

**CARACTERIZACIÓN ECOFISIOLÓGICA DE LÍNEAS ELITE DE TRIGO:  
IDENTIFICACIÓN DE ATRIBUTOS VINCULADOS CON EL RENDIMIENTO  
POTENCIAL**

*Trabajo presentado para optar al título de*

*Especialista en cultivos de granos*

Ingeniero Agrónomo Ricardo Raúl Ramos

Universidad Nacional de Asunción, Paraguay- 2010



*Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano*

*Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires*

## **COMITÉ CONSEJERO**

Director de tesis

**Daniel Julio Miralles**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-Director de tesis

**Guillermo Ariel García**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magister (Universidad de Buenos Aires)

## **JURADO DE TESIS**

Director de tesis

**Daniel Julio Miralles**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Co-Director de tesis

**Guillermo Ariel García**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magister (Universidad de Buenos Aires)

## **JURADO**

**Karina Elizabeth D'Andrea**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

## **JURADO**

**Salvador Juan Pablo Incognito**

Ingeniero Agrónomo (Universidad Nacional de Lomas de Zamora)

Magister (Universidad Nacional de Rosario)

Fecha de defensa de la tesis: 29 de Septiembre de 2014

## **DEDICATORIA**

*A mis padres y a Lujan*

## **AGRADECIMIENTOS**

A Dios por haberme dado fuerza durante todo este periodo. A Daniel Miralles por la buena predisposición desde el primer momento, por haberme dejado participar en el experimento, por el tiempo brindado, por sus continuas explicaciones que convertían lo complejo en algo simple, la paciencia y numerosas correcciones estoy muy agradecido. A Guillermo García por haber estado siempre presente para las consultas, por toda la ayuda brindada, por las correcciones muchas gracias. A Julian Boggero y Solana Quinteros por el tiempo compartido durante el experimento, la conducción del mismo, las mediciones de datos a campo y análisis de muestras. A Gabriela Abeledo por su incesante ayuda durante la especialización y por su amistad. A Betina Kruk por la atención y su gran amabilidad. A mis padres por el apoyo incondicional en todo este tiempo fuera de mi país y sus palabras de aliento. A Lujan por los constantes empujones durante la especialización para terminar el trabajo de coronamiento y a todos aquellos que me animaron a completar la especialización y no dejarla por el camino. Muchas Gracias.

## **DECLARACIÓN**

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

## INDICE GENERAL

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1. Importancia del cultivo de trigo y demanda futura</b> .....	<b>1</b>
<b>1.1.1. Identificación de atributos fisiológicos asociados al rendimiento potencial</b> .....	<b>2</b>
<b>1.1.2. ¿Se mantendría estable el IC con aumentos de biomasa?</b> .....	<b>3</b>
<b>1.1.3. Aumentos en el número de granos, ¿producirán disminuciones en el peso de los granos?</b> .....	<b>5</b>
<b>2. OBJETIVOS E HIPOTESIS</b> .....	<b>6</b>
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>7</b>
<b>3.1. Material experimental</b> .....	<b>7</b>
<b>3.2. Ambiente</b> .....	<b>8</b>
<b>3.3. Diseño Experimental</b> .....	<b>9</b>
<b>3.4. Variables de respuesta</b> .....	<b>9</b>
<b>3.5. Análisis de los resultados</b> .....	<b>11</b>
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>12</b>
<b>4.1. Fenología: variabilidad en la población para distintas etapas</b> .....	<b>12</b>
<b>4.1.1. Variabilidad genotípica en la población</b> .....	<b>12</b>
<b>4.1.2. Asociación entre etapas ontogénicas</b> .....	<b>13</b>
<b>4.2 Análisis de los rendimientos y sus componentes</b> .....	<b>14</b>
<b>4.2.1. Análisis de la variabilidad poblacional en el modelo de partición a biomasa</b> .....	<b>14</b>
<b>4.2.2. Componentes fisiológicos de la producción de biomasa</b> .....	<b>15</b>
<b>4.3. Componentes numéricos del rendimiento</b> .....	<b>16</b>
<b>5. DISCUSIÓN</b> .....	<b>19</b>
<b>6. CONSIDERACIONES FINALES</b> .....	<b>23</b>
<b>7. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>24</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

<b><u>Tabla 1.</u></b> Descripción de los genotipos utilizados en este estudio, número, historia de selección y origen de cada genotipo utilizado en este experimento. ....	<b>7</b>
---	----------

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Variabilidad para las distintas duraciones de la etapa emergencia (Em) madurez fisiológica (Mf) (a) y las sub etapas Em-antesis (At) (b) y At-Mf (c).....12
- Figura 2.** Relación entre la etapa Emergencia-Madurez fisiológica y (a) Etapa Emergencia-Antesis o (b) Etapa Antesis-Madurez fisiológica. Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.....13
- Figura 3.** Variabilidad genotípica para rendimientos.....14
- Figura 4.** Relación entre Rendimiento y (a) Biomasa aérea o (b) Índice de cosecha. Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.....15
- Figura 5.** Relación entre Biomasa y (a) radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada y acumulada durante todo el ciclo o (b) eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.....16
- Figura 6.** Relación entre Rendimiento y (a) Número de granos o (b) Peso de grano. Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.....16
- Figura 7.** Relación entre Numero de granos y (a) Espigas o (b) Granos por espiga.....17
- Figura 8.** Relación entre el peso de grano y (a) Tasa de llenado o (b) Duración de llenado. La línea llena representa el ajuste de la regresión lineal.....18



## **ABREVIATURAS**

AT: antesis

B: biomasa aérea a cosecha

BLUE: mejor estimador lineal insesgado

CIMCOG: colección de la Red de Evaluación del Germoplasma Principal del CIMMYT

CIMMYT: Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo

IC: índice de cosecha

Em: emergencia

EUR: eficiencia en el uso de la radiación

HB: hoja bandera

HR: humedad relativa

Mf: madurez fisiológica

NE: número de espigas por unidad de superficie

NGE: número de granos por espiga

NG: número de granos por unidad de superficie

PG: peso medio de granos

RFAia: radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante todo el ciclo.

Rto: rendimiento

## RESUMEN

Las actuales tasas de progreso en rendimiento de trigo son inferiores a las requeridas para satisfacer la demanda de alimentos proyectada. Hasta la fecha las mejoras del rendimiento potencial han sido basadas en la selección por rendimiento *per se*, sin embargo hay evidencias de que criterios de selección indirecta basados en atributos fisiológicos asociados al rendimiento podrían acelerar el progreso de mejoramiento. Para ello, es necesario identificar estos atributos y comprender su base genética a fin de facilitar su incorporación en nuevos genotipos. En este sentido, una evaluación fenotípica correcta y detallada resulta ser el factor limitante a la hora de incrementar nuestro conocimiento sobre los atributos fisiológicos que determinan el rendimiento potencial. El objetivo general del trabajo fue realizar la fenotipificación de un set de líneas elite de trigo primaveral (denominadas CIMCOG) proveniente de CIMMYT, de modo de caracterizar la variabilidad genotípica e identificar atributos fisiológicos asociados con el rendimiento y sus componentes numéricos y fisiológicos. El set de líneas CIMCOG se evaluó a campo, sin limitaciones hídrico-nutricionales, ni bióticas, bajo un diseño alfa lattice con 2 repeticiones. El set de líneas presentó baja variabilidad en el tiempo a antesis debido a que se encontraron en el rango de 54-58 días con una diferencia (aproximadamente 4 días), demostrando que es un set adecuado para identificar atributos favorables para aumentar el rendimiento. La biomasa fue el principal componente fisiológico que explicó los cambios en el rendimiento y estuvo asociada a cambios en la eficiencia de uso de la radiación (EUR), mientras que la variación en el índice de cosecha fue sustancialmente menor que la observada en biomasa. El número de granos por unidad de área fue el principal componente que explicó las variaciones en el rendimiento, siendo el número de espigas por unidad de área su principal determinante. Teniendo en cuenta este set de genotipos, futuros progresos en el rendimiento de trigo podrían estar asociados a mejoras en la EUR y a un mayor establecimiento de espigas, lo cual requiere una mayor comprensión de aspectos relacionados con la supervivencia de macollos.

**Palabras clave:** Trigo, rendimiento potencial, fenotipificación, variabilidad genotípica, atributos fisiológicos.

## ABSTRACT

The current rates of yield progress in wheat are lower than those required to meet projected population demand for food. To date of the potential yield improvements have been based on selection by yield *per se*, however there is evidence that indirect selection criteria based on physiological traits associated with the yield could accelerate progress in breeding. For that it is necessary to identify these traits and understand its genetic basis in order to allow their incorporation into new genotypes. In this sense, a correct and detailed phenotypic assessment turns out to be the limiting factor in increasing our understanding of the physiological traits that determine the potential yield. The main objective of the work was to realize a phenotyping of a set of spring wheat elite lines from CIMMYT, so to characterize and identify genotypic variability and to identify physiological traits associated with yield and its numerical and physiological components. The set of lines CIMCOG was assessed to field, without abiotic and biotic constraints, under an alpha lattice design with 2 replications. The set of lines showed low variability in time to anthesis because were found in the range of 54-58 days with a difference (about 4 days), demonstrating that this genetic material is suitable to identify favorable traits to increase yield without confusing with change in phenology. The biomass was the major physiological component that explained the variations in yield and was associated with changes in the radiation use efficiency (RUE), while the variation in the harvest index was substantially lower than that observed in biomass. The number of grains per unit area was the main component of the yield, being the number of spikes per unit area the main sub component that explained the variations in grains per unit area. Considering this set of genotypes, future progress in wheat yield could be associated with improvements in RUE and greater establishment of spikes, which requires a greater understanding of issues related to the survival of tillers.

**Key Words:** Wheat, potential yield, phenotyping, genotypic variability, physiological traits.

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. Importancia del cultivo de trigo y demanda a futuro

El Trigo pan (*Triticum aestivum L*) es uno de los cultivos mas sembrados en el mundo, resultando un componente esencial de la seguridad alimentaria mundial, (FAO, 2010) ya que en conjunto con arroz y maíz aportan el 50% de las calorías consumidas por la población y ocupan un 58% de la superficie de los cultivos anuales (Edmeades *et al.*, 2010). Desde el año 1960, se han logrado aumentos en la producción de trigo como resultado del incremento en el rendimiento de grano por unidad de superficie, por un lado atribuido al mejoramiento genético (Shearman *et al.*, 2005) y por otro lado a la adopción a gran escala de tecnologías de manejo asociadas a la Revolución Verde (Evenson y Gollin, 2003). Sin embargo, la creciente demanda mundial de alimentos (Rosegrant y Agcaoili, 2010) plantea el desafío de continuar incrementando la producción, a fin de alimentar una población mundial que se estima llegará a 9 billones de personas en el 2050 (Reynolds *et al.*, 2011). Para hacer frente a esta demanda productiva de trigo existen dos alternativas: i) incrementar la superficie cultivada de trigo, lo cual es poco probable debido a que la mayor parte de la superficie agrícola (cultivable) del planeta se encuentra en uso, y los pequeños avances en áreas potencialmente cultivables como el Amazonas implicaría un costo muy grande para el ecosistema (Miralles, 2013); y/o ii) generar incrementos de los rendimientos por unidad de superficie, es decir aumentando la productividad del cultivo por unidad de área. Sin embargo, distintas evidencias mostraron que en los últimos años la tasa de incremento de rendimiento de trigo fue de 36 kg/ha/año (*i.e.* 14 % menor a la registrada durante todo el periodo comprendido desde 1960-2005), sugiriendo que, los rendimientos se han estabilizado (Miralles y Slafer, 2007). En línea con los descripto anteriormente, las tasas relativas de progreso de rendimiento potencial se sitúan por debajo de las tasas necesarias requeridas para satisfacer la demanda proyectada para el 2050 (Hall y Richards, 2013). Por lo tanto, incrementar la producción de trigo al nivel requerido, dependerá de lograr tasas de ganancia en rendimiento mayores a las que caracterizaron el periodo de la Revolución Verde (Evans 1998; Slafer *et al.*, 1996). Por esta razón, existe un amplio consenso de que la mejora en rendimiento potencial tendrá que ser acelerada con el fin de evitar la invasión de los paisajes naturales o la sobreintensificación de los agroecosistemas actuales (Reynolds *et al.*, 2009).

