la necesidad de aplicar estrategias de mejoramiento específica para los ambientes de bajo

RG (Ahrends et al., 2018). Sin embargo, esa estrategia es difícil de recomendar de manera universal aún para trigos CL pues (i) pese al *crossover*, los rendimientos medios de los diferentes cultivares no difirieron significativamente cuando el IA fue menor a 270 g m^{-2} , y (ii) el progreso genético generalmente se reduce mucho en los ambientes de bajo RG, (Austin et al., 1989; Slafer et al., 1994), tornando difícil el proceso de mejora en esas condiciones y haciendo más recomendable el cambio en el ciclo del cultivar a utilizar. En el caso de los cultivares de CC, en que el mejoramiento no tuvo un efecto sobre la adaptabilidad, la mejora del RG en términos relativos se vio incrementada en dichos ambientes, lo cual indica que en estos cultivares la estrategia por adaptación general (*i.e.*, menor adaptabilidad) mejoraría proporcionalmente más el RG en ambientes restrictivos que potenciales. Si bien la selección por adaptación amplia sugiere una penalización en ambientes potenciales, puede representar una buena estrategia en países con sistemas de producción agropecuaria no subsidiados (Blum 2011) como la Argentina. En el caso del maíz, los estudios de Di Matteo et al. (2016) para Argentina también refieren una alta estabilidad acompañada de un aumento del RG medio como producto de la selección por RG. Esto último estaría asociado a un proceso de evaluación y selección de líneas e híbridos en condiciones de alta densidad de plantas como sucedáneo de estrés (Edmeades et al., 1993) y un amplio rango de condiciones ambientales, dado principalmente por una extensa red de evaluación de híbridos (Capítulo 1), que favoreció una mejora en la eficiencia en el uso de los recursos en los más modernos (Capítulo 5). Consecuentemente, para ambas especies, la selección por adaptación amplia parece aún la estrategia de mejoramiento más efectiva para las condiciones de Argentina.

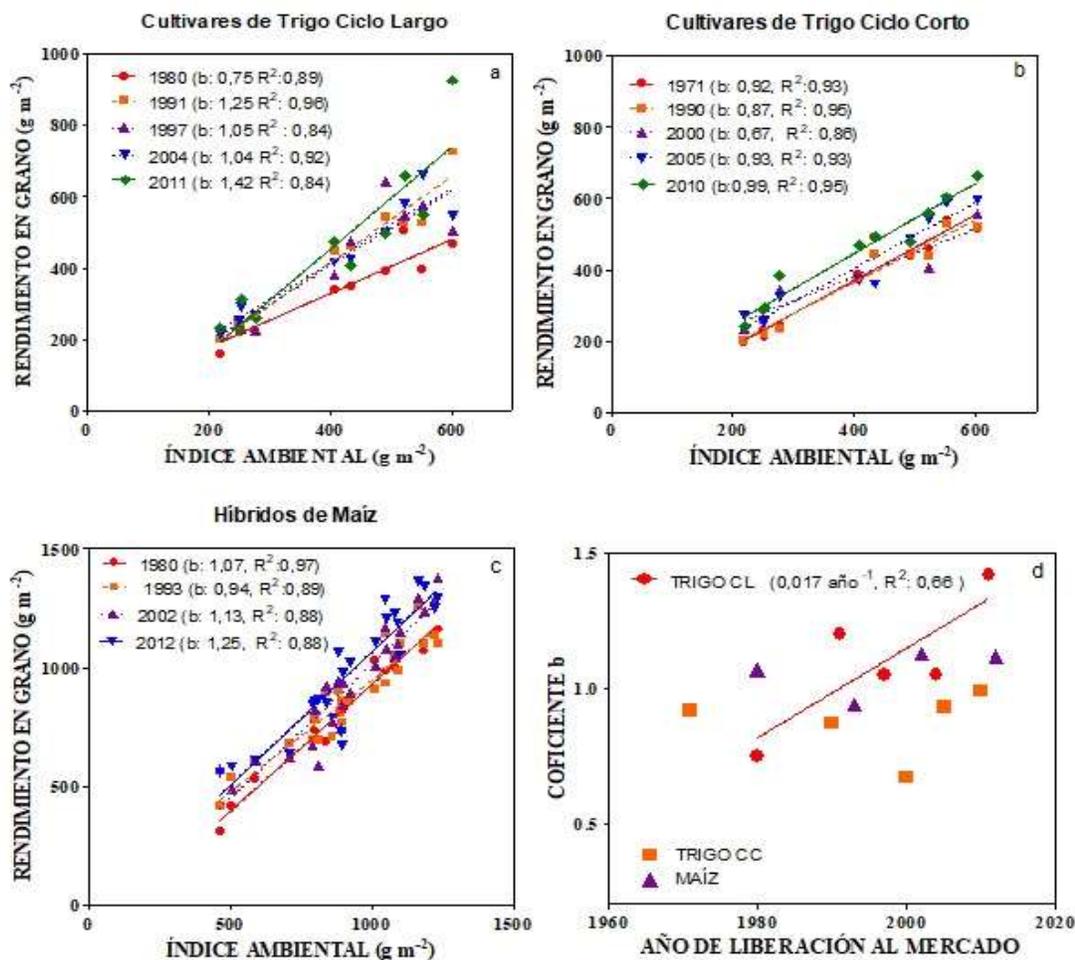


Figura 6.2. Respuesta del rendimiento en grano (RG) de cada cultivar en función del índice ambiental para (a) 5 cultivares de trigo ciclo largo (CL), (b) 5 cultivares de trigo ciclo corto (CC), y (c) 4 híbridos de maíz liberados al mercado entre 1971 y 2012. (d) Respuesta del índice de estabilidad (pendiente de las relaciones establecidas en los paneles a-b) al año de liberación. Las líneas en cada panel representan el modelo lineal ajustado para $P \leq 0,05$.

6.3. Contribución de la ganancia genética a la ganancia global del rendimiento en grano

De acuerdo a los datos de los últimos 50 años (periodo entre las cosechas de 1970 y 2012) para la Pampa Ondulada (o zona VII Núcleo Sur según la Bolsa de Cereales de Buenos Aires), obtenidos a partir del Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca (<http://datosestimaciones.magyp.gob.ar>), la ganancia real de RG no fue uniforme para todo el periodo considerado (Figura 6.3), verificándose en ambas especies un aumento importante a partir de 1988 (maíz) ó 2001 (trigo). En función de los resultados de esta tesis (Capítulos 2 y 3), los efectos atribuibles a la mejora genética sobre dicha ganancia

de RG habrían sido de (i) 44,8% para el periodo previo a 2001 y sólo 18,3% para el periodo desde 2001 en trigo, considerando una ganancia genética promedio de 0,74% año⁻¹ entre ambos grupos de cultivares (Cuadro 2.4), y (ii) 47,2% para el periodo previo a 1988 considerando una ganancia genética de 1,11% año⁻¹ (Figura 3.1a) y 35,4% considerando una ganancia genética de 0,84% año⁻¹ para el periodo desde 1988 (Figura 3.1e). En ambas especies, la contribución de la ganancia genética fue similar a la reportada por la literatura (Bell et al., 1995; Duvick, 2005a; Liu et al., 2021; Turner y Asseng, 2005), excepto en las últimas décadas en que claramente decayó. Una explicación para la menor contribución del mejoramiento a la ganancia global en el cultivo de trigo sería la mayor adopción por parte de los productores de niveles tecnológicos medios a altos en los últimos años. Estudios recientes (Brihet y Gayo, 2020) respaldan esta tendencia a través de un aumento del 57% de las dosis de fertilizante nitrogenado (de 144 a 230 kg ha⁻¹ de urea en las campañas 2016 y 2020, respectivamente), que fue acompañado por un aumento en el uso de fungicidas para proteger la sanidad de los cultivos, contribuyendo en conjunto a los aumentos sostenidos del RG de trigo en los últimos años. En el caso del maíz, en cambio, siempre predominó el uso de un buen nivel tecnológico. La caída en la contribución genética sería atribuible a una disminución de la ganancia de ese origen cuando sólo se incluyen híbridos simples en el análisis, que dominan el mercado de las últimas décadas en Argentina y entre los cuales ya no existe progreso genético producto de un aumento de la heterosis de la magnitud del que tuvo lugar al pasar de híbridos dobles a simples (Duvick, 2005a). Esta tendencia a una disminución de la contribución genética a la ganancia global también ha sido documentada recientemente para los EEUU (Rizzo et al, 2022).

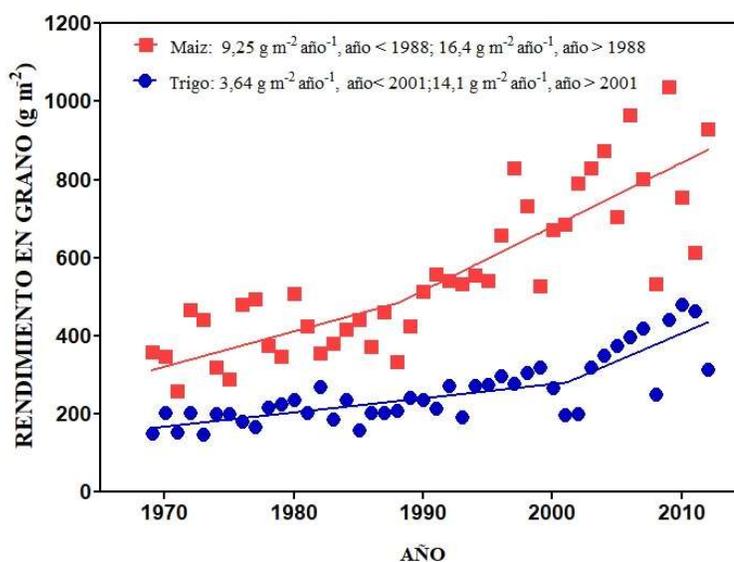


Figura 6.3. Evolución del rendimiento en grano de trigo y maíz en la región de la Pampa Ondulada durante el periodo 1970-2012

6.4. Contraste de hipótesis

A lo largo de la tesis se abordaron cinco objetivos específicos que guiaron los cuatro capítulos de resultados que la componen y esta discusión general. El **primer objetivo** fue *“analizar el progreso genético alcanzado para el RG de trigo bajo condiciones potenciales en cultivares de diferente ciclo como así también identificar rasgos secundarios asociados a dicha mejora”* A partir de los resultados del Capítulo 2 se pudo cuantificar un efecto positivo de la mejora genética sobre el RG en ambos grupos de cultivares; sin embargo, dichos incrementos estuvieron acompañados por cambios ejercidos sobre diferentes rasgos secundarios asociados al RG. En relación a los determinantes fisiológicos, los aumentos de RG fueron posibles gracias a un aumento en la partición de la biomasa a granos (*i.e.*, mayor IC) en los cultivares de CL y una mayor producción de biomasa, en especial durante la etapa prefloración, en los cultivares de CC. En ambos grupos de cultivares tuvieron como principal responsable del aumento del RG al NG, producto de la mejora en la ER_{ESP} (particularmente en los cultivares de CL). Por lo tanto, solamente existen evidencias para rechazar parcialmente la **hipótesis 1** que establece que *“el mejoramiento genético de trigo ha incrementado el RG debido a mejoras del IC y el NG, asociadas a una mayor ER_{ESP} ”*

El **segundo objetivo** consistió en *“analizar el progreso genético alcanzado para el RG de maíz bajo condiciones potenciales en híbridos con diferentes niveles de heterosis identificando rasgos secundarios asociados a dicha mejora”*. Los resultados del Capítulo 3 permitieron mostrar que parte de la ganancia genética del RG entre 1965 y 2012 estuvo asociada a la explotación creciente de la heterosis, debido a una reducción del 10 % en los valores del progreso genético cuando solamente se consideraron los híbridos simples en el análisis. Dicha mejora del RG estuvo a su vez asociada a un incremento del NG que no fue compensado ni total ni parcialmente por reducciones en el PG, producto de un aumento de la producción de biomasa postfloración en los híbridos modernos que se vio reflejada en un aumento en la BT_{MF} . El aumento del NG estuvo explicado por una mejora del PSE, producto del aumento en la TCC_{PC} . Estos resultados no permiten rechazar la **hipótesis 2** la cual propone que *“el mejoramiento genético de maíz ha incrementado el RG producto de aumentos de la BT_{MF} y del NG asociados a un mayor PSE debido a mejoras de la TCC_{PC} ”*.

El **tercer objetivo** consistió en *“determinar los efectos de la mejora genética en trigo en Argentina sobre el RG y sus determinantes fisiológicos, incluyendo la captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación, para cultivos creciendo en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N”*. De acuerdo a los resultados registrados en el Capítulo 4, la mejora genética observada en condiciones potenciales también se registró en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N. Dicha respuesta estuvo asociada a mejoras en la $EUA_{RG,ETC}$

dado que el mejoramiento no generó cambios en la capacidad de captura del agua en los cultivares modernos. La mejora de la $EUA_{RG,ETc}$ estuvo explicada por un incremento del IC entre los cultivares de CL y una mayor BT_{MF} , producto de un aumento de la $EUA_{BT,ETc}$, entre los cultivares de CC. En este último grupo de cultivares la mejora en las EUAs estuvo asociada a un incremento de la EUR sin cambios en la captura de radiación, mientras que en el caso de los cultivares de CL se registró una reducción en la $IRFAc$, pero ésta no implicó una reducción en la BT_{MF} . Por lo tanto, existen evidencias solamente para rechazar parcialmente la **hipótesis 3** que propone que *“los cultivares de trigo de mayor RG potencial (i.e., los de reciente liberación al mercado) presentan mejoras en el RG también en condiciones de limitaciones hídricas y/o nutricionales. Dichas mejoras son explicadas por un incremento del IC sin cambio en la captura de agua y radiación, resultando así en mayores eficiencias de uso (en especial $EUA_{RG,ETc}$)”*

El **cuarto objetivo** consistió en *“determinar los efectos de la mejora genética en maíz sobre el RG y sus determinantes fisiológicos, incluyendo la captura y eficiencia en el uso del agua y la radiación, para cultivos creciendo en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N”*. De acuerdo a los resultados registrados en el Capítulo 5, la mejora genética observada en condiciones potenciales también se registró en un amplio rango de condiciones ambientales de oferta de agua y/o N. El aumento del RG estuvo asociado a mejoras en la $EUA_{RG,ETc}$ en todo el periodo analizado, y este resultado fue producto de mejoras no simultáneas en la partición (IC) y producción de biomasa de los sucesivos híbridos liberados al mercado. Dicho efecto tuvo consecuencias en la mejora de las $EUA_{BT,ETc}$ y EUR_{BT} solamente en híbridos liberados a partir de 1993, lo cual es respaldado por estudios con germoplasma de EEUU y Canadá. Por lo tanto, no fue posible rechazar la **hipótesis 4** que propone que *“los híbridos de mayor RG potencial presentan mejoras del RG también en condiciones de limitaciones hídricas y/o nutricionales. Dichas mejoras en el RG están asociadas a mayor producción de BT_{MF} sin cambio en la captura de agua y radiación, generando así aumentos de las EUAs y la EUR”*

Finalmente, el **quinto objetivo** consistió en *“comparar los procesos asociados a la mejora genética y la estabilidad del RG de ambos cultivos en un amplio rango de ambientes producto de la variación en la oferta de agua y/o N”*. A lo largo del último capítulo se describieron los procesos asociados a la mejora del RG tanto en trigo como en maíz, concluyendo que el mejoramiento ha mantenido la estabilidad en los cultivares de trigo de CC y en los híbridos de maíz, mientras que ha aumentado la adaptabilidad en los cultivares de trigo de CL. En este último caso se ha observado efectivamente un incremento sostenido del IC, que podría explicar la mayor adaptabilidad. Mientras que no ha sucedido lo mismo en los cultivares de CC (ver párrafo previo). La mejora en las EUAs y EUR no se tradujo en un aumento de la estabilidad de los híbridos de maíz. Por lo tanto, se rechaza parcialmente la **hipótesis 5** que propone que *“el mejoramiento genético ha*

incrementado la respuesta a las mejoras en la calidad ambiental en trigo (i.e., mayor adaptabilidad), mientras que ha generado híbridos de mayor estabilidad a cambios en la calidad ambiental en maíz. Estos cambios fueron producto de una mejora en la partición de biomasa a granos en trigo y de una mejora en la eficiencia en el uso del agua y la radiación en maíz”.

6.5. Nuevos interrogantes y propuestas de líneas de investigación

6.5.1 Posibles vías futuras para el aumento del RG en trigo y maíz

A partir de los resultados obtenidos en los Capítulos 2 y 3 se puede concluir que la mejora del RG a futuro serán principalmente a expensas de un aumento en la producción de biomasa que a mejoras en la partición de biomasa a grano (*i.e.*, IC) tanto en trigo, principalmente en los cultivares de CL, como en maíz. En los capítulos 4 y 5, se pudo observar que las mejoras en la eficiencia en el uso del agua y la radiación permitieron los aumentos en BT_{MF} . Esto plantea interrogantes sobre qué atributos deberían ser mejorados para lograr los incrementos de RG a futuro. En relación a la EUR, en trigo hay algunas alternativas como es la selección de hábito erecto en los materiales modernos de trigo (Richards et al., 2020), la distribución del N foliar específico (Sadras et al., 2012), como así también atributos relacionados a la fotosíntesis de la hoja y de la espiga durante el llenado de granos (Molero y Reynolds, 2020). En maíz, el proceso de mejora en la producción de BT_{MF} ha estado acompañado de mejoras en la arquitectura foliar (Lacasa et al., 2022), como así también en el intercambio neto de carbono durante el periodo crítico (Cagnola et al., 2021). Estos aspectos todavía podrían ser considerados como promisorios para lograr un aumento del RG a futuro si se incorporan de algún modo al proceso de mejora (*e.g.*, imágenes a partir de sensoramiento remoto, fenotipado de auto caudal). Otros rasgos como el *staygreen* funcional durante el llenado de granos (*i.e.*, mayor fuente), como así también la distribución del N foliar específico, serían aspectos importantes a evaluar, tanto en híbridos de diferentes eras como en híbridos modernos de diferentes programas, con el objetivo de identificar diferentes vías de mejora posibles de ser utilizadas a futuro.