Un aspecto importante para intentar incrementar el rendimiento potencial de un cultivo es comprender como este se determina, analizándolo a través de sus principales atributos fisiológicos. El rendimiento potencial puede definirse como aquel que es alcanzado por un determinado cultivar en un ambiente al cuál se encuentra adaptado (radiación solar, temperatura, fotoperíodo, y características del suelo no modificables con manejo) sin limitaciones hídrico-nutricionales, y con un control efectivo de plagas, malezas, enfermedades y otros estreses (Evans y Fischer, 1999). Incrementar el rendimiento potencial sigue siendo el principal objetivo para los mejoradores debido a que se vincula directamente con el rendimiento logrado a nivel de productor (Slafer y Calderini, 2005; Fischer y Edmeades, 2010), aún bajo condiciones moderadamente estresantes durante llenado de grano (Acreche *et al.*, 2008). Aunque hasta la fecha las mejoras del rendimiento potencial han sido basadas principalmente en la selección por rendimiento *per se*, hay fuertes evidencias de que criterios de selección indirecta, a través de atributos fisiológicos, podría acelerar el progreso del mejoramiento (Jackson *et al.*, 1996; Araus *et al.*, 2002; Slafer, 2003; Reynolds y Borlaug, 2006; Reynolds *et al.*, 2009). Por otra parte, el conocimiento de los genes que regulan estos atributos facilitaría su incorporación en nuevos genotipos (Foulkes *et al.*, 2011). Una adecuada integración de los enfoques molecular, ecofisiológico y de mejoramiento será necesaria para acelerar el progreso de mejora del rendimiento potencial (Slafer, 2003; Edmeades *et al.*, 2004; Sinclair *et al.*, 2004). Dicho enfoque integrado, podría complementar el mejoramiento empírico y acelerar el progreso para incrementar la producción de trigo (Foulkes *et al.*, 2011). Por otra parte, una evaluación fenotípica correcta y detallada resulta ser el factor limitante, más que la disponibilidad de herramientas moleculares, a la hora de incrementar nuestro conocimiento sobre los atributos fisiológicos que determinan el rendimiento potencial (Snape y Moore, 2007; Richards *et al.*, 2010).

### **1.1.1 Identificación de atributos fisiológicos asociados al rendimiento potencial**

Aunque varios atributos fisiológicos han sido identificados en trigo, aún resta entender mejor su asociación funcional con el rendimiento y las posibles relaciones establecidas entre ellos (Miralles y Slafer, 2007; Foulkes *et al.*, 2011). Por lo tanto, resultaría de suma importancia caracterizar diferentes materiales genéticos, mediante aproximaciones que incorporen el actual conocimiento fisiológico de la generación del rendimiento. En trigo, como en otros cultivos de grano, el rendimiento puede analizarse a través de sus componentes (a) fisiológicos y (b) numéricos:

a) Rendimiento ( $\text{g.m}^{-2}$ )= B ( $\text{g. m}^{-2}$ ) x IC

b) Rendimiento ( $\text{g.m}^{-2}$ )= NG ( $\text{m}^{-2}$ ) x PG (mg)

Donde B es la Biomasa aérea por unidad de área, IC es el índice de cosecha que representa la partición de biomasa total a órganos reproductivos, NG es el número de granos por unidad de área y PG es el peso de los granos.

### 1.1.2. ¿Se mantendría estable el IC con aumentos de biomasa?

Con relación a los componentes fisiológicos del rendimiento, las ganancias genéticas en trigo durante el siglo XX han estado asociadas a mejoras en el IC, debido tanto a la introgresión de genes de enanismo (Rht) durante la llamada Revolución Verde (Gale y Youssefian, 1985; Calderini *et al.*, 1995), como a la continua selección por rendimiento *per se* luego de este período (Kulshrestha y Jain 1982; Waddington *et al.*, 1986; Calderini *et al.*, 1995; Sayre *et al.*, 1997). Sin embargo, la probabilidad de incrementar aún más la partición de biomasa a los granos a través de aumentos en el IC es reducida (Miralles y Slafer, 2007) por diferentes razones: a) si bien Austin *et al.* (1980) propuso un límite teórico de IC de 0.62, los niveles de partición de biomasa hacia los órganos reproductivos de modernas variedades de trigo difícilmente superan 0.55 en el mejor de los casos, lo cual posiblemente este indicando la proximidad a un “techo” de IC (Calderini *et al.*, 1999), no registrándose mejoras en este atributo desde principios de los años noventa (Sayre *et al.*, 1997; Reynolds *et al.*, 1999) y (Shearman *et al.*, 2005), y b) el principal atributo, detrás del incremento del IC en el pasado ha sido la altura de planta (Miralles y Slafer, 2007), la cual se encuentra dentro del rango óptimo para rendimiento (entre 0.7 y 1.0 m; Richards, 1992; Miralles y Slafer 1995) en la mayoría de los materiales modernos. Considerando los altos niveles de partición de los cultivares actuales, es posible especular que el progreso en rendimiento en el futuro podría estar asociado con incrementos en la biomasa aérea manteniendo la altura de la planta dentro del rango óptimo, antes mencionado (Miralles y Slafer 2007), sin producir de esta manera disminuciones en el IC (Pfeiffer *et al.*, 2000; Shearman *et al.*, 2005). Distintos autores (*e.g.* Donmez *et al.*, 2001; Shearman *et al.*, 2005) han mostrado que una mayor producción de biomasa parece estar contribuyendo al progreso genético de rendimiento en los cultivares modernos liberados en las últimas dos décadas. Este aumento en la biomasa producida no está asociado con la altura de planta ya que esta se mantuvo dentro de los rangos antes mencionados como óptimos (Richards, 1992;

Miralles y Slafer 1995) Por lo tanto, sería de gran importancia considerar los componentes fisiológicos que determinan la producción de biomasa, *i.e.* radiación fotosintéticamente activa interceptada y acumulada durante todo el ciclo (RFAia) y eficiencia del uso de la radiación (EUR). Según Parry *et al.*, (2011), existe aún potencial para mejorar la RFAia, promoviendo un rápido crecimiento del área foliar para alcanzar rápidamente la máxima interceptación de radiación y/o extendiendo la duración del área foliar verde durante el periodo de llenado de los granos. Sin embargo la mayoría de los cultivos interceptan la totalidad de la radiación en condiciones agronómicas óptimas, por lo que mejorar la RFAia no despierta tanta expectativa. Además, numerosos atributos relacionados con el rápido establecimiento del canopeo (*e.g.* tasa de emergencia de plántulas, área foliar específica– Rebetzke *et al.*, 2004) y/o el retraso de la senescencia (*e.g.* menores temperatura de canopeo durante el llenado de granos y menor tasa de senescencia – Lopes y Reynolds, 2012), muestran una importante variación genética y son relativamente sencillos de seleccionar visualmente, por lo que no parecen ser un obstáculo para incrementar el rendimiento potencial (Reynolds *et al.*, 2009). Por lo tanto la atención se debería centrar en aumentar la EUR de los cultivos. Los cálculos de los límites teóricos para EUR indican que todavía existe un considerable potencial para aumentar la biomasa de especies C3 como trigo (Loomis and Anthor, 1999; Long *et al.*, 2006). Incrementos de biomasa aérea de trigo han sido reportados en la literatura (Singh *et al.*, 1998; Reynolds *et al.*, 1999; Donmez *et al.*, 2001; Shearman *et al.*, 2005), con valores similares en RFAia durante el periodo crítico, con un incremento lineal de EUR en prefloración (Shearman *et al.*, 2005) y en algunos casos como un resultado del uso de germoplasma exótico en mejoramiento, como por ejemplo las introgresiones de genes 7Ag.7Al identificados en Agropiro (Reynolds *et al.*, 2001). Investigaciones básicas sobre fotosíntesis han confirmado que mejoras en este atributo son teóricamente posibles (Parry *et al.*, 2007; Zhu *et al.*, 2010). En este sentido, varios enfoques para mejorar la EUR han sido propuestos (Reynolds *et al.*, 2000); Long *et al.*, 2006; Parry *et al.*, 2007; Zhu *et al.*, 2008; Murchie *et al.*, 2009), variando en nivel de aproximación, desde aspectos moleculares a modificaciones de la estructura del cultivo, pasando por modificaciones de organelas.

### **1.1.3. Aumentos en el número de granos, ¿producirán disminuciones en el peso de los granos?**

Mientras que los aumentos del NG por unidad de superficie han sido fuertemente asociados con el progreso genético en el rendimiento potencial en trigo, el PG generalmente no lo ha sido (Slafer *et al.*, 1994). Por otro lado, existen evidencias de relaciones negativas entre ambos componentes numéricos (Slafer y Andrade 1989, 1993; Miralles y Slafer 1995), indicando que incrementos en el NG son parcialmente compensados por reducciones en el PG (Miralles y Slafer 2007). Esta relación negativa puede responder a dos tipos de hipótesis no excluyentes: a) reducción del PG no asociada a la falta de recursos (fuente), sino a una mayor proporción de granos de bajo tamaño potencial (y peso), generalmente ubicados en posiciones distales dentro de espiguillas o dentro de espigas de macollos secundarios (Miralles y Slafer 1995; Acreche y Slafer 2006), y/o b) reducción del PG debido a una mayor competencia por recursos (i.e. falta de fuente) ya que muchos artículos han reportado respuestas positivas en el PG cuando se incrementó, mediante manipulaciones, la relación fuente-destino durante el llenado de los granos. Por otro lado, Borrás *et al.*, (2004) demostraron con un enfoque cuantitativo que el trigo difícilmente muestra algún nivel relevante de limitación por fuente para crecimiento de grano, apoyando la hipótesis no competitiva. De este modo, la identificación de atributos del cultivo que permitan promover incrementos en el rendimiento potencial deberían ser relacionados a incrementos en el tamaño de los destinos ya sea a través de aumentos en el NG y/o en el peso potencial de los granos, ya que la fuente disponible podría satisfacer los destinos generados.