6.5.2 El efecto del proceso de mejoramiento genético sobre la eficiencia y uso del nitrógeno

En esta tesis se evaluó el efecto del mejoramiento genético sobre la captura de los recursos agua y luz como también en las eficiencias de uso de los mismos en un amplio rango de condiciones ambientales generadas por cambios en la oferta de agua y/o N. No se indagó respecto a la captura y eficiencia en el uso del N, particularmente por la menor cantidad de información generada para dicho recurso en el caso del maíz. Si bien estudios previos han reportado aumentos en la eficiencia en el uso del N producto de la mejora genética de ambas especies en Argentina (Calderini et al., 1995; Andrade et al., 2020), en

el caso del trigo la investigación se limitó a los cultivares de CL y en maíz tuvo confundido el efecto de la densidad de plantas (menor en híbridos antiguos y mayor en híbridos modernos).

En trigo, los resultados de esta tesis muestran un efecto de la mejora genética sobre la producción de BT_{MF} en los cultivares de CC que no había sido registrado para los cultivares de CL hasta el momento. De acuerdo a investigaciones previas, el aumento en producción de BT_{MF} en Australia estuvo asociado a una mejora en la captura de N (Sadras y Lawson, 2013), lo cual indicaría un aumento en la demanda de este nutriente. Sin embargo, los resultados del análisis de estabilidad del RG en cultivares de trigo de CC de diferente ALM (Figura 6.2b) muestran una mejora del RG en un rango amplio de condiciones ambientales, incluso aquellas situaciones donde el nivel de N es bajo (44 kg ha^{-1} N disponible a la siembra). Esto último sugiere que el proceso de mejora estaría asociado a una mayor eficiencia en el uso del N. Esto podría atribuirse tanto a una mejora de la fotosíntesis por mejor distribución del N foliar a través de canopeo (como se registró en Australia, Sadras et al., 2012) como a una dilución del contenido de proteína en el grano. Discernir la participación de cada rasgo para las condiciones locales es una tarea pendiente.

En el caso del maíz, trabajos realizados con híbridos de EEUU en una única densidad de siembra muestran que el aumento del RG estuvo asociado a mayor eficiencia y captura de N (Haegele et al., 2013), mientras que en Argentina (Ferreira, 2015) se registró una mejora en la eficiencia en el uso del N sin cambios en la captura del N al comparar híbridos de diferente ALM sembrados en su densidad óptima ($4,5 \text{ pl m}^{-2}$ en híbridos antiguos y $8,5 \text{ pl m}^{-2}$ en híbridos modernos). El aumento de la densidad de plantas tendría un impacto adicional tanto en la productividad del N como en la absorción del mismo en condiciones no limitantes de este nutriente, lo cual podría enmascarar los efectos registrados en este trabajo. Esto se infiere a partir de la respuesta diferencial del RG al N absorbido entre densidades de plantas estimada para híbridos modernos (Figura 6.4), la cual estaría determinada por el nivel de cobertura o $fRFA_1$ alcanzado, que permite o no maximizar la tasa de crecimiento del cultivo (Andrade et al., 2000). Si bien el mejoramiento seleccionando híbridos en condiciones de alta densidad ha generado un aumento en la tolerancia al aumento de ésta (Di Matteo et al., 2016), en la presente tesis no se verificó una mejora diferencial por parte del mejoramiento en densidades entre 6 y 12 pl m^{-2} en un amplio rango de condiciones ambientales. Todos estos aspectos deberían ser estudiados en el futuro, ya que eso implica diferentes estrategias de manejo en pos de aumentar el RG.

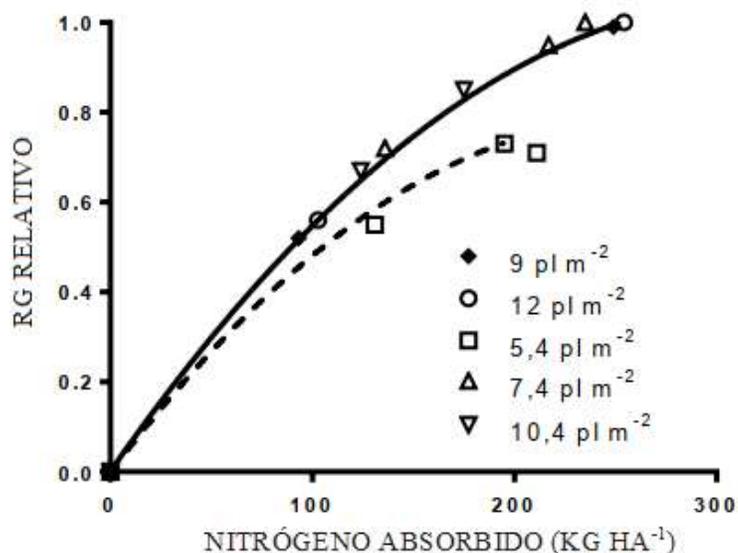


Figura 6.4. Respuesta relativa del rendimiento en grano (RG) al nitrógeno absorbido por unidad de superficie para dos condiciones: (i) densidades de plantas para las cuales se alcanza elevada $fRFA_I$ (línea llena), y (ii) situaciones donde no se habría alcanzado elevada $fRFA_I$ (línea punteada). Los datos fueron obtenidos de los trabajos de Rossini et al. (2018) para densidades de 9 y 12 $pl\ m^{-2}$ y de Ciampitti et al. (2011) para densidades de 5,4; 7,4 y 10,4 $pl\ m^{-2}$

6.5.3 Importancia de la selección de genotipos en trigo y en maíz en la región de estudio

Como se mencionara en el Capítulo 1, la región de la Pampa ondulada se caracteriza por la presencia de una discontinuidad textural (horizonte Bt) en el perfil explorado por el sistema radical de los cultivos extensivos dominantes. Esta discontinuidad genera cambios importantes en la funcionalidad de las raíces (Dardanelli et al., 1997, 2004), en particular cuando crecen bajo diferentes demandas atmosféricas de agua (Sadras et al., 1993) como trigo y maíz (Figura 1.1, Capítulo 1). Estas diferencias, sin embargo, no determinaron una tendencia clara del mejoramiento genético de ninguna de las dos especies en cuanto a su capacidad de utilizar el agua del suelo, aunque en la presente tesis no se exploró en maíz un ambiente de sequía equivalente al obtenido mediante las carpas de exclusión de lluvias en trigo. Consecuentemente, el efecto diferencial del nivel de demanda atmosférica sobre el patrón de extracción de agua entre especies queda como tarea para futuras investigaciones. Éstas deberían incluir niveles hídricos contrastantes combinados con tipos de suelos diferentes en cuanto a la presencia (*e.g.*, Argiudol típico de Pergamino) o no (*e.g.*, Hapludol éntico de Manfredi) de una discontinuidad textural.

ANEXO

Cuadro 7.1. Progreso genético del RG y sus determinantes fisiológicos (BT_{MF} e IC) en ambientes restrictivos (i.e., RG menor a 300 g m⁻²)

RASGOS ¹	PROGRESO GENÉTICO (% año ⁻¹)					
	CULTIVARES CICLO LARGOS			CULTIVARES CICLO CORTOS		
			R ²			R ²
RG	0,59 ± 0,21	*	0,30	0,81 ± 0,17	***	0,59
IC	0,78 ± 0,23	**	0,39	0,18 ± 0,14	ns	---
BT_{MF}	-0,17 ± 0,31	ns	---	0,61 ± 0,23	*	0,31
ET_C	-0,09 ± 0,14	ns	---	0,04 ± 0,08	ns	---
IRFAC	-1,45 0,34	*	0,44 ^a	-0,09 ± 0,14	ns	---
EUA_{RG,ETc}	0,62 ± 0,19	**	0,36	0,77 ± 0,16	***	0,57
EUA_{BT,ETc}	-0,11 ± 0,27	ns	---	0,55 ± 0,21	*	0,31
EUR	0,40 ± 0,29	ns	---	0,69 ± 0,22	**	0,38

¹ BT_{MF}: Biomasa total a madurez fisiológica, ET_C: Evapotranspiración del cultivo, EUA_{BT,ETc}: Eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir biomasa, EUA_{RG,ETc}: Eficiencia en el uso del agua evapotranspirada para producir granos, EUR: Eficiencia en el uso de la radiación, IC: Índice de cosecha, IRFAC: Radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada por el cultivo, RG: Rendimiento en grano.

^a El progreso genético de la IRFAC registrado se dio a partir de 1997 (Figura 4.2)

Significancia al † P<0,10, *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001. ns: no significativo,

Bibliografía

- Abbate, P.E., Dardanelli, J.L., Cantarero, M.G., Maturano, M., Melchiori, R.J.M., Suero, E.E., 2004. Climatic and Water Availability Effects on Water-Use Efficiency in Wheat. *Crop Sci.* 44, 474–483.
- 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*. <https://doi.org/10.1023/A:1023089421426>
- Acreche, M.M., Briceño-Félix, G., Martín Sánchez, J.A., Slafer, G.A., 2009. Radiation interception and use efficiency as affected by breeding in Mediterranean wheat. *F. Crop. Res.* 110, 91–97. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.07.005>
- Acreche, M.M., Briceño-Félix, G., Sánchez, J.A.M., Slafer, G.A., 2008. Physiological bases of genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain. *Eur. J. Agron.* 28, 162–170. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2007.07.001>
- Ahrends, H E, Eugster, W., Gaiser, T., Rueda-Ayala, V., Hüging, H., Ewert, F., Siebert, S., 2018. Genetic yield gains of winter wheat in Germany over more than 100 years (1895–2007) under contrasting fertilizer applications. *Environ. Res. Lett.* 13, 104003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aade12>
- Ahrends, H. E., Eugster, W., Gaiser, T., Rueda-Ayala, V., Hüging, H., Ewert, F., Siebert, S., 2018. Genetic yield gains of winter wheat in Germany over more than 100 years (1895-2007) under contrasting fertilizer applications. *Environ. Res. Lett.* <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aade12>
- 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 Sci.* 55, 1749–1764. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.09.0601>
- Alzueta, I., Abeledo, L.G., Mignone, C.M., Miralles, D.J., 2012. Differences between wheat and barley in leaf and tillering coordination under contrasting nitrogen and sulfur conditions. *Eur. J. Agron.* 41, 92–102. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.04.002>
- Andrade, F.H., 2020. Los desafíos de la agricultura global, Ediciones INTA.
- Andrade, F.H., Echarte, L., Rizzalli, R.H., Della Maggiora, A., Casanovas, M., 2002. Kernel number prediction in maize under nitrogen or water stress. *Crop Sci.* 42, 1173–1179. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.1173>
- Andrade, F.H., Vega, C., Uhart, S., Cirilo, A., Cantarero, M., Valentinuz, O., 1999. Kernel Number Determination in Maize. *Crop Sci.* 39, 453–459. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.0011183X0039000200026x>
- Andriani, J., M., Magnano, L., Sanmartí, N., 2016. Modelo “cuanti-cualitativo” de escurrimiento superficial del agua en suelos agrícolas de la Región Pampeana Argentina. *Rev. la Asoc. Argentina la Cienc. del Suelo* 34, 293–301.
- Aramburu Merlos, F., Monzon, J.P., Mercu, J.L., Taboada, M., Andrade, F.H., Hall, A.J., Jobbagy, E., Cassman, K.G., Grassini, P., 2015. Potential for crop production increase in Argentina through closure of existing yield gaps. *F. Crop. Res.* 184, 145–154. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.10.001>
- Araus, J.L., Slafer, G.A., Royo, C., Serret, M.D., 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 27, 377–412.

- <https://doi.org/10.1080/07352680802467736>
- Assefa, Y., Carter, P., Hinds, M., Bhalla, G., Schon, R., Jeschke, M., Paszkiewicz, S., Smith, S., Ciampitti, I.A., 2018. Analysis of Long Term Study Indicates Both Agronomic Optimal Plant Density and Increase Maize Yield per Plant Contributed to Yield Gain. *Sci. Rep.* 8, 4937. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23362-x>
- Assefa, Y., Vara Prasad, P. V., Carter, P., Hinds, M., Bhalla, G., Schon, R., Jeschke, M., Paszkiewicz, S., Ciampitti, I.A., 2016. Yield responses to planting density for US modern corn hybrids: A synthesis-analysis. *Crop Sci.* 56, 2802–2817. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.04.0215>
- Austin, R.B., 1993. Augmenting yield-based selection, in: *Plant Breeding*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 391–405. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1524-7_24
- Austin, R.B., 1980. Physiological limitations to cereal yields and ways of reducing them by breeding. *Oppor. increasing Crop yields*.
- 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 Soil* 413, 181–192. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3059-y>
- Bänziger, M., Edmeades, G.O., Beck, D., Bellon, M., 2000. Breeding for Drought and Nitrogen Stress Tolerance in Maize: From Theory to Practice. *CIMMYT Rep.* 68. <https://doi.org/633.1553>
- Basso, B., Ritchie, J.T., 2018. Evapotranspiration in High-Yielding Maize and under Increased Vapor Pressure Deficit in the US Midwest. *Agric. Environ. Lett.* 3, 1–6. <https://doi.org/10.2134/ael2017.11.0039>
- Beche, E., Benin, G., da Silva, C.L., Munaro, L.B., Marchese, J.A., 2014. Genetic gain in yield and changes associated with physiological traits in Brazilian wheat during the 20th century. *Eur. J. Agron.* 61, 49–59. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.08.005>
- Beche, E., da Silva, C.L., Todeschini, M.H., Milioli, A.S., Benin, G., Marchese, J.A., 2018. Improvement in Brazilian wheat breeding: changes in developmental phases and ecophysiological traits. *Euphytica* 214, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2134-2>
- Bell, M.A., Fischer, R.A., Byerlee, D., Sayre, K., 1995. Genetic and agronomic contributions to yield gains: A case study for wheat. *F. Crop. Res.* 44, 55–65. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(95\)00049-6](https://doi.org/10.1016/0378-4290(95)00049-6)
- Bennett, J.M., Mutti, L.S.M., Rao, P.S.C., Jones, J.W., 1989. Interactive effects of nitrogen and water stresses on biomass accumulation, nitrogen uptake, and seed yield of maize. *F. Crop. Res.* 19, 297–311. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90100-7](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90100-7)
- Bert, F.E., Satorre, E.H., Toranzo, F.R., Podestá, G.P., 2006. Climatic information and decision-making in maize crop production systems of the Argentinean Pampas. *Agric. Syst.* 88, 180–204. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2005.03.007>
- Blum, A. 2009. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *F. Crop. Res.* 112, 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.03.009>
- Blum, A. 2011. *Plant Breeding for Water-Limited Environments*. Editorial, Springer
- Boomsma, C.R., Vyn, T.J., 2008. Maize drought tolerance: Potential improvements through arbuscular mycorrhizal symbiosis? *F. Crop. Res.* 108, 14–31. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2008.03.002>

- Borrás, L., Otegui, M.E., 2001. Maize Kernel Weight Response to Postflowering Source – Sink Ratio. *Crop Sci.* 1816–1822. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1816>
- Borrás, L., Slafer, G.A., Otegui, M.E., 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: A quantitative reappraisal. *F. Crop. Res.* 86, 131–146. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.002>
- Borrás, L., Vitantonio-Mazzini, L.N., 2018. Maize reproductive development and kernel set under limited plant growth environments. *J. Exp. Bot.* 69, 3235–3243. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx452>
- Brihet, J., Gayo, S., 2020. Casos regionales de trigo y cebada. *Relev. Tecnol. Agric. Apl. Bols. Comer. Buenos Aires.*
- Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F.X., Huard, F., 2010. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *F. Crop. Res.* <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.07.012>
- Cagnola, J.I., Parco, M., Rotili, D.H., Ploschuk, E.L., Curin, F., Amas, J.I., Luque, S.F., Maddonni, G.A., Otegui, M.E., Casal, J.J., 2021. Artificial selection for grain yield has increased net CO₂ exchange of the ear leaf in maize crops. *J. Exp. Bot.* <https://doi.org/10.1093/jxb/erab119>
- Calderini, D.F., Dreccer, M.F., Slafer, G.A., 1997. Consequences of breeding on biomass, radiation interception and radiation-use efficiency in wheat. *F. Crop. Res.* 52, 271–281. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)03465-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)03465-X)
- Calderini, D.F., Dreccer, M.F., Slafer, G.A., 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breed.* 114, 108–112. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1995.tb00772.x>
- Calderini, Daniel F., Slafer, G.A., 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield? *Euphytica* 107, 51–59. <https://doi.org/10.1023/A:1003579715714>
- Calderini, D. F., Slafer, G.A., 1999. Has yield stability changed with genetic improvement of wheat yield ? 203290, 51–59.
- Cataldo, K., Cabrini, S., 2014. Valoración económica de la implementación de riego complementario en el Partido de Pergamino. *Rev. Investig. en Model. Financ.* 3.
- Caviglia, O.P., Sadras, V.O., 2001a. Effect of nitrogen supply on crop conductance, water- and radiation-use efficiency of wheat. *F. Crop. Res.* 69, 259–266. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00149-0](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00149-0)
- Caviglia, O.P., Sadras, V.O., 2001b. Effect of nitrogen supply on crop conductance, water- and radiation-use efficiency of wheat. *F. Crop. Res.* 69, 259–266. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00149-0](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00149-0)
- Chen, K., Camberato, J.J., Tuinstra, M.R., Kumudini, S. V., Tollenaar, M., Vyn, T.J., 2016. Genetic improvement in density and nitrogen stress tolerance traits over 38 years of commercial maize hybrid release. *F. Crop. Res.* 196, 438–451. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.07.025>
- Ciampitti, I.A., Vyn, T.J., 2013. Maize nutrient accumulation and partitioning in response to plant density and nitrogen rate: II. Calcium, magnesium, and micronutrients. *Agron. J.* <https://doi.org/10.2134/agronj2013.0126>
- Ciampitti, I.A., Vyn, T.J., 2012. Physiological perspectives of changes over time in maize yield dependency on nitrogen uptake and associated nitrogen efficiencies: A review. *F. Crop. Res.* 133, 48–67. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.03.008>
- Ciancio, N., Parco, M., Incognito, S.J.P., Maddonni, G.A., 2016. Kernel setting at the