## 2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

El **objetivo general** del trabajo fue llevar adelante la fenotipificación de un set de líneas elite de trigo primaveral proveniente del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), los cuales presentan: i) similar fenología para evitar confusiones asociadas al desarrollo vegetativo y reproductivo y ii) alto potencial de rendimiento, dado que son materiales elite, de modo de buscar variabilidad genotípica e identificar atributos fisiológicos asociados con el rendimiento y sus componentes numéricos y fisiológicos.

### **Los Objetivos específicos fueron:**

- a) Analizar la variabilidad fenotípica del set de materiales en la etapa emergencia-antesis.
- b) Analizar la producción de biomasa aérea en todo el ciclo, sus subcomponentes fisiológicos (Radiación fotosintéticamente activa interceptada acumulada – RFAia- y eficiencia de uso de la radiación – EUR- y el IC de manera a conocer las principales vías de progreso del rendimiento potencial.
- c) Analizar los subcomponentes del NG y PG y encontrar cuales explican de mayor manera las variaciones en cada uno de ellos.

### **Las hipótesis planteadas fueron:**

- a) Debido a que son materiales de elite ya adaptados se espera poca variabilidad fenotípica en tiempo a Floración.
- b) El principal componente fisiológico promotor del progreso del rendimiento potencial será la biomasa y la principal vía para el logro de dicho progreso será la EUR, mientras que el IC no presentará variaciones de importancia dentro de la población.
- c) El número de espigas por unidad de superficie será el subcomponente responsable de las variaciones en el NG  $m^{-2}$ , mientras que la tasa de llenado de granos será el principal atributo que explicará los cambios en el PG.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. Material experimental

Se utilizó un set de 60 líneas elite de trigo (alto rendimiento potencial) proveniente del germoplasma del CIMMYT. Las líneas fueron gentilmente provistas por el Dr. Matthew Reynolds (CIMMYT- México).

**Tabla 1.** Descripción de los genotipos utilizados en este estudio, número, historia de selección y origen de cada genotipo utilizado en este experimento.

Genotipo	Historia de selección	Origen
1	CM85836-50Y-0M-0Y-3M-0Y	B2011\CIMCOG\1
2	CGSS96B00123F-099M-037Y-099M-26Y-0B-0SY	B2011\CIMCOG\2
3	CMSS06B00786T-099TOPY-099ZTM-099Y-099M-1RGY-0B	B2011\CIMCOG\3
4	CMSS98Y03455T-040M-0100M-040Y-020M-040SY-21M-0Y-0SY	B2011\CIMCOG\4
5	CMSA01Y00176S-040P0Y-040M-030ZTM-040SY-24M-0Y-0SY	B2011\CIMCOG\5
6	CMSA05M00103S-040ZTM-040ZTY-13ZTM-03Y-0B	B2011\CIMCOG\6
7	CM67458-4Y-1M-3Y-1M-5Y-0B-0MEX	B2011\CIMCOG\7
8	CM92066-J-0Y-0M-0Y-4M-0Y-0MEX	B2011\CIMCOG\8
9	PTSW02B00137S-31DHB-0GHB-0Y-0Y-0M-0Y-0Y	B2011\CIMCOG\9
10	PTSS02GH00001S-0Y-0B-040M-040Y-9M-0Y-0Y-0Y	B2011\CIMCOG\10
11	CGSS01B00063T-099Y-099M-099M-099Y-099M-9Y-0B	B2011\CIMCOG\11
12	CMSS06B00169S-0Y-099ZTM-099Y-099M-21WGY-0B	B2011\CIMCOG\12
13	CGSS01B00072T-099Y-099M-099M-099Y-099M-30Y-0B	B2011\CIMCOG\13
14	CMSS05B00722S-099Y-099M-099Y-099ZTM-4WGY-0B	B2011\CIMCOG\14
15	CMSS06Y01021T-099TOPM-099Y-099ZTM-099Y-099M-15WGY-0B	B2011\CIMCOG\15
16	CMSS06Y01284T-099TOPM-099Y-099ZTM-099Y-099M-6WGY-0B	B2011\CIMCOG\16
17	CMSA00M00102S-040P0M-040Y-030M-030ZTM-12ZTY-0M-0SY	B2011\CIMCOG\17
18	CMSA00M00291S-040P0M-040Y-030M-040SY-2M-0Y-0SY	B2011\CIMCOG\18
19	PTSW02B00139S-65DHB-0GHB-0Y-0Y-0Y-099Y	B2011\CIMCOG\19
20	CGSS02Y00004S-2F1-6Y-0B-1Y-0B	B2011\CIMCOG\20
21	CMSA01Y00167S-040P0Y-040M-040SY-040M-15Y-0M-0SY	B2011\CIMCOG\21
22	CMSS93B01824M-040Y-73Y-010M-010Y-010M-1Y-0M-0KBY	B2011\CIMCOG\22
23	CMSS06Y00707T-099TOPM-099Y-099ZTM-099NJ-099NJ-5WGY-0B	B2011\CIMCOG\23
24	CMSA00Y00817T-040M-0P0Y-040M-040SY-030M-8ZTM-0ZTY-0M-0SY	B2011\CIMCOG\24
25	CMSA05Y00954T-040M-040ZTP0Y-040ZTM-040SY-12ZTM-01Y-0B	B2011\CIMCOG\25
26	CMSS06B00485S-0Y-099ZTM-099NJ-099NJ-6WGY-0B	B2011\CIMCOG\26
27	CMSS06B01006T-099TOPY-099ZTM-099Y-099M-1RGY-0B	B2011\CIMCOG\27
28	PTSS02B00132T-0TOPY-0B-0Y-0B-25Y-0M-0SY-0B-0Y-0Y	B2011\CIMCOG\28
29	CMSS97M02941T-040Y-020Y-030M-040Y-020M-1Y-0M	B2011\CIMCOG\29
30	CGSS01B00054T-099Y-099M-099M-099Y-099M-13Y-0B	B2011\CIMCOG\30
31	CMSS97Y04045S-040Y-050M-040SY-030M-14SY-010M-0Y	B2011\CIMCOG\31
32	CMSS98Y04800S-020Y-030M-020Y-040M-31Y-1M-0Y	B2011\CIMCOG\32
33	CMSS00Y01881T-050M-030Y-030M-030WGY-33M-0Y	B2011\CIMCOG\33
34	CMSS06B00959T-099TOPY-099ZTM-099NJ-099NJ-6WGY-0B	B2011\CIMCOG\34
35	CMSS06B00229S-0Y-099ZTM-099Y-099M-12RGY-0B	B2011\CIMCOG\35

36	CMSA00Y00865T-040M-0P0Y-040M-040SY-030M-6ZTM-0ZTY-0M-0SY	B2011\CIMCOG\36
37	CM8399-D-4M-3Y-1M-1Y-1M-0Y-0MEX	B2011\CIMCOG\37
38	CMSS06Y00831T-099TOPM-099Y-099ZTM-099NJ-099NJ-5WGY-0B	B2011\CIMCOG\38
39	CGSS02Y00153S-099M-099Y-099M-46Y-0B	B2011\CIMCOG\39
40	CDSS02B00643S-0Y-0M-1Y-4M-04Y-0B	B2011\CIMCOG\40
41	CMSS06B00640S-0Y-099ZTM-099Y-099M-7WGY-0B	B2011\CIMCOG\41
42	CMSS98M00790M-040Y-0100M-040Y-020M-040SY-2M-0Y-0SY	B2011\CIMCOG\42
43	CMSS06B00704T-099TOPY-099ZTM-099Y-099M-23WGY-0B	B2011\CIMCOG\43
44	CM33027-F-15M-500Y-0M-87B-0Y-0MEX	B2011\CIMCOG\44
45	II8156-1M-2R-4M-0Y	B2011\CIMCOG\45
46	CMSA05Y01225T-040M-040ZTP0Y-040ZTM-040SY-12ZTM-01Y-0B	B2011\CIMCOG\46
47	CMSA05Y01188T-040M-040ZTP0Y-040ZTM-040SY-17ZTM-01Y-0B	B2011\CIMCOG\47
48	CMSS06B00700T-099TOPY-099ZTM-099NJ-099NJ-2WGY-0B	B2011\CIMCOG\48
49	CMSS06B00707T-099TOPY-099ZTM-099Y-099M-2WGY-0B	B2011\CIMCOG\49
50	CMSA01Y00725T-040M-040P0Y-040M-030ZTM-040SY-10M-0Y-0SY	B2011\CIMCOG\50
51	CMSS05B00160S-099Y-099M-099Y-099ZTM-21WGY-0B	B2011\CIMCOG\51
52	CGSS05B00189T-099TOPY-099M-099NJ-099NJ-7WGY-0B	B2011\CIMCOG\52
53	CMSS06Y00859T-099TOPM-099Y-099ZTM-099Y-099M-35WGY-0B	B2011\CIMCOG\53
54	PTSS02B00102T-0TOPY-0B-0Y-0B-11Y-0M-0SY	B2011\CIMCOG\54
55	CGSS01B00063T-099Y-099M-099M-099Y-099M-27Y	B2011\CIMCOG\55
56	CMSS06Y00885T-099TOPM-099Y-099ZTM-099NJ-099NJ-24WGY-0B	B2011\CIMCOG\56
57	CMSS06Y00933T-099TOPM-099Y-099ZTM-099Y-099M-1WGY-0B	B2011\CIMCOG\57
58	CMSS06Y00627T-099TOPM-099Y-099ZTM-099Y-099M-15WGY-0B	B2011\CIMCOG\58
59	CMSS04Y00201S-099Y-099ZTM-099Y-099M-11WGY-0B	B2011\CIMCOG\59
60	CMSS06B00762T-099TOPY-099ZTM-099Y-099M-11RGY-0B	B2011\CIMCOG\60

### 3.2. Ambiente

El ensayo se llevó a cabo en el Campo Experimental del Departamento de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34° 35'S, 58° 29'O, 25 msnm), durante 2012. El ensayo ocupó *c.a.* 600 m<sup>2</sup> (incluidos caminos y borduras) y se realizó bajo labranza convencional, la siembra fue manual a principios del mes de Agosto y se utilizó el sistema de cintas de papel biodegradable, con una densidad de 300 semillas m<sup>-2</sup>. Se utilizó riego por aspersion para complementar las precipitaciones ocurridas durante el ciclo del cultivo, evitando limitaciones hídricas. La fertilización fosforada (P) y nitrogenada (N) fue ajustada de acuerdo al análisis de suelo previo a la siembra: i) El P se incorporó a la siembra alcanzando un valor de *c.a.* 20 ppm de fósforo (0-20 cm de profundidad) y ii) El N se incorporó durante el macollaje con una dosis modificada de acuerdo al análisis de suelo para alcanzar un valor de *c.a.* 150 kg de nitrógeno por ha (0-60 cm de profundidad). Las malezas fueron controladas mediante la aplicación de herbicidas post-emergentes, y las plagas y enfermedades mediante aplicaciones periódicas de insecticidas y fungicidas.

### **3.3. Diseño experimental**

El diseño utilizado fue del tipo alfa lattice (el cual es un modelo mixto) con 2 repeticiones. Cada repetición estuvo compuesta de 6 sub-bloques de 10 entradas (parcelas) cada uno. Cada parcela (120 en total) contó con 5 surcos de 2 m de largo distanciados a 17.5 cm entre sí, es decir con una superficie por parcela de 1.75 m<sup>2</sup>.