- apical and sub-apical ear of older and newer Argentinean maize hybrids. *F. Crop. Res.* 191, 101–110. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.02.021>
- Cooper, M., Gho, C., Leafgren, R., Tang, T., Messina, C., 2014. Breeding drought-tolerant maize hybrids for the US corn-belt: Discovery to product. *J. Exp. Bot.* 65, 6191–6194. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru064>
- Cossani, C.M., Sadras, V.O., 2018. Water–Nitrogen Colimitation in Grain Crops, in: *Advances in Agronomy*. Elsevier Inc., pp. 231–274. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2018.02.004>
- Cossani, C.M., Sadras, V.O., 2019. Increasing co-limitation of water and nitrogen drives genetic yield gain in Australian wheat. *Eur. J. Agron.* 106, 23–29. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2019.03.003>
- Crespo-Herrera, L.A., Crossa, J., Huerta-Espino, J., Vargas, M., Mondal, S., Velu, G., Payne, T.S., Braun, H., Singh, R.P., 2018. Genetic Gains for Grain Yield in CIMMYT's Semi-Arid Wheat Yield Trials Grown in Suboptimal Environments. *Crop Sci.* 58, 1890–1898. <https://doi.org/10.2135/cropsci2018.01.0017>
- D'Andrea, K.E., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., 2008. Kernel number determination differs among maize hybrids in response to nitrogen. *F. Crop. Res.* 105, 228–239. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.10.007>
- Dardanelli, J.L., Bachmeier, O.A., Serrago, R.A., Gil, R., 1997. Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam Haplustoll. *F. Crop. Res.* 54, 29–38.
- Dardanelli, J.L., Collino, D.J., Otegui, M.E., Sadras, V.O., 2003. Bases funcionales para el manejo del agua en los sistemas de producción de los cultivos de grano. *Prod. granos Bases funcionales para su manejo* Editorial de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires
- Dardanelli, J.L., Ritchie, J.T., Calmon, M., Andriani, J.M., Collino, D.J., 2004. An empirical model for root water uptake. *F. Crop. Res.* 87, 59–71. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.09.008>
- De Vita, P., Mastrangelo, A.M., Matteu, L., Mazzucotelli, E., Virzì, N., Palumbo, M., Storto, M. Lo, Rizza, F., Cattivelli, L., 2010. Genetic improvement effects on yield stability in durum wheat genotypes grown in Italy. *F. Crop. Res.* 119, 68–77. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.06.016>
- Di Matteo, J.A., Ferreyra, J.M., Cerrudo, A.A., Echarte, L., Andrade, F.H., 2016. Yield potential and yield stability of Argentine maize hybrids over 45 years of breeding. *F. Crop. Res.* 197, 107–116. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.07.023>
- Donmez, E., Sears, R.G., Shroyer, J.P., Paulsen, G.M., 2001. Genetic gain in yield attributes of winter wheat in the Great Plains. *Crop Sci.* 41, 1412–1419. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.4151412x>
- Dreccer, M.F., van Herwaarden, A.F., Chapman, S.C., 2009. Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *F. Crop. Res.* 112, 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.02.006>
- Dreccer, M.F., Van Oijen, M., Schapendonk, A.H.C.M., Pot, C.S., Rabbinge, R., 2000. Dynamics of vertical leaf nitrogen distribution in a vegetative wheat canopy. Impact on canopy photosynthesis. *Ann. Bot.* 86, 821–831. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1244>

- Drerup, P., Brueck, H., Eticha, D., Scherer, H.W., 2020. NDVI-based estimates of evapotranspiration of winter wheat indicate positive effects of N fertilizer application on agronomic water-use efficiency. *J. Agron. Crop Sci.* 206, 1–12. <https://doi.org/10.1111/jac.12364>
- Duan, J., Wu, Y., Zhou, Y., Ren, X., Shao, Y., Feng, W., Zhu, Y., He, L., Guo, T., 2018. Approach to higher wheat yield in the huang-huai plain: Impranthesis productivity to increase harvest index. *Front. Plant Sci.* 871, 25–35. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01457>
- Duncan, W.G., 1958. The Relationship Between Corn Population and Yield. *Agron. J.* 50, 82. <https://doi.org/10.2134/agronj1958.00021962005000020008x>
- Duvick, D.N., 2005a. The Contribution of Breeding to Yield Advances in maize (*Zea mays* L.). *Adv. Agron.* 86, 83–145. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(05\)86002-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(05)86002-X)
- Duvick, D.N., 2005b. Genetic progress in yield of Untied States maize (*Zea mays* L.) 50, 193–202.
- Dwyer, L.M., Stewart, D.W., Tollenaar, M., 1991. Changes in plant density dependence of leaf photosynthesis of maize (*Zea mays* L.) hybrids, 1959 to 1988. *Can. J. Plant Sci.* 71, 1–11. <https://doi.org/10.4141/cjps91-001>
- Echarte, L., Andrade, F.H., Vega, C.R.C., Tollenaar, M., 2004. Kernel number determination in Argentinean maize hybrids released between 1965 and 1993. *Crop Sci.* 44, 1654–1661. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.1654>
- Echarte, L., Luque, S., Andrade, F.H., Sadras, V.O., 2000. Response of maize kernel number to plant density in Argentinean hybrids released between 1965 and 1993 68, 1–8.
- Echarte, L., Rothstein, S., Tollenaar, M., 2008. The response of leaf photosynthesis and dry matter accumulation to nitrogen supply in an older and a newer maize hybrid. *Crop Sci.* <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.06.0366>
- Echarte, L., Tollenaar, M., 2006. Kernel set in maize hybrids and their inbred lines exposed to stress. *Crop Sci.* 46, 870–878. <https://doi.org/10.2135/cropsci2005.0204>
- Edmeades, G.O., Bolaños, J., Hernández, M., Bello, S., 1993. Causes for silk delay in lowland tropical maize population. *Crop Sci.* 1035, 1029–1035.
- Estrada-Campuzano, G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2012. Differences in yield, biomass and their components between triticale and wheat grown under contrasting water and nitrogen environments. *F. Crop. Res.* 128, 167–179. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.01.003>
- Eyherabide, G.H., Damilano, A.L., Colazo, J.C., 1994. Genetic gain for grain yield of maize in Argentina. *Maydica*.
- Eyhérabide, G.H., Damilano, A.L., Colazo, J.C., 1994. Genetic gain for grain yield of maize in Argentina. *Maydica* 39, 207–211.
- Fischer, R.A., 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *J. Agric. Sci.* 105, 447–461. <https://doi.org/10.1017/S0021859600056495>
- Fischer, R.A., Byerlee, D., Edmeades, G.O., 2014. Crop yields and global food security: will yield increase continue to feed the world? Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra. *Res. Canberra*.

- Fischer, R.A.T., Edmeades, G.O., 2010. Breeding and Cereal Yield Progress. *Crop Sci.* 50, S-85-S-98. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.10.0564>
- Fletcher, A.L., Johnstone, P.R., Chakwizira, E., Brown, H.E., 2013. Radiation capture and radiation use efficiency in response to N supply for crop species with contrasting canopies. *F. Crop. Res.* 150, 126–134. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.06.014>
- García, F., 2008. Rentabilidad de la fertilización: Algunos aspectos a considerar. IPNI CONO.
- García, F.O., Taboada, M.A., González Sanjuan, M.F., Picone, L.I., 2013. El nitrógeno en la agricultura argentina. Alternativas para incrementar la eficiencia de uso en los cultivos de grano y mitigar las emisiones de óxido nitroso. Ipní.
- Gastaldi, A., Alvarez Prado, S., Arduini, J.A., Miralles, D.J., 2020. Optimizing wheat (*Triticum aestivum* L.) management under dry environments: A case study in the West Pampas of Argentina. *Agric. Water Manag.* 233, 106092. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106092>
- González, F.G., Perez-Gianmarco, T.I., Pretini, N., Curin, F., 2018. Producción de trigo: evolución, demanda y alternativas para mejorarla. Una visión ecofisiológica. *Rev. Tecnol. Agropecu.* 10, 35–37.
- González, F.G., Aldabe, M.L., Terrile, I.I., Rondanini, D.P., 2014. Grain weight response to different postflowering source: Sink ratios in modern high-yielding argentinean wheats differing in spike fruiting efficiency. *Crop Sci.* 54, 297–309. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0157>
- González, F.G., Slafer, G.A., Miralles, D.J., 2003. Floret development and spike growth as affected by photoperiod during stem elongation in wheat. *F. Crop. Res.* 81, 29–38. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00196-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00196-X)
- González, F.G., Terrile, I.I., Falcón, M.O., 2011. Spike fertility and duration of stem elongation as promising traits to improve potential grain number (and yield): Variation in modern Argentinean wheats. *Crop Sci.* 51, 1693–1702. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.08.0447>
- Graybosch, R.A., Peterson, C.J., 2010a. Genetic Improvement in Winter Wheat Yields in the Great Plains of North America, 1959-2008. *Crop Sci.* 50, 1882–1890. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.11.0685>
- Graybosch, R.A., Peterson, C.J., 2010b. Genetic improvement in winter wheat yields in the Great Plains of North America, 1959-2008. *Crop Sci.* 50, 1882–1890. <https://doi.org/10.2135/cropsci2009.11.0685>
- Haegerle, J.W., Cook, K.A., Nichols, D.M., Below, F.E., 2013. Changes in nitrogen use traits associated with genetic improvement for grain yield of maize hybrids released in different decades. *Crop Sci.* 53, 1256–1268. <https://doi.org/10.2135/cropsci2012.07.0429>
- Hall, A.J., Richards, R.A., 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *F. Crop. Res.* 143, 18–33. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.05.014>
- Hammer, G.L., Dong, Z., McLean, G., Doherty, A., Messina, C., Schussler, J., Zinselmeier, C., Paszkiewicz, S., Cooper, M., 2009. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt? *Crop Sci.* 49, 299–312. <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.03.0152>
- Hatfield, J.L., Dold, C., 2019. Water-use efficiency: Advances and challenges in a

- changing climate. *Front. Plant Sci.* 10, 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>
- Hatfield, J.L., Sauer, T.J., Prueger, J.H., Hatfield, J.L., Sauer, T.J., Prueger, J.H., 2001. Managing Soils to Achieve Greater Water Use Efficiency: A Review Managing Soils to Achieve Greater Water Use Efficiency: A Review.
- Hernández, F., Amelong, A., Borrás, L., 2014. Genotypic differences among argentinean maize hybrids in yield response to stand density. *Agron. J.* 106, 2316–2324. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0183>
- Hernández, M., Echarte, L., Della Maggiora, A., Cambareri, M., Barbieri, P., Cerrudo, D., 2015. Maize water use efficiency and evapotranspiration response to N supply under contrasting soil water availability. *F. Crop. Res.* 178, 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.03.017>
- Hernández, M.D., Alfonso, C., Echarte, M.M., Cerrudo, A., Echarte, L., 2021. Maize transpiration efficiency increases with N supply or higher plant densities. *Agric. Water Manag.* 250. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2021.106816>
- Hütsch, B.W., Schubert, S., 2017. Harvest Index of Maize (*Zea mays* L.): Are There Possibilities for Improvement? *Adv. Agron.* 146, 37–82. <https://doi.org/10.1016/bs.agron.2017.07.004>
- Jackson, P., Robertson, M., Cooper, M., Hammer, G., 1996. The role of physiological understanding in plant breeding; From a breeding perspective. *F. Crop. Res.* 49, 11–37. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(96\)01012-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(96)01012-X)
- Jia, Q., Sun, L., Ali, S., Zhang, Y., Liu, D., Kamran, M., Zhang, P., Jia, Z., Ren, X., 2018. Effect of planting density and pattern on maize yield and rainwater use efficiency in the Loess Plateau in China. *Agric. Water Manag.* 202, 19–32. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.02.011>
- Lacasa, J., Ciampitti, I.A., Amas, J.I., Curín, F., Luque, S.F., Otegui, M.E., 2022. Breeding effects on canopy light attenuation in maize: A retrospective and prospective analysis. *J. Exp. Bot.* 73, 1301–1311. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab503>
- Lee, E.A., Tollenaar, M., 2007. Physiological Basis of Successful Breeding Strategies for Maize Grain Yield. *Crop Sci.* 47, S-202-S-215. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0010IPBS>
- Lichthardt, C., Chen, T., Stahl, A., Stützel, H., 2020. Co-Evolution of Sink and Source in the Recent Breeding History of Winter Wheat in Germany. *Front. Plant Sci.* 10, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01771>
- Liu, G., Yang, H., Xie, R., Yang, Y., Liu, W., Guo, X., Xue, J., Ming, B., Wang, K., Hou, P., Li, S., 2021. Genetic gains in maize yield and related traits for high-yielding cultivars released during 1980s to 2010s in China. *F. Crop. Res.* 270, 108223. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2021.108223>
- 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. *F. Crop. Res.* 221, 314–321. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.08.014>
- Loomis, R.S., Connor, D.J., 1992. *Crop ecology: productivity and management in agricultural systems.* Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.2134/jeq1994.00472425002300040036x>
- Lopes, M.S., Reynolds, M.P., Manes, Y., Singh, R.P., Crossa, J., Braun, H.J., 2012. Genetic yield gains and changes in associated traits of CIMMYT spring bread wheat in a “Historic” set representing 30 years of breeding. *Crop Sci.* 52, 1123–1131.

- <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.09.0467>
- Luque, S.F., Cirilo, A.G., Otegui, M.E., 2006. Genetic gains in grain yield and related physiological attributes in Argentine maize hybrids. *F. Crop. Res.* 95, 383–397. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.04.007>
- Maddonna, G.A., Otegui, M.E., Cirilo, A.G., 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *F. Crop. Res.* 71, 183–193. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(01\)00158-7](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(01)00158-7)
- Mansfield, B.D., Mumm, R.H., 2014. Survey of plant density tolerance in U.S. maize germplasm. *Crop Sci.* 54, 157–173. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.04.0252>
- Martintello, P., Delocu, G., Boggini, G., Odoardi, M., Stanca, A.M., 1987. Breeding Progress in Grain Yield and Selected Agronomic Characters of Winter Barley (*Hordeum vulgare* L.) over the Last Quarter of a Century. *Plant Breed.* <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1987.tb01184.x>
- Messina, C., McDonald, D., Poffenbarger, H., Clark, R., Salinas, A., Fang, Y., Gho, C., Tang, T., Graham, G., Hammer, G.L., Cooper, M., 2021. Reproductive resilience but not root architecture underpins yield improvement under drought in maize. *J. Exp. Bot.* 72, 5235–5245. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab231>
- Messina CD, Rotundo J, Hammer GL, Gho C, Reyes A, Fang Y, van Oosterom E, Borrás L, Cooper M. Radiation use efficiency increased over a century of maize (*Zea mays* L.) breeding in the US corn belt. *J Exp Bot.* 2022 Sep 12;73(16):5503-5513. doi: 10.1093/jxb/erac212. PMID: 35640591.
- Monteith, J.L., Moss, C.J., 1977. Climate Efficiency and Crop Production in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*
- Muchow, R.C., 1989. Comparative productivity of maize, sorghum and pearl millet in a semi-arid tropical environment II. Effect of water deficits. *F. Crop. Res.* 20, 207–219. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90080-4](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90080-4)
- Mueller, S.M., Messina, C.D., Vyn, T.J., 2019. Simultaneous gains in grain yield and nitrogen efficiency over 70 years of maize genetic improvement. *Sci. Rep.* 9, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45485-5>
- Nagore, M.L., Della Maggiora, A., Andrade, F.H., Echarte, L., 2017. Water use efficiency for grain yield in an old and two more recent maize hybrids. *F. Crop. Res.* 214, 185–193. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.09.013>
- Nagore, M.L., Echarte, L., Andrade, F.H., Della Maggiora, A., 2014. Crop evapotranspiration in Argentinean maize hybrids released in different decades. *F. Crop. Res.* 155, 23–29. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.09.026>
- Nielsen, D.C., Halvorson, A.D., 1991. Nitrogen Fertility Influence on Water Stress and Yield of Winter Wheat. *Agron. J.* 83, 1065–1070. <https://doi.org/10.2134/agronj1991.00021962008300060025x>
- Ogola, J.B., Wheeler, T.R., Harris, P., 2002. Effects of nitrogen and irrigation on water use of maize crops. *F. Crop. Res.* 78, 105–117. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00116-8](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00116-8)
- Ogola, J.B.O., Wheeler, T.R., Harris, P.M., 2005. Water use of maize in response to planting density and irrigation. *South African J. Plant Soil* 22, 116–121. <https://doi.org/10.1080/02571862.2005.10634692>
- Ortiz-Monasterio R., J.I., Sayre, K.D., Rajaram, S., McMahon, M., 1997. Genetic progress in wheat yield and nitrogen use efficiency under four nitrogen rates. *Crop Sci.* 37,