### **3.4. Variables de respuesta**

#### **3.4.1. Fenología**

Se realizaron observaciones periódicas del cultivo (2 veces por semana). Con el objetivo de determinar la fecha de ocurrencia de los diferentes estados fenológicos del cultivo se consideró el mismo cuando el 50% de la parcela lo presentó, de acuerdo a la escala propuesta por Zadoks *et al.*, (1974). Siendo: Emergencia (Z11) cuando se observó la primera hoja por encima de la superficie, inicio de macollaje (Z21): cuando se observó el primer macollo aparecido, primer nudo detectable (Z31): cuando se detectó el primer nudo del vástago principal *c.a.* 2 cm por encima de la base de la planta con métodos no destructivos, vaina engrosada (Z40): cuando se observó que la espiga estuvo cubierta por la vaina de la hoja bandera, para antesis (Z65): cuando el 50% de las anteras de las espigas estuvieron abiertas y visiblemente amarillas, y madurez fisiológica (Z90): determinada a partir del seguimiento periódico (*c.a.* 2 veces por semana), desde 15 días post-antesis, del peso seco del estrato principal de la espiga (secado en estufa, 72hs-60°C), cosechada (una por parcela) sobre las borduras hasta constancia de peso. Debido a que en algunos casos no fue posible establecer el punto de estabilización, en paralelo se midió la coloración del pedúnculo considerando que la MF se alcanzó cuando el pedúnculo viró a un color “amarillo limón”. La etapa Emergencia-Madurez fisiológica fue dividida en 2 sub etapas (emergencia-antesis y antesis-madurez fisiológica) a los efectos de establecer las posibles asociaciones de cada una de ellas con la totalidad del ciclo del cultivo. Todas las etapas fueron medidas en días calendarios.

La dinámica del peso seco de espiga se caracterizó mediante el ajuste de los datos a un modelo bilineal (Calderini *et al.*, 2000). Mediante dicho modelo se estimó el momento en el que la espiga alcanzó su máximo peso seco (el que se consideró como madurez fisiológica), además se estimó la tasa y duración del llenado de granos. Para la duración del llenado de granos se estimó a partir de los datos del momento en que se alcanzó madurez fisiológica, considerando la duración como el periodo transcurrido

entre la antesis y la madurez fisiológica. La tasa de llenado se calculó como el cociente entre el peso de los granos y la duración del llenado.

### **3.4.2. Altura de planta**

A mediados del llenado de granos, es decir cuando el cultivo había alcanzado la máxima altura, se realizaron 3 registros de la altura de la planta en pie sin considerar la espiga en cada parcela.

### **3.4.3. Acumulación de biomasa y partición**

A los efectos de calcular la eficiencia de intercepción de radiación por parte del canopeo, se realizó el registro periódico (*c.a.* dos veces por semana, realizando una medición por parcela, desde Z2.1 a Z9.0, entre las 12 y las 14hs en días despejados) de la radiación incidente y la transmitida a nivel de canopeo. Para la medición de la radiación incidente se colocó un sensor lineal (radiómetro lineal Cavadevices) sobre el canopeo (se realizó esta medición solo al inicio de cada sub-bloque), y para radiación transmitida se colocó el sensor a 45° con respecto a los surcos, abarcando las 3 hileras centrales de la parcela y siguiendo el perfil verde del canopeo (*i.e.* sobre el perfil de senescencia). Junto a las de biomasa permitieron estimar la eficiencia de uso de la radiación. Para la determinación de biomasa aérea se realizaron dos cortes, uno en antesis y otro en Madurez Fisiológica.

Para la determinación de biomasa aérea se tomaron dentro de las parcelas muestras de *c.a.* 0,16m<sup>2</sup> (*i.e.* 30cm de los 3 surcos centrales) en antesis, se realizaron los cortes al ras del suelo (*i.e.* sin tomar las raíces), y se procedió a la separación de una alícuota de *c.a.* 20% de la muestra, donde se contó el número de vástagos fértiles (*i.e.* vástagos al menos en el estado Z40) y se separaron las espigas, para luego registrar el peso seco (secado en estufa, 72hs-60°C) de cada estrato (espigas y tallos+hojas) y el resto de la muestra. La biomasa aérea en madurez se estimó indirectamente con el índice de cosecha (IC) y el rendimiento (Hobbs and Sayre, 2001).

### **3.4.4. Rendimiento y componentes numéricos**

Para la determinación del IC se realizó un muestreo de 20 plantas luego de Z90 (previo a la cosecha) y las muestras se separaron en vástagos principales y macollos. Se

determinó el peso seco, ubicando el material en estufa, (72hs-60°C) separando las espigas de tallos+hojas en cada estrato. Se contó el número de espigas provenientes de macollos, y el de espiguillas fértiles (*i.e.* espiguillas con granos) y estériles en 3 espigas representativas de cada estrato (*i.e.* espigas de tamaño medio dentro del estrato). Se trillaron (con trilladora experimental a rotor) las espigas de cada estrato y se registró el peso seco, luego de ubicar el material en estufa, (24hs-60°C) de una alícuota de 100 granos con el objetivo de calcular el peso promedio de los granos en cada estrato. Estos muestreos permitieron determinar el IC, el número de espiguillas fértiles y estériles por espiga, y el peso de grano (PG) de cada estrato y en promedio.

Para la determinación del rendimiento y sus componentes se cosecharon y se trillaron (con trilladora experimental convencional), *c.a.* 2 semanas luego de Z90 (*i.e.* madurez de cosecha), espigas en *c.a.* 0,53 m<sup>2</sup> (*i.e.* 1 m de cada una de las 3 hileras centrales de la parcela). Con el dato de rendimiento corregido por humedad (se midió humedad relativa con humedímetro) se pudo estimar la biomasa aérea a cosecha, el número de granos (NG) y el número de espigas por unidad de superficie (NE), utilizando los valores de IC y PG, anteriormente calculados y partición de biomasa a espigas calculada previamente. Con el NG y el NE se pudo estimar el número de granos por espiga.

### **3.5. Análisis de resultados**

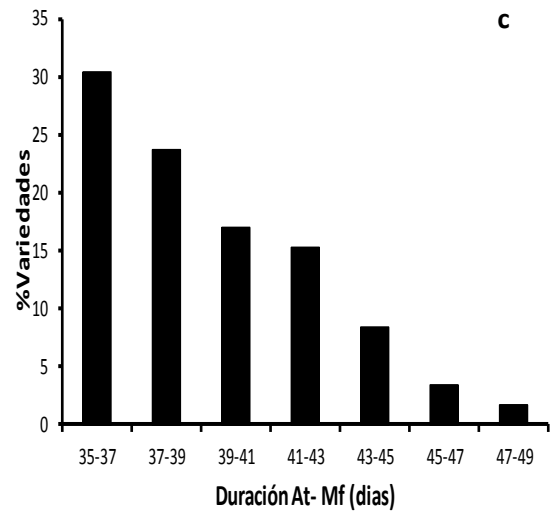
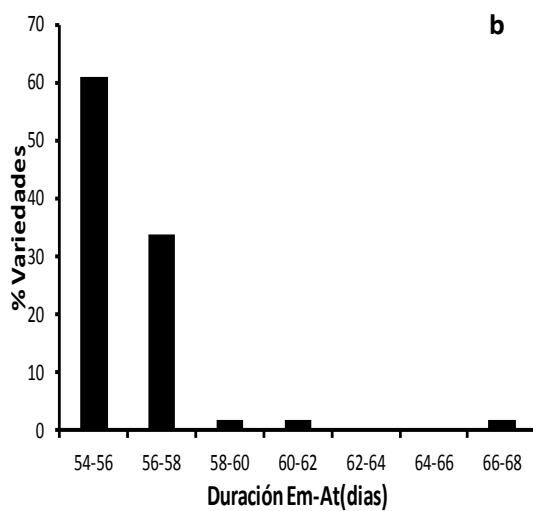
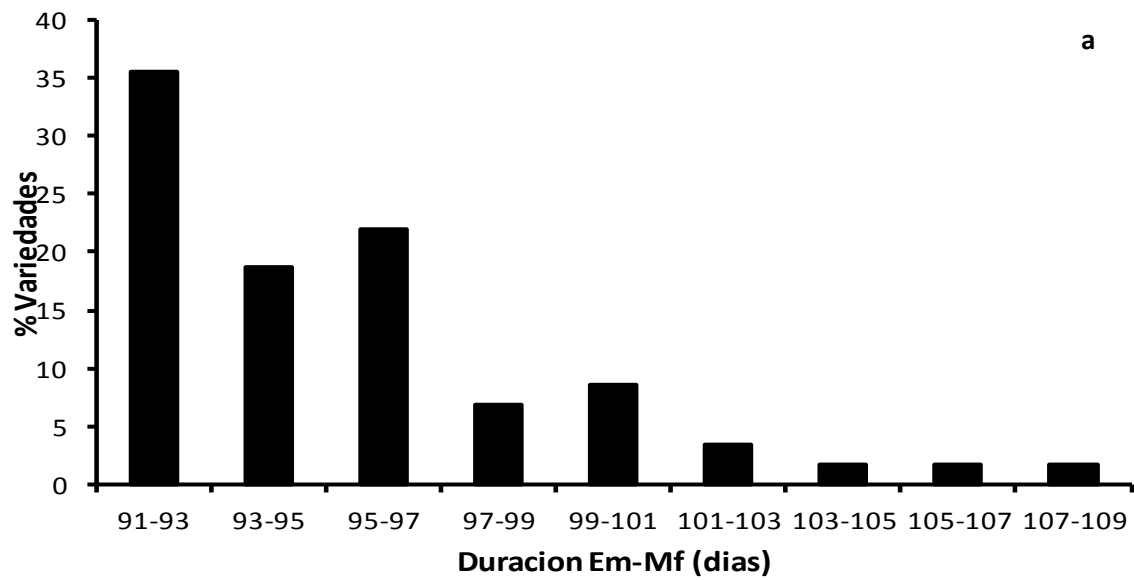
Para el análisis de los datos se obtuvo el BLUE (mejor estimador lineal insesgado) de cada genotipo debido a que el alfa latice es un modelo mixto en el cual se consideró al genotipo como efecto fijo. Las asociaciones entre diferentes variables se establecieron por medio de análisis de regresión.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Fenología: variabilidad en la población para distintas etapas

#### 4.1.1. Variabilidad genotípica en la población

La distribución de frecuencias para la duración del periodo emergencia –madurez fisiológica, mostró que *c.a.* el 75 % de la población presentó baja variabilidad en la duración de dicha etapa ya que los genotipos se encontraron ubicados en el rango de 91-97 días, mientras que *c.a.* el 25% restante de la población mostró una mayor variabilidad, ya que mostraron una duración en un rango de de 97 a 109 días (Figura 1a).

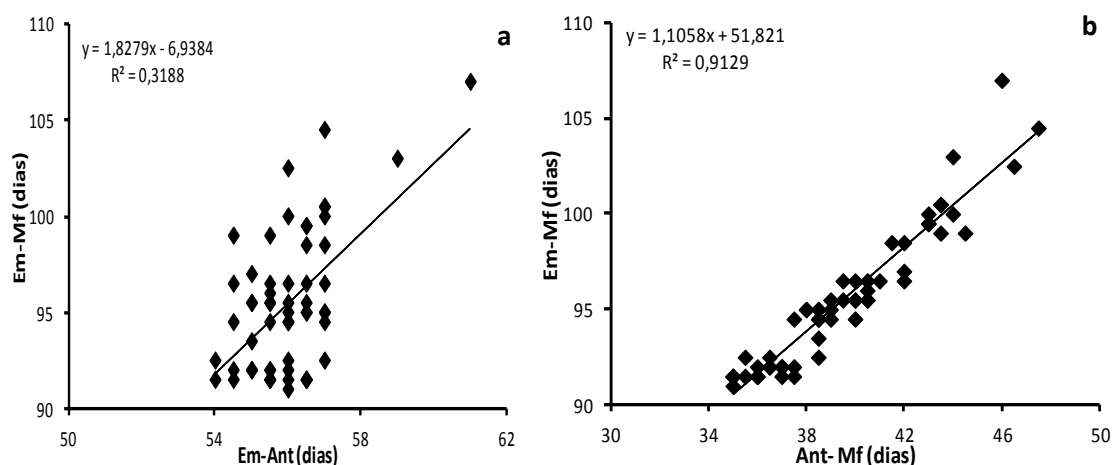


**Figura 1.** Variabilidad genotípica para las distintas duraciones de la etapa emergencia (Em) madurez fisiológica (Mf) (a) y las sub etapas Em-antesis (At) (b) y At-MF (c).

Al descomponer el ciclo Em-Mf en sub-etapas, se pudo apreciar una baja variabilidad en la duración de la etapa Em-At debido a que aproximadamente el 95% de los genotipos mostró una duración de la fase entre 54 y 58 días (Figura 1b), mientras que en la etapa (At-Mf) el 90% de la población varió entre los 35 y 45 días (Figura 1c).

#### 4.1.2. Asociación entre etapas ontogénicas.

Si bien ambas etapas previas a la Mf (Em-Ant y Ant-Mf) fueron positivamente relacionadas con el periodo Em-Mf, la asociación entre Em-At (Fig 2a) fue sustancialmente menor debido a que la población presentó una etapa Em-Ant similar con una duración que varió solo alrededor de 4 días (con excepción de 2 cultivares que mostraron una mayor duración de la etapa y que fuerzan la relación positiva de dicha relación). Por ello, la variación en la etapa Em-Mf fue explicada en mayor medida por las variaciones en la etapa post floración At-Mf (Figura 2b) ( $r^2=0.91$ ).



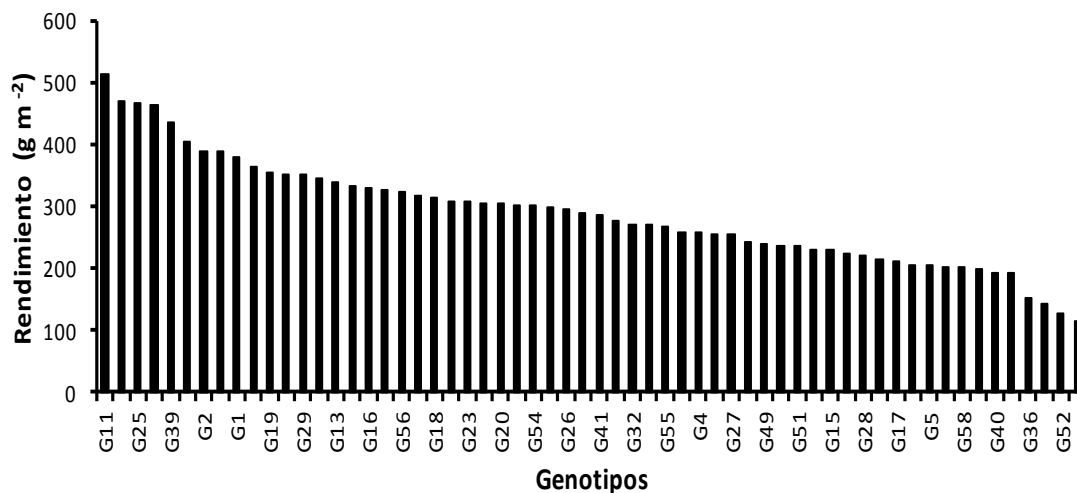
**Figura 2.** Relación entre la etapa emergencia-madurez fisiológica y (a) etapa emergencia-antesis o (b) etapa antesis-madurez fisiológica. Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.

Es importante considerar, sin embargo, lo que ha sido anteriormente descrito en relación a la metodología usada para la estimación del momento de Mf que pudo haber generado una mayor variabilidad que la que realmente existía en la población evaluada.



## 4.2. Análisis de los rendimientos y sus componentes

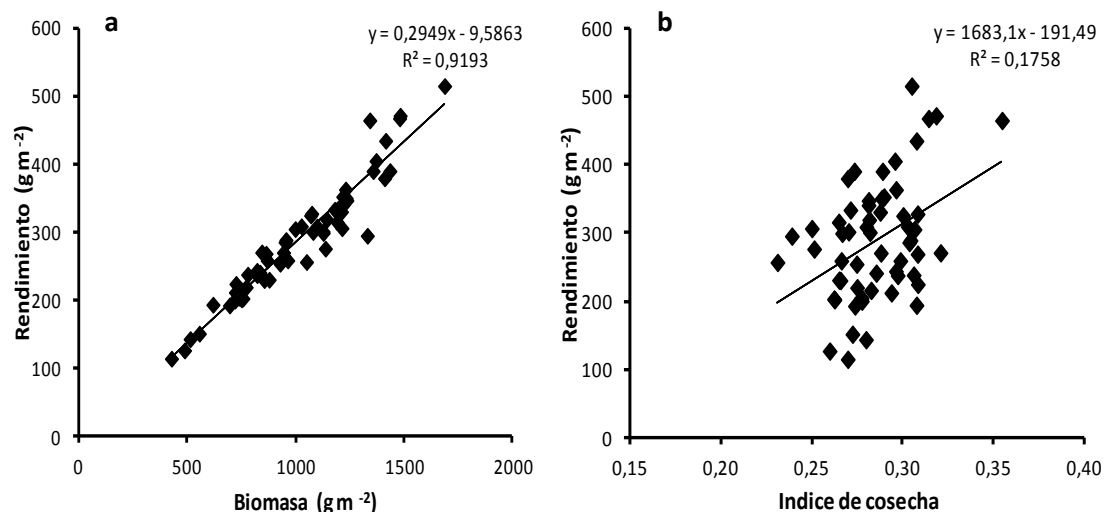
El set de líneas presentó una gran variabilidad en los rendimientos ya que los mismos presentaron valores que fueron desde 114,2 ( $\text{g m}^{-2}$ ) hasta 515,2 ( $\text{g m}^{-2}$ ) con valores similares del periodo Em-Ant como fue indicado anteriormente (Figura 3).



**Figura 3.** Variabilidad genotípica para rendimientos

### 4.2.1. Análisis de la variabilidad poblacional en el modelo de partición a biomasa

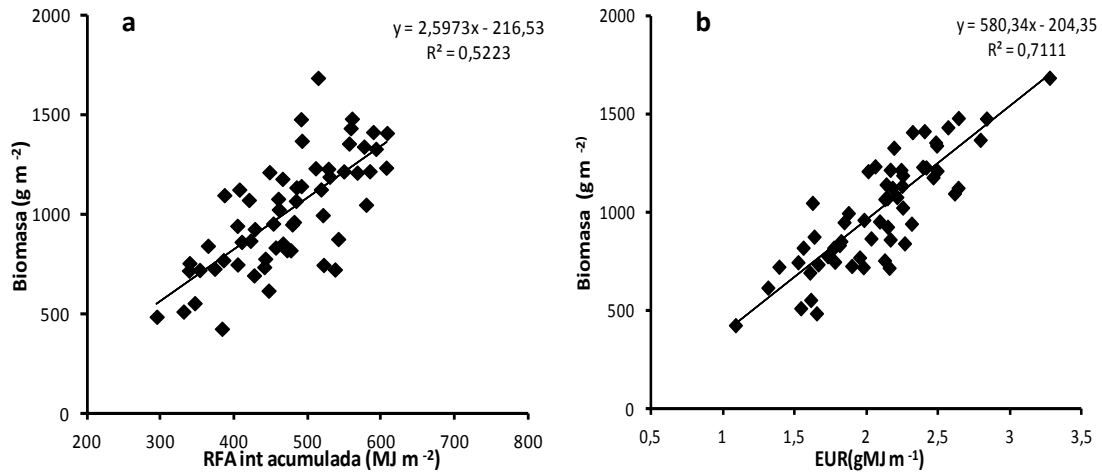
Teniendo en cuenta el modelo de partición a biomasa descrito anteriormente donde el rendimiento puede ser estimado mediante la producción de biomasa aérea y su partición hacia los órganos reproductivos [ $\text{Rto} (\text{g m}^{-2}) = \text{Biomasa} (\text{g m}^{-2}) \times \text{IC}$ ], se observó que las variaciones en rendimiento estuvieron mayormente explicadas por cambios en la biomasa aérea más que por cambios en el IC (Figura 4 a y b). La relación entre la biomasa aérea y el rendimiento fue robusta ( $r^2 = 0.91$ ) y significativa en términos estadísticos mientras que la relación entre el rendimiento y el IC fue sustancialmente menor ( $r^2 = 0.17$ ) (Figura 4 a y b). Así, los materiales que mostraron mayor biomasa aérea fueron los que lograron un mayor rendimiento (Figura 4a). La alta variabilidad encontrada en biomasa se debió a que los genotipos presentaron valores en el rango de de  $1687.28 \text{ g m}^{-2}$  y  $426.64 \text{ g m}^{-2}$  (Figura 4a). Contrariamente a lo observado en la biomasa aérea donde el rango de variación entre materiales fue de 4 órdenes de magnitud, las variaciones del IC que presentó la población fue mas acotado ubicándose entre 0.25 y 0.32 (Figura 4b). Finalmente no se observó asociación entre la biomasa y el IC ( $r^2 > 0.1$ ).



**Figura 4.** Variabilidad genotípica para Rendimiento y (a) Biomasa aérea o (b) Índice de cosecha. Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.