- 898–904. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030033x>
- Otegui, M.E., Borrás, L., Maddonni, G.A., 2015. Crop phenotyping for physiological breeding in grain crops: A case study for maize, Second Edi. ed, *Crop Physiology: Applications for Genetic Improvement and Agronomy: Second Edition*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417104-6.00015-7>
- Otegui, M.E., Cirilo, A.G., Uhart, S.A., Andrade, F.H., 2021a. Maize, in: Sadras, V.O., Calderini, D.F. (Eds.), *Crop Physiology Case Histories for Major Crops*. Academic Press, p. 716. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819194-1.00001-3>
- Otegui, M.E., Nicolini, M.G., Ruiz, R.A., Dodds, P., 1995. Sowing Date Effects on Grain Yield Components for Different Maize Genotypes. *Agron. J.* 87, 29–33. <https://doi.org/10.2134/agronj1995.00021962008700010006x>
- Otegui, M.E., Riglos, M., Mercau, J.L., 2021b. Genetically modified maize hybrids and delayed sowing reduced drought effects across a rainfall gradient in temperate Argentina. *J. Exp. Bot.* 1–9. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab139>
- Pask, A.J.D., Reynolds, M.P., 2013. Breeding for yield potential has increased deep soil water extraction capacity in irrigated wheat. *Crop Sci.* 53, 2090–2104. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.01.0011>
- Passioura, J.B., 1996. Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regul.* 20, 79–83. <https://doi.org/10.1007/BF00024003>
- Passioura, J.B. 2002. Passioura, J.B., 2002. Environmental biology and crop improvement. *Funct. Plant Biol.* 29, 537–546.
- Pellegrini, P., Alvarez Prado, S., Monzon, J.P., Oosterheld, M., Sadras, V.O., 2022. Spatial and temporal variation in drought types for wheat in Argentina and its association with actual yield and fertilization rate. *F. Crop. Res.* 280, 108469. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2022.108469>
- Pretini, N., Terrile, I.I., Gazaba, L.N., Donaire, G.M., Arisnabarreta, S., Vanzetti, L.S., González, F.G., 2020. A comprehensive study of spike fruiting efficiency in wheat. *Crop Sci.* 60, 1541–1555. <https://doi.org/10.1002/csc2.20143>
- Rajcan, I., Tollenaar, M., 1999. Source:sink ratio and leaf senescence in maize: *F. Crop. Res.* 60, 255–265. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(98\)00143-9](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(98)00143-9)
- Rapela, M.A., Bancho, C., 1999. Análisis y tendencias del mercado de semilla de maíz híbrido en la Argentina. *Rev. Fac. Agron.* 19, 165–175.
- Ray, D.K., Mueller, N.D., West, P.C., Foley, J.A., 2013. Yield Trends Are Insufficient to Double Global Crop Production by 2050. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066428>
- Reyes, A., Messina, C.D., Hammer, G.L., Liu, L., Oosterom, E. Van, Lafitte, R., Cooper, M., 2015. Soil water capture trends over 50 years of single-cross maize (*Zea mays* L.) breeding in the US corn-belt. *J. Exp. Bot.* 66, 7339–7346. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv430>
- Reynolds, M.P., Pask, A.J.D., Hoppitt, W.J.E., Sonder, K., Sukumaran, S., Molero, G., Pierre, C. Saint, Payne, T., Singh, R.P., Braun, H.J., Gonzalez, F.G., Terrile, I.I., Barma, N.C.D., Hakim, A., He, Z., Fan, Z., Novoselovic, D., Maghraby, M., Gad, K.I.M., Galal, E.H.G., Hagra, A., Mohamed, M.M., Morad, A.F.A., Kumar, U., Singh, G.P., Naik, R., Kalappanavar, I.K., Biradar, S., Sai Prasad, S. V., Chatrath, R., Sharma, I., Panchabhai, K., Sohu, V.S., Mavi, G.S., Mishra, V.K., Balasubramaniam, A., Jalal-Kamali, M.R., Khodarahmi, M., Dastfal, M., Tabib-Ghaffari, S.M., Jafarby, J., Nikzad, A.R., Moghaddam, H.A., Ghogh, H.,

- Mehraban, A., Solís-Moya, E., Camacho-Casas, M.A., Figueroa-López, P., Ireta-Moreno, J., Alvarado-Padilla, J.I., Borbón-Gracia, A., Torres, A., Quiche, Y.N., Upadhyay, S.R., Pandey, D., Imtiaz, M., Rehman, M.U., Hussain, Manzoor, Hussain, Makhdoom, Ud-Din, R., Qamar, M., Kundi, M., Mujahid, M.Y., Ahmad, G., Khan, A.J., Sial, M.A., Mustatea, P., von Well, E., Ncala, M., de Groot, S., Hussein, A.H.A., Tahir, I.S.A., Idris, A.A.M., Elamein, H.M.M., Manes, Y., Joshi, A.K., 2017. Strategic crossing of biomass and harvest index—source and sink—achieves genetic gains in wheat. *Euphytica* 213. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-2040-z>
- Reynolds, M.P., Rajaram, S., Sayre, K.D., 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Sci.* 39, 1611–1621. <https://doi.org/10.2135/cropsci1999.3961611x>
- Reynolds, M.P., Saint Pierre, C., Saad, A.S.I., Vargas, M., Condon, A.G., 2007. Evaluating potential genetic gains in wheat associated with stress-adaptive trait expression in elite genetic resources under drought and heat stress. *Crop Sci.* 47. <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.10.0022IPBS>
- Ritchie, J.T., 1983. Efficient Water Use in Crop Production: Discussion on the Generality of Relations Between Biomass Production and Evapotranspiration. pp. 29–44. <https://doi.org/10.2134/1983.limitationsto-efficient-water-use.c2>
- Ritchie, J.T., 1972. Model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover. *Water Resour. Res.* 8, 1204–1213. <https://doi.org/10.1029/WR008i005p01204>
- Ritchie, J.T., Burnett, E., 1971. Dryland Evaporative Flux in a Subhumid Climate: II. Plant Influences 1. *Agron. J.* 63, 56–62. <https://doi.org/10.2134/agronj1971.00021962006300010019x>
- Rizzo, G., Monzon, J. P., Tenorio, F. A., Howard, R., Cassman, K. G., & Grassini, P. (2022). Climate and agronomy, not genetics, underpin recent maize yield gains in favorable environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(4). <https://doi.org/10.1073/pnas.2113629119>
- Rose, T., Kage, H., 2019. The Contribution of Functional Traits to the Breeding Progress of Central-European Winter Wheat Under Differing Crop Management Intensities. *Front. Plant Sci.* 10, 1–17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01521>
- Sadras, V.O., Lawson, C., 2013. Nitrogen and water-use efficiency of Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Eur. J. Agron.* 46, 34–41. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2012.11.008>
- Sadras, V.O., Lawson, C., 2011. Genetic gain in yield and associated changes in phenotype, trait plasticity and competitive ability of South Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *Crop Pasture Sci.* 62, 533–549. <https://doi.org/10.1071/CP11060>
- Sadras, V.O., Lawson, C., Montoro, A., 2012. Photosynthetic traits in Australian wheat varieties released between 1958 and 2007. *F. Crop. Res.* 134, 19–29. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2012.04.012>
- Sadras, V.O., Milroy, S.P., 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion and gas exchange: A review. *F. Crop. Res.* [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00014-7](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00014-7)
- Sadras, V.O., Rebetzke, G.J., 2013. Plasticity of wheat grain yield is associated with plasticity of ear number. *Crop Pasture Sci.* 64, 234–243.