#### 4.2.2. Componentes fisiológicos de la producción de biomasa

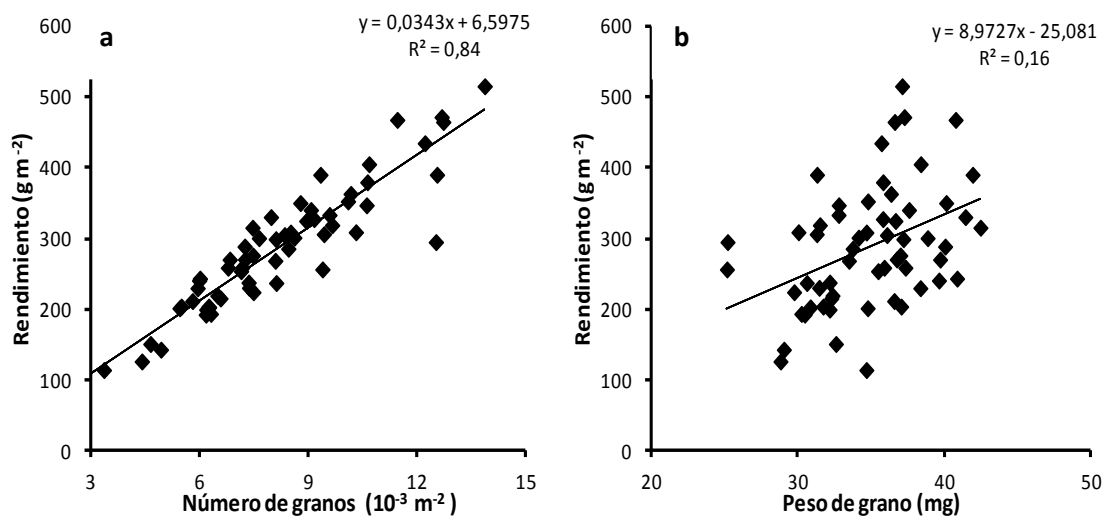
Desagregando los componentes fisiológicos de la biomasa de acuerdo a la ecuación que se describió anteriormente donde  $\text{Biomasa (g m}^{-2}\text{)} = \text{RFA Interceptada (MJ m}^{-2}\text{)} \times \text{EUR (g MJ}^{-1}\text{)}$ , los cambios en EUR explicaron más las variaciones en biomasa aérea que las diferencias en las cantidades de RFA Interceptada acumulada (Figura 5 a y b). La variabilidad genotípica para la RFA Interceptada y acumulada fue reducida, debido a que la mayoría de las líneas presentó valores en el rango de 300-600 MJ m<sup>-2</sup> mostrando una menor asociación ( $r^2 = 0.52$ ) con la biomasa aérea (Figura 5a) que la que evidenció con la EUR (Figura 5b) ( $r^2 = 0.71$ ). Un análisis más detallado de los resultados mostró que el valor más alto de EUR fue de 3.28 g MJ<sup>-1</sup> mientras que el valor más bajo registrado fue de 1.09 g MJ<sup>-1</sup> dentro del rango donde se concentró la mayor parte de la población (1.32 g MJ<sup>-1</sup> – 2.84 g MJ<sup>-1</sup>), que elevaron el resultado del análisis de regresión. De cualquier manera, aun realizando un ajuste sin los valores extremos de EUR registrados y descriptos arriba, la asociación de la biomasa con la EUR si bien disminuyó el coeficiente de regresión, fue elevado y a la asociación significativa en términos estadísticos ( $r^2 = 0.65$ ;  $p < 0.01$ ).



**Figura 5.** Relación entre Biomasa y (a) radiación fotosintéticamente activa (RFA) interceptada y acumulada durante todo el ciclo o (b) eficiencia en el uso de la radiación (EUR). Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.

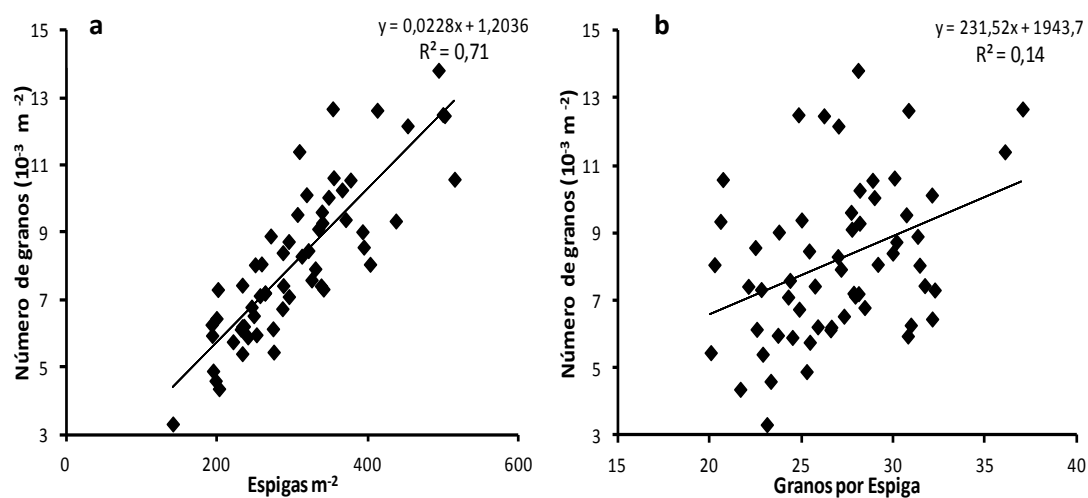
### 4.3. Componentes Numéricos del rendimiento

Considerando los componentes numéricos del rendimiento y tomando como referencia la ecuación que desglosa dichos componentes [Rto (g m<sup>-2</sup>): NG (m<sup>-2</sup>) x PG (mg)], las variaciones en el rendimiento fueron explicadas en mayor medida por el número de granos que por el peso de los mismos (Figura 6 a y b). El peso de los granos mostró una baja variabilidad debido a que los genotipos evidenciaron valores explorados en el rango de 30 a 42 mg (Figura 6b). Por otra parte la baja asociación entre el rendimiento y el peso de grano, se relaciona al menor ajuste de los puntos a la recta de regresión



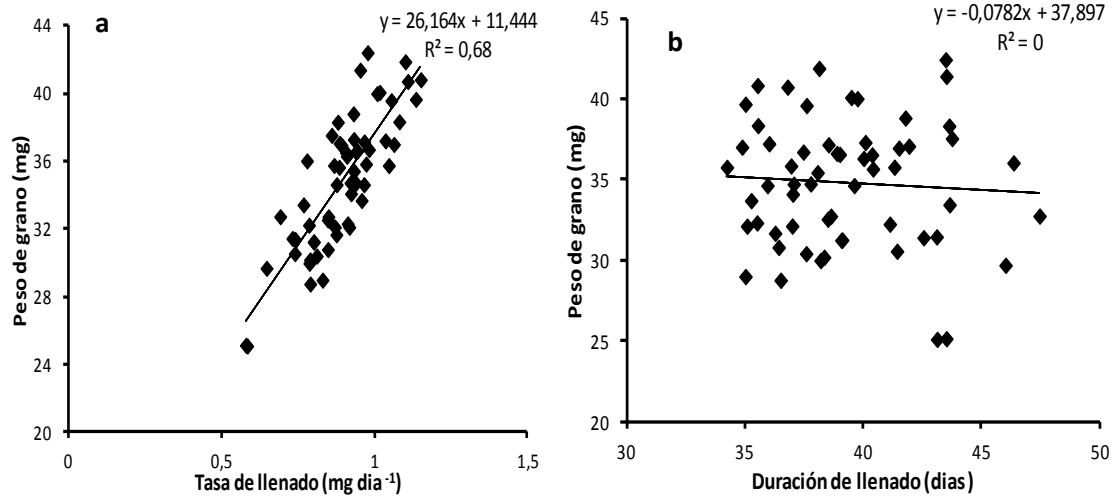
**Figura 6.** Relación entre Rendimiento y (a) Número de granos o (b) Peso de grano. Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.

Al descomponer el número de granos en sus subcomponentes utilizando la ecuación:  $NG\ m^{-2} = Espigas\ m^{-2} \times NGE$ . La variación de dicho componente fue mejor explicada por el número de espigas por unidad de área (Figura 7a) ( $r^2 = 0.71$ ), que por el número de granos por espiga (Figura 7b) ( $r^2 = 0.14$ ). La alta variabilidad genética en el número de espigas por unidad de superficie presentada fue debido a que los materiales estuvieron en el rango de 200 a 400 Espigas por  $m^2$  (Figura 7a) mientras que la variabilidad para el número de granos por espiga fue menor debido a que los genotipos mostraron un rango entre 20 y 33 NGE (Figura 7b).



**Figura 7.** Relación entre Numero de granos y (a) Espigas o (b) Granos por espiga.

Para analizar el Peso de grano, el mismo se desagregó en sus subcomponentes, la tasa de llenado y duración del llenado. La tasa de llenado fue la variable que mejor explicó los cambios en el peso de granos, además los genotipos mostraron alta variabilidad para dicho subcomponente debido a que la mayoría se ubicó en el rango de 0,6 a 1,15 mg día<sup>-1</sup>. Tal como se demuestra en la relación de la Figura 8a los cultivares que presentaron la mayor tasa de llenado (1.15 mg día<sup>-1</sup>-1.13 mg día<sup>-1</sup>) fueron los que lograron altos pesos de grano (40.86 mg-39.70 mg).



**Figura 8.** Relación entre el peso de grano y (a) Tasa de llenado o (b) Duración de llenado. Las líneas llenas indican el ajuste de la regresión lineal, mientras que los parámetros de la ecuación y el coeficiente de regresión se detallan en las figuras.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Fenología: variabilidad genotípica en el set de líneas elite en la duración de la etapa emergencia-antesis.

El set de líneas de elite utilizado no mostró gran variabilidad para la etapa emergencia-antesis ya que el 95% de los genotipos estuvo dentro del rango de valores de 54 a 58 días (4 días) en la duración de la etapa emergencia-antesis. Sin embargo, se evidenció una mayor variabilidad en la etapa post-floración la que pudo estar asociada a la metodología utilizada, ya que para la determinación de la madurez fisiológica que se caracterizó en una mayoría de los casos a través del pedúnculo amarillo no siendo esta metodología precisa para establecer el momento del cese de llenado de los granos.

La baja variabilidad observada para la sub etapa emergencia-antesis presentada por casi el total de genotipos pudo estar asociada a la fecha de siembra tardía (agosto) donde el set de líneas experimentó un fotoperiodo largo (*i.e* más inductivo) para la etapa, lo cual hizo que el rango de variación sea menor al esperado en una fecha temprana. Por otro lado, debido a que el set de líneas de elite fue seleccionado por CIMMYT en ambientes de México para que presenten poca variabilidad en fenología, era esperable que no se evidencien grandes diferencias en cuanto al momento en que ocurre la antesis de las líneas. Por otro lado, la reducida variación en la duración de no más de 4 días, es un factor muy importante para poder identificar atributos vinculados con el rendimiento potencial y de esta manera evitar confusiones relacionadas a la adaptación debido a variaciones en fenología. Otras evidencias de la literatura usando poblaciones de mapeo de trigo primaveral, mostraron una mayor variación en la duración de la etapa emergencia-antesis, superando las dos semanas (Borràs-Gelonch *et al.*, 2012), lo que dificulta muchas veces la interpretación de resultados. Durante los últimos años se ha avanzado en el uso marcadores moleculares, mapas y herramientas genómicas (Snape *et al.*, 2007) para identificar caracteres favorables para el rendimiento, sin embargo, muchas veces los marcadores que más se asocian a las variaciones en el rendimiento fueron aquellos vinculados a los cambios en la fenología (genes de fotoperiodo y/o vernalización) debido a que los datos provenientes desde poblaciones de mapeo son confundidos por variaciones genéticas en fecha de floración (Reynolds *et al.*, 2009). Está bien establecido en trigo que procesos claves de desarrollo, tales como el establecimiento de granos, son determinados dentro de una ventana estrecha de

desarrollo y pueden ser especialmente sensibles a condiciones ambientales (Fischer 1980, 1985; Abbate *et al.*, 1997). De esta manera, si los materiales evaluados no son similares en tiempo a floración (i.e. no exploran el mismo ambiente durante el período crítico), los cambios fenotípicos registrados en un determinado atributo pueden ser producto de la simple variación en parámetros climáticos (Reynolds y Tuberosa, 2008). La única manera de eliminar confusiones asociadas a la fenología es minimizar diferencias en el tiempo de floración en la población experimental que será estudiada (Reynolds *et al.*, 2009).