- <https://doi.org/10.1071/CP13117>
- Sadras, V.O., Slafer, G.A., 2012. Environmental modulation of yield components in cereals: Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *F. Crop. Res.* 127, 215–224. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.11.014>
- Sadras, V.O., Villalobos, F.J., Fereres, E., Wolfe, D.W., 1993. Leaf responses to soil water deficits : Comparative sensitivity of leaf expansion rate and leaf conductance in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L .) 189–194.
- Salekdeh, G.H., Reynolds, M., Bennett, J., Boyer, J., 2009. Conceptual framework for drought phenotyping during molecular breeding. *Trends Plant Sci.* 14, 488–496. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.07.007>
- Salvagiotti, F., Miralles, D.J., 2008. Radiation interception, biomass production and grain yield as affected by the interaction of nitrogen and sulfur fertilization in wheat. *Eur. J. Agron.* 28, 282–290. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2007.08.002>
- Sanchez-Garcia, M., Royo, C., Aparicio, N., Martín-Sánchez, J.A., Álvaro, F., 2013. Genetic improvement of bread wheat yield and associated traits in Spain during the 20th century. *J. Agric. Sci.* 151, 105–118. <https://doi.org/10.1017/S0021859612000330>
- Sangoi, L., Gracietti, M.A., Rampazzo, C., Bianchetti, P., 2002. Response of Brazilian maize hybrids from different eras to changes in plant density. *F. Crop. Res.* 79, 39–51. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00124-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00124-7)
- Sarlangue, T., Andrade, F.H., Calviño, P.A., Purcell, L.C., 2007. Why do maize hybrids respond differently to variations in plant density? *Agron. J.* 99, 984–991. <https://doi.org/10.2134/agronj2006.0205>
- Sayre, K.D., Rajaram, S., Fischer, R.A., 1997. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico. *Crop Sci.* 37, 36–42. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700010006x>
- Shearman, V.J., Sylvester-Bradley, R., Scott, R.K., Foulkes, M.J., 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Sci.* 45, 175–185.
- Siddique, K.H.M., Belford, R.K., Perry, M.W., Tennant, D., 1989a. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 40, 473–487. <https://doi.org/10.1071/AR9890473>
- Siddique, K.H.M., Kirby, E.J.M., Perry, M.W., 1989b. Ear: Stem ratio in old and modern wheat varieties; relationship with improvement in number of grains per ear and yield. *F. Crop. Res.* 21, 59–78. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90041-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90041-5)
- Siddique, K.H.M., Tennant, D., Perry, M.W., Belford, R.K., 1990. Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. *Aust. J. Agric. Res.* 41, 431–447. <https://doi.org/10.1071/AR9900431>
- Sinclair, T.R., 2012. Is transpiration efficiency a viable plant trait in breeding for crop improvement? *Funct. Plant Biol.* 39, 359–365. <https://doi.org/10.1071/FP11198>
- Sinclair, T.R., Horie, T., 1989. Leaf Nitrogen, Photosynthesis, and Crop Radiation Use Efficiency: A Review. *Crop Sci.* 29, 90–98. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900010023x>
- Sinclair, T.R., Muchow, R.C., 1999. Radiation Use Efficiency. *Adv. Agron.* 65, 215–265. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60914-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60914-1)
- Sinclair, T.R., Tanner, C.B., Bennett, J.M., 1984. Water-Use Efficiency in Crop Production. *Bioscience* 34, 36–40. <https://doi.org/10.2307/1309424>

- Slafer, G.A., Abeledo, L.G., Miralles, D.J., Gonzalez, F.G., Whitechurch, E.M., 2001. Photoperiod sensitivity during stem elongation as an avenue to raise potential yield in wheat. *Euphytica* 119, 191–197. <https://doi.org/10.1023/A:1017535632171>
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *F. Crop. Res.* 31, 351–367. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(93\)90073-V](https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90073-V)
- Slafer, G.A., Andrade, F.H., 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *F. Crop. Res.* 21, 289–296. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90010-5](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90010-5)
- Tamagno, S., Greco, I.A., Almeida, H., Borrás, L., 2015. Physiological differences in yield related traits between flint and dent Argentinean commercial maize genotypes. *Eur. J. Agron.* 68, 50–56. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.04.001>
- Tardieu, F., 2012. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *J. Exp. Bot.* 63, 25–31. <https://doi.org/10.1093/jxb/err269>
- Terrile, I.I., Miralles, D.J., González, F.G., 2017. Fruiting efficiency in wheat (*Triticum aestivum* L): Trait response to different growing conditions and its relation to spike dry weight at anthesis and grain weight at harvest. *F. Crop. Res.* 201, 86–96. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.026>
- Thapa, S., Xue, Q., Jessup, K.E., Rudd, J.C., Liu, S., Devkota, R.N., Baker, J.A., 2020. Soil water extraction and use by winter wheat cultivars under limited irrigation in a semi-arid environment. *J. Arid Environ.* 174, 104046. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2019.104046>
- Thapa, S., Xue, Q., Jessup, K.E., Rudd, J.C., Liu, S., Pradhan, G.P., Devkota, R.N., Baker, J., 2017. More recent wheat cultivars extract more water from greater soil profile depths to increase yield in the Texas high plains. *Agron. J.* 109, 2771–2780. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.02.0064>
- Tian, Z., Jing, Q., Dai, T., Jiang, D., Cao, W., 2011. Effects of genetic improvements on grain yield and agronomic traits of winter wheat in the Yangtze River Basin of China. *F. Crop. Res.* 124, 417–425. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.07.012>
- Tollenaar, M., 1991. Physiological Basis of Genetic Improvement of Maize Hybrids in Ontario from 1959 to 1988 of major agricultural crops. *Crop Sci.* 31, 119–124.
- Tollenaar, M., 1989. Genetic improvement in grain yield of commercial maize hybrids grown in Ontario from 1959 to 1988. *Crop Sci.* <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900060007x>
- Tollenaar, M., Aguilera, A., 1992. Radiation Use Efficiency of an Old and a New Maize Hybrid. *Agron. J.* 84, 536. <https://doi.org/10.2134/agronj1992.00021962008400030033x>
- Tollenaar, M., Lee, E.A., 2011. Strategies for enhancing grain yield in Maize. *Plant Breed. Rev.* 34, 37–82. <https://doi.org/10.1002/9780470880579.ch2>
- Turner, N.C., Asseng, S., 2005. Productivity, sustainability, and rainfall-use efficiency in Australian rainfed Mediterranean agricultural systems. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 1123–1136. <https://doi.org/10.1071/AR05076>
- Uhart, S.A., Andrade, F.H., 1995. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set. *Crop Sci.* <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500050020x>
- Valentinuz, O.R., Tollenaar, M., 2004. Vertical profile of leaf senescence during the grain-filling period in older and newer maize hybrids. *Crop Sci.* 44, 827–834.

- <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.0827>
- Vega, C.R.C., Sadras, V.O., Andrade, F.H., Uhart, S.A., 2000. Reproductive allometry in soybean, maize and sunflower. *Ann. Bot.* 85, 461–468. <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.1084>
- Villalobos, F.J., Fereres, E., 1990. (1990) Evaporation Measurements beneath Corn, Cotton, and Sunflower Canopies (*AJ*) 1159, 1153–1159.
- Westgate, M.E., Forcella, F., Reicosky, D.C., Somsen, J., 1997. Rapid canopy closure for maize production in the northern US corn belt: Radiation-use efficiency and grain yield. *F. Crop. Res.* 49, 249–258.
- Wolfe, D.W., Henderson, D.W., Hsiao, T.C., Alvino, a, 1988. Interactive Water and Nitrogen Effects on Senescence of Maiz. I. Leaf Area Duration, Nitrogen Distribution, and Yield. *Agron. J.* 80, 859–864.
- Wu, W., Li, C., Ma, B., Shah, F., Liu, Y., Liao, Y., 2014. Genetic progress in wheat yield and associated traits in China since 1945 and future prospects. *Euphytica* 196, 155–168. <https://doi.org/10.1007/s10681-013-1033-9>
- Wych, R.D., Rasmuson, D.C., 1983. Genetic Improvement in Malting Barley Cultivars Since 1920. *Crop Sci.* <https://doi.org/10.2135/cropsci1983.0011183x002300060004x>
- Xiao, Y.G., Qian, Z.G., Wu, K., Liu, J.J., Xia, X.C., Ji, W.Q., He, Z.H., 2012. Genetic gains in grain yield and physiological traits of winter wheat in Shandong province, China, from 1969 to 2006. *Crop Sci.* 52, 44–56. <https://doi.org/10.2135/cropsci2011.05.0246>
- Yao, Y., Lv, L., Zhang, L., Yao, H., Dong, Z., Zhang, J., Ji, J., Jia, X., Wang, H., 2019a. Genetic gains in grain yield and physiological traits of winter wheat in Hebei Province of China, from 1964 to 2007. *F. Crop. Res.* 239, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.03.011>
- Yao, Y., Lv, L., Zhang, L., Yao, H., Dong, Z., Zhang, J., Ji, J., Jia, X., Wang, H., 2019b. Genetic gains in grain yield and physiological traits of winter wheat in Hebei Province of China, from 1964 to 2007. *F. Crop. Res.* 239, 114–123. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.03.011>
- Zadoks, J.C., Chang, T.T., Konzak, C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14, 415–421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x>
- Zheng, T.C., Zhang, X.K., Yin, G.H., Wang, L.N., Han, Y.L., Chen, L., Huang, F., Tang, J.W., Xia, X.C., He, Z.H., 2011. Genetic gains in grain yield, net photosynthesis and stomatal conductance achieved in Henan Province of China between 1981 and 2008. *F. Crop. Res.* 122, 225–233. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.03.015>