## **5.2. Componentes del rendimiento**

Con relación a los componentes fisiológicos, los resultados de obtenidos en este estudio mostraron que, aunque la biomasa y el IC estuvieron asociados positivamente con el rendimiento, fue la biomasa el componente que estuvo relacionado de manera muy robusta con las variaciones en el rendimiento coincidiendo con distintos autores que han mostrado que la mayor producción de biomasa parecería ser el motor del progreso genético de rendimiento en los cultivares modernos liberados desde 1990 (Donmez *et al.*, 2001; Shearman *et al.*, 2005). Los resultados de este trabajo mostraron que los valores del IC estuvieron por debajo de los valores cercanos a 0.50 para trigos primaverales (Sayre *et al.*, 1997; Reynolds *et al.*, 1999). De este modo, se corrobora que una de las alternativas para aumentar el rendimiento potencial es el progreso genético en biomasa (Reynolds *et al.*, 2009), debido a que el progreso genético en el IC se ha estancado desde mediados del año 1980 (*e.g* Sayre *et al.*, 1997; Reynolds *et al.*, 1999), y los valores de partición de biomasa de variedades modernas de trigo ya están cercanos a valores de 0.50 (Calderini *et al.*, 1999). Si bien, ha sido especulado (Austin *et al.*, 1980) que el IC podría alcanzar valores superiores al 60% los datos publicados en la literatura hasta el presente muestran que dicho valor teórico es superior al que podría lograrse con las variedades modernas de trigo. Por ello, los resultados de este trabajo sugieren junto con otras evidencias de la literatura que sería esperable en el futuro que ganancias en rendimiento potencial, se logaran a partir de aumentos de biomasa y que el IC no mostrará variaciones importantes (*e.g.* Miralles y Slafer 2007). Desde el punto de vista del mejoramiento genético, la primera premisa es la existencia de variabilidad entre cultivares para la característica a mejorar (González *et al.*, 2010). Teniendo en cuenta la variabilidad de los dos componentes fisiológicos del rendimiento, la biomasa fue la que presentó mayor variabilidad, y el subcomponente que explicó de mayor

manera las variaciones de biomasa fue la EUR, En este sentido sería esperable buscar variabilidad genotípica en la EUR y en sus componentes fisiológicos como estrategia para aumentar la biomasa producida en el cultivo y por lo tanto el rendimiento. Algunos autores mostraron que aún existe considerable potencial para aumentar la biomasa de especies  $C_3$  a través de una mejora en la EUR (Loomis y Amthor, 1999; Long *et al.*, 2006). El máximo valor obtenido en el presente trabajo fue de  $3.28 \text{ g MJ}^{-1}$  cercano a la estimación práctica del máximo valor de EUR para el cultivo de trigo de  $3.8 \text{ g MJ}^{-1}$  (*e.g.* Loomis y Amthor, 1996), aunque el mayor porcentaje de la población estuvo en el rango de  $1.32 \text{ g MJ}^{-1}$  y  $2.84 \text{ g MJ}^{-1}$ .

Con relación a los componentes numéricos, tanto el  $\text{NG m}^{-2}$  como el peso de los mismos se relacionaron positivamente con el rendimiento. Sin embargo, las variaciones de rendimiento del set de materiales analizado fueron mejor explicadas por el  $\text{NG m}^{-2}$  que por el peso de los mismos, coincidiendo con lo comúnmente reportado en la literatura *e.g.* Slafer *et al.* (2003), Peltonen-Sainio *et al.*, (2007). Los resultados mostraron que la contribución del peso de grano al rendimiento fue muy variable (*e.g.* para similar peso de grano de 37 mg, los rendimientos fueron muy variables desde  $203$  a  $515 \text{ g.m}^{-2}$ ) y que esta contribución no aumentó proporcionalmente con cada incremento de número de grano y rendimiento no coincidiendo así con los resultados descritos por Calderini *et al.*, (1995), quienes evaluaron cultivares de trigo liberados al mercado argentino entre los años veinte y los noventa, y demostraron que desde el año 1987, la contribución del peso de grano al rendimiento fue incrementando de manera importante a medida que el rendimiento y el número de granos fue aumentando.

Considerando los subcomponentes del número de granos, el número de espigas por  $\text{m}^{-2}$  fue el subcomponente que mejor explicó las variaciones del mismo. Estos resultados no coinciden con lo descrito por Slafer y Andrade, (1993), quienes mostraron en un análisis de serie histórica de cultivares de trigo argentinos liberados en distintas épocas, que el número de granos por espiga fue el subcomponente que mejor explicó las diferencias en número de granos por unidad de área. El set de líneas utilizado presentó alta variabilidad en el número de espigas  $\text{m}^{-2}$  ( $141$  a  $515 \text{ espigas m}^{-2}$ ). La variabilidad observada en el ambiente en el que fue conducido el ensayo refleja la capacidad intrínseca de las diferentes líneas para producir macollos, ya que la fecha de siembra utilizada fue tardía con ambientes inductivos. A diferencia de lo observado por Slafer *et al.*, (2010), en el presente trabajo no se detectaron compensaciones entre estos



componentes. Distintas evidencias en la literatura (ejemplo Slafer *et al.*, 2010), observaron compensaciones parciales entre el número de granos por espigas y las espigas por unidad de área. Dichas compensaciones pueden estar originadas en que la mejora en la disponibilidad de recursos o la eficiencia de captura permite aumentar la supervivencia de macollos, sin embargo, esto a su vez disminuye la supervivencia de flores dentro de cada vástago y como consecuencia el número de granos por espiga se reduce en respuesta al aumento del número de espigas  $m^{-2}$ . Los resultados del trabajo permiten especular que la ausencia de compensación entre el número espigas por unidad de superficie y granos por espiga fue debido a que las líneas no mostraron su máximo potencial para macollar, debido al ambiente inductivo resultado de la siembra tardía. Respecto a los subcomponentes del peso de granos, la tasa de llenado fue aquella que explicó las variaciones en el peso de grano coincidiendo con lo descrito por Sadras y Egli (2008). De este modo, es posible sugerir que aun en poblaciones que hayan mostrado variaciones significativas en la duración del llenado (al menos teniendo en cuenta el cambio de color en el pedúnculo), la tasa de llenado de granos parece ser el atributo que determina los cambios en el peso de los mismos.

## 6. CONSIDERACIONES FINALES

El análisis de la población de líneas elite CIMCOG mostró muy poca variabilidad en el tiempo a antesis (aproximadamente 4 días), de modo que todo el periodo crítico de definición del rendimiento en el periodo inmediatamente previo a la antesis se produjo en condiciones similares en todos los materiales. La reducida variabilidad entre individuos en el tiempo a floración demuestra que es una población adecuada para identificar atributos favorables para aumentar el número de granos por unidad de área. El modelo de biomasa y partición hacia los órganos reproductivos mostró que la biomasa fue el principal atributo que determinó los cambios en el rendimiento, ya que la variación en el IC fue sustancialmente menor que la observada en biomasa, no observándose asociación entre el rendimiento y el IC. De los componentes fisiológicos de la biomasa, la EUR fue el que mejor explicó las variaciones en biomasa aérea. Sin embargo, la biomasa aérea también se asoció (aunque en menor medida) con la RFAia debido a que algunos materiales posiblemente no pudieron alcanzar el IAF crítico y de ese modo no pudieron lograr interceptar al menos el 95% de la radiación. En una mejor condición ambiental donde los materiales utilizados hubiesen podido alcanzar la totalidad de la radiación fotosintéticamente activa interceptada, la asociación entre la biomasa aérea y la RFAia hubiera sido realmente muy baja. Es posible concluir a partir de este modelo que el mejoramiento deberá trabajar en la EUR como estrategia para aumentar la biomasa aérea de los nuevos materiales con el objetivo de aumentar el rendimiento potencial. Desde el punto de vista del modelo de componentes de rendimiento, el número de espigas por unidad área (más que el número de granos por espiga) fue el sub componente que mejor explicó las variaciones en el número de granos por unidad de superficie. De este modo, al menos en este set de datos, quedó demostrado el rol crucial que tiene el establecimiento de espigas fértiles en el cultivo de trigo. En el futuro, el estudio de los mecanismos de coordinación del macollaje y supervivencia de dichas estructuras, será clave para identificar que atributos fisiológicos y que combinación génica, está involucrada en dichos atributos para lograr un mayor rendimiento potencial.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

- Abbate PE, Andrade FH, Culot JP, Bindraban PS, 1997. Grain yield in wheat: effects of radiation during spike growth period. *Field Crops Research* **54**, 245–257.
- Acreche MM, Briceño-Felix G, Martín Sánchez JA, Slafer GA, 2008. Physiological bases of genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain. *European Journal of Agronomy* **28**: 162–170.
- Acreche MM y Slafer GA, 2006. Grain weight response to increases in number of grains in wheat in a Mediterranean area. *Field Crops Research* **98**, 52–59.
- Araus JL, Slafer GA, Reynolds MP, Royo C, 2002. Plant breeding in C3 cereals: what should we look for? *Annals of Botany* **89**: 925–940.
- Austin RB, Bingham J, Blackwell RD, Evans LT, Ford MA, Morgan CL, Taylor M, 1980. Genetic improvement in winter wheat yield since 1900 and associated physiological changes. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **94**: 675–689.
- Borràs-Gelonch G, Rebetzke GJ, Richards RA, Romagosa I, 2012. Genetic control of duration of pre-anthesis phases in wheat (*Triticum aestivum* L.) and relationships to leaf appearance, tillering, and dry matter accumulation. *J. Exp. Bot.* **63**, 69-89.
- Borras L, Slafer GA, Otegui ME, 2004. Seed dry weight response to source–sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research* **86**: 131–146.
- Calderini DF, Abeledo LG, Slafer GA, 2000. Physiological maturity in wheat based on kernel water and dry matter. *Agron. J.* **92**: 895-901.
- Calderini DF, Dreccer MF, Slafer GA, 1995. Genetic improvement in wheat yield and associated traits. A re-examination of previous results and the latest trends. *Plant Breeding* **114**: 108–112.
- Calderini DF, Reynolds MP, Slafer GA, 1999. Genetic gains in wheat yield and main physiological changes associated with them during the 20th century. In *Wheat: Ecology and Physiology of Yield Determination* (Eds E.H. Satorre and G.A. Slafer), pp. 351-377. New York: Food Product Press.
- Donmez E, Sears RG, Shroyer JP, Paulsen GM, 2001. Genetic gain in yield attributes of winter wheat in the Great Plains. *Crop Science* **41**: 1412–1419.
- Edmeades GO, McMaster GS, White JW, Campos H, 2004. Genomics and the physiologist: bridging the gap between genes and crop response. *Field Crops Research* **90**: 5–18.

- Edmeades G, Fischer T, Byerlee D, 2010. Can we feed the world in 2050? Proceedings of the 15th ASA Conference, 15-19 November 2010, Lincoln, New Zealand. <http://agronomy.org.au/>
- Evans LT, 1998. Feeding the Ten Billion: Plants and Population Growth. Cambridge, UK: Cambridge University Press. En: Miralles DJ, Slafer GA, 2007. Sink limitations to yield in wheat: How could it be reduced?. *Journal of Agricultural Science* **145**: 139-149.
- Evans LT, Fischer RA, 1999. Yield potential: its definition, measurement, and significance. *Crop Science* **39**: 1544-1551.
- Evenson RE, Gollin D, 2003. Assessing the impact of the green revolution, 1960 to 2000. *Science* **300**: 758-762.
- FAO, 2010. FAOSTAT Food balance sheets [http:// faostat.fao.org/](http://faostat.fao.org/). In: Reynolds MP, Bonnett D, Chapman SC, Furbank RT, Manès Y, Mather DE, Parry MAJ, 2011. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *Journal of Experimental Botany*. **62**: 439-452.
- Fischer RA, 1980. Influence of water stress on crop yield in semiarid regions. In: Turner NC, Kramer PJ, eds. Adaptation of plants to water and high temperature stress. New York: Wiley Interscience, 323-339.
- Fischer RA, 1985. Number of kernels in wheat crops and the influence of solar radiation and temperature. *Journal of Agricultural Science* **105**, 447-461.
- Fischer RA, Edmeades GO, 2010. Breeding and cereal yield progress. *Crop Science* **50**: S85-S98.
- Foulkes MJ, Slafer GA, Davies WJ, Berry PM, Sylvester-Bradley R, Martre P, Calderini DF, Griffiths S, Reynolds MP, 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *Journal of Experimental Botany* **62**: 469-486.
- Gale MD, Youssefian S, 1985. Dwarfing genes in wheat. In: Russel E, ed. Progress in plant breeding. London: Butterworth and Co, 1-35.
- González FG, Garcia GA, Miralles DJ, Slafer GA, 2010. Bases Fisiológicas y Genéticas del desarrollo reproductivo en trigo como determinante del numero de granos. En: Miralles DJ, Aguirrezábal LN, Otegui ME, Kruk BC, Izquierdo N. (Eds.), Avances en ecofisiología de cultivos de granos. Editorial Facultad Agronomía, Buenos Aires (Argentina), pp. 2-21.

- Hall AJ, Richards AR, 2013. Prognosis for genetic improvement of yield potential and water-limited yield of major grain crops. *Field Crops Research* **143**: 18-33.
- Hobbs PR, Sayre KD, 2001. Managing experimental breeding trials. In: Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI, McNab A. (Eds.), Application of physiology in wheat breeding. CIMMYT, Mexico, D.F., pp. 48-58.
- Jackson P, Robertson M, Cooper M, Hammer G, 1996. The role of physiological understanding in plant breeding: from a breeding perspective. *Field Crops Research* **49**: 11–37.
- Kulshrestha VP, Jain HK, 1982. Eighty years of wheat breeding in India: past selection pressures and future prospects. *Zeitschrift fur Pflanzenzuchtung* **89**: 19–30.
- Long SP, Zhu X-G, Naidu SL, Ort DR, 2006. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant, Cell and Environment* **29**: 315–330.
- Loomis RS, Amthor JS, 1996. Limits to yield revisited. En: Reynolds MP, Rajaram S, McNab A. (Eds.), Increasing yield potential in wheat: Breaking the barriers. CIMMYT, Ciudad Obregón (México), pp. 76-89.
- Loomis RS, Amthor JS, 1999. Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. *Crop Science* **39**: 1584–1596.
- Lopes MS, Reynolds MP, 2012. Stay- green in spring wheat can be determined by spectral reflectance measurements (normalized difference vegetation index) independently from phenology. *Journal of Experimental Botany*. **63**: 3789-3798.
- Miralles DJ, Slafer GA, 1995. Yield, biomass and yield components in dwarf, semi-dwarf and tall isogenic lines of spring wheat under recommended and late sowing dates. *Plant Breed* **114**: 392-396.
- Miralles DJ, Slafer GA, 2007. Sink limitations to yield in wheat: How could it be reduced?. *Journal of Agricultural. Science* **145**: 139-149.
- Miralles DJ, 2013. Estrategias para aumentar la producción de alimentos. Revista Ciencia Hoy Vol. 23 Num. 34 29-33. ISSN 0327-1218
- Murchie EH, Pinto M, Horton P, 2009. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research. *New Phytologist* **181**: 532–552.
- Parry MAJ, Madgwick PJ, Carvalho JFC, Andralojc PJ, 2007. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco. *Journal of Agricultural Science* **145**: 31–43.
- Parry MAJ, Reynolds MP, Salvucci ME, Raines C, Andralojc PJ, Zhu X-G, Price GD, Condon AG, Furbank RT, 2011. Raising yield potential of wheat. II. Increasing

- photosynthetic capacity and efficiency. *Journal of Experimental Botany* **62**: 453-467.
- Pfeiffer WH, Sayre KD and Reynolds MP, 2000. Enhancing genetic grain yield potential and yield stability in durum wheat. In *Durum Wheat Improvement in the Mediterranean Region: New Challenges* (Eds C. Royo, M. M. Nachit, N. Di Fonzo & J. L. Araus), pp. 83–94. Zaragoza, Spain: *Óptions Mediterranéenes*, CIHEAM.
- Peltonen-Sainio P, Kangas A, Salo Yrjo, Jauhiainen, 2007. Grain number dominates grain weight in temperate cereal yield determination: Evidence based on 30 years of multi-location trials. *Field Crops Research*. 100 179-188.
- Rebetzke GJ, Botwright TL, Moore CS, Richards RA, Condon AG, 2004. Genotypic variation in specific leaf area for genetic improvement of early vigour in wheat. *Field Crops Research*. **88**. 179-189.
- Reynolds MP, Bonnett D, Chapman SC, Furbank RT, Manès Y, Mather DE, Parry MAJ, 2011. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies. *Journal of Experimental Botany*. **62**: 439-452.
- Reynolds MP, Van Ginkel M, Ribaut JM. 2000. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 51, 459–473.
- Reynolds MP, Calderini DF, Condon AG, Rajaram S, 2001. Physiological basis of yield gains in wheat associated with the Lr19 translocation from *Agropyron elongatum*. *Euphytica* **119**: 137–141.
- Reynolds MP, Borlaug NE. 2006. Impacts of breeding on international collaborative wheat improvement. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 144, 3–17
- Reynolds MP, Foulkes MJ, Slafer GA, Berry P, Parry MAJ, Snape JW, Angus, WJ, 2009. Raising yield potential in wheat. *Journal of Experimental Botany* **60**: 1899-1918.
- Reynolds MP, Rajaram S, Sayre KD, 1999. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand. *Crop Science* **39**: 1611–1621.
- Reynolds MP, Tuberosa R, 2008. Translational research impacting on crop productivity in drought-prone environments. *Current Opinion in Plant Biology* **11**: 171–179.
- Richards RA, 1992. The effect of dwarfing genes in spring wheat in dry environments. I. Agronomic characteristics. *Aust. J. Agric. Res.* **43**: 517-527.
- Richards RA, Rebetzke GJ, Watt M, Condon AG, Spielmeier W, Dolferus R, 2010. Breeding for improved water productivity in temperate cereals: phenotyping,

- quantitative trait loci, markers and the selection environment. *Funct. Plant Biol.* **37**: 85-97.
- Rosegrant MW, Agcaoili M, 2010. Global food demand, supply, and price prospects to 2010. Washington, DC: International Food Policy Research Institute.
- Sadras VO, Egli DB, 2008. Seed Size Variation in Grain Crops Allometric Relationships between Rate and Duration of Seed Growth. *Crop Science* **48**: 408-416.
- Sayre KD, Rajaram S, Fischer RA, 1997. Yield potential progress in short bread wheats in northwest Mexico. *Crop Science* **37**: 36-42.
- Shearman VJ, Sylvester-Bradley R, Foulkes MJ, 2005. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK. *Crop Science* **45**: 175-185.
- Sinclair TR, Purcell LC, Sneller, CH, 2004. Crop transformation and the challenge to increase yield potential. *Trends in Plant Science* **9**: 70-75.
- Singh RP, Huerta-Espino J, Rajaram S, Crossa J, 1998. Agronomic effects from chromosome translocations 7DL.7AG and 1BL.1RS in spring wheat. *Crop Science* **38**: 27-33.
- Slafer GA, 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology* **142**, 117-128.
- Slafer GA, Andrade FH, 1989. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum*) yield in Argentina. *Field Crops Research* **21**: 289-296.
- Slafer GA, Andrade FH, 1993. Physiological attributes related to the generation of grain yield in bread wheat cultivars released at different eras. *Field Crops Research* **31**: 351-367.
- Slafer GA, Miralles DJ, Savin R, Whitechurch EM, González FG, 2003. Ciclo ontogénico, dinámica del desarrollo y generación del rendimiento y la calidad en trigo. En: Producción de Cultivos de Granos. Bases Funcionales para su Manejo. Satorre E, Benech-Arnold R, Slafer GA, de la Fuente EB, Miralles DJ, Otegui ME, Savin R (eds.). Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina. pp. 99-132.
- Slafer GA, Calderini DF, 2005. Importance of breeding for further improving durum wheat yield. En: Royo, C., Nachit, M.M., di Fonzo, N., Araus, J.L., Pfeiffer, W.H., Slafer, G.A., eds. Durum wheat breeding: current approaches and future strategies. New York: Food Product Press, 22-41.

- Slafer GA, Calderini DF, Miralles DJ, 1996. Yield components and compensation in wheat: opportunities for further increasing yield potential. In: Reynolds MP, Rajaram S, McNab A, (Eds), Increasing yield potential in wheat: breaking the barriers. CIMMYT Ciudad Obregón (México), pp. 101–134.
- Slafer GA, Sadras, VO, Savin R, 2010. Retroalimentación entre componentes del rendimiento en trigo. En: Miralles DJ, Aguirrezábal LN, Otegui ME, Kruk BC, Izquierdo N. (Eds.), Avances en ecofisiología de cultivos de granos. Editorial Facultad Agronomía, Buenos Aires (Argentina), pp. 277-285.
- Slafer GA, Satorre EH, Andrade FH. 1994. Increase in grain yield in bread wheat from breeding and associated physiological changes. In: Slafer GA, ed. Genetic improvement of field crops. New York: Marcel Dekker, Inc., 1-68.
- Snape J, Moore G, 2007. Reflections and opportunities: gene discovery in the complex wheat genome. En: Buck, H.T., Nisi, J.E., Salomón, N. (Eds.), Wheat Production in Stressed Environments. Proceedings of the 7th International Wheat Conference. Springer, Mar del Plata (Argentina), pp. 677-684.
- Waddington SR, Ransom JK, Osmanzai M, Saunders DA. 1986. Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to northwest Mexico. *Crop Science* **26**: 698–703.
- Zadoks JC, Chang TT, Konzak CF, 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research (Oxf)* **14**: 415-421.
- Zhu X-G, Long SP, Ort DR. 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Current Opinion in Biotechnology* **19**: 153–159.
- Zhu X-G, Long SP, Ort DR. 2010. Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual Review of Plant Biology* **61**: 235–261.